



В. А. ДОЛГО-САБУРОВ

# ИНТЕРВАЦИЯ ВЕН

Б. А. ДОЛГО-СЛБУРОВ

611.8

2-670

# ИННЕРВАЦИЯ ВЕН

(ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ  
ИССЛЕДОВАНИЕ)

На дом не выдаётся

БИБЛИОТЕКА

Книг. № 97225

Семейного  
Медицинского

МДГ  
МЕДГИЗ

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ  
МЕДГИЗ  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ • 1958

крт

---

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Функциональная морфология сосудистых и нервных взаимоотношений (или связей) в организме, разработкой которой мы занимаемся многие годы, тесно связана с изучением регуляции обмена веществ, основы его жизнедеятельности.

Уже неоднократно и в печати, и в многочисленных выступлениях, особенно в последние годы, мы имели возможность определять предмет нашего научного направления. Среди различных проблем иннервация кровеносных сосудов, несмотря, казалось бы, на давнишнюю историю, все еще представляет глубокий интерес, особенно в связи с запросами сердечно-сосудистой патологии.

В 1944 г. мною с сотрудниками были начаты систематические исследования иннервации венозного русла. Изучение литературы показало, что вопрос этот до того времени был почти не разработан.<sup>1</sup>

Знания о рецепторах сосудов ограничивались в основном сведениями о строении чувствительных нервных окончаний в области синокаротидной и аортальной рефлексогенных зон. Открытие А. Е. Смирновым и А. С. Догелем чувствительных нервных окончаний в сердце и сосудах амфибий и некоторых млекопитающих имело в свое время выдающееся значение и было высоко оценено И. П. Павловым. Впоследствии эти работы явились исторической предпосылкой для развития широкого фронта физиологических и морфологических исследований, направленных на поиски в стенке сердца

---

<sup>1</sup> Работы были начаты еще в кафедре нормальной анатомии Военно-морской медицинской академии, затем продолжались и ведутся сейчас в той же кафедре Военно-медицинской ордена Ленина академии им. С. М. Кирова, с участием вначале Института нормальной и патологической морфологии, а затем при постоянной помощи Ленинградского института экспериментальной медицины АМН СССР.

и сосудов нервных механизмов. Большой вклад в учение об иннервации сосудов внесли преимущественно труды отечественных ученых, главным образом Б. И. Лаврентьева и его школы. Много в этом направлении работали В. Глазер, Ф. Штёр мл. и его ученики, а также Ф. де Кастро, Х. Нонидец и др. Однако интересы этих исследователей касались больше всего сердца, артериальной системы и капилляров.

В 1915 г. Ф. Бейнбридж описал рефлекс (понижение общего кровяного давления), полученный им при раздражении устьевых отделов полых вен и правого ушка сердца.

Впоследствии представления о рефлексогенных зонах в сосудистой системе значительно расширились. Стали получать рефлексы с легочной и брыжеечных артерий, сосудов селезенки, кишечника и других органов. Экспериментально показано наличие рецепции со стенки вен воротной системы и легочных.

Нервные аппараты, посредством которых осуществляется функция вен, были мало известны. Имелись только догадки или весьма отрывочные сведения, полученные несовершенными методами, признать которые системой знаний не представлялось возможным. Современные данные физиологии и уже многочисленные теперь находки морфологов заставляют считать, что область рецепции в сосудах далеко не ограничивается описанными ранее двумя-тремя рефлексогенными зонами.

Исследования нашего коллектива не только во многом расширили прежние сведения об иннервации вен вообще, но и привели к открытию новых фактов в области иннервации полых вен (Б. А. Долго-Сабуров), воротной вены (В. М. Годинов), легочных (В. В. Куприянов), яремных (Г. Ф. Мальков), маточных и яичниковых (Т. П. Баккал), почечных (И. Д. Лев), вен конечностей (А. Г. Федорова), венечного синуса (К. И. Кульчицкий). Обнаружены рецепторы в непарной вене (В. В. Гинзбург). Исследуется реактивность рецепторов в различных областях венозного русла в условиях экспериментальной патологии (действие проникающей радиации — Г. И. Алексеев и И. Д. Лев, экспериментальная лихорадка — В. В. Астахова, кислородная недостаточность — В. В. Куприянов, Б. А. Долго-Сабуров и др.).

Чувствительные нервные окончания найдены в стенке грудного протока (В. В. Гинзбург) и в лимфатических узлах (В. М. Годинов, В. В. Гинзбург, И. Д. Лев). Словом, вся система крови представляет огромное рецепторное поле, различные участки которого, надо

полагать, обладают различной степенью рефлексогенных свойств.<sup>1</sup>

Теперь, особенно после работ В. Н. Черниговского и его сотрудников, безупречными опытами показавших афферентную функцию сосудов, рефлексы с которых, как оказывается, имеют широкое распространение в организме, трудно переоценить важность изучения нервно-сосудистых рефлекторных отношений. Изучение рецепторной, афферентной иннервации сердечно-сосудистой системы, среди всех проблем, отсюда возникающих, особенно важно именно потому, что исходным пунктом всякого рефлекса является раздражение окончаний чувствительных нервных волокон, т. е. рецепторов, что многократно подчеркивал И. П. Павлов. Необходимость исследований рецепторного аппарата сосудов диктуется также широким развитием в настоящее время всевозможных экспериментальных и практических приемов введения в сосудистое русло различных веществ, включая и лекарственные.

В трудах школы А. Д. Сперанского выяснена роль нервно-рецепторного аппарата в развертывании защитных реакций организма. Многочисленные исследования лаборатории В. С. Галкина выявили огромное значение рефлекторного механизма при действии раздражителей. Все это показывает, что изучение рецепторного аппарата сосудов является важным звеном в цепи физиологических доказательств рефлекторной природы механизма всевозможных реакций организма, в том числе и патологических.

Всякое изучение строения тканей, органов и их систем с целью вскрыть общие закономерности структур, их составляющих, будет успешным, если в основу его положен исторический метод, если используются экспериментальные приемы. Только такое направление работы, которое мы всегда стремились развивать в исследованиях, позволило выявить функциональную обусловленность и в строении рецепторных аппаратов. Последние изучались в процессе развития, т. е. в динамике, с учетом влияний факторов внутренней и внешней среды организма, вызывающих реактивные состояния или патологические изменения рецепторов.

Выход в свет книг Т. А. Григорьевой «Иннервация кровеносных сосудов» (1954) и В. В. Португалова — «Очерки гистофизиологии нервных окончаний» (1955), а также опубликование В. В. Куприяновым (1955) части материалов своей диссертации, касающихся экс-

---

<sup>1</sup> См. А. Я. Ярошевский и В. Н. Черниговский. Вопросы нервной регуляции системы крови, Медгиз, 1953.

периментальной морфологии рецепторов сосудов малого круга кровообращения, облегчает мою задачу, освобождая от необходимости подробно останавливаться на общих, хорошо известных вопросах морфологии сосудистой иннервации, позволяя сосредоточить внимание на обобщении нового фактического материала, полученного лично и руководимым мною коллективом.

Пользуясь случаем, всем моим товарищам — сотрудникам и ученикам, принимавшим активное участие в этих исследованиях, приношу свою сердечную благодарность.

Особую признательность выражаю моему многолетнему помощнику, старшему лаборанту АМН СССР, М. Т. Мануйловой. Благодарю также много помогавших работе нашего коллектива художника Н. Л. Антонович и лаборанта З. К. Цветкову.

Приношу благодарность В. В. Астаховой за помощь мне при подготовке настоящей работы к печати.

Ленинград, март 1957.

*Б. Долго-Сабуров*

---

## ВВЕДЕНИЕ

Известно, что состояние медицинской науки в значительной мере зависит от уровня и степени развития биологии.

Для того чтобы «указывать клинике и притом деловито с полной компетенцией на целесообразный образ действия», как учил И. П. Павлов, основной задачей морфологии в ее стремлении наиболее широко познать закономерности строения организма является решительное сближение с физиологией и патологией, с практикой народного здравоохранения.

Уже в XIX веке практическая медицина весьма нуждалась в глубоких научных знаниях. Уровень старой физиологии, изучавшей функции отдельных органов в отрыве от целого организма, ее явно не удовлетворял. Недостаточный контакт морфологии и физиологии с клиникой тормозили развитие науки, оставляя практику без надежной теоретической основы.

Недостатки эти прежде всего отмечали основоположники отечественной медицины И. М. Сеченов, С. П. Боткин, А. А. Остроумов, опираясь на философию революционных демократов А. И. Герцена, В. Г. Белинского, Н. А. Добролюбова, Д. И. Писарева, Н. Г. Чернышевского.

Отечественная анатомия богата славными традициями своих связей с физиологией. Труды основоположников русской научной анатомической школы — Алексея Протасова, Петра Загорского — были посвящены разработке вопросов, близко стоящих к физиологии, к практической медицине. Основатель теоретической анатомии П. Ф. Лесгафт при объяснении им структур организма исходил главным образом из их функционального значения, учитывая влияние на его развитие факторов внешней среды.

Н. И. Пирогов, П. Ф. Лесгафт, В. Н. Тонков, пропагандируя и применяя практические физиологические подходы в анатомии, положили начало и экспериментальному направлению анатомических исследований.

О значении эксперимента в морфологии говорить не приходится. Как, например, возможно судить о роли в организме многочисленных сосудистых связей или, как их называют, анастомозов, образующих окольные пути тока крови и лимфы, имеющих огромное жизненное значение при расстройствах циркуляции, без приме-

нения эксперимента? Как возможно это решать без того, чтобы не воспроизвести искусственного нарушения кровообращения или лимфооттока у животного, чтобы хотя в приближенной степени выявить функцию сосудов коллатерального русла при жизни, т. е. связать норму с патологией?

Изучение иннервации того или иного органа в морфологическом смысле прежде всего имеет в виду выяснение всех взаимоотношений центра и периферии, всех звеньев рефлекторной дуги, т. е. полного «нервного прибора» по И. П. Павлову.

Процессы кровообращения и лимфооттока нельзя представлять без нервной регуляции. Нервы и сосуды, иннервация и васкуляризация органов составляют неразрывное единство. Существование одного без другого немыслимо. Этот принцип положен в основу развиваемого в последнее время учения о сосудистых и нервных связях организма. Любой сосуд нельзя представлять без нервного аппарата, афферентного или эфферентного, обеспечивающего его рефлекторные связи, без иннервационных механизмов его *vasa vasorum*, которые, как оказалось, имеют также нервные проводники. Изучение иннервации кровеносных и лимфатических сосудов имеет своей конечной целью овладеть регуляцией обмена веществ, этим наисущественнейшим явлением жизни. Познание всех нервнорегуляторных механизмов обмена веществ, овладение обменными функциями даст в руки врача возможность управлять ими, а следовательно, и изменять природу организма.

Задачи морфологии в области нервной и гуморальной регуляции должны быть прежде всего обращены к изучению как путей проведения импульсов к сосудистому руслу со стороны нервной системы, так и проводников различной рецепции от сосудов. Действия нервной и гуморальной регуляции неотделимы друг от друга, ибо происхождение и становление этих процессов в эволюции организмов взаимосвязаны.

Изучая деятельность сердца и сосудов, И. П. Павлов придавал особое значение выяснению регуляции кровяного давления. Понимание этого процесса раньше было весьма упрощенным. Так, например, И. Ф. Цион в курсе своих лекций (1873) говорил, что кровяное давление может внезапно изменяться от различных случайных обстоятельств, например, от большого количества жидкости, принятой внутрь организма.

И. П. Павлов не признавал вагус единственным регулятором кровяного давления, он считал область разветвления депрессорного нерва не единственной рефлексогенной зоной в сосудистой системе, предполагая наличие в ней других очагов и зон расположения чувствительных аппаратов. Предположение о наличии в организме добавочных афферентных путей сосудистых рефлексов, помимо проводников, относящихся к системе блуждающего нерва, подтверждается в последнее время открытием спинальной чувствительной иннервации ряда внутренних органов, включая некоторые области и сердечно-сосудистой системы.



Успехи физиологии в дальнейшей разработке идеи И. П. Павлова о саморегуляции кровообращения явились исторической предпосылкой для развития широкого фронта работ, направленных к поискам в стенках сердца и сосудов соответствующих нервных механизмов. Открытие последних значительно способствовало истинно научному обоснованию учения о нервной регуляции функций сердечно-сосудистой системы.

Говоря о факторах, управляющих кровообращением, о различных внешних и внутренних влияниях, подчеркивая значение последних (т. е. внутренних), И. П. Павлов имел в виду возбуждения, идущие от окончаний центростремительных нервов, роли которых он придавал решающее значение в физиологии рефлекторного акта вообще и сосудистых рефлексов в частности.

Представляя себе функцию чувствительных нервных окончаний в стенке сосудов как охранительных аппаратов, стоящих на страже постоянства уровня кровяного давления, он с глубоким интересом встречал каждое гистологическое открытие в этой области. Выступая в прениях по докладу А. С. Догеля «Об окончаниях чувствительных нервов в сердце и кровеносных сосудах млекопитающих», в 1897 г. И. П. Павлов говорил: «Физиологи с понятной радостью слышат об открытии окончаний чувствительных нервов в сердце, потому что это открытие показало воочию объект их рассуждений и предположений. То, о чем физиологи только воображали, делается теперь видимым; результаты физиологических исследований прекрасно совпали с данными гистологии, так как открытием чувствительных нервов в сердце объясняется существование сердечных рефлексов».

Отечественной наукой достигнуты большие успехи в изучении иннервации кровеносных сосудов и особенное место занимают труды, посвященные исследованиям рецепторного аппарата.

Еще в 1944 г. Б. И. Лаврентьев справедливо писал: «Можно с большим удовлетворением отметить, что самые важные факты, касающиеся нервных аппаратов сердца и сосудов, добыты русской наукой. Все, что по этому вопросу дано в зарубежной литературе, является, без всякого преувеличения, или повторением того, что сделано русскими учеными, или незначительным дополнением. Я имею в виду исследования русских школ: Арнштейна, Догеля, Миславского и других». Здесь необходимо отметить заслуги и самого Б. И. Лаврентьева, трудами которого и его учеников сделано много для разработки вопросов сосудистой иннервации.

Сбылось осуществление идей И. П. Павлова; его предположения о наличии множественных очагов средоточия рецепторов в стенке кровеносного русла полностью оправдались исследованиями настоящего времени. Но многого еще не хватало. Вот почему всякие новые факты в области иннервации сосудов, проливающие свет на природу нервных и гуморальных взаимоотношений в жизнедеятельности организма, должны заслуживать особого внимания.

В работе «О неполноте современного физиологического анализа действия лекарств»<sup>1</sup> И. П. Павлов пишет: «Эти окончания необходимо представлять как крайне разнообразные, специфические, подобно окончаниям нервов органов чувств, приспособленные каждое к своему своеобразному раздражителю механического, физического или химического фактора образования». Теперь, после многочисленных морфологических исследований, физиология может воочию убедиться в их реальном существовании.

Применение разнообразных методов в изучении рецепторов сосудов и внутренних органов открывает все новые и новые факты, рождающие новые идеи, способствующие не только развитию теоретической стороны учения об interoцепции, но и продвижению его в практику здравоохранения.

Проблемы сосудистой иннервации остаются до сих пор весьма актуальными. Эти вопросы не могут решаться без точных знаний ее проводников и периферических нервных аппаратов в стенке сосудистого русла, а также связей их с центральной нервной системой. Взять, например, такой практический вопрос, как изыскание средств к восстановлению кровообращения в анемизированной области, средств воздействия на ее нервно-сосудистый аппарат. Решение его останется безуспешным, пока не будут найдены реальные возможности от эксперимента на животных перейти к управлению нервной регуляцией кровообращения у человека.

Данные современной физиологии о значении афферентных систем внутренних органов, весь тот богатейший материал по чувствительной иннервации сердца и кровеносных сосудов, накопленный трудами главным образом наших отечественных морфологов, особенно в советский период, заставляют теперь по-новому представлять роль и значение рецепторных аппаратов сосудистого русла.

Внимание физиологии к афферентной иннервации органов, афферентным нервным аппаратам, весьма лабильным и реактивным, играющим огромную роль в эволюции организма, первыми принимающими на себя воздействие внутренней и внешней среды, вполне отвечает задачам современной науки.

Нарушения нервной регуляции давно уже объясняют нам причины происхождения различных патологических процессов.

Нарушения афферентной иннервации сосудов, могущей влиять, как известно, на тканевый обмен, вызывают глубокие расстройства жизнедеятельности организма (работы Т. А. Григорьевой и ее сотрудников, 1951—1957).

Сердечно-сосудистая система необычайно насыщена чувствительными нервными окончаниями, которые или рассеяны по самым ее разнообразным частям, или ограничены определенными очагами, составляющими собой так называемые рефлексогенные зоны или поля. Понятие очаговости, или зональности, конечно, условно, ибо

---

<sup>1</sup> И. П. Павлов, Труды V Съезда О-ва русских врачей в память Н. И. Пирогова, т. I, 1894, стр. 216.

со всяким новым исследованием границы строго определенной локализации рецепторов расширяются. Вряд ли можно возражать против предположения о том, что любая рецепторная область служит исходным пунктом рефлекса. Понятие «рефлексогенность», без сомнения, физиологическое, и оно оправдывается с каждым новым исследованием.

Мы теперь знаем, насколько богато сосудистое русло различных органов многообразными пусковыми механизмами. Помимо барорецепторов, теперь открыты термо- и хеморецепторы.

Как оказывается, рефлекторные влияния со стороны рецепторов сосудистого русла не ограничиваются только реакциями данной системы, т. е. сосудистой, но могут вызвать и глубокие изменения в деятельности мышц и даже центральной нервной системы «в том числе и коры больших полушарий» (В. Н. Черниговский, 1949). Наблюдения этих явлений побудили В. Н. Черниговского различать среди рефлекторных реакций, возбуждаемых рецепторами сосудистого русла собственные и сопряженные рефлексы.

Первые, начинаясь с рецепторных зон, или полей, сердечно-сосудистой системы, заканчиваются в ней самой, вызывая соответствующую реакцию со стороны кровообращения. У вторых, при исходном начале также в рецепторах сердечно-сосудистой системы, эффектором являются любые другие системы.

Такое «огромное поистине всеобъемлющее влияние, которое исходит со стороны рецепторных полей сердечно-сосудистой системы, настолько велико, что оно дает основание и выделить особую, вторую, афферентную, как мы предполагаем ее назвать, функцию сердечно-сосудистой системы» (В. Н. Черниговский, 1942).<sup>1</sup>

Эта только случайно или попутно учитываемая раньше афферентная функция сердечно-сосудистой системы получает сейчас огромное значение, приковывая к себе внимание широких кругов практической медицины. Отсюда видно, как расширяются наши представления о функции сосудов, какое особое значение приобретает их рецепторная иннервация, от нормального состояния которой зависит обмен веществ всех органов и тканей.

С этой точки зрения необычайно возрастает роль вен, имеющих наибольшую емкость из всех кровеносных сосудов. Легко себе представить то огромное суммарное влияние нервных импульсов, которые поступают по афферентным путям с различных вен. Недаром последние рассматриваются как широкое рефлексогенное поле. Однако до настоящего времени такие взгляды относительно вен могли высказываться главным образом на основании физиологических предположений. Что мы, например, знали несколько лет назад об иннервации вен? Морфологические сведения были весьма примитивны, хотя о веномоторной и веносенсорной функциях было давно известно. И в физиологии, и в клинике этим процессам издавна уже придают весьма важное значение. Морфологически обоснован-

---

<sup>1</sup> Успехи современной биологии, т. XXIII, вып. 2.

ное понятие о рефлексогенных зонах в венозной системе дано только теперь.

Для морфологов изучение коррелятивных связей внутри организма и отношений его со средой, поиски всевозможных регуляторных аппаратов, обеспечивающих его целостность, с учетом их эволюции, изменчивости и реактивности в различных условиях существования организма, всегда имели важное значение.

Вот почему разработку функциональной морфологии сосудистых и нервных связей следует считать особо актуальной. Было бы заблуждением полагать, что эти вопросы имеют частное значение.

Отечественная морфология в лице А. И. Бабухина и Н. М. Якубовича, К. А. Арнштейна и А. С. Догеля, В. М. Бехтерева, Д. Н. Зернова, В. П. Воробьева, Б. И. Лаврентьева, А. А. Заварзина и их учеников уже давно широко претворяла идеи нервизма в своих научных направлениях, принеших немалую славу нашей стране известными всему миру открытиями и достижениями.

В России много лет назад были заложены основы тесного содружества между физиологией и морфологией в изучении нервной системы, что является огромной заслугой отечественной биологии. Особенно такое направление было характерно для казанской школы в лице К. А. Арнштейна и Н. А. Миславского. Всем известно научное общение А. С. Догеля и И. П. Павлова; позже это нашло свое развитие в научном содружестве советских физиологов и Б. И. Лаврентьева и в многократных организациях совместных научных конференций морфологов и физиологов.

Успешная разработка сравнительной морфологии нервной системы, ее эмбриологии и гистогенеза нервной ткани способствует выяснению динамики ее структур и их изменений под влиянием факторов внешней среды. Широкое применение эксперимента, цитогистофизиологические и гистохимические исследования в нейроморфологии являются крупными достижениями. Они дают возможность выяснить происхождение некоторых иннервационных механизмов, изучить их реактивность и пластичность, регенерацию, что является важным для установления закономерностей процессов нервной регуляции не только в здоровом организме, но и в патологических условиях.

Разрешение этих вопросов в значительной степени зависит от подходов исследователя. Только разносторонность их, только сочетание и комплексирование различных методов наилучшим образом обеспечивают вскрытие внутреннего содержания структуры. На современном уровне знаний экспериментальный метод совместно со сравнительным и эмбриологическим способны в значительной степени разрешить стоящие перед морфологией задачи.

Так, например, сравнительное изучение гистологии вегетативной нервной системы показывает, что различия в строении ее узлов и межнейронных связей возможно объяснить только на основе эволюции. Всякая попытка построения так называемой типовой анатомии вегетативных нервных сплетений только путем макроскопического

изучения особенностей топографии узлов («концентрированный» или «рассыпной» типы) может привести к неправильным представлениям об истинном уровне их дифференцировки (И. Ф. Иванов). Вряд ли топографические особенности распределения нейронов в стволах симпатикуса (концентрированно или диффузно) обуславливают как угодно функциональные различия в проведении нервных импульсов.

Как можно судить о внутренних взаимоотношениях и связях в нервной системе только на основании изучения анатомических препаратов (даже безупречных в техническом отношении) нервных стволов, сплетений и пучков нервных волокон в мозгу посредством методов макроскопии или даже макро-микроскопии? В особенности это касается методики расщипывания или разволокнения, чем еще до сих пор пользуются, например, Н. И. Одноралов (1956—1957) и его сотрудники при изучении нервов, С. Б. Дзугаева (1949, 1952, 1953, 1957), Е. Людвиг и И. Клингер (E. Ludwig et I. Klinger, 1955), В. Н. Лаврентьев (1957) и др. при изучении проводящих путей в центральной нервной системе. Эти методы безусловно имеют важное значение лишь на первом этапе исследований.

Недостаточность таких подходов в свете современных требований науки вряд ли вызывает сомнения. Они угрожают отрывом формы от содержания, вместо того чтобы способствовать пониманию их в единстве и во взаимообусловленности. В погоне за блестящим препаратом часто упускается познание существа структурных связей. Методика, техника исследования нередко перерастают в самоцель.

Могучим средством для выяснения внутреннего содержания связей в нервной системе служат гистологический, эмбриологический и сравнительно-анатомический методы исследования, методы дегенерации и регенерации, раздражения и другие экспериментальные приемы, уже давно показавшие свою научную ценность.

Методы дегенерации дают возможность решить вопросы не только о внутреннем содержании тех или иных нервных связей, о направлении составляющих их проводников, но и о функциональной природе их.

Применение эксперимента, например, в изучении нервов сердечно-сосудистой системы позволило установить сегментарность иннервации различных сосудистых областей, топографию афферентных путей рефлекса с различных рецепторных зон, реактивность рецепторов и т. д.

Достижения современной морфологии в области сосудистой иннервации, в изучении природы рецепторов и открытии новых рефлексогенных зон и их связей с центральной нервной системой являются заслугами главным образом отечественной науки.

В истории физиологии и морфологии можно найти немало примеров тому, когда физиология шла впереди морфологии.

Еще не изучены структурные различия волокон центробежных нервов сердца, хотя И. П. Павловым давно установлено их качественное функциональное различие. Гистологическая природа этих проводников не сможет быть определена, пока мы не перейдем от мето-

дов хотя бы и детальной препаровки экстра- и интракардиальных сплетений к дальнейшему их исследованию с помощью экспериментальных подходов, начало которых уже имеется в ряде работ наших ученых (например Б. М. Эрез, 1955—1957) и особенно зарубежных (В. Нетлшип и Андерсон — W. Nettleship и. Anderson, 1936; и др.).

Мы еще до сих пор во многих случаях лишены возможности обосновать морфологически те или иные физиологические явления. Например, мысли о наличии чувствительных нервных окончаний во всех тканях были высказаны еще И. П. Павловым, что впоследствии нашло широкое подтверждение в трудах школы К. М. Быкова по интероцепции. И лишь позднее физиологические предположения подтвердились морфологическими исследованиями чувствительной иннервации Б. И. Лаврентьева, Н. И. Зазыбина, Н. Г. Колосова, Г. Ф. Иванова, в работах Т. А. Григорьевой, Е. К. Плечковой, В. В. Португалова, Б. А. Долго-Сабурова, В. М. Годинова, их учеников и сотрудников, а также и других, многое добавивших к старым находкам А. С. Догеля, А. Е. Смирнова, С. Е. Михайлова. Однако функциональные особенности рецепторов еще далеко не во всех случаях удалось связать с их конструкцией.

Сейчас, когда в морфологии доминирует эволюционное функциональное направление, когда эксперимент на животных все чаще и чаще находит себе применение в морфологических исследованиях, расхождений с физиологией становится все меньше.

Изучение структур при обязательном учете условий их существования, т. е. в единстве со средой, является весьма плодотворным. При этом, естественно, морфология вступает в тесный контакт с патологией. Давно уже применяя эксперимент на животных в морфологических исследованиях, мы искусственно воспроизводили патологию, создавая экспериментально-биологические модели.

Анатомы, к сожалению, еще мало обращаются к патологии человека, а между тем болезненный процесс часто вызывает такие изменения, получить которые в эксперименте не представляется возможным. Понимая неразрывность нормального и патологического как явлений единого порядка, значение патологии для понимания нормы трудно переоценить.

Наука не может ограничиваться только накоплением фактов и наблюдений, как это, например, было свойственно старой классической анатомии. Факты лишь тогда получают научно-практическое значение, когда они теоретически осмыслены. Правильное понимание структуры возможно прежде всего при обязательном условии изучения ее истории развития (в фило- и онтогенезе) в тесной и неразрывной связи с функцией.

Передовая наука исходит из интересов практики и развивается для ее потребностей. Лишь тогда, когда задачи исследования структуры будут связаны с потребностью практики, морфология будет подлинной наукой. Этому нас учит марксистско-ленинская философия. Так нам рисуются перспективы развития функциональной морфологии по павловским путям.

---

## ГЛАВА I

### НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ НЕРВНОЙ РЕГУЛЯЦИИ ФУНКЦИЙ КРОВЕНОСНЫХ СОСУДОВ

В настоящей главе не ставится задача освещения в какой-либо мере всех вопросов общей морфологии иннервации сердечно-сосудистой системы. Т. А. Григорьева в своей монографии (1954) представила довольно полную сводку знаний в этом направлении. Мы уже высказывали свое мнение об этой работе.<sup>1</sup> Сейчас имеется в виду выдвинуть основные, принципиальные вопросы данной проблемы.

Б. И. Лаврентьев в своей статье «Чувствительная иннервация внутренних органов» (1948) справедливо отмечал крайнюю недостаточность наших знаний в этой области, объясняя такое положение «отчаянным» увлечением вегетативной нервной системой. Это был период, «когда думали, что она является единственным центром и единственной системой, которая обслуживает внутренние органы». Отсюда рождались и ложные теоретические выводы о чувствительной иннервации кровеносных сосудов за счет вегетативных волокон; этим, может быть, объясняется и неуспех различных хирургических вмешательств на сосудах, различных операций типа симпатэктомии и т. п.

Рассмотрение наиболее важных проблем нервной регуляции кровообращения заставляет прежде всего остановить наше внимание на участии в этом центральной нервной системы, ее различных этажей и в первую очередь коры больших полушарий головного мозга.

#### О нервных центрах сердечно-сосудистой регуляции

Наблюдения из повседневной жизни человека, а также данные патологии уже давно позволили накопить достаточно материала, который с несомненностью свидетельствует о влиянии условий существования организма (т. е. внешней среды) на функции сердечно-сосудистой системы. Известны факты воздействий эмоциональных

---

<sup>1</sup> Б. А. Долго-Сабуров. По поводу книги Т. А. Григорьевой «Иннервация кровеносных сосудов». Арх. анат., гистол. и эмбриол., 1, 1956.

переживаний на ритм сердечных сокращений и на кровонаполнение сосудов, сужение или их расширение.

Указания на то, что головной мозг оказывает влияние на функцию сосудов можно встретить еще в старых работах Я. А. Дедюлина (1865) и И. Чешинина (1866).

Несколько позже В. Я. Данилевский (1874), В. М. Бехтерев и Н. А. Миславский (1886) уже более определенно высказывались об этом, связывая реакции сосудов с функцией коры мозга, в частности ее двигательной области и поверхности височных извилин. Впоследствии эти зоны все более расширялись (П. Д. Уолл и Г. Д. Девис — P. D. Wall and G. D. Davis, 1951).

Клинические наблюдения все чаще свидетельствуют о том, что различные очаговые поражения коры головного мозга сопровождаются не только расстройством мышечной деятельности и выпадением других каких-либо функций, но и нарушениями определенных сосудистых реакций (А. М. Гринштейн, 1946; Э. И. Курдина, 1949, а в последнее время Л. А. Корейша, 1952; и др.).

Особенно интересны в этом отношении работы (А. А. Рогов, 1947, 1949, 1951 и А. Т. Пшоник, 1952), показавшие условно-рефлекторный характер реакций кровеносных сосудов.

В. Н. Черниговским и мною в свое время (1947) наблюдалась заметная разница в восстановлении кровообращения на конечностях у собак в зависимости от их типа высшей нервной деятельности. Одни животные легко справлялись с последствиями операции, для других она являлась тяжелой травмой. С каким отделом коры мозга морфологически связываются эти процессы, точно не установлено.

В этом отношении представляют интерес работы М. Г. Привеса и его сотрудников (1947—1957), изучавших влияние на развитие коллатерального кровообращения и лимфооттока рентгеновых лучей при действии их на мозг, а также и таких операций, как экстирпация коры в премоторной области.

Считают, что до 80% волокон пирамидных путей принадлежат проводникам, связывающим кору мозга с различными подкорковыми висцеральными центрами, в том числе и сосудистыми. Посредством их-то и осуществляется корковое влияние на работу сердца и сосудов.

Известные в клинике сочетания сосудистых расстройств с гемиплегиями центрального происхождения указывают на тесную топографическую связь пирамидных путей с волокнами, проводящими импульсы от коры к центрам вегетативной иннервации. Данные об участии центров гипоталамической области и стриопаллидарной системы в регуляции вазоконстрикции противоречивы.

Кора мозга регулирует деятельность органов как единое целое — так понимал эти процессы И. П. Павлов.

Известно, что нарушение равновесия между возбуждательными и тормозными процессами в коре головного мозга у человека в ряде случаев ведет к временным или стойким расстройствам кровообращения.



Надо заметить, что затронутые вопросы касаются главным образом эфферентной иннервации сердца и сосудов. Проблема афферентной иннервации, вопросы взаимоотношений их периферических нервных аппаратов, т. е. рецепторов сосудистой системы с центрами головного и спинного мозга, и выяснение, таким образом, локализации «сосудистых» анализаторов в центральной нервной системе заслуживают особого внимания.

Экспериментально-морфологические исследования рецепторов венечных сосудов сердца, миокарда и аорты (Б. И. Лаврентьев, Е. К. Плечкова, Т. А. Григорьева и др.), работы Б. А. Долго-Сабурова, В. М. Годинова, Г. Ф. Малькова, В. В. Куприянова, И. Д. Лев и др., посвященные изучению рецепторов венозной системы, позволили впервые установить связи афферентных аппаратов этих сосудов с соответствующими отделами спинного и головного мозга, поставив, таким образом, вопрос о сегментарной чувствительной иннервации различных рецепторных зон и полей в сосудистой системе.

Учение о центрах сосудистой иннервации охватывает собой и вопросы местной регуляции кровотока. Изучение роли вегетативных узлов как своеобразных центров периферических рефлексов со стороны различных внутренних органов, в том числе и сосудов, заслуживает особенного интереса.

В связи с предположениями, высказанными еще давно А. С. Догелем, о чувствительной природе некоторых клеток периферических сплетений и узлов вегетативной нервной системы (так называемых клеток второго типа Догеля), некоторыми исследователями (И. Ф. Иванов, Н. Г. Колосов и их сотрудники) впоследствии неоднократно ставился вопрос о «собственном» чувствительном звене в вегетативной нервной системе. Предположение о рецепторном характере указанных выше нейронов имело под собой реальную почву. А. С. Догель проследил, как дендриты этих клеток образуют ветвления за пределами сплетения, а перицеллюлярные аппараты их нейрита оканчиваются на клетках первого типа. Последние он считал мотонейронами, аксоны которых образуют окончания на гладких мышцах. Казалось, все компоненты рефлекторной дуги были найдены. Впоследствии многие авторы подтверждали эти наблюдения. Так, в 1902 г. А. В. Немилов на основании изучения нервов кишечника амфибий представил убедительные факты в пользу предположений А. С. Догеля. Следя за ходом дендрита клетки второго типа, который может быть очень длинным и иметь мякотную оболочку, А. В. Немилов наблюдал, как этот последний образует типичные рецепторные аппараты в стенке кишки.

Позже (1908, 1909) то же самое наблюдал С. Е. Михайлов, а затем уже в наше время Н. Г. Колосов и Г. И. Забусов (1932). Г. И. Забусов и А. Ф. Сусликов (1937) видели чувствительные нейроны в составе нервных сплетений стенки пищеварительного тракта и желчного пузыря у млекопитающих. К аналогичным выводам пришел и

И. Ф. Иванов в результате своих с учениками многочисленных экспериментальных исследований (1930—1956).

И. М. Сеченов уже давно писал о том, что рефлекторные дуги могут замыкаться на различных уровнях нервной системы. Последующая физиологическая литература весьма богата данными, свидетельствующими о наличии рефлекторных дуг, замыкающихся в не центральной нервной системы.

В. Н. Черниговский (1944) приводит достаточно данных о местных рефлексах в организме. Подробно этот вопрос освещается в серии работ М. В. Сергиевского и его сотрудников (1947—1955). Известна роль узлов симпатической цепочки и солнечного сплетения в местных вазопрессорных реакциях рефлекторного порядка, которые, как показали эксперименты, могут совершаться и без участия спинного мозга (Гейманс и Букерт — Heumans C. et Bouckaert J., 1936; и многие другие). На местные аппараты рефлекторной деятельности указывала недавно И. А. Червова (1950) в своей диссертации об интрамуральных узлах предсердий, где она, обнаружив синаптические связи аксонов клеток второго типа Догеля с мотонейронами интрамуральных сплетений сердца, подчеркивает их значение для местной регуляции сердечной деятельности.

На основании многочисленных экспериментально-морфологических исследований последнего времени, убедительно показавших, что нейроны чувствительной висцеральной иннервации (в том числе и сосудистой) принадлежат чувствительным узлам соматической нервной системы, Т. А. Григорьева считает неправомерным употребление термина «чувствительный нейрон автономной нервной системы». По ее мнению, термин этот вносит путаницу в понятие о вегетативной нервной системе, состоящей, как обычно полагают, только из звеньев эфферентной иннервации. Мы не согласны с такой категоричностью в обсуждении этих вопросов. Нельзя игнорировать данные, свидетельствующие о рецепторной природе клеток второго типа Догеля. Участие их в составе местной рефлекторной дуги, где мотонейроном являются клетки первого типа Догеля с аксоном, оканчивающимся на гладких мышцах или на стенке кровеносного сосуда, вполне допустимо (И. Ф. Иванов, 1930, 1937, 1956; Н. Г. Колосов, 1928—1957; А. А. Милохин, 1956; и др.).

Одним из актуальных и до сих пор спорных вопросов, также связанных с местной регуляцией кровотока, является выяснение сущности аксон-рефлекса.

В лабораториях Б. И. Лаврентьева, Н. Г. Колосова при изучении структуры рецепторных аппаратов некоторых внутренних органов (кишка, мочевого пузыря, мочеиспускательный канал, сердце и др.) наблюдались рецепторы «двойного» или даже «тройного» назначения. Особенности окончаний рецепторного мякотного волокна в таких случаях выражались в том, что одна его веточка образовывала кустик в соединительной ткани стенки данного органа, другая же заканчивалась в адвентиции лежащего здесь рядом кровеносного сосуда. Такие рецепторы Б. И. Лаврентьев и его ученики

называли поливалентными. История «поливалентных» рецепторов начинается с работ А. Моррисона (A. Morrison, 1898, 1899).

Е. К. Плечкова, исследуя чувствительную иннервацию сердца и открыв рецепторы миокарда, неоднократно наблюдала, как одна веточка таких окончаний образовывала специальные намотки вокруг волокон миокардной мускулатуры, другая же оканчивалась в адвентиции стенки венечного сосуда.

Находились и такие рецепторы — А. С. Альтшуль (1940—1948), например, их видел в кишечнике кошки — в которых исходное афферентное волокно делилось на три ветви, каждая из них имела различное назначение. Так, одна образовывала окончания среди гладких мышц, другая — в адвентиции кровеносного сосуда, третья — среди нейронов ауэрбахового сплетения.

Б. И. Лаврентьев подобным рецепторам придавал очень большое физиологическое значение. Он полагал, что они играют роль в местной рефлекторной регуляции кровообращения. По его мнению, эти чувствительные окончания во внутренних органах служат морфологическим подтверждением концепции Бейлиса о возможности антидромного проведения импульсов к сосудам по афферентным проводникам; Б. И. Лаврентьев считал, что одна часть такого рецептора, получив импульс от сокращения мускульного волокна, посылает его далее, антидромно, к другой части рецептора, образующей окончание на кровеносном сосуде, рефлекторно вызывая его реакцию (расширение), минуя чувствительную клетку спинального узла. На этом основании Б. И. Лаврентьев считал найденным морфологический субстрат коротких аксон-рефлексов, осуществляющих регуляцию местного кровообращения. Обнаружение поливалентных рецепторов в настоящее время не редкость. Мы многократно видели картины таких окончаний и на своих препаратах.

Споры, которые сейчас возникают вокруг теории аксон-рефлекса, правомерны. Согласно рефлекторной теории, структурной основой нервной деятельности является рефлекторная дуга и непременное участие тела нервной клетки; поэтому истинное существование аксон-рефлекса у некоторых авторов вызывает сомнения.

Так или иначе, свойства некоторых рецепторных окончаний объединять в себе рецепцию со стороны различных тканей не должны казаться странными. Эти факты еще раз подчеркивают единство процессов в целостном организме, где очень часто трудно бывает одно отделить от другого без нарушения целостности и без создания, таким образом, искусственности отношений.

В связи с этим интересно упомянуть об особенностях рецепторной иннервации капилляров, на что обратила внимание Т. А. Григорьева, отмечая общность чувствительных окончаний капиллярного русла и окружающей его соединительной ткани, называя их сосудисто-тканевыми рецепторами. Эти наблюдения свидетельствуют о единстве афферентной иннервации сосудов и окружающих их тканей, обеспечивающем действительную общность регуляторных процессов обмена веществ.

## Эфферентная, вазомоторная иннервация

Знания, которыми располагает современная морфология, дают основания говорить об эфферентной, вазомоторной (вегетативной) и афферентной, чувствительной (соматической, или анимальной) иннервации сосудов. Это регуляция «подвижности» сосудов и их «чувствительности». Но остается еще очень важное свойство — проницаемость. Как осуществляется регуляция этой функции сосудов, какие существуют морфологические механизмы для ее реализации, мы пока не знаем. Думаем, что обнаружение нами так называемых аксозазальных синапсов в центральной нервной системе открывает перспективы для разработки этой проблемы в целом (Б. А. Долго-Сабуров, 1953—1957; А. С. Гусев, 1957; Н. Н. Златицкая, 1955, 1958).<sup>1</sup>

Сторонники деления вегетативной части нервной системы на симпатический и парасимпатический отделы, придерживаясь теории антагонистической иннервации, различают два вида эфферентных нервных волокон к сосудам — симпатические и парасимпатические.

Симпатические нервные сплетения стенки сосудов содержат в себе два рода эфферентных вазомоторных волокон. Одни из них — преганглионарные — образованы отростками вегетативных нейронов, расположенных в промежуточной зоне спинного мозга и в стволе головного мозга. Другие — постганглионарные — образованы нейронами клеток различных симпатических ганглиев (экстра-интрамуральных).

Эфферентные волокна сосудистой иннервации, возникающие из краниального и сакрального отделов парасимпатикуса, проходят в составе некоторых нервов, распределяясь в сосудах лишь только ограниченных областей. Например, блуждающие нервы содержат в своем составе парасимпатические преганглионарные волокна, оканчивающиеся перицеллюлярными сплетениями на ганглиозных клетках в стенке полых и легочных вен вблизи сердца. Nn. pelvicі содержат проводники парасимпатической иннервации сосудов тазовых органов (по данным Н. Г. Колосова и др.).

До недавнего времени в учении о вазомоторной иннервации оставался спорным вопрос о наличии ганглиозных нервных клеток, нейронов вегетативной нервной системы в составе сосудистых нервных сплетений. Сейчас это не вызывает сомнений. Странно, что Ф. Штёр мл. считает крайней редкостью наличие нервных клеток по ходу кровеносных сосудов, выявив, как он пишет, за много лет работы только однажды одну маленькую ганглиозную клетку в адвентиции артерий. По его мнению, ганглиозные клетки встречаются в адвентиции сосудистой стенки «разве только у артерий больших полостей и то крайне редко». По нашему мнению, такая точка

---

<sup>1</sup> См. ниже предположения о функции так называемого аксессуарного волокна.

зрения не соответствует действительности. Этот вопрос мы рассмотрим специально.

Сведения об окончаниях постганглионарных волокон в мускулатуре стенки кровеносных сосудов весьма скудны. Главную причину этого следует искать в трудности их выявления существующими в настоящее время нейрогистологическими методами, хотя и дающими весьма успешные результаты при выявлении других компонентов сосудистой иннервации. Как будет сообщено ниже, в последнее время (Б. А. Долго-Сабуров, В. М. Годинов, В. В. Куприянов, И. Д. Лев и др.) показаны вполне убедительные картины окончаний преганглионарных волокон на нервных клетках в стенке различных вен человека и кошки, образующих типичные перицеллюлярные аппараты. Эти наблюдения не только свидетельствуют о наличии нервных клеток в наружных слоях адвентиции крупных вен, но представляют еще лишние доказательства реальности межнейронных синапсов и в этой области.

Мнение о том, что каждая клетка кровеносного сосуда непосредственно связана с элементами нервной ткани, основано на ложном представлении о синцитиальном строении периферической нервной системы в виде пресловутого *terminalreticulum*, что многократно отмечалось Б. И. Лаврентьевым и его учениками.

Ф. Штёр и его школа в последние годы продолжают развивать свои старые представления. Отрицательное отношение к этой теории, согласно которой нервная сеть подобно вуали оплетает каждую клетку кровеносного сосуда, ни в коей мере не отвергает бесспорного положения об интимной связи сосудистой и нервной систем между собой. Наличие нервной ткани имеется не только в артериях крупного калибра, но также среднего и мелкого, вплоть до конечных артериол. Капилляры имеют сосудисто-тканевые рецепторы. Наличие эффекторных окончаний в стенках общего капиллярного русла тела в настоящее время оспаривается (Т. А. Григорьева). Этот вопрос требует детального рассмотрения.

Многочисленные наблюдения Б. И. Лаврентьева, Н. Г. Колозова, Е. К. Плечковой, И. Ф. Иванова, Н. И. Зазыбина, Г. Ф. Иванова и др. достаточно свидетельствуют об иннервации капилляров.

Опыты А. Крога (A. Krogh, 1929) давно показали, что раздражением нервов можно вызвать стойкое сокращение капиллярного русла, с полным закрытием его просвета. Мы согласны с тем, что не следует рассматривать нервы капиллярного русла изолированно от нервов окружающей их ткани. Всякое обнаружение нервного волокна или пучка нервных волокон по ходу капилляров еще не всегда свидетельствует об истинной функциональной (т. е. синаптической) связи этих образований; возможно, отношения здесь только топографические.

Теперь уже известны нервы артерио-венозных анастомозов (Е. К. Плечкова, Х. Нонидец, А. С. Шубин и др.), привлекающих к себе в последнее время все большее внимание наших и зарубежных авторов.

Широкое распространение нервных клеток по ходу вегетативных нервов, а также наличие в их составе и афферентных проводников, крайне затрудняют экспериментальные попытки выделить во всем этом сложном комплексе эфферентные постганглионарные волокна. А. Я. Боровской (1935) с помощью экстирпации верхнего шейного узла симпатической цепочки, дополненной перерезкой послеузловой ее части (крайнее узла), удалось вызвать перерождение постганглионарных волокон и их окончаний на кровеносных сосудах мигательной перепонки у кошки. Успех опыта перерождения постганглионарных волокон был обеспечен удачным выбором объекта исследования, позволяющего произвести относительно изолированную травму требуемых волокон.

Получение убедительных картин перерождения окончаний вазоконстрикторных волокон затрудняется сложностью, возникающей при необходимости отличить их от одиночных безмякотных волокон рецепторных аппаратов, ветвления которых иногда весьма напоминают собой окончания постганглионарных волокон.

Только сочетание анатомических исследований с опытами на животных, гистологический анализ процессов перерождения волокон, наступающих после перерезки нервов, лучше всего решает задачи выяснения истинных источников иннервации той или иной сосудистой области. Всякие предположения о функциональной (а не топографической) связи того или иного нервного сплетения в стенке сосуда с его тканевыми элементами становятся достоверными только тогда, когда удастся обнаружить перерождение волокон и окончаний их внутри стенки этого сосуда. Так называемые сосудистые нервы на самом деле часто только следуют вдоль сосуда, направляясь к какому-либо другому органу, т. е. являются в таких случаях его временными спутниками.

### О вазодилататорах

Вопрос о вазодилататорах крайне запутан. Морфологически процесс расширения сосудистого русла до сих пор не находит себе объяснения. Действительно, мы не знаем в стенке сосудов таких структур, которые можно было бы считать обеспечивающими явление дилатации. Физиологически процесс этот не вызывает никаких сомнений, участие в нем нервной системы установлено уже давно, со времени классических опытов Клода Бернара, показавшего расширение кровеносных сосудов в результате паралича мускулатуры их стенки, наступившего после перерезки симпатического ствола. Хорошо известны также и прямые доказательства сосудорасширяющего действия нервной системы, многократно показанного на сосудах подчелюстной железы при раздражении барабанной струны или околоушной железы при раздражении ушно-височного нерва. Еще со времени опытов А. Вульпиана (A. Vulpian, 1875) и др. мы знаем, что раздражение язычного и языкоглоточного нервов у собаки вызывает явное расширение сосудов языка данной

стороны. Классическим примером сосудорасширяющих нервов являются nn. pelvici (erigentes). Давно установлено сосудорасширяющее влияние афферентной, чувствительной, иннервации, показанное на многочисленных примерах расширения сосудов после раздражения чувствительных нервных проводников, особенно задних корешков спинного мозга. Впервые на это было обращено внимание еще русскими исследователями Я. А. Дедюлиным (1865, 1868) и Н. М. Верзиловым (1898). В. Бейлис (1923) предложил свою теорию антидромного проведения сосудорасширяющего импульса по чувствительным волокнам для объяснения дилатации сосудов, наступающей при раздражении задних корешков. Ряд исследователей объясняли сосудорасширяющий эффект раздражения задних корешков наличием в них специальных эфферентных волокон парасимпатической природы.

В 1922, 1929 и 1931 гг. Кен-Куре и его сотрудники опубликовали серию работ, в которых они на основании большого числа опытов доказывали наличие в задних корешках значительного количества (до 40%) тонких центробежных мякотных волокон. Волокна эти, по мнению Кен-Куре, парасимпатические, берут начало от клеток, рассеянных в тораколумбальном отделе спинного мозга (так называемый «грудной парасимпатикус»). Аксоны их, покидая спинной мозг в составе дорсальных корешков, образуют, как считают авторы, синапсы со специальными нейронами парасимпатической природы, якобы расположенными в спинальных ганглиях. На наличии их особенно настаивал в свое время венгерский анатом Ф. Киш (F. Kiss, 1932). Так создалось представление о дополнительном пути эфферентной иннервации, аналогичном эфферентным путям краниального и сакрального парасимпатикуса.

Б. И. Лаврентьев и ряд зарубежных авторов уже высказывали скептическое отношение к теории спинального парасимпатикуса. По мнению Б. И. Лаврентьева, наблюдения, которые побудили Ф. Киша выделить из состава чувствительных клеток спинальных ганглиев еще и нейроны парасимпатической природы, основаны на артефактах в результате погрешностей методики. Что же касается эфферентных волокон в задних корешках, то на основании большого опыта Б. И. Лаврентьев вполне справедливо говорит: «Нам всегда казались слабыми морфологические обоснования для существования центробежных волокон, идущих через задние корешки».

В. Ю. Первушин (1953, 1955) для решения вопроса о наличии эфферентных волокон в составе задних корешков спинномозговых нервов, повторив опыты Б. С. Дойникова, применил эксперимент, известный под названием «опыта Стенсона». Сущность его заключается в том, что временное нарушение кровотока в брюшной части аорты вызывает у кролика гибель нервных клеток серого вещества спинного мозга, клетки же межпозвоночных узлов при этом сохраняются. При такой изолированной гибели нервных клеток серого вещества и, следовательно, вторичном перерожде-

нии их отростков можно было бы с достаточной точностью выяснить вопрос о существовании эфферентных заднекорешковых волокон.

На основании гистологического изучения материала В. Ю. Первушин пришел к заключению, что в задних корешках у кроликов отсутствуют центробежные волокна, все заднекорешковые волокна, мягкотные и безмякотные, являются афферентными, т. е. отростками клеток спинномозговых узлов.

Так обстоит вопрос с предположением о наличии в дорсальных корешках вазодилататоров парасимпатической природы. Проблема морфологического обоснования механизма вазодилатации остается не решенной до настоящего времени. Все соображения и умозаключения исследователей в этом направлении до сих пор имеют гипотетический характер, хотя догадки высказываются по настоящее время. Факты антидромного, сосудорасширяющего влияния афферентных волокон, окончаниями которых пронизаны все сосуды, в том числе и капилляры, остаются непоколебленными.

Проблема вазодилатации нераздельно связана с вопросом о двойной, антагонистической вазомоторной иннервации. Представляя себе симпатические вазоконстрикторные механизмы, вполне естественно было допустить мысль о том, что и парасимпатическая нервная система также участвует в эфферентной иннервации сосудов. И. Ф. Иванов, Т. Н. Радостина (1935), Н. Г. Колосов и Г. А. Поликарпова (1935) на основании экспериментально-морфологических исследований нервного аппарата пищеварительного тракта пришли к твердому убеждению, что нервные сплетения по ходу кровеносных сосудов внутри стенки кишечника содержат в себе не только постганглионарные симпатические волокна, но также и отростки клеток первого типа Догеля, образующие окончания на этих сосудах. Клетки первого типа Догеля в интрамуральных нервных сплетениях давно уже относят к парасимпатической нервной системе. Это дало основание указанным выше авторам считать несомненным участие также и парасимпатикуса в иннервации кровеносных сосудов, признавая, таким образом, как бы «двойную» эфферентную регуляцию кровотока.

Представления, которые существовали в недавнем прошлом, об антагонизме между симпатикусом и парасимпатикусом сейчас в корне изменяются (А. В. Соловьев, 1949). Изменились взгляды и на «двойную», так называемую антагонистическую, эфферентную иннервацию кровеносных сосудов. Так или иначе прежнее упрощенное понятие об антагонизме сменилось взглядом на сложные взаимоотношения между симпатикусом и парасимпатикусом, куда, кроме антагонизма, входит и синергизм.<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup> См. более подробное обсуждение этого вопроса: Б. А. Долго-Сабуров. Современные классификации автономной нервной системы. Сб. под ред. К. М. Быкова, посвящ. пробл. нейрогуморальн. регул., Л., 1941.



Т. А. Григорьева в своей монографии (1954) поставила себе тяжелую задачу в какой-то мере попытаться подойти к разрешению проблемы вазодилатации. Предполагается наличие двойного механизма, обеспечивающего расширение сосудов. По ее мнению, с одной стороны, сокращение особо расположенных мышечных элементов в стенке артерио-венозных соустьей и в сфинктерах начальных отделов вен, а с другой стороны, тормозное состояние функций мотонейронов вегетативных узлов, посылающих двигательный импульс сосудам, могут в сочетании одного с другим обуславливать механизм расширения их просвета. Все это, однако, догадки, которые могут оспариваться.

---

## ГЛАВА II

### РОЛЬ ВЕН В КРОВООБРАЩЕНИИ. ОБЩИЕ ЛИТЕРАТУРНЫЕ ДАННЫЕ ОБ ИХ ИННЕРВАЦИИ

Вопросы нервной регуляции венозного кровообращения мы оставили до настоящей главы, специально посвященной началу рассмотрения этой проблемы. Можно сказать, что только в последние десятилетия стали появляться исследования, приковывающие внимание к биологическим свойствам вен в широком смысле, к выяснению роли их в кровообращении и общего значения для организма как в нормальных, обычных условиях его существования, так и в патологических состояниях.

Был период, когда венозная система долгое время оставалась в тени. Один из сотрудников М. В. Яновского, уделявшего большое внимание венозному кровообращению, Б. К. Персиянинов (1912), писал: «Изучение венозного давления при застойных явлениях заставляет предполагать, что вены играют большую роль в регуляции кровообращения, чем это обыкновенно полагают. Желательно, чтобы вены не оставались пасынком в науке, как до сих пор, а наравне с общей сосудистой системой служили предметом изучения»...

Если заглянем в любой учебник физиологии, даже из наиболее пространных, то увидим, что в то время как артериям посвящаются целые главы, венам уделяют лишь немногие страницы. Позже такое положение стало изменяться, хотя во многом еще наши знания в этой области до последних лет были весьма ограничены.

В 1930-х годах начались исследования школы В. Н. Шевкуненко по систематическому изучению типовой анатомии венозной системы. Появились монографии К. Франклина (K. Franklin, 1937), А. Михеллацци (A. Michelazzi, 1933) и наших соотечественников: Г. А. Малова (1932), В. А. Вальдмана (1947) и Н. А. Куршакова (1947), работы Ф. Д. Василенко (1952—1956), Н. В. Данилова (1941, 1952), освещающие, однако, преимущественно вопросы физиологии и патологии венозного кровообращения. Хотя рождение идей нервизма и относится ко второй половине XIX века, распространение их на изучение венозной системы шло крайне медленно. Достаточно сказать, что в упомянутых выше монографиях строению первого аппарата вен уделено всего несколько строчек.

Начало планомерных анатомических исследований венозной системы и, в частности, иннервации вен было положено в нашей стране, как мы уже отметили, серией работ В. Н. Шевкуненко и его учеников (Ф. И. Валькер, А. С. Вишневецкий, К. А. Григорович, Г. З. Инасаридзе, Д. Н. Лубоцкий, А. Н. Максименков, Е. М. Маргориц, А. В. Мельников, А. П. Попов, В. А. Павленко, М. А. Сресели, Г. Р. Хундадзе, И. В. Цагарейшвили и др.). В работах, которые посвящались иннервации различных сосудов, обращалось внимание прежде всего на места подхода нервов к венам и источники их происхождения. Выяснилось, что последние одинаковы для артерий и вен — редко они различны. Иннервация артерий и вен анатомически взаимосвязана. Нервы вен грудной и брюшной полостей происходят из узлов симпатической нервной системы и ее периферических сплетений, а на конечностях — преимущественно из смежных с сосудами периферических нервных стволов.

Наши знания по анатомии венозного русла у человека значительно расширились в результате исследований кровоснабжения стенки различных вен (работы нашего коллектива — А. Т. Акиловой, Р. А. Войнер, А. И. Головинского, А. С. Гусева, Н. Н. Златицкой, 1945—1957). Интересные данные по этому вопросу получены также В. А. Белянским (1949—1957). Современные представления об интраорганных венах во многом обязаны работам, посвященным изучению венозного депо костного мозга и вообще вен кости (Г. М. Шуляк, Г. Ф. Всеволодов, Ю. Шестов, Ф. П. Маркизов и его сотрудники — В. П. Кучерова, И. К. Пржездецкая, Н. Д. Филатова и др.), а также работам Ф. П. Маркизова по анатомии вен органов пищеварительной системы (1951—1957).

Экспериментально-морфологические исследования пластичности вен в условиях развития окольного кровотока также дополняют наши знания о биологических свойствах венозного русла (работы А. С. Султанова, 1940; Ф. В. Судзиловского, М. В. Шипова, М. В. Шепелева, В. В. Кунцевича, А. Г. Федоровой, М. О. Финкельштейн и др., 1952—1957).

Клиническая медицина давно уже располагает многочисленными доказательствами депонирующей роли некоторых отделов венозного русла. Известны факты, свидетельствующие о регулирующем значении вен для общего кровообращения, о несомненной взаимной координации функций артериальной, венозной систем и сердца. Появились ценные исследования, согласно которым венозное давление, тонус вен, зависящие от так называемой венопрессорной функции, имеют огромное значение для крово- и лимфооттока, а следовательно, и для обмена веществ организма в целом.

Рассматривая факторы, регулирующие приток крови к правому предсердию, в свете последних экспериментальных и клинических данных, следует признать, что сократительная способность мускулатуры стенки вен, обуславливая их двигательную (веномоторную) функцию, играет большую роль в подаче крови к правому предсердию (В. А. Вальдман, 1947).

Гольвитцер-Мейер (Kl. Gollwitzer-Meier) в многочисленных исследованиях показала, что ритмические колебания венозного давления у собак имеют центральное происхождение; они исчезают после перерезки спинного мозга, т. е. после нарушения эфферентной иннервации вен. Совершенно ясно, что все эти процессы немыслимы без участия нервной регуляции.

В настоящей главе мы коснемся лишь общих вопросов, главным образом освещающих венопрессорную функцию, депонирующую роль венозной системы и ее значение как широкого рефлексогенного поля.

Венозное русло, во много раз превышающее объем артерий, привлекает к себе внимание исследователей с различных точек зрения: физиологической, фармакологической и клинической. Известно, что вены весьма различны по своему происхождению в разных частях тела, по строению составляющих их компонентов, весьма разнообразны также и в функциональном отношении. Однако функция вен в различных отделах венозной системы зависит не от типовых особенностей архитектуры венозных сетей, венозных магистралей или сплетений, как это некоторые считают. Разнообразие в строении венозного русла, как показали клинические и экспериментальные наблюдения, обусловлено функционально и исторически. «Достаточно сопоставить рядом, например, *v. saphena* и *plexus urogenitalis* или же *v. glutaea* и *plexus vertebralis*, для того чтобы убедиться в этом» (В. Н. Шевкуненко и А. Н. Максименков, 1936). Мы полагаем, что венозный тонус и активное продвижение крови по венам, их депонирующая и прессорная функции прежде всего зависят от нервной регуляции, что до последнего времени оставалось почти не освещенным в науке. Многие факты были просто неизвестны.

Мы рассмотрим прежде всего веномоторные реакции и функции вен как широкого рефлексогенного поля. Последнее заслуживает особого внимания в связи с тем, что современные представления о рефлексогенных зонах в сосудистой системе основаны главным образом на изучении рецепторной функции артерий. Физиология давно уже располагает данными о рефлексах и со стороны вен.

Вскоре после открытия мышечной ткани в стенке кровеносных сосудов Б. Штиллингом (B. Stilling, 1840) было сообщено о том, что симпатикус является тем нервом, который обуславливает тонус сосудов и вообще регуляцию движения крови по ним. Им же был впервые создан термин «вазомотор». Раньше его еще Г. Валентин (G. Valentin, 1839) писал, что различные сосуды могут сокращаться под влиянием раздражения соответствующих нервов, сделав такой вывод на основании экспериментально вызванного им сокращения задней полой вены лошади путем раздражения брюшного отдела симпатического ствола.

Впоследствии Ф. Гольц (F. Goltz, 1864) доказал широкое влияние центральной нервной системы на вены и таким образом подтвердил смелые догадки Дж. Гунтера (J. Hunter, 1837), впервые выска-

завшего предположения о веномоторной функции. Вслед за этими сообщениями появились многочисленные исследования, доказывающие наличие двигательных реакций венозных сосудов. Они окончательно утвердили убеждение в реальности венопрессорной функции и ее роли в кровообращении. Эта функция вен имеет весьма существенное значение для оттока крови от тканей, обеспечивая ее нормальный приток к сердцу, а следовательно, и его минутный объем. Отсюда понятно, насколько важными представлялись задачи выяснения нервной регуляции этих процессов и прежде всего исследования тех структурных механизмов, которые обуславливают эффекторные функции вен. Интересно было изучить и реакции последних на всевозможные раздражители.

Принимая во внимание разнообразие строения и функций венозного русла в разных отделах тела, легко предположить особенности тех механизмов, которые обеспечивают двигательные реакции вен. Это касается прежде всего эластической стромы и мускулатуры их стенки. Распределение эластической ткани и мышечных элементов, их взаимные отношения в стенке различных вен весьма неодинаковы, что, естественно, обусловлено их функциональной неоднородностью.

Существующие литературные данные по этому вопросу довольно скудны и противоречивы. Так, например, по мнению некоторых авторов, стенки вен костей, твердой мозговой оболочки, большинства вен мягкой мозговой оболочки, вен сетчатки, вен селезеночных балок, вен материнской части плаценты, вен ногтевого ложа и стенки венозных пространств эректильных органов вовсе лишены мышечной ткани (Гольвитцер-Мейер). Другие оспаривают это положение. Так, Эбнер (V. Ebner, 1902) относит яремные вены к безмышкульным сосудам, а Менерт (E. Mehnert, 1888), Найто (Naito, 1913), Гохрейн (M. Hochrein, 1932) и Зингер (B. Singer, 1927), напротив, считают, что стенка их содержит хорошо выраженные мышечные пучки и т. д. Вообще, большинство вен являются сосудами мышечного типа.

Точно установлена разница в распределении продольной и циркулярной мускулатуры в стенке различных вен. Известно, например, как отчетливо выражен и сильно развит продольный мышечный слой по сравнению с циркулярным в стенке вен воротной системы, содержащей около 10% всей венозной крови организма и имеющей наибольший уровень давления по сравнению со всеми другими отделами венозной системы. Напротив, в стенке полых вен с минимальным уровнем кровяного давления продольная мускулатура выражена слабее, там преобладает развитие циркулярных пучков мышечной ткани. В устьевых отделах полых вен, так же как и в легочных венах, в наружных слоях их стенки в большом количестве имеется поперечнополосатая мускулатура, продолжающаяся из миокарда предсердий. Особо богато развит мышечный слой в венах конечностей, причем в нижних больше, чем в верхних. По отношению ко многим венам не приходится говорить о компактном мышечном слое их стенок, как это принято различать в стенке артерий. Пучки гладкой мускулатуры часто распределяются весьма беспоря-

дочно, образуя как бы сети, петли которых заполнены соединительной тканью; последняя является преобладающим структурным элементом стенки вен. Недаром самая толстая оболочка их — адвентиция.

Рассматривая различные причины, способствующие движению крови по венам, не приходится ограничиваться только собственными механизмами самих вен. Двигательной функции вен, как мы знаем, в значительной мере способствуют и другие факторы, как то: *vis a tergo*, присасывающее действие грудной клетки (дыхание), сокращение диафрагмы, так же, впрочем, как и всей скелетной мускулатуры, перистальтика кишок (для вен внутренностей), пульсация смежных с венами артериальных стволов, наконец наличие клапанов в венах. В связи с различным положением, занимаемым разными венами в теле четвероногих животных и человека, при ортоградном положении его тела, строение эффекторных механизмов венозной стенки, обеспечивающих веномоторную функцию, главным образом степень развития в ней мышечной и эластической ткани и их взаимные распределения, различны в зависимости от физиологических условий.

Поэтому при анализе всякого рода двигательных реакций со стороны вен, наступающих в результате нервных влияний, идущих ли из центров веномоторной иннервации, или поступающих к венам с периферии, необходимо учитывать и особенности строения их эффекторных аппаратов. Надо думать, что реакция вен в значительной степени обуславливается своеобразием строения нервно-мышечных отношений в ее стенке. Функция мускулатуры вен, находясь под влиянием ее эфферентной иннервации, не только обуславливает движение крови по венам, приток ее к сердцу и его минутный объем, как уже отмечалось выше, но и поступление крови в венозные депо. При нарушении иннервации функции эти, естественно, расстраиваются, и депонирующая роль вен утрачивает свое значение.

Многочисленными исследованиями в настоящее время накоплен уже большой материал, свидетельствующий о двигательной, пресорной функции вен. Разнообразные влияния, идущие из внутренней среды организма и извне его вызывают всевозможные реакции эффекторных механизмов венозной системы. Недаром последняя рассматривается как мощный эффекторный аппарат. Известны веномоторные реакции на механические раздражения. Растяжение вен, постукивание или легкие удары по ним вызывают сокращение или, напротив, расширение их.

Так, например, по данным К. Франклина (1933), К. Франклина и А. Мак Лахлина (К. I. Franklin a. A. D. McLachlin, 1936), задняя полая вена у кроликов и кошек настолько чувствительна к механическому раздражению, что при диаметре в 5 мм она может сокращаться до 1 мм. Наружные яремные и бедренные вены кошки также весьма сократимы. Веномоторная реакция наступает также в результате действия  $\text{CO}_2$ , различных кислот и щелочей, адреналина, изменений pH и т. д.

Наибольший интерес для нас представляют доказательства веномоторных реакций, полученных в результате прямых раздражений различных нервных стволов.

Первые наблюдения о сужении просвета вен, как реакции на прямое электрическое раздражение сделали Молл (F. Mall, 1892), Томпсон (I. M. Thompson, 1893), Баркрофт (F. Barcroft, 1898) и др., экспериментально показавшие наличие сосудосуживающих нервов, идущих к венам задней конечности. При раздражении их у собак, кошек и кроликов наступают ясно видимые сужения просвета вен, иногда до полного его исчезновения. Интересующихся специально этим вопросом мы отсылаем к работе Донегана (J. F. Donegan, 1921).

Получены доказательства сокращения *v. saphena* при раздражении седалищного нерва или сужения просвета наружной яремной вены при раздражении шейного симпатического ствола. То же установлено и в отношении вен внутренних органов (селезеночной, брыжеечных и полых вен) и т. д. Следует подчеркнуть, что этими опытами точно топографически устанавливались и источники вазоконстрикторных волокон, покидающих спинной мозг на уровне различных сегментов (Франклин).

Особенный интерес представляет вопрос о «венозном тонусе», привлекающий к себе в настоящее время большое внимание. Ослабление венозного тонуса, как на это обратил внимание еще Лоуер (Lower, 1669; цит. по Франклину, 1937) в своем трактате «De corde», отрицательно отражается на деятельности сердца. И только Ф. Гольц впервые высказал предположение о влиянии нервных импульсов на состояние тонуса венозной стенки.

Как известно из классических опытов Гольца с «постукиванием» кишечника, вызывающим четырехкратное увеличение калибра кишечных вен, переполнение их кровью приводит к венозному застою в портальной системе и, следовательно, ослаблению притока крови к сердцу. Тонус вен кишечника, однако, вскоре восстанавливается и кровообращение возобновляется, если сохраняется целостность спинного или продолговатого мозга. Зависимость венозного тонуса от центральной нервной системы из опытов Гольца очевидна. Он не исключал возможность того, что центры нервной системы, расположенные выше продолговатого мозга, также влияют на венозный тонус, однако фактических доказательств этого им не представлено. Д. Хукер (D. Hooker, 1918) впервые продемонстрировал зависимость венозного тонуса от нервной системы у млекопитающих.

Рефлекторная реакция вен широко известна не только в физиологии, но и в практической медицине. Считается, что «рефлекс на вены» возможно получить из различных частей организма (Гольвитцер-Мейер, 1932). Установлена рефлекторная связь между синокаротидной зоной и венозной системой. Е. Кох и М. Нордманн (E. Koch u. M. Nordmann, 1928) нашли, что раздражение синусного нерва вызывает расширение брыжеечных вен. Гольвитцер-

Мейер и Шальте отмечают, что давление в венах воротной системы обычно падает при раздражении спусного нерва. Эти и подобные им исследования указывают на то, что стенки венозного русла содержат эффекторные механизмы для рефлексов с синокаротидной и аортальной рефлексогенных зон. Опыты с раздражением депрессора также показывают рефлекторные реакции некоторых вен.

Специальные мозговые центры веноmotorной иннервации не установлены. Вряд ли они отделимы от общих сосудистых центров, тем более, что функции всех частей сердечно-сосудистой системы сочетаны между собой и координируются нервной системой как единое целое. Существуют, как мы уже писали, и местные реакции сосудов, обусловленные местными периферическими центрами. После исследований М. В. Сергневского (1947—1955) и его лаборатории, вопрос этот теперь не вызывает сомнений.

Переходим к освещению некоторых сторон веносенсорной функции. Еще в XIX веке Гублером (Gubler, 1850) была замечена особая чувствительность вен тыльной поверхности кисти в ответ на их механическое раздражение. Данные о наличии в венах болевой чувствительности противоречивы.

Так, Мониз, Карвало, Лима (E. Moniz, L. Carvalho a. A. Lima, 1931) обнаружили неодинаковую болевую реакцию при раздражении вен. Иодистый натрий при концентрации 30%, впрыснутый в вены руки и ноги вызывал резкую боль. Введение этого раздражителя в двойной концентрации в яремные, подключичные и верхнюю полую вены указанной выше реакции не вызывало. Старые наблюдения Биша (Bichat) давно уже показали, что перевязка вены или раздражение ее внутренней поверхности безболезненны.

По современным данным, венозная система является не только областью эффекторных реакций, но она и сама служит исходным пунктом рефлексов, оказывающих влияние на различные физиологические системы организма. Недаром вены в последнее время рассматриваются как широкое рефлексогенное поле. Первые обстоятельные сведения в этом направлении были даны Бейнбриджем (F. A. Bainbridge) в 1915 г., получившим рефлексорное изменение сердечной деятельности у животных при механическом растяжении стенки полых вен в области впадения их в правое предсердие путем введения дефибрированной крови и рингеровской жидкости. К. Сасса и Х. Миязаки (K. Sassa a. H. Miyasaki, 1922) подтвердили и расширили данные Бейнбриджа, показав, что эффект его рефлекса зависит от тонуса блуждающих нервов. Для более точной локализации рефлексогенного поля в указанной зоне они вводили резиновый баллончик (в спавшемся состоянии) в различные участки венозного русла, от яремной вены к обеим полым и в предсердие. Раздувая его постепенно и вызывая им последовательные местные растяжения стенки вен, они установили наиболее чувствительные зоны, получая с них соответствующие рефлексы. По их мнению, участки вен, наиболее удаленные от сердца, свободны от рецепторов.



Интересные исследования interoцептивной функции венозной системы ведутся О. П. Минут-Сорохтиной (1952), применявшей термическое раздражение стенки различных вен и изучавшей наступающие вслед за этим реакции. П. Ф. Коноваловым (1956) в большом числе опытов на животных показано рефлекторное влияние на организм действия различных сердечно-сосудистых медикаментозных средств с рецепторов подкожных вен.

Таковы основные современные представления о функциональных взаимоотношениях венозного русла и нервной системы. Нарушение их вызывает серьезные расстройства жизнедеятельности организма. Вполне законным является вопрос: какие же структурные механизмы обеспечивают эти связи вен с нервной системой? До самого последнего времени указанные выше физиологические процессы были лишены прочных морфологических обоснований.

Для того, чтобы судить о том, как ограничены были сведения о нервных механизмах в венозной системе и как вообще были ограничены знания о роли вен в организме до недавнего времени, могут свидетельствовать высказывания И. П. Павлова. На одной из лекций (1912) ему был задан вопрос: «Есть ли рефлексы на вены?» Он ответил: «Вопрос о венах мало разработан... Вены играют роль как бы пассивных вместилищ крови. Когда крови органам не нужно, она скапливается в венах и ждет своей очереди. Но, конечно, и для этой цели необходимы какие-то механизмы. От вен требуется менять свой объем, что они и делают под влиянием нервов. Такие указания имеются».

Физиологические и клинические наблюдения все чаще свидетельствуют об огромном значении венозного русла в кровообращении, объем которого во много раз превышает вместимость артерий.

Давно уже создано убеждение в том, что не вся кровь в сосудах участвует в общем кровообращении в одинаковой степени. Много крови (по Баркрофту, до 46%) «обращается» более медленно, она как бы задерживается в особых вместилищах, носящих название «депо». Мы знаем о депонирующей роли вен и синусов селезенки. По Г. Эппингеру (H. Eppinger, 1933), селезенка может депонировать до 200 мл крови. Печень и бассейн системы воротной вены могут также депонировать большое количество крови. По данным А. Кизса (A. Keith, 1907), портальная система представляет резервуар, вмещающий у человека при средней степени ее растяжения, около 500 мл крови. Значительна депонирующая роль маточных вен, особенно в периоде беременности; у кролика, например, количество крови в этих сосудах увеличивается на 50%, у кошек — на 30% (Баркрофт). Несомненно, что депонирующая роль венозного русла находится в тесной связи с деятельностью нервной системы.

Как мы видели, двигательная реакция вен была известна очень давно, она обусловлена не только наличием в их стенках мускулатуры, но и соответствующей иннервации. Согласно положению

физиологии, двигательная реакция любого органа свидетельствует о его афферентной иннервации, которой, естественно, должна соответствовать афферентная иннервация, т. е. обязательное наличие рецепторных аппаратов в начальной части рефлекторной дуги, раздражение которых может вызвать не только веномоторные реакции, но и многие другие (так называемые сопряженные рефлексы, по В. Н. Черниговскому).

Г. П. Конради (1943—1944), изучая механизмы иннервации сосудов, наблюдал резкую местную прессорную реакцию в ответ на введение в центральный отрезок артерии физиологического или концентрированного раствора поваренной соли, гипосульфита или раствора молочной кислоты. Выяснилось, что аналогичные опыты с введением этих веществ в вены вызывали депрессорный эффект. Интересные исследования опубликовал В. А. Иванов (1943), получивший сосудодвигательный рефлекс при раздражении брыжеечных вен. Позже аналогичные рефлексы были получены и с других вен.

Несколько лет назад мы имели возможность познакомиться с предварительными данными Ф. Д. Василенко, наблюдавшего рефлексы с воротной и яремных вен. Впоследствии эти наблюдения нашли более подробное отражение в его докладе на VIII Всесоюзном съезде физиологов, биохимиков, фармакологов (1955) и в докторской диссертации (1956). Они являются ярким физиологическим доказательством наличия рецепторного аппарата в стенках венозного русла. Не хватало только систематических морфологических исследований.

Н. В. Данилов, выступая в 1951 г. в прениях по нашему докладу на научной сессии АМН СССР в Рязани, посвященной нервной регуляции кровообращения и дыхания, напомнил нам, что еще в 1930 г. он и А. В. Шмагина на IV Всесоюзном съезде физиологов в Харькове сообщили о том, что внезапное растяжение крупных вен ведет к колебаниям артериального давления. В опытах с новокаинизацией доказан рефлекторный характер этих реакций.

На основании данных современной физиологии кровообращения факт установления рефлексов с вен следует считать теперь совершенно бесспорным.

Успехи, достигнутые в изучении кортико-висцеральных взаимоотношений, заставили коренным образом пересмотреть современные взгляды и на рефлексогенные области сосудистой системы.

В свете учения об interoцепции вполне закономерным было предполагать, что венозная система должна обладать мощным рецепторным аппаратом. Венозное русло, во много раз превышая объем артериальной системы, содержит в себе наибольшую часть крови, замедленный ток которой в венах, казалось бы, должен служить условием, особо способствующим их рецептивной функции.

Венозная кровь, богатая  $\text{CO}_2$  и прочими продуктами тканевого обмена и гормонами, представляет внутреннюю среду организма, крайне разнообразную по своему химическому составу. Как извест-

но, среди рецепторов сосудистого русла различают баро- и хемо-рецепторы. Первый вид чувствительности связан с изменением давления внутри сосудов, он обуславливает так называемый «разгрузочный рефлекс», депрессорную реакцию или, наоборот, вызывает повышение давления. Вены по сравнению с артериями относительно бедны эластической тканью, оказывающей сопротивление кровяному давлению. На основании этого можно было предположить, что вены и более чувствительны к его колебаниям, чем артерии. Возможно, что реакция разгрузочного рефлекса ярче выражена с вен, чем с артерий. Лабильность и реактивность венозных сосудов, таким образом, доказана давно физиологически и фармакологически.

Все эти положения и явились той необходимой предпосылкой, которая послужила основанием к началу наших исследований, когда мы имели полное право утверждать, что иннервация вен в морфологическом отношении была изучена недостаточно. Мы думаем, что на основе данных современной физиологии о роли вен в организме первейшими задачами в дальнейшем изучении венозной системы является прежде всего выяснение структуры тех нервных механизмов, которые регулируют ее функции; раньше имелись только догадки или весьма отрывочные попутные сведения.

Позволим себе привести ряд высказываний в этом направлении. Так, К. А. Лавров (1941) пишет, что «... принципиальных различий между иннервацией стенок артерий и вен не обнаруживается, но создается впечатление, что в стенках маленьких вен конечное сплетение развито сильнее», повторяя ранее сказанные слова В. Глазера (W. Glaser, 1914) о том, что «иннервация вен имеет те же принципиальные черты, что и у артерий». Таково же по существу мнение и А. М. Гринштейна (1946), указывавшего на то, что «иннервация вен построена в общем по тому же типу, что и артерий, но количество нервных волокон, снабжающих вены, меньше». Как видно из вышеизложенного, данные К. А. Лаврова и А. М. Гринштейна в известной части противоречивы.

В. А. Вальдман (1947), пожалуй более всех уделивший внимание строению венозной стенки, о нервном аппарате ее говорит очень кратко: «... симпатические нервные волокна густо пронизывают венозные стенки, проникая почти до интимы».

Первое указание на наличие нервов в стенке вен было сделано В. Поповым в 1861 г. Несколько позже это подтвердил В. Гис (W. His, 1863). В 1898 году А. С. Догель описал периадвентициальные нервные сплетения собственных вен сердца, состоящие из безмякотных и мякотных волокон. Первые он относит к симпатической нервной системе и определяет как вазоконстрикторы, вторые, по его наблюдениям, проникая вглубь стенки вен, образуют в их толще чувствительные аппараты типа кустиков. Позднее ученик Догеля А. В. Рахманов, изучая распределение нервных окончаний в стенке крупных сосудов у морской свинки, обнаружил в стенке

v. *caava caudalis* не только свободные чувствительные нервные окончания, но и инкапсулированные тельца Фатер-Пачини.

Эйх (Eich, 1914) установил наличие фатер-пачиниевых телец в наружных слоях адвентиции воротной вены у ребенка. Такино (M. Takino, 1932—1933), описывая иннервацию легких млекопитающих и птиц, делает попутные весьма краткие замечания и о найденных им чувствительных нервных окончаниях в стенке легочных вен.

А. М. Михелацци (1933, 1938) опубликовал серию работ, посвященных исследованиям иннервации полых и других вен человека и некоторых животных, найдя при этом взаимосвязь между наличием нервных волокон в стенке вены и развитием в ней мышечных элементов. По его наблюдениям, чем богаче стенка вены гладкими мышцами, тем интенсивнее она снабжена нервными волокнами. Автор обращает внимание на очаговость, распределения нервных волокон в стенках полых вен, отмечая это в области впадения последних в сердце и в пределах печени. Нет упоминания о концевых аппаратах и о связи волокон с центральной нервной системой. Отсутствие рисунков в работах Михелацци, где о картинах нервной ткани возможно судить только на основании мало удачных микрофотографий, не позволяет считать полученные им наблюдения нервной ткани в стенке вен убедительными. Более обстоятельны работы Х. Нонидец (J. Nonidez, 1937—1941), Р. Паннье (R. Pannier, 1940), показавшие впервые достоверные картины рецепторных аппаратов в стенке устьевых отделов полых и легочных вен собаки и кошки. В 1940 г. подробное описание нервных сплетений в стенке воротной вены дал Суяма (Sujama). Однако дефекты методики, которой пользовался автор, не дают возможности на прилагаемых им микрофотографиях увидеть истинные картины описываемых сплетений. То же следует сказать и о работе Е. Бонивенто и Ф. Морин (E. Bonivento e F. Morin, 1941).

Более подробные данные об иннервации воротной, полых, легочных, яремных и других вен, во избежание повторений, специально изложены в главе IV.

В докторской диссертации Г. И. Забусова (1945) об иннервации легких у млекопитающих, иннервации кровеносных сосудов и, в частности, вен уделяется всего несколько строчек. Краткие упоминания о чувствительных нервных окончаниях в стенках некоторых вен конечностей и полых вен у человека мы встретили и в монографии Г. Ф. Иванова (1945). Вот те данные, которыми располагала современная морфология о чувствительной иннервации венозного русла к началу наших работ. Понятно, из имеющегося к тому времени материала современная физиология и клиника вряд ли могли получить достаточно серьезные морфологические основания для раскрытия существа истинных связей нервной системы с венозным руслом.

Ф. Штёр (Ph. Stöhr, 1938) в своей сводке, посвященной обзору иннервации кровеносных сосудов, отводит специальную главу для

описания микроскопической анатомии нервов вен, касаясь в ней, однако, преимущественно общих вопросов. Он считает, что иннервация вен не представляет чего-либо принципиально особенного по сравнению с артериями. По его мнению, незначительная толщина стенки вен с рыхло расположенными в ней пучками мышечных волокон является наилучшим объектом для изучения структуры *terminalreticulum*, позволяя обнаружить богатство нервной ткани, которая, по утверждению автора, настолько мощно развита, что каждая клетка стенки вены находится под воздействием нервной системы (!).

Не вызывает сомнения положение о том, что нервная система оказывает универсальное влияние на функции венозного русла и все тканевые элементы стенки сосудов, в том числе и вен, находясь под ее воздействием. Но представление Штёра об «оплетении», как вуалью, каждой клетки нервной сетью пресловутого *terminalreticulum* кажется нам фантастичным.

В. Кларк (W. E. Clark Le gross) в своей монографии «The tissues of the body» (1952) во введении к изучению анатомии об иннервации вен, кроме упоминания о зоне Бейнбриджа, не говорит ни слова. В последние годы появилась серия работ А. П. Маслова (1950—1956), обратившего внимание на рецепторы сосудов половых органов, особенно их венозного русла (эректильный аппарат).

В 1956 г. Л. В. Сакович опубликованы материалы по иннервации пупочной вены у человека, полученные в результате макроанатомических исследований.

В вышедших недавно монографиях по периферической иннервации Т. А. Григорьева (1954) и В. В. Португалов (1955) специально не останавливаются на интересующих нас вопросах (особенно В. В. Португалов). Т. А. Григорьева приводит несколько наблюдений частного порядка по иннервации полых и легочных вен, полностью подтверждая наши прежде опубликованные материалы. Что же касается ее общих положений относительно афферентной иннервации вен, то и тут она целиком солидаризируется с нами, не внося в этот вопрос ничего нового ни фактически, ни принципиально.

Ничего не прибавил к учению об иннервации сосудов, включая и вены, и минувший Международный конгресс анатомов в Париже (1955). Ни один из докладов не был посвящен этим вопросам (см. мою обзорную статью, а также А. Жиру и А. Дельмас — A. Gigoud et A. Delmas, 1955). Вопросы иннервации сосудов недавно (1955) обсуждались на международном нейровегетативном симпозиуме в Страсбурге (см. Acta Neurovegetativa, Bd. XIV, N. 1—4, 1956). Доклады Хабонеро, ван Кампенхаута, Лазорта, Флейша и фон Эйлера были посвящены преимущественно эфферентной иннервации артерий. Сообщение Кимура касалось чувствительности сосудов, однако данные его исследований не представляют чего-либо принципиально нового.

---

## ГЛАВА III

### ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ, МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ И МЕТОДИКИ ИССЛЕДОВАНИЙ

Задача нашей работы обнимала широкий круг вопросов, требующих исследований в различных направлениях, с разных точек зрения.

Неразрывная связь физиологических и морфологических задач, функциональный характер проблемы сосудистой иннервации заставили нас возможно полнее использовать разнообразные методы, не только описание структур и изучение их в развитии, но также и экспериментальные приемы.

Известно, какое важное значение в науке имеет выбор метода. В связи с накоплением все новых и новых фактов, с развитием новых идей и растущими потребностями практики становится совершенно необходимым создание новейших, наиболее современных приемов исследования.

Каждый метод требует творческого обновления, он не может быть догмой, пригодной на все времена.

Мы уже неоднократно подчеркивали значение эксперимента в морфологии. Идеи И. П. Павлова, всегда горячо пропагандировавшего развитие этого метода в медицине и биологии, нашли теперь широкое распространение не только у нас, но и среди передовых ученых за рубежом, и не только признание, но и практическое их применение.

Задачей современной функциональной анатомии является отнюдь не описание только внешней формы, внешней модели органа, но и, что главное, изучение внутреннего ее содержания, изучение структур, ее составляющих, причем обязательно в становлении, непременно во взаимной связи и взаимообусловленности с функцией.

Уже давно, на рубеже XIX и XX столетий, в связи с высоким развитием сравнительной анатомии и эмбриологии, изменилась в своем содержании и наука о строении человека. Стал резко меняться прежний взгляд на форму, как на нечто статическое. Было ясно, что только рассмотрение структур в становлении, в их историческом развитии обеспечивает их правильное понимание.

Однако одновременно с пропагандой исторического метода стали все чаще и чаще подчеркивать необходимость и физиологического освещения морфологических фактов. Рядом с морфологией описательной стала нарождаться морфология экспериментальная. На это обратил внимание в свое время еще К. А. Тимирязев. Стала совершенно очевидной необходимость широкого применения и экспериментальных подходов.

Известно, что развитие организма обуславливается влиянием факторов внешней среды, с которой он составляет неразрывное единство. Изменение условий существования организма неизбежно приводит к изменениям его физиологических отношений, к развитию соответствующих приспособительных структур. Эксперимент, позволяя направленно изменять условия жизнедеятельности, служит прекрасным средством для выявления пластичности структур организма, способности их изменяться в ответ на действие новых факторов.

Неверно противопоставлять эволюционное и функциональное направления в морфологии, как это иногда делается, ибо функциональное включает в себя и эволюционное. Выяснение закономерностей онтогенеза и филогенеза, изучение структур в их развитии, т. е. применение исторического метода, также характеризует функциональное направление в морфологии, так как развитие — это всеобщая функция всякой живой материи.

Исключительно важных успехов достигло применение эксперимента в морфологии нервной системы. В свое время (Б. А. Долго-Сабуров, 1948) мы подробно рассматривали эти вопросы.

Известно, какое решающее значение в борьбе за передовую теорию в учении о строении нервной системы имели труды А. С. Догеля, В. М. Бехтерева, А. А. Заварзина, Б. И. Лаврентьева и его школы, работы Р. Кахаля, Ф. де Кастро, Х. Нонидеца и др., развивавших функциональное направление современной нейрогистологии.

Какие задачи ставит морфолог при изучении иннервации того или иного органа или области тела? После выяснения анатомических отношений соответствующих нервных стволов к иннервируемому органу и обнаружения таким образом всех видимых связей дальнейшие задачи сводятся к определению «сорта» волокон, на чем настаивал И. П. Павлов. Требуется выяснить также природу терминальных аппаратов различных нервных волокон, рецепторов и эффекторов, связей последних с центральной нервной системой для определения источников происхождения афферентной или эфферентной иннервации. Сейчас, когда практикой давно уже поставлены задачи изучения функционального состава нервных проводников и их связей, а не только внешней формы нервных сплетений, как бы искусно они ни были препарированы, прежний способ анатомической препаровки, даже с применением приемов макро-микроскопии, уже не может удовлетворять исследователей в полной мере.

В свете указанных выше требований мы, естественно, не могли ограничиться только этими методами и при изучении иннервации вен. Конечно, все эти приемы использовались нами на первых этапах работы. Препарируя вначале под падающей каплей с помощью бинокулярной лупы по способу В. П. Воробьева экстрамуральные нервные сплетения различных вен, мы затем, установив макро-микроскопически происхождение тех или иных нервов, вступающих в стенку вены из окружающих ее нервных сплетений, переходили уже к детальным гистологическим исследованиям интрамурального нервного аппарата. После изучения микроскопической анатомии нервных сплетений внутри стенки вен, элементов ее двигательной иннервации и афферентного аппарата, рецепторов у человека и ряда животных, сравнивая их структурные особенности в разных сосудах, мы переходили далее к исследованиям их в онтогенезе.

Таким образом, мы сочетаем метод описания с эмбриологическими исследованиями, чтобы изучить иннервацию вен в процессе их эмбрионального развития и ее перестройку после рождения. Затем надо было решить вопрос об источниках происхождения интрамурального нервного аппарата вен, показать его природу, связать периферические элементы нервной системы стенки венозного русла с головным и спинным мозгом, попытаться установить сегментарную иннервацию. Для решения всех этих задач экспериментальный метод с применением перерезки различных нервных стволов, имеющих непосредственное отношение к иннервации вен, с последующим изучением дегенерации нервных проводников и образуемых ими концевых аппаратов оказался единственно возможным, позволяющим ответить на многие из поставленных вопросов.

С помощью методики дегенерации (Б. А. Долго-Сабуров, 1934—1938; В. М. Годин, 1939) при исследовании блуждающего нерва удалось установить интересные факты, по-новому освещающие его строение. Эти наблюдения послужили основанием для современных представлений о вагусе, как весьма сложной системе разнородных проводников, включающей в себя помимо волокон и периферические, расположенные по ходу их, нейроны (так называемые «периферические ядра блуждающего нерва»).

Исключительно плодотворные результаты получены с помощью экспериментального метода при изучении связей различных внутриорганных нервных сплетений, нервных окончаний не только с внеорганными источниками, но и (что наиболее важно) с центральной нервной системой. Свидетельством этого может служить тот огромный материал по чувствительной иннервации различных внутренних органов, в том числе и кровеносных сосудов, который получен в лаборатории Б. И. Лаврентьева (Е. К. Плечковой, Т. А. Григорьевой, В. Ф. Лашковым и др.), в лаборатории Н. Г. Колосова, а позже Д. М. Голубом с его учениками. Можно сказать, что вопрос о проводящих путях висцеральных (включая и сосу-



дистые) рефлексов, как и вообще все учение о сегментарной иннервации внутренних органов, впервые получили прочную основу с помощью экспериментальных подходов. Следует указать еще на те достижения, которые получены в этом направлении Б. С. Дойниковым и его учениками при исследовании архитектоники корешков и периферических нервов (работы Г. Я. Гандельмана, А. В. Триумфова, Б. А. Фаворского, В. П. Курковского и др.).

На современном уровне развития науки нельзя ограничиваться только методами описания наблюдаемого в статике, а необходимо постигнуть природу структур, их функциональное значение и изменения в различных условиях существования организма.

Здесь уместно вспомнить, как отрицательно относился И. П. Павлов к такому морфологическому анализу нервов, который ограничивался грубым анатомическим, т. е. макроскопическим методом исследования, призывая к глубокому изучению внутренней структуры, внутреннего содержания нервных стволов.

В известном споре с Гаскеллом и Гейденгейном, получившими у лягушки также четыре вида действия вагуса на сердце и отрицавшими, однако, наличие в нем специальных для этого волокон, И. П. Павлов говорил: «Анатомическое распределение драгоценно, когда различные сорта волокон размещаются по отдельным анатомическим единицам; оно сообщает тогда физиологическим заключениям наивысшую убедительность. В противоположном же случае анатомический факт не имеет ни малейшего значения, как это доказывает сплошь вся физиология нервной системы» (И. П. Павлов. Полное собрание сочинений, т. 1, 1951, стр. 89). Мы думаем, что эти слова являются лучшим доказательством справедливости современных требований более глубокого изучения структуры нерва с широким применением экспериментально-гистологических приемов. Применение физиологического эксперимента в сочетании с гистологическими исследованиями так, как это, например, показано в исследованиях А. Г. Коротковым блуждающего нерва (1949) или недавно в нашей лаборатории А. С. Гусевым (1954—1957) при изучении им природы волокон чревных нервов у кошек, позволяет наилучшим образом достигнуть синтеза морфологических и физиологических знаний.

Методы экспериментальной патологии особенно помогли нам при выяснении динамики реактивного состояния нервного аппарата стенки венозного русла, наступавшего в результате действия на организм разнообразных факторов, включая и патогенные раздражители. Изучение различий в степени реакции нервных аппаратов позволило, как будет изложено ниже, еще полнее раскрыть их природу. Применение методов экспериментальной патологии способствовало пониманию роли центростремительных раздражений в возникновении патологических процессов. На это И. П. Павлов обращал исключительное внимание, призывая к изучению действия различных веществ на чувствительные нервные окончания.

Материалом для наших исследований служило большое количество вен, полученных от сотен трупов людей и животных различного пола и возраста; изготовлены тысячи препаратов, обработанных различными приемами современной нейрогистологической техники, с преимущественным использованием разнообразных способов импрегнации нервной ткани серебром с последующим золочением или без него, методов Вейгерта, Ниссля, Марки и др.

В дальнейшем, в соответствующих главах, посвященных анализу конкретных результатов работы, мы будем подробно указывать как объем изученного материала, так и методику исследований в каждой серии наблюдений.

Выявление нервов внутри стенки сосудов, как известно, представляет трудную задачу, требующую совершенной нейрогистологической техники. Если раньше А. С. Догелю, А. Е. Смирнову и их последователям с помощью метиленовой синьки удавалось получать блестящие картины нервных сплетений и окончаний в стенке сердца и некоторых сосудов, то мы вправе ожидать теперь от современных методов импрегнаций нервной ткани серебром еще более лучших результатов.

В лабораториях А. Н. Миславского, Б. И. Лаврентьева, Н. Г. Колосова, И. Ф. Иванова, Е. К. Плечковой, Г. К. Хрущева, Ю. М. Жаботинского, В. В. Португалова и др. достигнуты теперь новые результаты в дальнейшей разработке этой методики, позволяющей, как известно, изучать нервные аппараты разных органов не только в их нормальном состоянии, но также и в различных стадиях перерождения, что весьма важно для задач экспериментальной патологии.

В своих исследованиях мы пользовались серебрением препаратов по Кахалю, применяли этот метод в модификации Б. А. Фаворского, по Рэнсону, Х. Нонидецу, а главным образом по классическому методу Бильшовского-Грос или в модификации его Б. И. Лаврентьевым, с докраской препаратов обычно кошенилью, гематоксилином по Бёмеру или квасцовым кармином.

Давно известно, что нейрогистологические методики, особенно связанные с импрегнацией ткани серебром, весьма капризны. Даже в руках очень опытного исследователя бывают нередко неудачи. Масса условий имеет значение: температура окружающей среды, освещение, химический состав воды и качество всех употребляемых реактивов, причины смерти животного или характер предшествующей болезни в случаях взятия материала от трупа человека — все влияет на результаты импрегнации.

Успех применения методики во многом зависит прежде всего от степени свежести трупного материала. У животных последний рекомендуется брать тотчас после умерщвления. Взятые кусочки органа должны быть невелики, толщина их не может превышать 1 см. Сосуды (вены) перед погружением их в фиксатор рекомендуется или укреплять на картонной пластинке или на картонной рамке, а лучше — на стеклянной, чтобы все стороны сосуда были максимально доступны действию фиксирующей жидкости. Количество последней должно быть достаточно велико (избыток!). В целях наилучшей фиксации В. В. Куприянов рекомендует толстые стенки крупных вен перед погружением в фиксирующую жидкость разрезать бритвой на несколько пластов. От качества фиксатора и процесса фиксации зависит очень многое. Соблюдение всех требуемых здесь правил неукоснительно.

Мы в нашей лаборатории старались пользоваться различными методиками, помня, что каждый хорош в своем роде, имея те или иные преимущества. Счи-

таем, что для изучения процессов дегенерации нервных волокон и их окончаний в стенке сосудов метод Бильшовского-Грос незаменим. Метод импрегнации по Бильшовскому-Грос лучше всего описан Б. И. Лаврентьевым, в руках которого он давал блестящие результаты.<sup>1</sup>

Мы хотим здесь подчеркнуть лишь некоторые практические приемы, которые (как показал опыт старшего лаборанта М. Т. Мануйловой в нашей лаборатории) способствуют успеху дела.

1) Для сохранения постоянства реакции рН фиксатора необходимо через час после погружения в него кусочков сменить раствор, повторив такую замену его в конце 1-х суток фиксации, утром на следующий день, в конце 2-го дня и т. д., пока не установится постоянство нейтральности раствора. Последующие смены производятся через каждые 7—10 суток. Менять раствор накануне дня импрегнации, если нейтральность сохранена, нет необходимости. Срок фиксации вен в указанном растворе от 7 до 12 дней является достаточным, однако он может быть значительно увеличен.

2. Перед началом резки на замораживающем микротоме кусочки из фиксатора кладутся в дистиллированную воду на 10—15 минут. Толщина срезов 60—90—100  $\mu$ . Срезы с микротомного ножа сразу, без промывки в воде, поступают в 20% раствор азотнокислого серебра. Если срезы вен животных достаточно держать в серебре 5—7 минут, то для материала, полученного от трупа человека, этот срок увеличивается до 15—20 минут и больше.

3. 20% раствор формалина готовится, как обычно, на водопроводной (проточной) воде. Чтобы избежать избытка хлора, водопроводная вода заранее (накануне) наливается в колбу, так что раствор формалина готовится на этой «отстоявшейся» воде. Срезы перед тем как перенести их из 20% азотнокислого серебра в 20% раствор формалина слегка обсушиваются путем касания ими фильтровальной бумаги.

4. При приготовлении аммиачного серебра рекомендуется принять во внимание следующее. Если раствор аммиака крепкий (triplex), то восстановление прозрачности смеси (в тот момент, когда к 20% раствору азотнокислого серебра добавляют по каплям раствор аммиака до исчезновения осадка) наступает быстро, с экзотермической реакцией, колбочка, нагреваясь при этом, становится теплой. Если этой теплоты не ощущается, следовательно, крепость раствора аммиака недостаточна и хорошей импрегнации ожидать напрасно.

5. Срезы перед погружением в аммиачное серебро (из последней порции 20% формола) слегка обсушиваются путем касания к фильтровальной бумаге, однако с таким расчетом, чтобы некоторый остаток формола все же оставался в срезах. Присутствие его в реакции с аммиачным серебром необходимо.

6. Последующее золочение срезов не обязательно.

Мы сочли необходимым привести эти практические замечания. Естественно, они совершенно не обязательны для каждого исследователя, располагающего своим опытом. С помощью их нам, однако, удавалось чаще всего получать хорошие результаты при обработке изучаемых объектов.

Известен метод импрегнации серебром по Рамон-и-Кахалю, дающий возможность исследовать препараты в строгой серийной последовательности. Существует много модификаций этого метода. Так, Рэнсон предложил свою пропись. У нас в лаборатории часто пользовались и его методикой, внося некоторые модификации.

Приводим наиболее часто употребляемый рецепт:

1. Фиксация в течение 2 или 3 суток в жидкости:

спирт 96° . . . . .	100 мл
раствор аммиака 25% . . . . .	1 »

2. Промывка в дистиллированной воде 2—4 часа.

3. Содержание в пиридине в течение 1—3 суток.

4. Промывка кусочков в водопроводной (проточной) воде 1 сутки.

<sup>1</sup> См. «Методика окраски нервных элементов по Бильшовскому в модификации Грос» в сб.: «Морфология автономной нервной системы», под ред. Е. К. Плечковой, 1946.

5. Промывка в дистиллированной воде 4 часа (воду необходимо менять 2—3 раза).

6. Далее материал помещается в 2% раствор азотнокислого серебра на 10—20 суток в термостат при 37°. В середине этого срока серебро один раз сменяется.

7. Вынутые из раствора серебра кусочки быстро споласкиваются в дистиллированной воде и переносятся в проявитель:

пирогалловая кислота . . . . .	4,0 г
нейтральный формол (40%) . . . . .	10 мл
дистиллированная вода . . . . .	100 »

Держать на ярком солнечном свете не менее 2—3 суток.

8. Заливка в парафин. Опыт показал, что и целлоидиновая заливка иногда дает также неплохие результаты.

В. М. Годинов опубликовал (1948) опыт импрегнации серебром вен воротной системы по методу Х. Нонидеца со своими видоизменениями.

Мы приводим здесь описание этого метода в модификации Годинова:

1. Фиксация в течение 2 дней:

хлоралгидрат . . . . .	2,5 г
спирт 50° . . . . .	100 мл

2. Обсушивание фильтровальной бумагой и 2-я фиксация в течение 1 суток в жидкости:

спирт 96° . . . . .	60 мл
25% раствор аммиака . . . . .	4 капли

3. Промывание в дистиллированной воде 10—15 минут.

4. Материал переносится в 2,5% раствор азотнокислого серебра. Держать в термостате при 37° не менее 10—15 суток, сменяя один раз раствор серебра.

5. Прополоснуть кусочки в дистиллированной воде (3—5 минут) и положить в проявитель:

пирогалловая кислота . . . . .	3,0 г
нейтральный формол . . . . .	8 мл
дистиллированная вода . . . . .	100 »

Сосуд с кусочками в проявителе держать на ярком солнечном свете не менее 2 суток.

6. Заливка в парафин или целлоидин.<sup>1</sup>

Хорошие результаты мы получили, пользуясь методом Рамон-и-Кахаля и в такой модификации:

1. Фиксация в течение 2 суток:

спирт 96° . . . . .	50 мл
хлоралгидрат . . . . .	3,0 г
пиридин . . . . .	15 мл

2. Промывка в проточной воде не менее суток (до исчезновения запаха пиридина).

3. Промывка в дистиллированной воде (4—5 часов) со сменой воды несколько раз.

4. Материал переносится в 2% раствор азотнокислого серебра. Держать в термостате при 37° 14 суток, сменив серебро через 7—10 суток.

5. Прополоснуть в дистиллированной воде и положить в проявитель

пирогалловая кислота . . . . .	1,0 г
нейтральный формол . . . . .	10 мл
дистиллированная вода . . . . .	90 »

Держать 2 суток на свету.

<sup>1</sup> Приведено по докторской диссертации В. М. Годинова «Нервы и рецепторный аппарат вен воротной системы», Л., 1947.

б. Заливка в целлоидин.

Б. А. Фаворский в 1946 г. опубликовал свою модификацию метода Кахаля. Применение метода Кахаля-Фаворского позволяет наиболее полно выявлять нервные волокна, их окончания, а также и нервные клетки с перичеселлюлярными аппаратами в стенке различных вен.

В. В. Куприянов в своей докторской диссертации (1953) приводит пропись метода Рамона-и-Кахаля в модификации, принятой в лаборатории В. М. Година в последние годы по инициативе лаборанта З. К. Цветковой.

1. Фиксация в течение 3-х суток:

спирт 96° . . . . .	100 мл
аммиак тройной . . . . .	1 »

После первых суток жидкость меняется.

2. Промывка в дистиллированной воде 3 часа. Вода меняется через час.

3. Пиридин на 3—4 суток (до принятия тканью маслянистого вида).

4. Промывка в проточной воде в течение 2 суток с последующим тщательным ополаскиванием в дистиллированной воде.

5. Материал переносится в 2% раствор азотнокислого серебра на 3 недели (в термостат при 37°).

б. Проявление в смеси следующего состава:

гидрохинон . . . . .	4,0 г
нейтральный формол . . . . .	10 мл
дистиллированная вода . . . . .	90 »

Держать в темноте 3—4 суток.

7. Быстрое споласкивание в дистиллированной воде и погружение в 70° спирт на 2 часа.

8. Обычная заливка в целлоидин.

В. В. Куприянов, к сожалению, не приводит сопоставления картин импрегнации нервной ткани в стенках изучавшихся им сосудов малого круга кровообращения, полученных различными методиками и, в частности, с помощью только что описанной модификации (по З. К. Цветковой). Вообще отсутствие сопоставлений лишает возможности говорить о преимуществах того или иного метода. Каждый из них хорош в опытных руках. Только всестороннее использование разных методик в разных целях (например одних — для выявления мякотных или безмякотных волокон, ядер вспомогательных клеток, других — для исследования нейронов периферических ганглиев, перичеселлюлярных аппаратов и т. д.) дает желаемые результаты. Только те препараты могут подлежать серьезному научному обсуждению и служить истинным фактическим материалом для научных целей, которые получены технически безупречной методикой, позволяющей отличать бесспорные факты от артефактов.

Многие из описанных методик с их модификациями применялись нами, позволив получить тот материал, результат изучения которого и служит содержанием настоящей работы.

## ГЛАВА IV

# МИКРОСКОПИЧЕСКАЯ АНАТОМИЯ НЕРВНОГО АППАРАТА РАЗЛИЧНЫХ ВЕН ЧЕЛОВЕКА И НЕКОТОРЫХ ЖИВОТНЫХ. ИСТОЧНИКИ ИХ ИННЕРВАЦИИ. АФФЕРЕНТНЫЕ ПУТИ РЕФЛЕКСА С ПОЛЫХ, ЛЕГОЧНЫХ, ВОРОТНОЙ И ЯРЕМНЫХ ВЕН

### Нервные сплетения в стенке вен

В статье, посвященной морфологии антагонистической иннервации, Б. И. Лаврентьев (1946) подчеркивает, что «по отношению к иннервации сосудов мы не располагаем еще достаточным количеством наблюдений, чтобы построить удовлетворительную схему хода и окончания в них проводников автономной нервной системы».

Прошло более 10 лет со дня смерти Б. И. Лаврентьева. Время многое изменило. Вряд ли бы удовлетворили нас сейчас прежние задачи построения только схемы проводников вегетативной нервной системы в стенке сосудов. Выполнение такой задачи было бы односторонним решением проблемы сосудистой иннервации. Оно ограничивалось бы выяснением лишь вазомоторных механизмов, при упущении вазосенсорных, имеющих, как мы теперь знаем, огромное значение в жизни организма.

Данные современной науки позволяют следующим образом представить себе морфологически иннервацию кровеносных сосудов, в частности вен.

Нервные стволики, берущие начало из различных источников (для сосудов конечностей — преимущественно из соседних с ними периферических нервов, для сосудов головы, шеи, грудной и брюшной полостей — из узлов или нервов вегетативной нервной системы), подходят к сосуду в виде «сосудистых нервов». Там они образуют сначала на поверхности его стенки, а затем, погружаясь в глубь, в толще ее густое нервное сплетение из мякотных и безмякотных волокон различных калибров. Нет необходимости различать это сплетение по слоям стенки, как это делают некоторые авторы, так как части его в наружном, среднем и внутреннем слоях стенки сосуда тесно взаимосвязаны, представляя единое целое. Выделение адвентициального, мышечного и лежащего в интима нервных спле-

тений — искусственно. Каждая из частей этого единого сплетения переходит без границ одна в другую. Входящие в состав сплетения безмякотные волокна погружены в протоплазму шванновского симпласта, образуя так называемые тяжи или кабельные системы, богато анастомозирующие между собой. Мы подробно коснемся этого вопроса специально (стр. 50), в связи с противоречивыми взглядами на строение безмякотных волокон. Сплетения сосудистой стенки в большинстве областей кровеносной системы содержат в своем составе также и ганглиозные нервные клетки или образованные ими узелки. Описанию их будет уделено особое внимание (стр. 51).

Одни мякотные нервные волокна распространяются преимущественно в адвентиции, заканчиваясь на ганглиозных нервных клетках стенки сосудов, — это преганглионарные, симпатические или парасимпатические волокна, т. е. проводники эфферентной, вазомоторной иннервации.

Другие, являясь проводниками афферентной, чувствительной иннервации, «покидая» пучки сплетений и ветвясь, образуют рецепторные аппараты, различного вида чувствительные нервные окончания, которые могут располагаться в разных слоях сосудистой стенки от адвентиции до интимы. Начиная ветвиться, они, теряя мякотную оболочку, становятся безмякотными (рис. 1).

Из всех компонентов нервного сплетения к элементам эфферентной иннервации принадлежат: во-первых, преганглионарные мякотные волокна, происходящие или из клеток ядер черепномозговых нервов (парасимпатические), или берущие начало из *nucleus intermediolateralis* спинного мозга (симпатические); во-вторых, постганглионарные безмякотные волокна, происходящие из клеток ганглиев симпатической цепочки, превертебральных узлов или узелков, расположенных в стенке самих сосудов, а также около них. И, наконец, к элементам эфферентной иннервации, само собой разумеется, относятся и нервные клетки.

Афферентную иннервацию представляют мякотные волокна (рис. 2), образующие рецепторы; при ветвлении эти волокна в своих терминальных отделах теряют мякотную оболочку и становятся безмякотными.

Ниже (стр. 80) мы специально рассмотрим еще очень важный компонент интрамуральной нервной системы сосудов и, в частности, вен, это *pervi vasorum venarum* (или *pervi vasa vasorum*). Они состоят из тонких пучков мякотных и безмякотных волокон, образующих эффекторные окончания на стенке *vasa vasorum*, а также типичные рецепторы, осуществляющие чувствительную функцию.

Б. И. Лаврентьев в своих работах, посвященных описанию конструкции вегетативной нервной системы и критике теории ее синцитиального строения, неоднократно указывал, что постганглионарные безмякотные волокна ее периферических сплетений образуют кабельные системы. В связи с тем, что в последнее время за рубежом Гесс, Гассер (A. Hess, H. S. Gasser, 1953, 1955) и др.

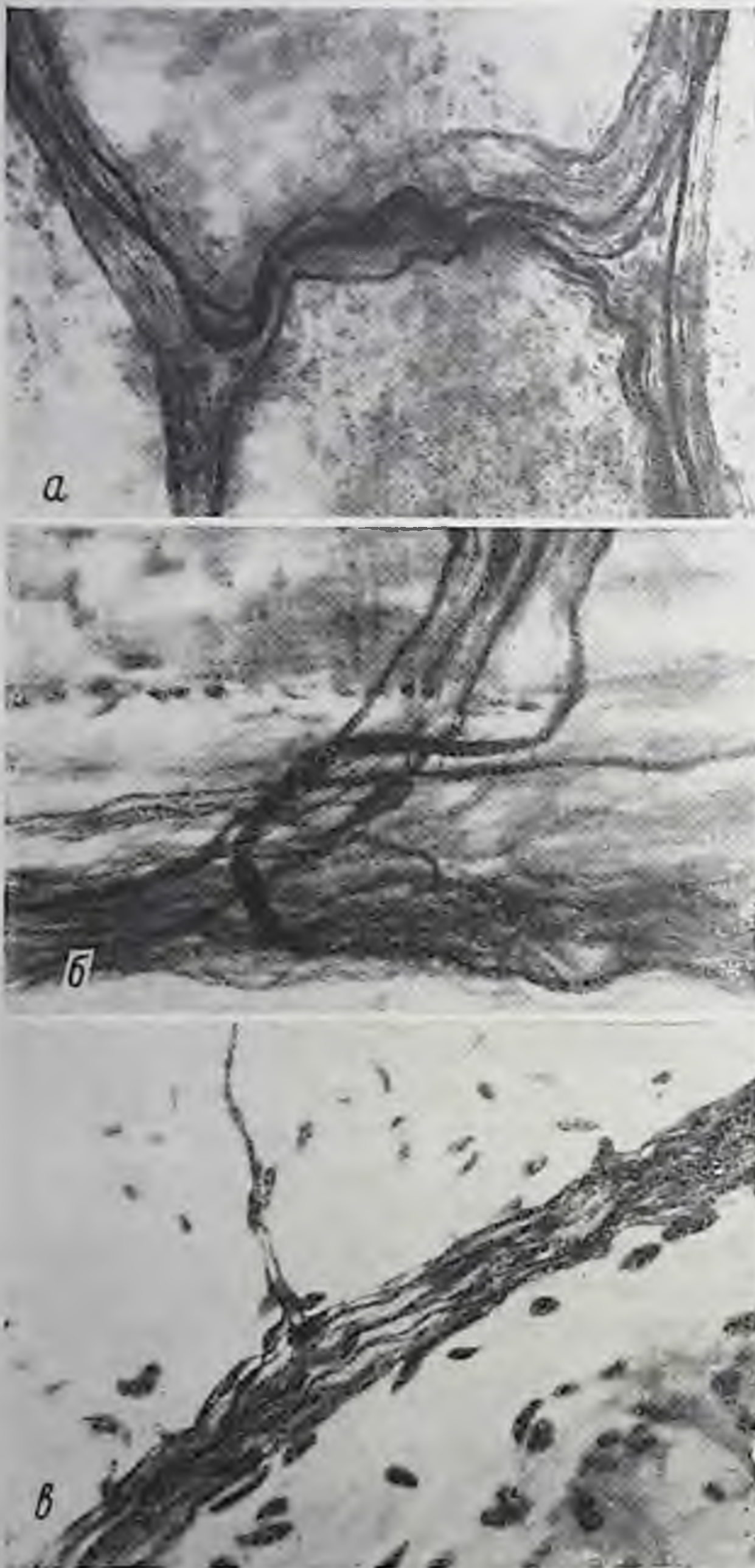


Рис. 1. Пучки мякотных и безмякотных волокон из нервного сплетения в составе различных слоев стенки полых вен кошки вблизи предсердия (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Увелич. в 400 раз. Фото.

*a* — из передней полой вены кошки; среди безмякотных волокон отчетливо выступают одиночные мякотные рецепторные волокна; *б* — то же из мышечного слоя полых вен; *в* — выход нескольких безмякотных волокон из пучка в стенке передней полых вен на границе адвентиции с медией.



снова ставят вопрос о строении безмякотных нервных волокон, пересмотрев его в свете новых данных, полученных с помощью электронной микроскопии, необходимо внести ясность в понимание так называемых кабельных систем Лаврентьева.

Дело в том, что уже давно Шиффердеккер (Schiefferdecker, 1906), а затем Нажотт (Nageotte, 1911) заметили, что безмякотные (ремаковские) волокна располагаются в протоплазме синцития из шванновских клеток по нескольку в одном таком протоплазматическом



Рис. 2. Мякотное волокно рецептора (последний не показан) в стенке передней полый вены кошки. Хорошо видна мякотная оболочка. Контуры неровны (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Увелич. в 480 раз. Фото.

тяже. А. А. Максимов в своем учебнике «Основы гистологии» (ч. II, 1915) сравнивает такие тяжи по своему строению с электрическим кабелем. Он пишет, что у беспозвоночных по типу «кабеля» построены также и нейриты чувствительных клеток (например у пиявки), которые собираются в пучок, образующий как бы ось одного нервного волокна. Безмякотное волокно стали называть «кабелем» или «волоконном-нервом», состоящим из нескольких аксонов. Споры о моно- или полиаксональном строении безмякотных нервных волокон продолжаются и по настоящее время.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Подробно этот вопрос с физиологической точки зрения освещен в статье Т. А. Григорьевой (Арх. анат., гистол. и эмбриол., 1, 1957).

Новейшие данные о полнаксональном строении безмякотных нервных волокон полностью подтверждают взгляды Б. И. Лаврентьева и В. В. Португалова, опубликованные ими еще в 1946 г. Как видно, Б. И. Лаврентьев перенес термин «кабельная система» на строение периферических нервных сплетений, образованных постганглионарными вегетативными безмякотными волокнами, представляющими действительно не что иное как «расправленную» (по В. В. Португалову) на периферии сеть протоплазматических тяжей, ветви которых анастомозируют между собой. Аксоны, проходящие в тяжах, всегда индивидуальны.

Надо сказать, что мы в последнее время, понимая расширительно кабельные системы Лаврентьева, включали в них также и мякотные преганглионарные волокна, и мякотные афферентные волокна, и даже нервные клетки, что является неправильным.

Может встать вопрос о том, располагаются ли мякотные афферентные волокна, потерявшие мякоть при ветвлении их и перед образованием рецепторов, также в кабеле? Становясь безмякотными, они, однако, не объединяются в группы, остаются индивидуальными; каждое из них сопровождается протоплазмой шванновского симпласта. В последнее время (В. В. Португалов, 1955) придают весьма важное физиологическое значение протоплазме шванновских клеток, покрывающей нервные волокна.

В. Ф. Лашков (1948), описывая рецепторный аппарат надгортанника у человека и животных, отмечает особый характер разветвлений мякотных нервных волокон, имеющих вид тонких длинных нитей. Будучи лишенными мякоти, они теряются среди элементов соединительной ткани. В. Ф. Лашков наблюдал очень часто, как эти нити, группируясь, погружаются в протоплазму шванновского симпласта, образуя типичные кабели, по типу которых построены постганглионарные безмякотные волокна. Находя также усовидные окончания мякотных волокон в стенке вен (см. ниже), представляющие разновидность рецепторов с диффузным распространением, мы ни разу не видели, чтобы безмякотные ветви мякотных волокон были устроены по типу кабельных систем безмякотных волокон вегетативной природы.

Еще несколько замечаний к строению афферентных мякотных волокон, входящих в состав нервных сплетений стенки вен. Рецепторные волокна или образуют группы (пучки), или чаще, проникая в глубокие слои стенки, идут одиночно рядом с кабелем безмякотных волокон. При удачной импрегнации препаратов серебром удается нередко наблюдать, как отдельные мякотные волокна бывают покрыты футляром из соединительнотканых элементов; последние образуют подобие трубок (или влагалищ), внутри которых лежат аксоны указанных волокон, покрытых шванновской оболочкой с содержащимися в плазме их клеточных тел глыбками миелина.

В. Ф. Лашкову, изучавшему чувствительную иннервацию надгортанника, удавалось наблюдать, как стенки периневральных вла-

галищ переходят непосредственно в капсулу некапсулированных нервных телец, представляющих как бы расширенные, слепые концы таких влагалищ. По В. Ф. Лашкову, периневральное влагалище выстлано изнутри эндотелиальными клетками, снаружи от которых располагаются отростчатые соединительнотканые клетки.

Вопрос о периневральных футлярах нервных волокон не нов, история его связана с работами Генле, Венского, а главным образом Кей и Ретциуса (1875—1876) и др., подробно описавших эти образования. В нервном аппарате стенки сосудов они отмечались редко; что же касается вен, то о наличии периневральных футляров здесь вовсе не было известно. Надо заметить, что термин «периневральный», принятый по отношению к футлярам, окружающим одиночные мякотные волокна, — неудачен. Лучше их называть периаксональными.

По В. Ф. Лашкову, периневральные влагалища могут содержать в себе наряду с мякотным волокном еще и безмякотное.

### Элементы веноmotorной иннервации. О нервных клетках в составе стенки вен

Нервные сплетения в стенке вен являются прямыми источниками их эфферентной и афферентной иннервации. Хотя, как мы видели, о веноmotorной функции было известно уже давно, однако эти сведения основывались главным образом на клинических наблюдениях. Теперь уже имеется много и экспериментальных доказательств. Двигательная иннервация вен обуславливает их мышечный тонус и уровень венозного давления, — важные факторы, обеспечивающие прессорную функцию, гесп. движение крови к сердцу. О наличии в стенке вен каких-либо местных механизмов, связанных с центральной нервной системой, только догадывались. Если о чувствительных нервных окончаниях в венах некоторые морфологические данные имелись, то об эфферентных, двигательных аппаратах, которые бы давали возможность конкретно представить полностью дугу венопрессорного рефлекса, таких данных не было. О веноmotorной функции знали раньше, чем появились представления о венозном русле, как о широком рефлексогенном поле.

Эфферентная иннервация вен образована элементами вегетативной нервной системы. К ним относятся не только преганглионарные мякотные волокна (парасимпатические или симпатические), но также и постганглионарные безмякотные, о которых мы только что подробно писали; они входят в состав кабельных систем. Эти волокна происходят из нейронов, лежащих вне стенки вен, в узлах пограничного симпатического ствола или превертебральных сплетений (для вен грудной, брюшной полостей и таза), или от ганглиозных клеток, расположенных около самого сосуда, в периадвентициальной клетчатке, или внутри его стенки. Преганглионарные волокна, вступающие в узелки, расположенные по ходу вен (напри-

мер полых, легочных и воротной), образуют среди их клеток богатое интерцеллюлярное сплетение, веточки которого в свою очередь дают начало перицеллюлярным аппаратам вокруг нейронов узелка. Надо заметить, что, ветвясь, они «обслуживают» собой несколько клеток (феномен «мультипликации»), подобно тому как это было замечено Б. И. Лаврентьевым, а потом и многими другими, на клетках симпатических ганглиев различных интрамуральных сплетений.

Постганглионарные волокна, выйдя из состава протоплазматических тяжей, образуют окончания среди гладких мышц стенки вены. Двигательная иннервация миокардной мускулатуры в стенке полых и легочных вен устроена по обычному типу.

Итак, элементами веноmotorной иннервации являются: преганглионарные мякотные волокна, входящие в состав нервного сплетения в адвентиции, мультиполярные нервные клетки, одиночные или образующие узелки, и постганглионарные безмякотные волокна, образованные аксонами упомянутых клеток или нейронов, расположенных в узлах пограничного симпатического ствола или превертебральных сплетений. Эфферентная иннервация полых и легочных вен вблизи предсердий осуществляется из двух источников, подобно иннервации сердца и легких. К одному из них следует отнести парасимпатические проводники, происходящие из обоих блуждающих нервов. Они заканчиваются на нервных клетках в наружных слоях стенки сосуда. К другому источнику принадлежат постганглионарные симпатические волокна, происходящие из узлов пограничного симпатического ствола или превертебральных ганглиев. Источниками эфферентной иннервации полых вен в брюшной полости, так же как и воротной вены, служат солнечное сплетение и узлы пограничного симпатического ствола.

Переходим теперь к специальному рассмотрению вопроса о нервных клетках по ходу вен. В связи с учением о местных рефlekсах (М. В. Сергиевский и др.) морфология периферических сосудистых центров приобретает сейчас особый интерес и, несомненно, заслуживает внимания.

Мы неоднократно встречали нервные клетки, расположенные по ходу вен. В устьевых отделах полых вен, особенно в нижней, а также в стенке легочных, воротной, почечных вен у человека и кошки, наличие их следует считать закономерным. Нервные клетки располагаются преимущественно в адвентиции вен. Интересно заметить, что Г. Ф. Мальков, исследуя иннервацию яремных вен человека и кошки, ни разу не обнаруживал нервных клеток в составе сплетений стенки этих сосудов; по-видимому эфферентная иннервация их имеет свои особенности. Ганглиозные клетки не обнаруживаются пока и в стенке вен конечностей (А. Г. Федорова).

Вопрос о наличии нервных клеток по ходу кровеносных сосудов рассматривался нами уже давно (Б. А. Долго-Сабуров, 1930—1935), в связи с исследованиями коллатерального кровообращения. В опытах с нарушением кровотока в артериях передних конечностей у кошек и денервации их путем частичной цервикоторакальной

симпатэктомии мы, после наступающего вслед за этим временного расширения, вскоре наблюдали быстрое восстановление просвета сосудов окольного русла. Находясь в то время под влиянием идей французского хирурга Р. Лериша, мы пытались объяснить это явление наличием периферических сосудистых центров, местно регулирующих просвет сосудов. Впоследствии нами (Б. А. Долго-Сабуров, 1936) были опубликованы наблюдения, касающиеся нервных клеток по ходу некоторых мелких сосудов желудка в области брюшных разветвлений блуждающего нерва у кошки.

Одно время интерес к этому вопросу чрезвычайно возрос, но решения его были весьма противоречивы. Представителем одного из крайних мнений в этом направлении можно считать А. В. Леонтовича, полагавшего, что ганглиозные нервные клетки, имеющие часто перицеллюлярные аппараты, являются постоянным компонентом нервного механизма артерий всех калибров и капилляров. Другие же, например К. Рейзер (K. Reiser, 1933), рассматривая клеточные образования, описываемые А. В. Леонтовичем как элементы шванновского синцития и относясь вообще отрицательно к находкам последнего, считает наличие ганглиозных нервных клеток по ходу сосудов редким явлением; таково же мнение и Ф. Штёра. Не правы и те, и другие. Нельзя думать, что нервные клетки являются обязательной принадлежностью нервных сплетений по ходу всех кровеносных сосудов. Вместе с тем нет никаких оснований отрицать закономерность их наличия в адвентиции крупных сосудов, особенно в грудной и брюшной полостях. Мы уже упоминали о наличии ганглиозных клеток по ходу полых, легочных, вен воротной системы и почечных. Следует подчеркнуть, что за малым исключением литературные данные по этому вопросу касаются почти исключительно артерий. И только М. Такино (M. Takino, 1932—1933), исследуя иннервацию легких у полевой мыши, кроликов и птиц, наблюдал группы нервных клеток по ходу легочных артерий и вен; позже он видел это и у других животных. Надо сказать, что в таких случаях всегда является вопрос, насколько эти нервные узелки связаны с данным сосудом функционально. Может быть отношения здесь чисто топографические? И действительно, произведенные Такино серийные исследования показали, что большая часть ганглиозных нервных клеток, расположенных на сосудах, принадлежит главным образом иннервационным механизмам гладкой мускулатуры бронхов. И только незначительная часть волокон, происходящих от этих клеток, несомненно принадлежит элементам сосудистой стенки.

На самом деле, когда наблюдаешь скопления нервных клеток вблизи сосудов или даже лежащих на их стенках, часто бывает трудно утверждать действительную принадлежность их нервному механизму именно данного сосуда. Такие сомнения особенно возникают по отношению к клеткам, рассеянными по ходу внутренностных сосудов, например почечных или селезеночных и им подобных, всегда окруженных, как муфтой, перивазальными нервными спле-

гениями, состоящими главным образом из пучков нервных волокон, иннервирующих ткани соответствующих органов (почки, селезенка и др.). Сказать определенно, что эти ганглии являются компонентами нервного аппарата самих сосудов также трудно, как, например, дифференцировать среди нервов, расположенных в паренхиме различных органов, нервные волокна, идущие к их сосудам, и волокна, обеспечивающие функциональную или трофическую иннервацию самой паренхимы. Поэтому, поскольку в настоящее время не всегда представляется возможным проследить аксоны этих клеток до их конечных разветвлений в стенке сосудов, осторожнее говорить о локализации (топографической) нервных клеток по ходу сосуда, не предрешая точно их функционального значения в каждом отдельном случае.

Эти соображения, однако, не распространяются на те ганглиозные нервные клетки, которые располагаются внутри сосудистой стенки, в составе ее собственных нервных сплетений. Мы считаем, что аксоны этих клеток, составляющие кабельные системы безмякотных волокон, образующих двигательные окончания в гладкой мускулатуре (или в поперечнополосатой для устьевых отделов полых и легочных вен), обеспечивают ее эфферентную иннервацию. Следует иметь в виду, что основная масса периферических нейронов симпатической иннервации сосудистой стенки располагается в составе пара- или превертебральных экстрамуральных узлов. Аксоны этих клеток также входят в состав кабельных систем стенки вен.

За последние 20 лет мы не нашли в литературе каких-либо новых специальных исследований по затронутому нами вопросу. Г. И. Забусов (1941, 1945) в своих работах по иннервации легких, отмечая наличие нервных клеток по ходу бронхов, указывает, что ему удалось попутно наблюдать их и вблизи разветвлений легочных артерий и вен. Литературные данные о наличии нервных клеток в составе нервных сплетений в стенке вен крайне ограничены и противоречивы. Так, Бонивенто и Морин (1941), изучая иннервацию полых вен у морской свинки, не обнаружили нервных клеток в составе нервных сплетений стенки этих сосудов, в то время как Г. Ф. Иванов (1945) считает, что «в стенке общей сонной артерии и полых вен — ганглиозные клетки в виде групп и в одиночку представляют собой постоянное явление (препараты М. М. Залкинд)». Действительно, М. М. Залкинд, исследуя иннервацию верхней полых вен, постоянно обнаруживала в составе нервных сплетений ее стенки наличие узелков нервных клеток. В монографии Г. Ф. Иванова (1945, стр. 39) приведен рисунок, изображающий скопление ганглиозных клеток в стенке *v. cephatica* человека. Суяма (1940), описывая нервы воротной вены, наблюдал в ее стенке би- и мультиполярные нервные клетки. Это подтверждено исследованиями В. М. Годинова. Еще ранее В. М. Годинов (1939), изучая иннервацию легких у черепах, видел нервные узелки по ходу легочных артерий и вен, которые располагались около адвентиции этих сосудов или лежали в толще ее. В. В. Куприянов, изучая строение

нервных сплетений стенки легочных сосудов (артерий и вен), очень часто обнаруживал нервные клетки в их составе.

О наличии нервных узелков в стенке легочных вен у человека вблизи их впадения в предсердие писали различные авторы (И. А. Валедникий, Ф. А. Волинский, Р. Д. Синельников, Г. Ф. Иванов и др.). Данные В. В. Куприянова интересны тем, что они получены при изучении вен человека (рис. 3). Такино наблюдал нервные клетки в стенке легочных вен птиц, кролика и полевой мыши. В более



Рис. 3. Мультиполярная нервная клетка в адвентиции одной из левых легочных вен человека (по В. В. Куприянову). Обработка по Бильшовскому-Грос-Лаврентьеву. Увелич. в 800 раз. Фото.

поздней своей работе, совместной с Езаки (1934—1935), Такино ссылается на исследования Аmano, наблюдавшего нервные клетки в стенке легочных вен человеческого плода 5 месяцев. В. В. Куприянов наблюдал также нервные клетки и в составе сплетений легочных вен кошки (рис. 4). Нервные сплетения адвентиции стенки вен воротной системы, как показано В. М. Гоудиновым, также содержат в своем составе клетки, расположенные одиночно или в виде узелков (рис. 5). Как В. В. Куприянов, так и В. М. Гоудинов видели на обнаруженных ими по ходу вен нервных клетках перичеселлюлярные окончания преганглионарных волокон.

Наличие ганглиозных клеток в составе нервных сплетений адвентиции полых вен человека и кошки, на основании наших исследований, следует считать постоянным явлением. Эти клетки, образуя узелки различных размеров, иногда до  $120 \mu$  в поперечнике, чаще

располагаются небольшими группами по 2—3, но нередко встречаются и одиночно. Полагаем, что эти ганглиозные клетки относятся к системе внутристенных (интрамуральных) ганглиев сердца и несомненно принадлежат к механизмам веноmotorной иннервации. Нервные ганглии или отдельные нервные клетки наблюдались нами по ходу полых вен и в других отделах.



Рис. 4. Нервная клетка на стенке лимфатического сосуда в адвентиции одной из легочных вен кошки. Хорошо выражен перичеселлюлярный аппарат (по В. В. Куприянову). Обработка по Бильшовскому-Грос-Лаврентьеву. Ок. 10, об. 100.

Наибольшего внимания при рассмотрении настоящего вопроса заслуживают, с нашей точки зрения, исследования перичеселлюлярных аппаратов, образованных на поверхности этих клеток. А. В. Леонтович впервые описал окончания нервных волокон на клетках по ходу артерий слизистой оболочки полости рта у лягушек. Однако нельзя считать все картины перичеселлюлярных аппаратов, описанных Леонтовичем, убедительными. С нашей точки зрения, наиболее демонстративными являются препараты, полученные с помощью серебрения, чем он не пользовался при изучении этого вопроса.



Рис. 6 изображает группу нервных клеток, обнаруженных в адвентиции стенки нижней полой вены человека в области впадения почечных вен. Видно богато развитое интерцеллюлярное сплетение пре- и постганглионарных волокон. На некоторых клетках удается заметить синаптические структуры в виде петелек. Мультиполярные клетки на изображенном препарате богаты пиг-



Рис. 5. Нервные клетки в составе нервного сплетения в толще адвентиции стенки воротной вены кошки; в двух из них хорошо видны овальной формы ядра, содержащие ядрышки (по В. М. Годину). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 90.

ментом. Тела и отростки окружены густо оплетающими их безмякотными нервными волокнами, образующими вокруг клеток подобие «корзинок». Перичеллюлярные аппараты наблюдались нами многократно в нервных узелках и вокруг одиночно расположенных нервных клеток в составе адвентициального нервного сплетения в стенке полых вен кошек, вблизи впадения в правое предсердие. Мякотные волокна, в большом количестве подходящие к таким узелкам, теряют мякоть, становясь в своей претерминальной части уже безмякотными. Они образуют густые интерцеллюлярные спле-

тения среди клеток. Рис. 7 изображает один из таких препаратов. На рисунке хорошо видна одна из клеток, расположенная на периферии узелка, с богато развитым вокруг нее типичным перицеллюлярным аппаратом. Подобная отчетливая картина синаптических структур на теле нервных клеток в стенке кровеносных сосудов, полученная с помощью методики серебрения, в литературе еще не приводилась (рис. 8). Перицеллюлярные аппараты на нейронах вегетативных узлов подробно описаны уже давно Кахалем,



Рис. 6. Узелок нервных клеток в адвентиции нижней полой вены человека в области впадения почечных вен. На двух клетках видны колечки — окончания преганглионарных волокон. Протоплазма клеток богата пигментом (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Рэнсону. Ок. IV, об. 100.

Ф. де Кастро, Б. И. Лаврентьевым и его учениками, учениками А. Н. Миславского, Н. Г. Колосовым, его сотрудниками и многими другими.

В последнее время подробные описания перицеллюлярных аппаратов в узлах солнечного сплетения представили Г. А. Коблов (1950—1956), а также В. Кирше (W. Kirsche, 1954—1955) в узлах солнечного сплетения и в звездчатом узле. И. Д. Лев (1952—1957) наблюдал реактивные изменения этих перицеллюляров при исследовании препаратов узлов почечного сплетения людей, умерших от различных заболеваний. Большим материалом в этом отношении располагает Д. Ю. Гусейнов (1953—1957).

Обнаружение синаптических структур на нервных клетках в стенке многих вен служит еще новым доказательством в пользу

нейронной теории, дающей нам ясное и истинно научное представление о сущности связей в нервной системе.

Нервные клетки по ходу сосудов мы относим к аппарату эфферентной иннервации мышечных элементов стенки вен. Постганглионарные волокна, образованные нейритами этих клеток, дают двигательные окончания по типу иннервационных приборов гладкой



Рис. 7. Узелок нервных клеток в толще адвентиции стенки передней полой вены кошки; на нескольких клетках отчетливо видны перичеселлюлярные аппараты (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Рэнсону. Ок. IV, об. 100.

мускулатуры; ветвления их напоминают собой волоконца типа «усов».

Многочисленные опыты с односторонними перерезками блуждающего нерва или иссечением звездчатых узлов пока еще не дали нам каких-либо определенных указаний о природе этих перичеселлюляров. Можно только предполагать, что они являются окончаниями преганглионарных волокон, проходящих в блуждающих нервах. Такие предположения вполне согласуются и с результатами работ Б. И. Лаврентьева и Е. К. Плечковой, экспериментально доказавших связь клеток интрамуральных узлов сердца с блуждающими нервами.

Нервные узелки или отдельные нервные клетки, расположенные в стенке полых вен вблизи впадения их в предсердие, мы рассматриваем как элементы двигательной иннервации этих сосудов, как

эффекторные звенья тех веномоторных, прессорных реакций, которые наблюдают физиологи. По общепризнанному мнению, эти реакции служат одним из существенных факторов движения крови к сердцу. Изложенные данные имеют еще и важное общетеоретическое значение. Как известно, Ф. Штёр мл. и его ученики в своих работах неоднократно выступали с критикой нейронной теории, отстаивая гипотезу о так называемой *terminalreticulum*, обосновывая синцитиальное строение нервной системы. Б. И. Лаврентьев



Рис. 8. Перичеселлюлярный аппарат на поверхности одной нервной клетки из адвентиции стенки задней полой вены кошки. Рядом с клеткой расположены мышечные волокна и сосуды (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Кахалю. Ок. 15, об. 90.

давно уже неопровержимыми фактами своих исследований и работ своей школы дал развернутую критику этой «концепции». Он убедительно показал, что многие из наблюдаемых Ф. Штёром картин являются артефактами в результате порочной методики фиксации материала. Позже к подобному мнению пришел и Х. Нонидец. Н. Г. Колосов в 1949 г., приводя новейшие доказательства наличия синаптических связей в вегетативной нервной системе, продолжает критику *terminalreticulum* Ф. Штёра.

Нам кажется, что представленные картины перичеселлюлярных аппаратов на ганглиозных клетках в стенке полых, легочных и воротной вен служат еще новым доказательством ложности всяких заявлений, отрицающих реальность синаптических структур, которые надлежит рассматривать, как утверждал Б. И. Лаврентьев,

истинными иннервационными механизмами. В настоящее время при торжестве идей нервизма, на основании достижений как отечественной нейрогистологии, так и трудов современных зарубежных исследователей (В. Кирше и др.) мы не имеем никаких оснований полагать дальнейший спор в этом направлении в какой-либо степени оправданным и научно-плодотворным.

Думаем, что в настоящее время, несмотря на мнение некоторых авторов (Н. А. Куршаков, 1947), все еще считающих спорным наличие нервных клеток по ходу сосудов, вопрос этот должен решаться положительно. Дело не в том, где — в адвентиции сосуда или периадвентициально — располагаются эти клетки. Важно их функциональное значение; важно выяснение истинной принадлежности их к механизмам сосудистой иннервации. Может быть некоторые из них, располагаясь вблизи сосуда, связаны с последним только топографически. Те же нервные клетки, которые входят в состав нервных сплетений стенки сосуда и лежат внутри ее, обычно являются элементами его эфферентной иннервации.

### Афферентная иннервация сосудов. Рецепторный аппарат венозного русла. Классификация рецепторов

Роль афферентной иннервации в жизнедеятельности организма уже подчеркивалась неоднократно, важность ее давно известна. Периферические окончания центростремительных нервов в стенке сосудов, представляя начало рефлекторной дуги, служат механизмами регуляции, в первую очередь кровообращения. Нарушения афферентной иннервации, как оказывается, вызывают тяжелые расстройства функций тканей в виде различных дистрофических процессов, сопровождающихся расширением сосудов, изменением проницаемости их стенки (отек) и т. д. И. Д. Лев (1949) в своей диссертации описал явление стойкого расширения артерий задней конечности собаки, возникающее в результате травмы проводников чувствительной иннервации. Деафферентация в большинстве этих опытов приводила к гангрене конечностей. Т. А. Григорьева (1951—1957) неоднократно отмечала трофические расстройства в результате деафферентации. Исследований в этом направлении очень много, все они подтверждают наблюдения авторов, работавших и ранее в этом направлении. В органе, лишенном афферентной иннервации, наступает бурная реакция соединительной ткани в виде воспаления с последующим распадом (деструктивный период). Полиморфноядерные лейкоциты, выходящие из сосудистого русла в большом количестве, действуя протеолитическими ферментами, расплавляют окружающие их ткани, что вызывает отторжение эпителия и образование язв.

В последнее время привлекают внимание работы, специально посвященные изучению отношений инкапсулированных телец к сосудистому руслу. Еще А. С. Догелем описывались специальные артерии, питающие эти тельца и образующие капиллярные сети

внутри последних. Наблюдения А. С. Догеля послужили основанием для предположения роли этих телец как барорецепторов сосудистого русла. Последующие исследования в этой области еще более утверждают мысль о том, что барорецепторная функция инкапсулированных нервных окончаний обуславливается не только проникновением сосудов внутрь тельца и образованием там капиллярной сети, сколько интимным контактом самого тельца с окружающим его сосудистым руслом.

Множество фатер-пачиниевых телец можно обнаружить вдоль тонкостенных вен и внутри петель капиллярных сетей брыжейки, в адвентиции крупных сосудов и т. д. Эти наблюдения дают основание полагать, что такие рецепторы, окруженные богатой сетью сосудов, как бы погруженные в нее, воспринимают малейшие колебания кровяного давления, т. е. служат функции барорецепции. В. В. Астахова (1953) у нас в лаборатории наблюдала аналогичные отношения не только у фатер-пачиниевых телец поджелудочной железы, брыжейки, но и пальцевых подушечек у кошки. Нельзя считать все тельца Фатер-Пачини и подобные им окончания только ноцирецепторами или осязательными тельцами, как это принято. Располагаясь внутри капиллярной сети паренхимы, железы, тельца, несомненно, являются барорецепторами сосудистого русла, играя роль регуляторов кровенаполнения этого столь важного для жизни органа. Безусловно, для функции пищеварения и инкреторной деятельности поджелудочной железы наличие таких регуляторных механизмов не может не иметь существенного значения. Интересно заметить, как это показывают препараты В. В. Астаховой, что отношения телец с окружающими их сосудами закладываются уже на ранних стадиях эмбрионального развития, о чем было известно и ранее (рис. 9).

С. М. Миленков (1950) наблюдал расстройства кровообращения в коже больных, погибших от лепры. Афферентные аппараты кожи при этом заболевании подвергаются резкой деструкции (речь идет о тельцах Мейснера), разрушение их сопровождается значительным расширением просвета прилегающих к ним капиллярных петель и венул, образующих в таких случаях переполненные кровью синусоиды. Местное нарушение кровообращения наступает, по С. М. Миленкову, в связи с распадом чувствительных телец. Получается как бы периферическая деафферентация сосудистого русла. С выпадением афферентной иннервации наступают и расстройства кровообращения. Как видно, нарушение связи рецепторов с сосудистым руслом остается не безразличным для его функции. Эти наблюдения лишней раз свидетельствуют о важном значении афферентной иннервации сосудов как для функции их самих, так и для регуляции обмена веществ организма в целом.

В 1866 г. Цион и Людвиг сообщили об открытии ими депрессорных нервов. Последующие исследователи, показавшие наличие чувствительных нервных окончаний в области периферических разветвлений указанных нервов в стенке аорты, а затем и в сердце,

положили начало научным представлениям о кардиоаортальной рефлексогенной зоне. Обнаружение впоследствии Г. Е. Герингом (H. E. Hering, 1921—1927) нервных окончаний в стенке каротидного синуса, там где разветвляется синусный нерв, чувствительный к колебаниям кровяного давления, расширило понятие о рефлексогенных зонах кровяного русла. Каротидная зона, как стало позже известно после работ наших и зарубежных авторов, так же как и аортальная, оказались не только очагами барорецепторов, т. е. аппаратов, воспринимающих механические изменения в сосудистом русле, но и нервных окончаний, чувствительных к сдвигам в химическом составе крови, т. е. хеморецепторов. Общие положения, касающиеся синокаротидной зоны, почти в равной степени относятся и к аортальной рефлексогенной зоне. Несмотря на то, что прошло относительно немного времени с начала открытия хеморецепторных свойств указанных выше отделов сердечно-сосудистой системы, теперь, в результате успешных исследований, знания о распространении рецепторов, воспринимающих химические раздражения в стенках кровеносного русла, неизмеримо разрослись.

В. Н. Черниговский (1947), касаясь рефлексогенной зоны легочных артерий, писал: «Если разобранные выше исследования вполне разрешили вопрос о существовании барорецепторов в сосудах малого круга, то совершенно неясным остается, существуют ли хеморецепторы в этой области и принимает ли эта зона участие в регуляции дыхания». Решить последнее — задача физиологии. Морфологически же, после работ В. В. Куприянова (1950—1951), существование хеморецепторов в системе артерий малого круга кровообращения следует считать вполне доказанным. Вопрос о хеморецепторах в стенке альвеолярных ходов и тончайших бронхиол положительно разрешен В. Ф. Лашковым (1952).

Трудами школы К. М. Быкова (1937—1955) в многочисленных опытах его сотрудников, главным образом В. Н. Черниговского, убедительно доказано, что перфузия сосудов различных внутренних и других органов разнообразными химическими раздражителями вызывает рефлекторные изменения не только дыхания и кровообращения, но и других функций организма. Этими исследованиями опровергнуто господствовавшее ранее в зарубежной науке мнение об отсутствии в сердечно-сосудистой системе каких-либо других рефлекторных механизмов помимо синокаротидной и аортальной рефлексогенных зон. Стало возможным говорить о насыщенности всей сосудистой системы рецепторами (В. Н. Черниговский). Понятно, это требовалось доказать морфологически.

Опыты Бейнбриджа, подтвержденные в 1920—1921 гг. К. Сасса и Х. Мязаки, показали учащение сердцебиений после растяжения правого предсердия и полых вен (устье). Позже Т. Харрисон, У. Харрисон и Мерч (T. Harrison, W. Harrison a. March, 1932) отметили, что растяжение правого предсердия вызывает рефлекторную одышку. Стало видно, что сердечно-сосудистая система весьма богата рефлекторными механизмами — рецепторами, которые или

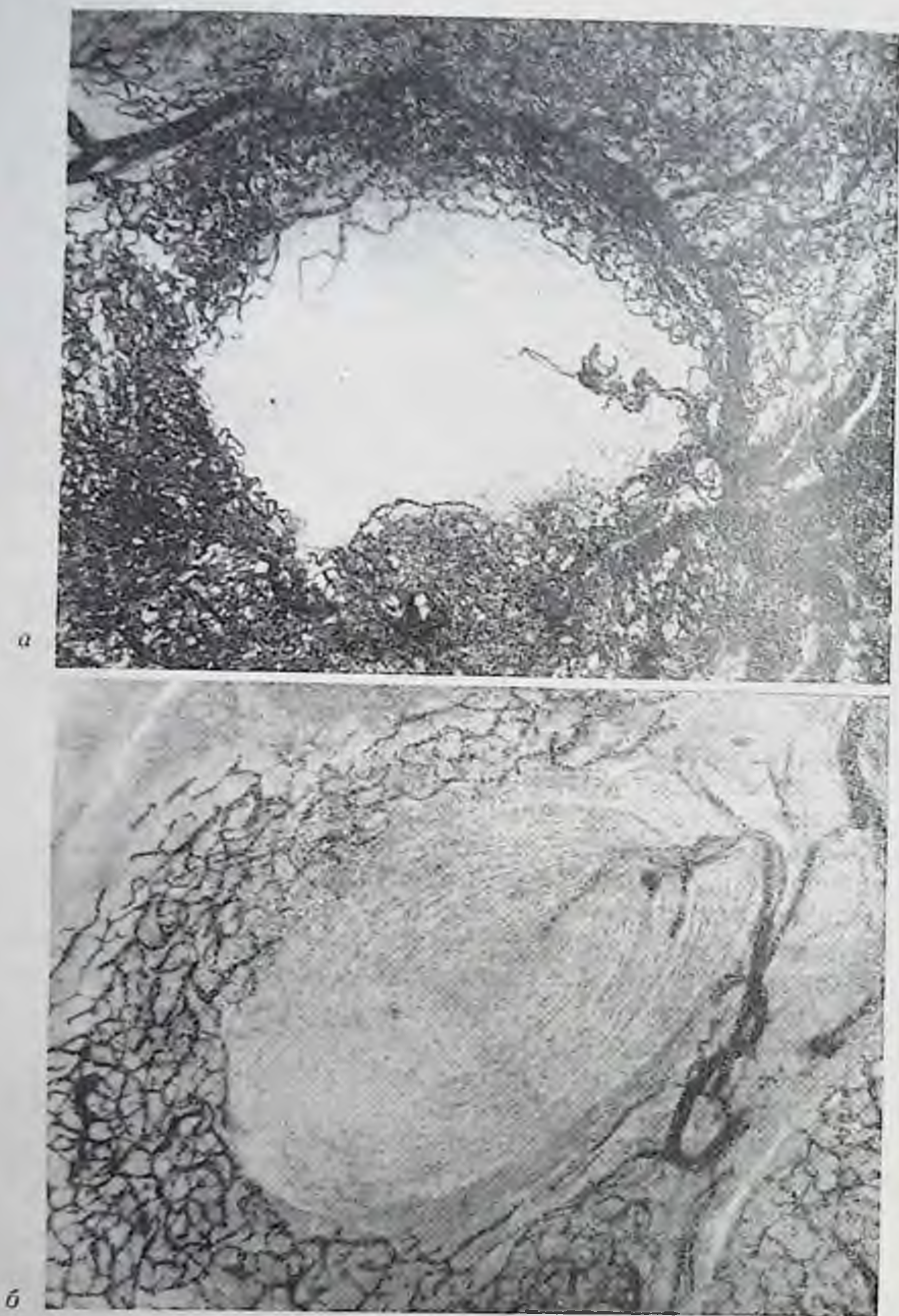


Рис. 9. Взаимоотношение телец Фатер-Пачини с

а — тельце Фатер-Пачини в брыжейке взрослой кошки. Инъекция тушью с же  
в поджелудочной железе взрослой кошки. Инъекция тушью с желатиной, окраска  
кошки 13 см длины. Инъекция тушью с желатиной, импрегнация серебром, увелич.  
Инъекция тушью с желатиной, окра





а



б

сосудистым руслом (по В. В. Астаховой). Фото.

латинской, окраска гематоксилином, увелич. в 100 раз; б — тельце Фатер-Пачини кармином, увелич. в 80 раз; в — тельце Фатер-Пачини в пальцевой подушечке плода в 80 раз; г — тельце Фатер-Пачини в подушечке лапки шестинедельного котенка, окраска кармином, увелич. в 80 раз.

рассеяны в различных ее частях, или сосредоточены в определенных областях и образуют своеобразные очаги, или зоны (или поля, по В. Н. Черниговскому). Все они являются прежде всего источниками рефлексов на кровообращение и дыхание. Указанные аппараты очень важны для поддержания сосудистого тонуса, а следовательно, и регуляции кровяного давления. Забытой оставалась только венозная система (за исключением так называемой рефлексогенной зоны Бейнбриджа). Как оказывается, эта область кровеносного русла также богата рецепторными окончаниями, рассеянными в ее различных частях или, как удалось теперь установить, сосредоточенными в определенных ее участках или зонах.

Остается еще мало обследованным лимфатическое русло, его сосуды и протоки, представляющие суммарно огромный объем. Изучение афферентной иннервации лимфатических фолликулов, узлов и миндалин уже начало привлекать внимание. Исследование рецепторов лимфоидной ткани, как оказывается, весьма важно в практическом отношении. В последние годы, в результате работ И. Б. Солдатова (1953—1957), А. И. Пискуна (1952) и зарубежных авторов (лаборатория Дж. Ламбертини — G. Lambertini; А. Ф. Пирро — А. Fr. Pigo, Неаполь, 1952—1955), знания по чувствительной иннервации лимфоэпителиального кольца значительно обогатились. Миндалины ротовой полости и глотки насыщены рецепторами, что облегчает объяснение механизма рефлексов с этой области.

Задача изучения иннервации лимфатических сосудов ставилась неоднократно. Основными мотивами исследований в этой области было стремление выяснить механизм движения лимфы.

Впервые нервы в лимфатических узлах брыжейки были найдены в лаборатории П. Ландцера (1868). А. С. Догель (1897) описал нервы лимфатических сосудов желчного пузыря. В. Н. Тонков (1898) опубликовал свое исследование нервов лимфатических узлов. Нервы грудного протока изучались в свое время А. П. Лаврентьевым (1940). Но в общем область эта разработана слабо, имеющиеся данные скудны и носят характер попутных находок, свидетельствующих лишь о наличии в стенке грудного протока нервной ткани в виде сплетений волокон, образующих кое-где окончания довольно неопределенной структуры (Д. А. Жданов и С. С. Павлицкая, 1949; С. С. Павлицкая, 1952). В 1950 г. В. М. Гоудинов нашел рецепторы в лимфатических узлах брыжейки у человека, позже их обнаружил В. В. Гинзбург в лимфатических узлах средостения и И. Д. Лев — вблизи почечной вены у человека. Богатый материал по чувствительной иннервации стенки грудного протока человека и кошки получил в результате своих исследований В. В. Гинзбург (1952—1957).

Регуляция деятельности сердечно-сосудистой системы не может происходить без участия нервных аппаратов огромного по своему суммарному объему лимфатического русла.

И. В. Сергеевой и В. Н. Черниговским (1951) опубликованы данные, позволяющие говорить о рефлексах с некоторых лимфати-

ческих узлов. Это вполне согласуется с указанными выше наблюдениями В. М. Годинова, нашедшего два типа рецепторов в паренхиме этих органов. I тип — неинкапсулированные окончания афферентных волокон в форме кустиков, подобные интерстициальным нервным окончаниям в стенке кровеносных сосудов, относимых нами к барорецепторам; II тип — это нервные окончания, напоминающие хеморецепторы. Последние, образованные ветвлениями мякотного волокна крупного калибра, окружены скоплением круглых или овальных клеток гломусного характера, пространство между которыми выполнено лимфой. Автор справедливо называет их истинными лимфорецепторами.

В. Н. Черниговский, рассматривая механизмы рефлекторной регуляции кровообращения с эволюционных позиций, предлагает новый принцип их классификации. Решительно отвергая деление рефлексогенных зон сердечно-сосудистой системы на специфические и неспецифические с противопоставлением их друг другу, принятому в зарубежной литературе, он предлагает ввести понятие рецепторного поля. Исходя из общности происхождения, функций и взаимозаменяемости зон, В. Н. Черниговский группирует все их в три рецепторных поля. «Первое рецепторное поле объединяет рефлексогенные зоны аорты, каротидных синусов и сосудов малого круга кровообращения. Второе рецепторное поле охватывает собой рефлексогенные зоны всех внутренних органов. Третье рецепторное поле охватывает собой собственно рефлексогенные зоны, связанные непосредственно с сердцем».<sup>1</sup> Надо полагать, что развитие исследований рецепторных аппаратов не только сердечно-сосудистой системы, но и других систем организма, изучение которых в настоящее время значительно расширяется, позволит сделать поправки и дополнения, еще более совершенствующие предложенную выше классификацию.

До последнего времени мало обращали внимания на реактивность рецепторных аппаратов организма в различных условиях его существования. До сих пор реакции механизмов рефлекторной регуляции кровообращения изучались с помощью введения в сосудистое русло всевозможных раздражителей, действующих на те или иные рецепторы *in loco*. Применяемая при этом методика перфузии сосудов неизбежно вызывает сосудисто-нервную травму, с которой нельзя не считаться.

В. Н. Черниговский совершенно прав, говоря, что «сердечно-сосудистая система, согласно современным представлениям, настолько насыщена нервными элементами, а роль их в жизни целого организма настолько велика, что кажется вполне основательным рассматривать всякое оперативное вмешательство на сосудистой системе, связанное с нарушением целостности большой массы сосудов, как нейрохирургическую операцию».<sup>2</sup> Это совершенно справедливое

<sup>1</sup> В. Н. Черниговский. Успехи современной биологии, 23, 2, 1947, стр. 231.

<sup>2</sup> В. Н. Черниговский. Там же, стр. 237.

замечание, которое нами также неоднократно высказывалось при оценке опытов по окольному кровообращению. Действительно, всякое вмешательство на сосудах есть глубокая сосудисто-нервная травма с соответствующими рефлекторными реакциями. Всякая перевязка любого сосуда, помимо исключения из кровообращения той или иной области, вносит ряд моментов, способных вызывать сопряженные с ней реакции. К ним относится механическое раздражение лигатурой проводников нервного сплетения сосудистой стенки, влияние на чувствительные нервные окончания кислородной недостаточности, которую испытывают анемизированные ткани, и вообще всякого рода продуктов нарушенного при этом обмена веществ. Эти многообразные влияния порождают поток импульсов, которые не безразличны для кровообращения в целом организме. Перспективы, раскрывающиеся в настоящее время перед исследователем, изучающим цельный неповрежденный организм в условиях влияния на него факторов общего действия, весьма обширны. Здесь возможно изучение влияний гипо- и гипероксии, действия гормонов, изменения температуры внешней и внутренней среды, действия различных лекарственных веществ, введенных в организм, и т. п. Подобные исследования помогут выявить новые, еще неизвестные до сих пор качества афферентных систем сосудов.

Мякотные нервные волокна различного калибра, составляющие сплетения внутри стенки вен, не ограничиваются адвентицией. Те из них, которые относятся к проводникам афферентной иннервации, проникают глубже, до интимы. Во всех слоях стенки они разветвляются, образуя богатый по разнообразию форм рецепторный аппарат. Большой опыт, накопленный современной нейрогистологией, позволяет теперь безошибочно определять их рецепторную природу. Это решается на основании совокупности структурных признаков, особенностей их развития, а главным образом в результате экспериментальных исследований, полученных с помощью методики перерождения. Только глаз неопытного исследователя может еще испытывать некоторые затруднения.

Встречая большое разнообразие форм чувствительных нервных окончаний в стенке различных сосудов, каждый исследователь естественно желает классифицировать их по тем или иным признакам. Любая классификация рецепторов, составленная только на основании каких-либо одних критериев, например морфологических, будет несовершенной. Виды рецепции весьма разнообразны, структуры рецепторов функционально и исторически обусловлены; это надо учитывать прежде всего.

Физиологию в ее стремлении приурочить динамику к конструкции постоянно интересуется выяснение специфичности физиологических функций и структурных особенностей различных частей нервной системы, в том числе и аппаратов анализа и синтеза. И. П. Павлов полагал, что имеется несомненная связь между особенностями функции и строением чувствительного окончания, по его мнению: «...разнообразие нервных окончаний в сердце находится в особенных

отношениях с данными физиологии, сходясь с ними...»<sup>1</sup> Между тем, попытки строго приурочить различные виды рецепции (ноци-, механо-, термо-, осмо- и хеморецепции) к определенным адекватным им структурным признакам рецепторных аппаратов пока еще не во всех случаях увенчались успехом.

В. В. Иванов (1893), например, делит нервные окончания у млекопитающих на: 1) концевые кустики, 2) концевые деревца, 3) концевые клубочки и 4) концевые кисточки. А. К. Плошко в своей диссертации (1896) на основании изучения чувствительных нервных окончаний в слизистой оболочке гортани и дыхательного горла млекопитающих делит рецепторы на: 1) концевые кустики, 2) концевые клубочки и 3) перицеллюлярные формы окончания.

Многочисленными авторами у нас и за рубежом эти кустики описаны в соединительной ткани самых различных органов. Г. И. Забусов предполагает, что форма этих окончаний зависит от топографических условий их расположения и от вида соединительной ткани, в которой они находятся (плотная или рыхлая). Образование клубочков также отличается разнообразием, что, надо думать, зависит от условий их существования. Вопрос о физиологических особенностях всех этих многочисленных форм чувствительных нервных окончаний в виде кустиков, клубочков и, наконец, инкапсулированных телец до сих пор еще не решен в полной мере, хотя виды interoцепции, как мы уже заметили, весьма разнообразны. Недаром И. П. Павлов в своей диссертации «Центробежные нервы сердца» (1883) писал, что «Обработка физиологии (теперь пока несуществующей) периферических окончаний всех центростремительных нервов есть настоящая задача, в которой врач заинтересован в особенности». Учение об interoцепции значительно продвинуло знания о функциях чувствительных нервных окончаний. Тем не менее мы все еще не располагаем достаточно надежными критериями, которые бы помогли точно связать форму того или иного рецептора с его функцией.

Так или иначе классификации рецепторных окончаний необходимы, и они существуют, внося определенную систематичность в современные представления о них. В классических руководствах по гистологии принята простейшая схема, согласно которой чувствительные нервные окончания делятся на свободные и инкапсулированные. Б. И. Лаврентьев (1943) расширил понятие «инкапсулированные», включив эти окончания в группу несвободных. По его классификации различают два типа рецепторов: свободные и несвободные. Всякого рода пластинчатые тельца или концевые колбы, типа Фатер-Пачини, Краузе и другие, часто располагающиеся в стенке сосудов или около них, теперь относятся к группе несвободных окончаний и рассматриваются как их разновидность. Свободные

---

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Из выступления в прениях по докладу С. Е. Михайлова «К вопросу о строении внутрисердечной нервной системы млекопитающих». Полн. собр. соч., VI, 1952, стр. 268.

характеризуются тем, что терминальные ветвления их волокон лежат свободно среди элементов иннервируемой ткани. Несвободные окончания, напротив, всегда бывают окружены так называемыми специальными или вспомогательными клетками, которые, по утвердившемуся мнению, являются своего рода посредником между концевыми разветвлениями нервного волокна и иннервируемой тканью. Степень дифференцировки этих клеток различна — от шванновских элементов периферической глии до сложно устроенных капсул упомянутых выше различных инкапсулированных телец или концевых колб. Б. И. Лаврентьев высказывал предположение о роли этих вспомогательных элементов окончания как своеобразных трансформаторов специфических импульсов. К несвободным окончаниям Б. И. Лаврентьев относит также и большую группу разнообразных кустиков — от простых малодифференцированных дихотомических ветвлений мякотного волокна на тонкие нити типа «усов» до сложных клубков. Последние образуются в результате многократного деления основного волокна на множество веточек, несущих на своих концах типичные структуры в виде петелек, пуговок, колец, ретикулярных пластинок и т. п. Располагаясь среди различных элементов стенки сосуда, эти окончания обычно снабжены вспомогательными клетками, имеющими с ними тесный контакт (см. стр. 79).

Заклучение о важности функции вспомогательных клеток в области нервного окончания, в том числе и рецептора, полностью согласуется с еще давнишними высказываниями И. П. Павлова, считавшего вспомогательные клетки специальными трансформаторами, «из которых каждый превращает в нервный процесс определенный вид энергии».<sup>1</sup> Геринг (Hering), например, считает вспомогательные клетки неотъемлемой частью рецептора, сомневаясь вообще в существовании «свободных» нервных окончаний. Мы ниже еще вернемся к этому вопросу.

Кладя в основу классификации рецепторов физиологические признаки, различают хемо- и механорецепторы (барорецепторы). В. Н. Черниговский добавляет еще болевые и терморекцепторы. Хеморецепторы сигнализируют о химических сдвигах внутренней среды организма, они включают в себя также большую группу гломусных образований.

Вопрос о хеморецепции и хеморецепторах до сих пор вызывает споры. Несомненно, понятие о хеморецепции необходимо расширить. По существу, сосудистотканевые рецепторы капиллярного русла и есть механизм хеморецепции в широком понимании этого явления. Действительно, хеморецепция как регистрация химических воздействий при обменных реакциях имеет место всюду, где происходят эти обменные химические реакции, т. е. на границе капилляров и окружающей их ткани. Физиологические опыты с перфузией сосудов различных органов всевозможными химическими раздражителями одновременно свидетельствуют как о баро-, так и о хеморецеп-

---

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Полное собрание трудов, III, 2, 1951, стр. 95.

ции их. Однако признание хеморецепции универсальным свойством всех тканей организма, с моей точки зрения, вовсе не исключает специальной хеморецепторной функции таких образований, как «гломусы». Представление о гломусах, безусловно, не должно ограничиваться синокаротидной и кардиоаортальной рефлексогенными зонами. Гломусные клетки теперь обнаружены в значительном количестве в стенках ветвей легочной артерии (В. В. Куприянов, 1950), в виде скоплений, богато снабженных чувствительными нервными окончаниями. Инкапсулированные рецепторы гломусного характера описывал В. М. Годин в стенке воротной вены. В. В. Гинзбург недавно наблюдал сходные образования в стенке грудного протока; обнаруживали подобные структуры и мы в стенке полых вен, И. Д. Лев в стенке почечной вены.

Возможно, что часть этих образований относится к элементам хромаффинной системы, как утверждает Т. А. Григорьева, тогда, естественно, их нельзя считать хеморецепторами. Однако признание этого вовсе не «отменяет» объективно существующие рефлексы как со стороны синокаротидного гломуса, так и кардиоаортального. Рецепторная функция за гломусами все же остается.

Признавая положение И. П. Павлова о том, что чувствительными нервными окончаниями пронизаны все органы и ткани их, мы вместе с тем не можем согласиться с мнением некоторых авторов, считающих степень их насыщенности совершенно одинаковой повсеместно. Полагать так — значит отрицать функциональную специфичность органов, обусловленную развитием организма. Нельзя отрицать наличие в кровеносном русле таких очагов наибольшей насыщенности рецепторами, как каротидный синус, присердечные отделы полых и легочных вен, дуга аорты, воротная вена в области слияния ее корневых притоков и другие.

Непременным условием для решения всех спорных вопросов физиологии, как всегда, являются безупречные морфологические факты. В. В. Куприянов (1950) на основании исследований, посвященных хеморецепции легочной артерии и ее ветвей, приводит описание структуры гломусоподобных образований то ли в виде одиночно рассеянных клеток, то ли скоплений их, так называемых микрогломусов. Непременными компонентами, входящими в состав гломусов, являются гломусные клетки, отличающиеся крупными размерами, вспомогательные или специальные клетки, какие мы обыкновенно обнаруживаем и в прочих рецепторных окончаниях, сеть капилляров и, наконец, нервные волокна, безмякотные и мякотные. Первые принадлежат вегетативной нервной системе и, по видимому, несут вазомоторную и трофическую функции. Вторые, т. е. мякотные, своими разветвлениями образуют окончания, оплетающие гломусные клетки или их скопления. Они то и служат для передачи первого импульса из области хеморецептора к центрам.

Эти данные совпадают с представлениями Б. И. Лаврентьева, высказанными им еще в 1943 г. по вопросу о структуре хеморецепторных приборов. «Как же построены хеморецепторы? Оказывается,

что в строении их имеется много общего с органом вкуса. Так же как в них, так и в хеморецепторах обязательно присутствуют специальные клетки, — клетки эти прилегают вплотную к стенкам кровеносных сосудов гломуса. Они, очевидно, и раздражаются химическим веществом, приносящимся по кровяному руслу. Это раздражение улавливается в дальнейшем нервным окончанием, лежащим в специальных клетках».<sup>1</sup>

Если признавать, что стимулом возбуждения нервных окончаний в хеморецепторе являются, как теперь считают, изменения метаболизма гломусных клеток, наступающие в результате действия на них раздражителя, поступающего из крови или из тканевой жидкости, то ясно, что в отношении устройства и локализации барорецепторы, воспринимающие механическое раздражение, должны резко отличаться от хеморецепторов. Для последних непременным условием является наличие капиллярной сети, откуда поступает раздражитель, и гломусных клеток, химические изменения в которых являются источником нервного импульса, действующего на окончания чувствительных нервов. Поэтому совершенно прав В. Н. Черниговский, говоря: «С нашей точки зрения, единственно правильным является представление о хеморецепции как явлении, связанном с клетками, с проникновением в них химических раздражителей. Поразительно, как можно игнорировать факты, касающиеся хотя бы того же каротидного клубочка. Начиная с морфологических исследований Ф. де Кастро, в работах Х. Нонидец, А. Г. Черняховского и др. везде указывается, что рецепторы оканчиваются именно на клетках клубочка. Для того, чтобы раздражитель подействовал на рецептор, он должен проникнуть через стенку капилляра и достигнуть клетки» (В. Н. Черниговский, 1943).

После находок Нонидеца, Гильда (S. Guild), Н. Гурмафтай и Р. Паннье (N. Goormaghtigh u. R. Pannier, 1939), Д. Н. Выропаева, Т. А. Григорьевой, В. М. Годинова, Б. А. Долго-Сабурова, В. В. Куприянова и др. представления о локализации гломусных клеток в организме млекопитающих теперь весьма расширились. Прав Уайт (White, 1935), считая, что в организме животных помимо каротидного гломуса имеется целый ряд подобных ему по строению и функции органов, которые в совокупности образуют единую, так называемую «Glomussystem». К ней в настоящее время можно отнести аортальный параганглий, открытый Пеничка (W. Penitschka) в 1931 г., называемый по аналогии с каротидным гломусом, *glomus aorticum*, а также гломусоподобное тельце, найденное Ботаром и Прибеком (Botar et Pribek, 1935) в глазнице обезьян (цит. по А. А. Смирнову, 1945).

Мы теперь знаем о скоплениях гломусных клеток в стенках подключичной и безымянной артерий, гломусы найдены в стенке предсердий, воротной, полой и яремных вен (*bulbus v. jugularis*). Как видно,

---

<sup>1</sup> Б. И. Л а в р е н т ь е в. Чувствительная иннервация внутренних органов. *Общ. биол.*, IV, 4, 1943, стр. 240.



глобусы аорты и синокаротидной зоны не являются единственными представителями глобусной ткани. Работы школы К. М. Быкова, В. Н. Черниговского и их сотрудников еще более расширяют границы локализации хеморецепторов. Обнаружены рефлексы после химического раздражения сосудов селезенки, почек и кишечника, снабженных, как оказывается, также хеморецепторными аппаратами. Образования, которые Г. Ф. Иванов именует тельцами Каргер, по автору, их наблюдавшему, который называл их «геморецепторами», следует, по-видимому, рассматривать как обычные органы из группы глобусов, типичными и общепризнанными представителями которых являются всем известные каротидные и аортальные клубочки. К сожалению, отсутствие специального описания тельц Каргер, где были бы точно освещены все структуры, их составляющие, не позволяет нам дать научную оценку этим находкам.

Механорецепторы, располагаясь в стенке сосудов или же на ее поверхности, воспринимают изменения механического порядка (растяжение стенки). Они сигнализируют о скорости тока крови и об уровне кровяного давления внутри сосудистого русла, вызывая прессорные или депрессорные реакции, местные или общие. На этом основании такие чувствительные нервные окончания называют еще барорецепторами. Регистрация колебаний миотонуса стенки сосудов, содержащих мышечную ткань, достигается специальными мышечными (или нервно-мышечными) рецепторами.

• Наши исследования показывают, что мышечные рецепторы отличаются разнообразием строения. Мускулатура предсердий, как известно, на значительном протяжении продолжается в стенку полых и легочных вен. Миокардная мускулатура последних может простирается до ворот легких, а у некоторых видов животных даже продолжается внутрь легочной паренхимы. Неудивительно, что рецепторы, которые обнаруживаются среди пучков миокардной мускулатуры внутри стенки полых и легочных вен, например у кошки, весьма напоминают аналогичные окончания мякотных волокон на мышечных пучках стенки предсердий, описанные Е. К. Плечковой (1936—1948), А. Я. Хабаровой (1952) и др.

Среди мышечных рецепторов мы выделяем два вида. Одни сходны с нервно-мышечными веретенами поперечнополосатой мускулатуры и образованы тончайшими волокнами с колечками, образующими намотки вокруг одиночных мышечных волокон или пучков их. Другие характеризуются распространением своего ветвления по поверхности мышечного волокна или пучка их. Этот вид окончаний сходен с типом «лазающих» или «стелящихся» рецепторов, описанных Е. К. Плечковой. Между двумя формами имеются и переходные, тогда различить их не представляется возможным.

Нужно думать, что мышечные рецепторы, сигнализируя изменения тонуса мышечных элементов венозной стенки, играют ту же роль, что и проприорецепторы скелетной мускулатуры и капсулы суставов.

Большую группу баро- или прессорецепторов составляют так называемые неинкапсулированные окончания мякотных волокон.

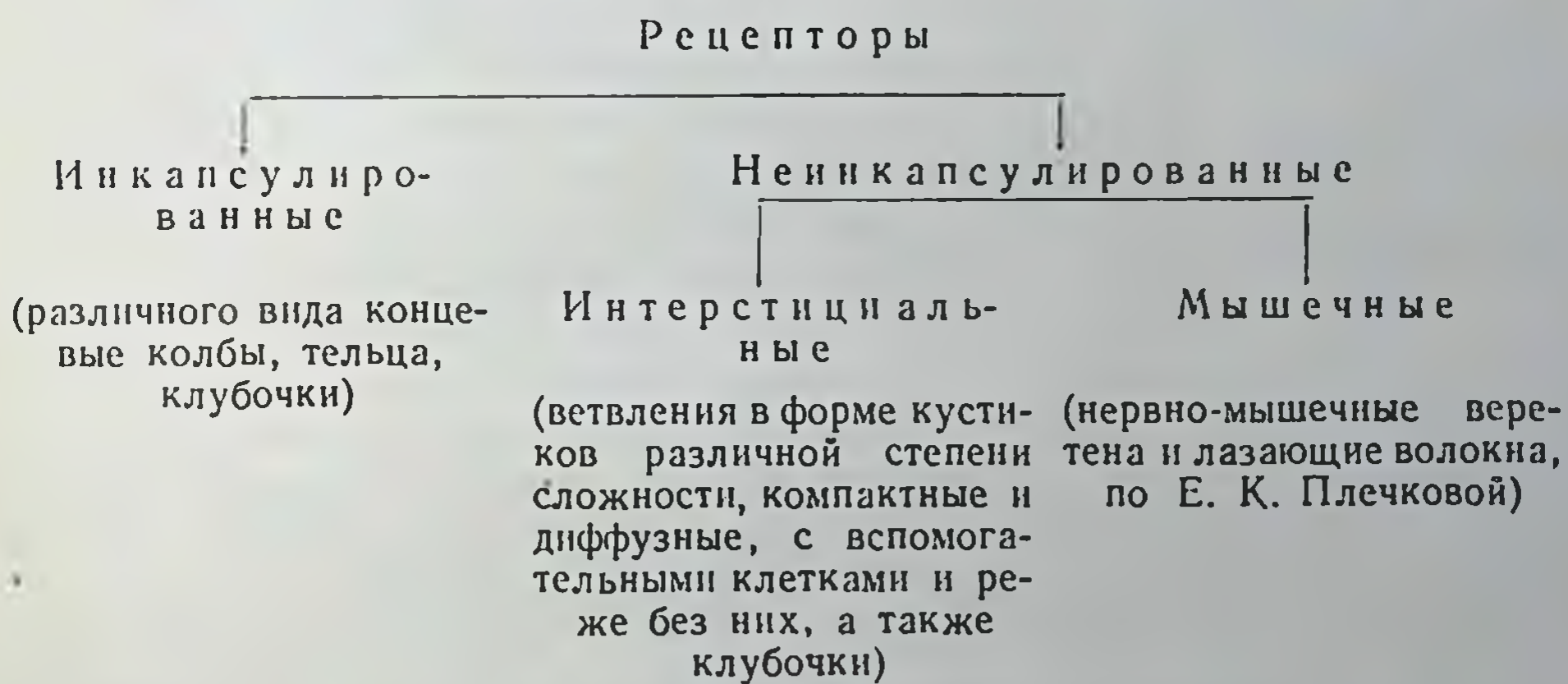
К ним мы относим рецепторы, образованные ветвлениями мягкотных волокон разного калибра. Будучи различной сложности строения, они имеют вид кустиков или клубочков. Инкапсулированные окончания в виде разного рода концевых колб обнаружены в наружных слоях различных вен.

Существуют и другие классификации окончаний центростремительных нервов, в основу которых положен функциональный или генетический принцип (Ливингстон, W: Livingston, 1944; Я. А. Винников, 1946). Шеррингтон (Ch. S. Sherrington, 1898), например, предложил делить чувствительные нервные окончания на экстероцепторы, воспринимающие раздражения из внешней среды, проприоцепторы — из собственных частей тела (имеются в виду скелетные мышцы и капсулы суставов — глубокое мышечно-суставное чувство) и интероцепторы, получающие стимул раздражения из внутренней среды организма, преимущественно от внутренностей (включая и сосуды всего тела). Надо сказать, что различия проприо- и интероцепторов не принципиальны, и те и другие получают импульсы из внутренней среды организма. Поэтому мы вполне согласны с К. М. Быковым, считающим излишним выделение особой группы «проприоцепторов». Он делит все чувствительные нервные окончания на экстеро- и интероцепторы. Среди последних различают хеморецепторы, улавливающие изменения химизма внутренней среды, и прессорецепторы, улавливающие изменения давления крови или растяжения тканей.

Интересна, но довольно схематична, классификация рецепторных аппаратов, которую недавно предложил А. Г. Бухтияров (1955). Изучая реакции организма на введение раздражителей через различные участки кровеносного русла, он обнаружил, что реакции эти имеют неодинаковый характер в зависимости от того, на какие рецепторы действует раздражитель. Различия получаемых реакций дали ему основание условно рассматривать все рецепторы сердечно-сосудистой системы по областям. В так называемую «артериальную» область входят рецепторы всех тканей и органов, кровообращение в которых обеспечивается артериями большого круга, а также артериями и венами воротной системы. В состав так называемой «венозной» области входят рецепторы сосудов малого круга кровообращения, полых вен, грудной части аорты и полостей сердца. Основываясь на данных морфологических и физиологических исследований, А. Г. Бухтияров считает, что и пути афферентной иннервации с этих областей различны. Рецепторы «артериальной» области (за исключением синокаротидной зоны) связаны преимущественно с чувствительными узлами задних корешков спинного мозга. Следовательно, «артериальная» рецепторная область имеет спинальную иннервацию. Рецепторы «венозной» области связаны с чувствительными узлами блуждающего и языкоглоточного нервов, следовательно, ее афферентная иннервация — бульбарная. Мы давно уже предложили понятие бульбарной и спинальной иннервации различных рецепторных зон в венозной системе. Выводы А. Г. Бухтиярова.

однако, только в общих чертах совпадают с нашими. Например, неясно, куда следует отнести вены шеи, головы и конечностей. А. Г. Бухтияров полагает, что различия реакций организма на введение раздражителей в кровь через различные сосуды выражают особенности их афферентной иннервации. Так, при введении раздражителей в «артериальную» рецепторную область реакции носят преимущественно прессорный характер, как обычно получается при раздражении седалищного или чревного нервов (спинальная иннервация). Напротив, раздражение рецепторов «венозной» области вызывает преимущественно реакции депрессорного характера, что и бывает при раздражении центральных концов блуждающих нервов (бульбарная иннервация).

При описании афферентного аппарата различных вен человека и животных мы на основании изучения строения чувствительных нервных окончаний в стенке полых, воротной, легочных, яремных, почечных, маточных, яичниковых вен и вен конечностей, которые исследовались в нашей лаборатории с различных точек зрения, включая (для некоторых из них) и методы экспериментальной патологии, пользуемся следующей, предлагаемой нами схемой (рис. 10).<sup>1</sup>



Мышечные рецепторы, располагаясь на мышечных волокнах стенки некоторых вен, вероятно, участвуют в местных рефлекторных реакциях. Наши представления об окончаниях этого типа полностью согласуются с наблюдениями В. М. Годинова и В. В. Куприянова над мышечными рецепторами стенки воротной и легочных вен и данными Е. К. Плечковой, полученными в результате изучения ею чувствительной иннервации миокарда. Интерстициальные рецепторы, располагаясь в соединительной ткани различных слоев стенки вен и достигая клеток эндотелия, воспринимают изменения ее натяжения. Это баро- или механорецепторы, раздражение которых вызывает прессорную или депрессорную реакцию. По строению их концевых

<sup>1</sup> Мы отчетливо сознаем, что в дальнейшем, с накоплением новых фактов, классификация рецепторов должна совершенствоваться.

аппарата и характеру его распространения внутри сосудистой стенки мы различаем две группы таких окончаний.

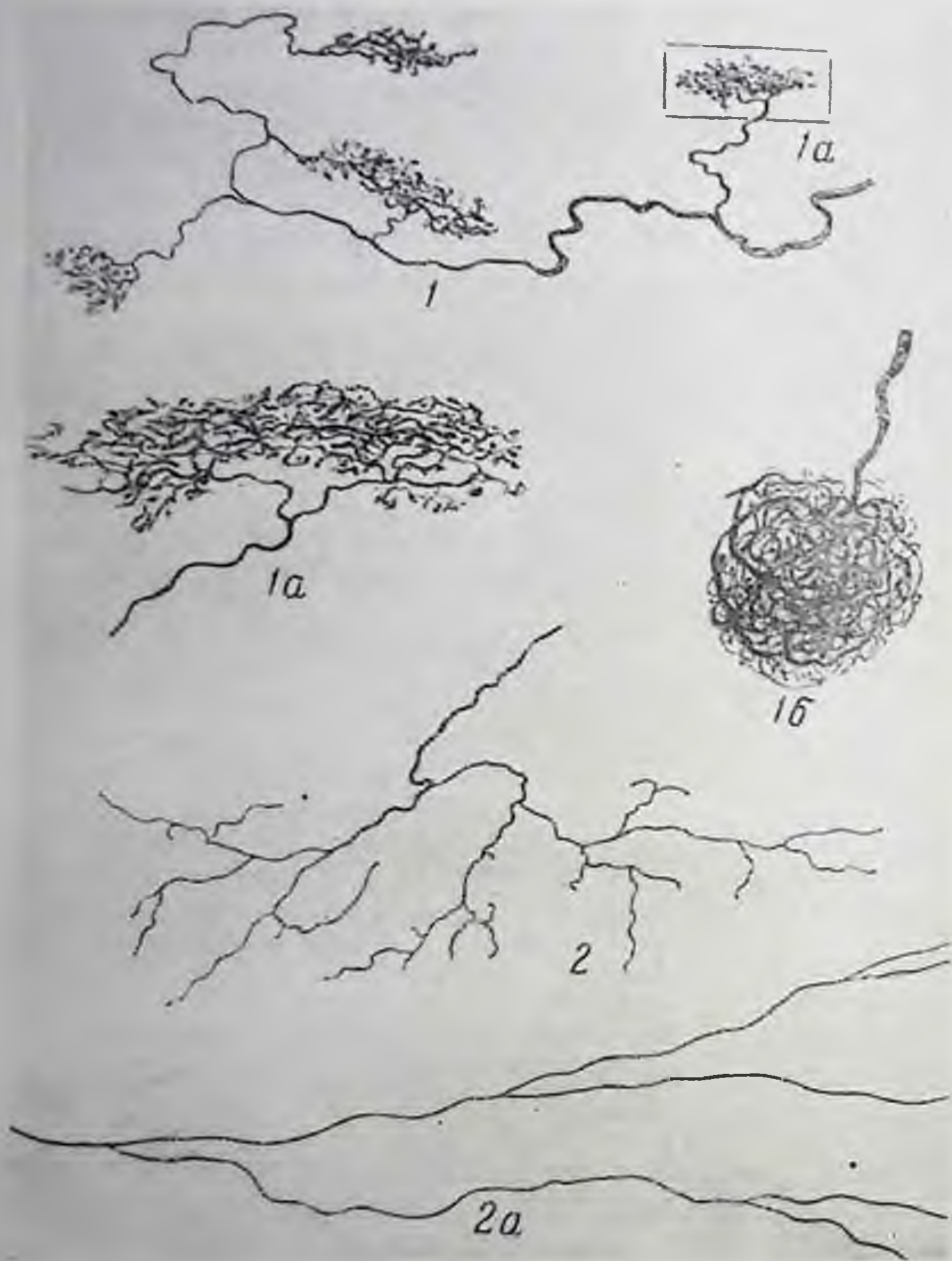


Рис. 10. Схема интерстициальных рецепторов.

*1* — афферентное волокно с ветвлениями, образующими рецепторы в форме компактных кустиков; *1a* — рецептор в форме компактного кустика (деталь предыдущего рисунка); *1b* — рецептор в форме неинкапсулированного клубочка; *2* — рецептор с диффузным ветвлением волокон; *2a* — то же (ветвление волокон по типу «усов»).

Первые образованы мякотными волокнами крупного и среднего калибров, сходны с рецепторами II типа, по классификации Ф. де Кастро; они имеют вид густых кустиков, отличаются сложностью строения (*1*, *1a*, *1b* нашей схемы на рис. 10). Каждый такой кустик

разветвляется на небольшой площади, отличаясь компактностью, ограниченностью распространения; чаще от одного волокна «отходит» несколько таких кустиков, последние, как правило, обильно снабжены вспомогательными клетками. Рецепторы этой группы перерождаются после перерезки блуждающих нервов, являясь окончаниями их афферентных волокон, происходящих из чувствительных нейронов *gg. podosum* и *jugulare*. Так как конечные ядра этих проводников расположены в продолговатом мозгу (чувствительные ядра блуждающих нервов), то мы их считаем волокнами «бульбарной» природы.

Рецепторы второй группы принадлежат мягкотным волокнам, чаще мелкого калибра, они сходны с чувствительными нервными окончаниями I типа по классификации Ф. де Кастро. Они также имеют вид кустиков, ветвления которых очень бедны. Отличаясь от первых крайней диффузностью своего распространения, нервные окончания этой группы обычно имеют вид растянутых кустиков, образованных очень тонкими волоконцами усовидного ветвления; описания их мы еще коснемся ниже (2 нашей схемы на рис. 10). Эти рецепторы, как правило, хуже импрегнируются и легче выявляются только после иссечения спинальных узлов, в результате чего они, спустя определенные сроки, подвергаются перерождению. Принадлежность их периферическим отросткам клеток спинномозговых узлов, на основании наших опытов, бесспорна. Такие же результаты получены и другими авторами в аналогичных экспериментах (Т. А. Григорьева, Е. К. Плечкова, А. Я. Хабарова и др.). Мы называем эти рецепторы «спинальными». В одних венах, как увидим, более выражены одни, в других чаще встречаются иные рецепторы. В тех областях венозной системы, где единственными источниками афферентной иннервации являются проводники спинального происхождения, обнаруживаются только диффузные рецепторы, ветви их часто напоминают картину «усов» (например в стенке вен конечностей). В венах с двойной иннервацией, бульбарной и спинальной, встречаются чувствительные нервные окончания обоих видов.

Теперь мы позволим себе вернуться к вопросу о рецепторах типа «усов» или «усовидных», как их называют некоторые авторы. Уже обращалось внимание на то, что не всегда разнообразие форм строения так называемых свободных окончаний, или, по нашей терминологии, «интерстициальных», возможно свести к двум группам, принятым в свое время Ф. де Кастро (I — диффузные и II — ограниченные окончания). Существует множество переходных видов в зависимости от степени, характера и условий ветвления мягкотного волокна.

В начале исследований у всех нас вызывали сомнения окончания, которые отличались от других чрезвычайно бедным разветвлением основного волокна. Последнее, теряя мякоть, образует ряд последовательных дихотомических делений на длинные тонкие ветви (из которых одна, как правило, бывает обычно тоньше другой), занимающие своим протяжением в толще стенки вены несколько полей

зрения микроскопа. Обычно кустики, особенно компактные, при сравнении их в том же увеличении микроскопа занимают одно поле зрения. Длинные ветви в виде очень тонких волокон — нитей, все более истончаясь, постепенно сходят «на нет», не образуя на своих концах типичных терминальных структур в виде колечек, петелек, ракеток или пуговок, напоминая собой «усы». Картину такой особенной бедности ветвления мы склонны были ранее объяснить дефектом методики серебрения. Однако последующие наблюдения заставили нас категорически отвергнуть прежние сомнения.

К. А. Лавров в своей работе «Концевые отделы периферической нервной системы» (1941), разбирая различные формы свободных окончаний рецепторной природы, считает совершенно необязательным для процесса рецепции наличие на конце каждого нервного волокна (веточки) пуговчатых утолщений или колечек, «так как не только они определяют функцию восприятия» (стр. 79). Далее (стр. 90—91) он справедливо ставит вопрос: «почему только самый конец волокна должен иметь решающее значение в его функции? Почему входными и выходными воротами нервного процесса должны являться только концы волокон? А если налицо имеется «голая» безоболочечная субстанция волокон и тесный контакт с окружающими клетками на большом протяжении?... мы считаем, что любая часть волокна, находящегося в контакте с иннервируемыми клетками, может оказаться д е я т е л ь н ы м м е с т о м» (разрядка наша — Б. Д.). Мы целиком согласны с приведенными здесь взглядами К. А. Лаврова. Действительно, почему только «петельку» или «колечко» считать субстратом передачи возбуждения? Почему полагать, что отросток чувствительного нейрона, составляющий основу рецепторного волокна, погруженный в протоплазму шванновского симпласта, служащего, как мы теперь знаем, своеобразным трансформатором передачи импульса, что имеет, по В. В. Португалову, огромное физиологическое значение, не может сам по своему ходу являться местом восприятия?

Давно уже обращают на себя внимание различного рода варикозности или колечки, расположенные по ходу волокон, которые также являются аппаратами передачи возбуждения. Это наблюдается в периферической и в центральной нервной системе, в области межнейронных и нейротканевых синапсов. Иннервация по способу «касания» теперь признана вполне реальной.

Синапсы по типу контакта (а не континуитета) являются, согласно данным современной науки, универсальным аппаратом связи между звеньями рефлекторной дуги, и притом как в начале ее, в области рецептора, так и в конце, в области эффектора. Однако по форме контакта синаптические структуры могут быть не только концевые, но и касательные. Эта точка зрения, основанная на совершенно безупречных фактических данных, особенно развивается сейчас в учении о межнейронных связях в головном мозгу (Г. И. Поляков, 1953; Е. Г. Школьник-Ярос, 1955—1956; Т. А. Леонтович, 1952; и др.). Мы придаем большое значение этому вопросу, ибо представ-

ления о том, что контакт в области синапса может осуществляться только «кончиком» волокна, обязательно снабженным «петелькой» или «колечком», суживают настоящую проблему, создавая ограниченность в понимании процессов передачи возбуждения, а следовательно, и способов организации связи как основы нервной деятельности. В окончаниях, бедно ветвящихся, очень растянутых, образующих длинные ветви, в виде тончайших «усов», как раз и можно видеть материальный субстрат для рецепции на всем протяжении этих «усов» (это, так сказать, афферентная иннервация «en passant», т. е. касательно, всей поверхностью контакта). Это же может быть отнесено и к окончаниям, богато ветвящимся.

Для нас в настоящее время не остается никаких сомнений в том, что эти своеобразные окончания типа «усов» являются разновидностью свободных интерстициальных диффузных окончаний, всегда растянутых по площади. Такие рецепторы мы обнаруживали в стенке полых вен у человека (Б. А. Долго-Сабуров), воротной вены у кошки (В. М. Годинов), в стенке вен конечностей у человека (Б. А. Долго-Сабуров), собак и обезьян (А. Г. Федорова), в стенках яремных вен (Г. Ф. Мальков), маточных и яичниковых вен (Т. П. Баккал), в стенке почечных вен (И. Д. Лев), в стенке грудного лимфатического протока (В. В. Гинзбург). Разветвления чувствительных волокон по типу «усов» напоминают картину рецепторных окончаний в стенке сосудов у зародышей, хотя там концы этих «усов» несут на себе пуговчатые утолщения в виде миниатюрных колб роста.

В связи с новыми работами В. В. Португалова (1949—1955), В. В. Португалова и В. А. Яковлева (1951) необходимо сделать несколько замечаний о вспомогательных клетках как очень важных элементах чувствительного нервного окончания. В. В. Португалов, развивающий взгляды Б. И. Лаврентьева на вспомогательные клетки рецепторов как на трансформаторы стимула, действующего на нервное окончание, в последнее время на основе своих гистохимических исследований пришел к очень важным выводам.

Перцепирующая функция чувствительного нервного окончания выражается в специфическом для него гистофизиологическом процессе, сущность которого заключается в превращении действующего на него раздражающего стимула (химического или физического) в нервный импульс. В области окончаний, например, эффекторных нервных волокон в мышцах этот процесс заключается в превращении центробежных нервных импульсов в энергию мышечной деятельности. Морфологическим субстратом в этих случаях является симпласт элементов периферической глии, образующей своеобразную среду между мышечной тканью и двигательными нервными окончаниями. В. В. Португалов обнаружил в вспомогательных клетках (или шванновском синцитии), а также в оболочках самого нервного волокна наличие особых ферменто-активных веществ, в которых, по его наблюдениям, при воздействии стимула любой природы возникают энзиматические процессы. Они то и являются источником

энергии для специфической деятельности соответствующих нервных аппаратов (рецепторных или эффекторных).

Изменения активно действующих веществ при различных физиологических состояниях нервной системы, как оказывается, возможно уловить гистохимическими методами. Понятно, насколько широкие перспективы открывает перед нами этот метод, который, надеемся, поможет вскрыть и в морфологии афферентной иннервации сердечно-сосудистой системы также весьма существенные явления, необходимые для точного и наиболее полного представления процессов инteroцепции.

### Нервы сосудов стенки вен (*Nervi vasorum venarum*)

Стенка вен, как и всякого сосуда, имеет свой трофический аппарат, содержит собственную сосудистую сеть, т. е. артерии, вены и капилляры, а также и нервы, обеспечивающие регуляцию их функции.

Относительно рыхлое расположение структурных элементов в стенке вен дает возможность лучше и легче обнаружить в ее составе собственные сосуды, т. е. *vasa venarum*. Даже очень мелкие венозные стволы с калибром до 1 мм имеют свои *vasa venarum*. По Франклину, средняя оболочка стенки вен содержит больше собственных сосудов, чем соответствующий слой стенки артерий. А. Беннингофф и другие авторы считают, что *vasa venarum* простираются до интимы, наблюдая их распространение иногда даже до эндотелия. Хотя многие авторы и утверждают, что собственные вены стенки вен открываются непосредственно в ее просвет, однако подтвердить этого не удалось. Воспалительные процессы венозной стенки (флебиты) способствуют лучшему выявлению капиллярной сети внутри ее, которая при этом значительно расширяется достигая в отдельных участках диаметра 15—30  $\mu$  (Мюрон — Migon, 1870).

В стенке вен (в адвентиции) также обнаружены и лимфатические сосуды, образующие в некоторых венах сплетения, достигающие субэндотелия. По данным Беннингоффа (1930), в просвет вен эти сосуды не открываются. Что же касается так называемых интраадвентициальных лимфатических пространств или щелей (по Г. Ф. Иванову), которые якобы обнаруживаются в стенке кровеносных сосудов, то полагаем, что это артефакты.

Питание стенки вены в целом происходит не только снаружи, т. е. из указанных выше *vasa venarum*, но также и изнутри, путем диффузии питательных веществ из содержащейся в ней крови (А. Беннингофф). Относительная бедность состава венозной крови большого круга кровообращения (исключая портальную систему) необходима для питания веществами по сравнению с артериальной объясняет наибольшее развитие в стенке его вен собственных сосудов, обеспечивающих ее питание из внешних источников.

Одновременно с изучением иннервации вен мои сотрудники занимались также и исследованием васкуляризации стенки этих



сосудов. В результате этого явилась серия диссертаций (А. Т. Акилова, 1947, 1957; А. И. Головинский, 1947; Р. А. Войнер, 1948—1950; Н. Н. Златицкая, 1953) и отдельных работ и наблюдений (А. С. Гусев, М. В. Шепелев, И. Д. Лев, Ф. П. Маркизов), показавших на большом материале источники кровоснабжения стенки венозных стволов. В результате этих систематических исследований установлено, что около вен, глубоких и поверхностных, в различных областях тела человека и животных располагается богатейшее добавочное кровеносное русло (так называемое паравенозное). От тонких артериальных стволиков, лежащих параллельно стенке вен, отходят многочисленные веточки, образующие экстра- и интрамуральные сети в ее толще. Последние распространяются во все слои стенки, вплоть до интимы. В состав паравенозного кровеносного русла входят не только артерии, но также и вены, последние служат для оттока крови от стенки основного ствола.

*Vasa vasa* (как мы их называем) тесно связаны с паравенозным руслом. Для артерий стенки вен (*arteriae vasa*) это русло служит источником происхождения, для вен же (*venae vasa*) оно является путями оттока крови от ее стенки.

Всякий изучавший нервные сплетения в стенке кровеносных сосудов видел нервные волокна или пучки их, расположенные по ходу *vasa vasorum*. Э. Бюш (E. Busch, 1929) их называет *perives of vasa vasorum*. Нервные проводники, вступающие в стенку сосуда извне, чаще всего проникают в нее именно вместе с сосудами, образуя микроскопические сосудисто-нервные пучочки. Поэтому внутри стенки сосуда (в частности и вен) сеть *vasa vasorum* непременно сопровождается нервными волокнами. Только дефекты импрегнации приводят к тому, что эти сосуды оказываются без сопровождения нервов. *Vasa vasa* с их нервами это сосудисто-нервные пучочки, образующие сеть во всех слоях стенки вены, степень развития которой может быть различной; этот особый вопрос должен служить предметом специальных исследований.

Нервы, сопровождающие *vasa vasa*, мы называем *perivasa vasa*. Наблюдавшие их ранее авторы, как нам кажется, не придают им того значения, которое они несомненно имеют в жизни сосуда.

А. Я. Боровская (1935), наблюдая сплетения тонких нервных волокон по ходу *vasa vasorum* стенки дуги аорты, считала их эффективными проводниками, образованными нейритами ганглиозных клеток симпатических узлов. Специальные исследования нервного аппарата «сосудов сосудов» появились всего несколько лет назад. Так, Ю. М. Слепков (1952) описал чувствительные нервные окончания типа кустиков в стенке нисходящей аорты у человека, относя их к артериолам и капиллярам. Автор рассматривает их как поливалентные рецепторы, разветвляющиеся не только на поверхности этих сосудов, но и среди соединительнотканых элементов стенки аорты. К сожалению, иллюстрации, приведенные в статье Ю. М. Слепкова, совершенно не убеждают читателя в характере отношений

элементов рецептора ни к *vasa vasorum*, ни к окружающей их ткани, так как изображенные на них окончания волокон даны в отрыве от иннервируемого субстрата.

Подробнее описывает нервы *vasa vasorum* А. В. Бабаскин (1954), называя сплетение нервных волокон по ходу их в стенке дуги аорты вазо-вазорным. Это вазо-вазорное нервное сплетение (по А. В. Ба-



Рис. 11. *Nervi vasorum venaarum*. Ветвление нервных волокон по ходу *vasa vasorum* в стенке верхней полой вены человека (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Кахаль-Фаворскому. Ок. 10, об. 40.

баскину) состоит из мягкотных и безмякотных нервных волокон. Первые представляют проводники афферентной иннервации, они перерождаются после иссечения спинальных узлов ( $D_1 - D_V$ ), вторые относятся к эфферентной иннервации и образованы нейритами симпатических клеток. Часть безмякотных волокон следует рассматривать как афферентные проводники, потерявшие мякоть. А. В. Бабаскин различает вазо-вазорные сплетения артерий, вен и капилляров, хотя и признает их нераздельными частями единого нервного сплетения стенки аорты. Окончаний эффекторных или

рецепторных он не описывает, как, впрочем, их не различали и предыдущие авторы. Мы представили картины нервных окончаний на *vasa vasorum* в стенке верхней поллой вены и *v. cephalica* у человека (Б. А. Долго-Сабуров, 1949, рис. 11, 12).

*Nervi vasorum venarum* (включая нервы аналогичных кровеносных сосудов в стенке грудного лимфатического протока, по исследова-



Рис. 12. *Nervi vasorum venarum*. Нервное волокно, выйдя из пучка, направляется к сосуду. Стенка *v. cephalica* человека (по Б. А. Долго-Сабурову).  
Обработка по Кахаль-Фаворскому. Ок. 10, об. 40.

ниям В. В. Гинзбурга, 1952—1957) следует рассматривать как проводники весьма важного физиологического значения. До сих пор на это почти не обращалось внимания. К какой категории нервов их следует отнести? Согласно классификации И. П. Павлова, делившего все нервы на функциональные, сосудистые и трофические нервы, обеспечивающие эфферентную и афферентную иннервацию сосудов, т. е. так называемые вазомоторные и вазосенсорные проводники, следует относить к группе функциональных. Это — нервы, регулирующие функции сосудов.

Нервные проводники, иннервирующие *vasa vasorum*, надо считать собственно сосудистыми, ибо они обеспечивают регуляцию

кровообращения того органа, где они разветвляются, т. е. стенки самого сосуда, выполняя этим регуляцию его обмена веществ. Вероятно, их можно в той же мере считать и трофическими. Существуют ли специально трофические нервы? Этот вопрос сейчас выясняется (см. наши исследования аксозальных синапсов в центральной нервной системе, 1953—1957).

Вопрос о *nervi vasorum venarum* (или *arteriarum*) имеет актуальное значение и заслуживает пристального внимания. Надо полагать,



Рис. 13. Нервные окончания типа кустиков на стенке одного из *vasa venarum* задней полой вены кошки (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Рэнсону. Увелич. в 270 раз. Фото.

что развитие исследований в этой области поможет раскрытию механизма многих заболеваний сосудистой стенки, наступающих в результате расстройства ее трофики.

Исследуя интрамуральный нервный аппарат вен кошки, мы постоянно наблюдали мягкотные и безмякотные волокна по ходу *vasa venarum*, образующие нежные сплетения, которые, оплетая стенки этих сосудов, служат источниками их эфферентной и афферентной иннервации. От степени кровонаполнения их, надо думать, зависит интенсивность обмена веществ стенки сосудов. Мы уже отмечали, что наблюдения нервных волокон по ходу *vasa vasorum* не являются редкостью. Труднее обнаружить их синаптические окончания на стенке этих сосудов (рис. 13). Нами не встречались подобные картины в работах прежних авторов. Для того, чтобы судить о нервных волокнах, сопровождающих *vasa vasorum*, как проводниках, действительно обеспечивающих их иннервацию, необходимо убедиться

в наличии их окончаний на стенках этих сосудов, что мы и показываем (рис. 14). Особенно наше внимание привлекли к себе аппараты

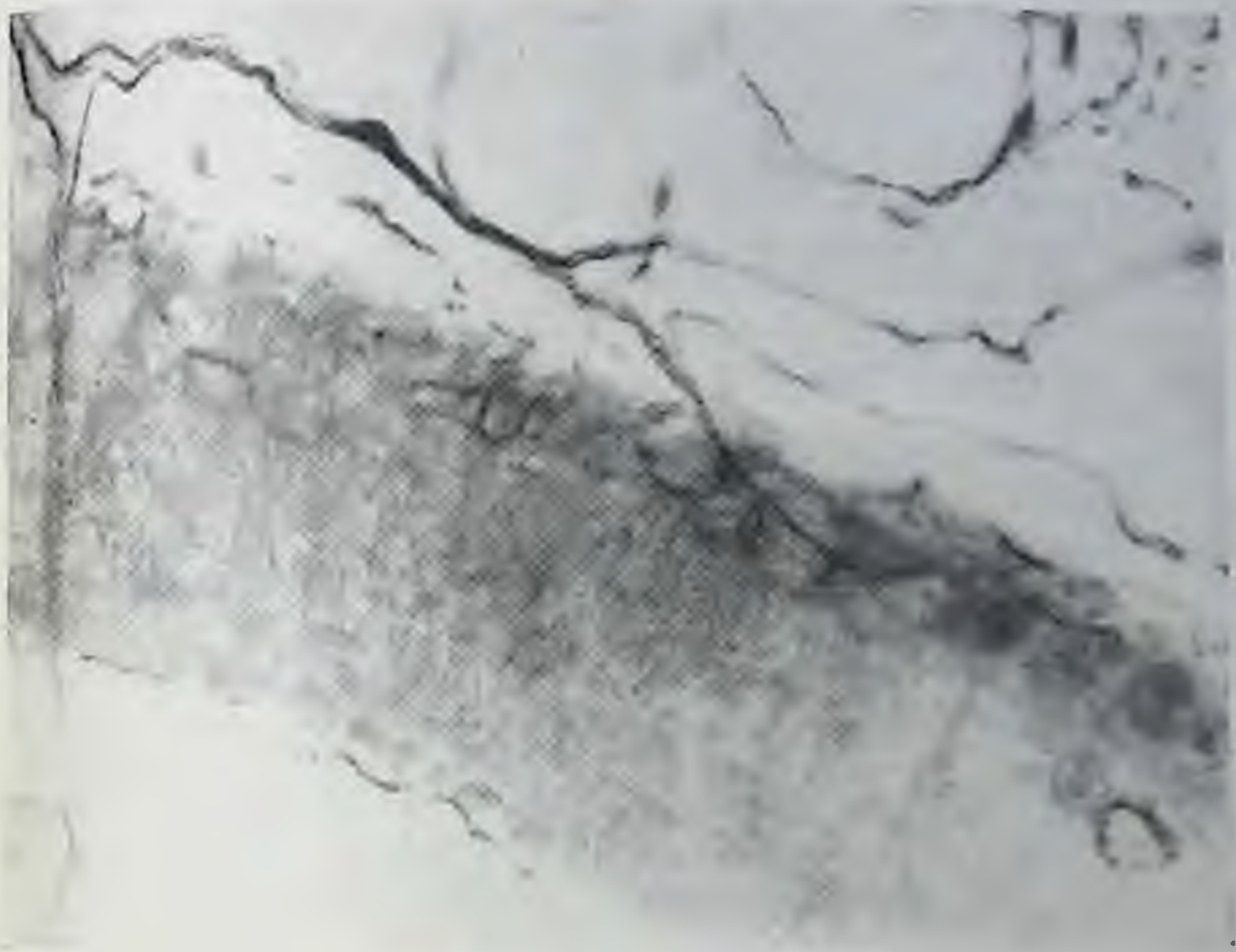


Рис. 14. Рецепторное окончание в стенке сосуда из vasa vasorum адвентиции одной из легочных вен кошки (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Рэнсону. Увелич. в 480 раз. Фото.

афферентной иннервации vasa vasorum. Это барорецепторы типа кустиков; они, надо думать, сигнализируют о давлении внутри этих сосудов. Этим мы и заканчиваем описание одного из важных элементов нервного аппарата стенки вен.

#### Иннервация полых вен у человека и кошки

Догадки о существовании рецепторов в венах появились недавно. Как мы уже писали, основанием для них послужили опыты Бейнбриджа, который путем внутривенного введения дефибринированной крови или рингеровской жидкости показал, что как только наступающее вслед за этим повышение венозного давления выйдет за пределы его нормального уровня, возникает ускорение сердечного ритма. Это явление, получившее название рефлекса Бейнбриджа, предохраняет венозное русло от избытка крови. Позже (1924), Р. Мак Дауэлл (R. McDowall) обнаружил подобный эффект при раздражении правого ушка сердца. Полагали, что рефлексы, возникающие со стороны устьевых отделов полых вен и ушка правого предсер-

дня происходят в результате растяжения их стенки, вызывающего механическое раздражение расположенных в ней барорецепторов. Аналогичные рефлексy, не только прессорные, но и депрессорные, как мы видели, были получены позже и с других вен.

Область впадения полых вен в сердце давно уже рассматривают как специальную рефлексогенную зону. Есть противники признания в сосудистой системе подобных «зон» или «полей». Высказываются крайние мнения о том, что якобы стенки всех кровеносных и даже лимфатических сосудов одинаково насыщены окончаниями чувствительных нервов, реагирующих на механические и химические раздражения и поэтому-де «нет достаточных оснований и отчетливых границ для выделения тех или иных рефлексогенных зон» (В. А. Иванов, 1943).

Такое положение мы считаем неправильным. Необходимо на этом остановиться.

Вряд ли кто будет сомневаться в том, что чувствительные нервные окончания пронизывают все ткани организма. Но вместе с этим нельзя согласиться с мнением некоторых авторов, отрицающих наличие участков с наибольшим средоточием рецепторов и признающих их локализацию повсеместно одинаковой. Необходимо помнить о функциональной специфичности органов с их структурными особенностями, обусловленными эволюцией. Неодинаковы функции разных отделов сердечно-сосудистой системы, соответственно чему различно их строение и распределение в них иннервационных механизмов.

Никто не может отрицать наличия в артериальной системе таких очагов, наиболее богатых рецепторными аппаратами, как синокаротидная зона, область дуги аорты, внеорганные отделы легочной артерии или как недавно открытое Х. Нонидецом (1947) и В. М. Годиновым (1948) скопление рецепторов в основании верхней брыжеечной и чревной артерий. Х. Нонидец называет эту область «третьим рецепторным полем».

Открытие новых рефлексогенных зон в венозной системе только расширяет представления И. П. Павлова об участии местных рецепторных зон в регуляции кровообращения. По мнению В. Н. Черниговского, «теперь можно считать, что представлены доказательства существования рефлексогенных сосудистых зон во всей сосудистой системе».

Конечно, можно допустить, как это, например, считает Т. А. Григорьева, что чувствительность и рефлексогенность присущи всем сосудам. Но рефлексy рефлексам рознь. Рефлексy синокаротидной области или с зоны распределения окончаний депрессора, или, как мы только что писали, с устьевых отделов полых вен, вызывают реакции не только со стороны сердечно-сосудистой системы, но и в других системах организма (например дыхательной). Этим они резко отличаются от тех реакций, которые являются результатом раздражения стенки любого сосуда. Возможно, что их рецепция обеспечивает местное, так сказать органное, кровообращение. Нельзя же на самом

деле считать одинаковым физиологическое значение рецепторных аппаратов, сосредоточенных в огромном количестве в каротидной рефлексогенной зоне (в стенке синуса и в гломусе) и отдельных чувствительных окончаний, рассеянных в различных ветвях сонной артерии или даже в стенке ее самой на разных других уровнях. Такие же различия в степени насыщенности рецепторными аппаратами имеются и в других областях (например, богатство чувствительных окончаний во влагалище и относительная бедность их в матке). Аналогичные явления отмечены и в отношении различных отделов пищеварительной системы (по данным лаборатории Е. К. Плечковой) и т. д.

Мы согласны с предположением Д. А. Бирюкова (1946) о наличии некоего градиента возбудимости на протяжении всей сосудистой системы, подобно тому как различают градиент возбудимости различных отделов сердца. Мы думаем, что нет необходимости продолжать споры о том, считать ли распределение рецепторов повсюду безграничным или все же следует признать определенную очаговость их. Также не имеют принципиального значения и вопросы о терминах. Как называть очаги скопления рецепторных аппаратов — «зонами» или «полями»? Понятие это физиологическое. Согласно современным морфологическим и физиологическим данным, при всей универсальности распространения рецепторов в организме известная зональность или очаговость их распределения по областям все же имеется. Это касается и сердечно-сосудистой системы. Иначе трудно представить специфичность ее функций в различных отделах.

Морфологические исследования иннервации органов и тканей должны вестись с непременным учетом специфики их функций и условий существования, в которых протекает жизнедеятельность организма. Только тогда станут понятны все закономерности распределения и рецепторных аппаратов в стенках сердца и сосудов. Без функциональных подходов разнообразие форм афферентной иннервации сосудов и зональность распределения рецепторов кажутся биологически неоправданными, многое остается непонятным, и тогда всякие попытки классификации рецепторов приводят к узкому морфологизму.

После общих литературных сведений, которые кратко уже приводились нами выше, мы теперь рассмотрим вопрос об иннервации полых вен более подробно. А. В. Рахманов (1901) из лаборатории А. С. Догеля был первым, описавшим чувствительное нервное окончание, обнаруженное им в толще мышечной оболочки стенки *v. cava caudalis* у морской свинки. Окончание это, образованное ветвлениями мякотного нервного волокна, располагалось в соединительной ткани среди мышечных пучков. Х. Нонидец (1937) впервые описал два типа чувствительных нервных окончаний в стенке полых вен вблизи впадения их в предсердие у новорожденных и молодых кроликов, а также у щенят и котят, назвав эти образования *caval receptor*. Он различал субэндотелиальные кустики, прессорецепторы и разветвления мякотных нервных волокон вокруг мышечных, называе-

мые им перимускулярными арборизациями. Функциональная природа последних оставалась непонятной («in obscure»). Среди кустиков Нонидец устанавливает два типа: компактные, сложно устроенные густые ветвления с множеством терминальных структур, по его мнению, весьма чувствительные к незначительным колебаниям уровня кровяного давления, напоминающие собой окончания II типа по классификации Ф. де Кастро, и диффузные, просто устроенные разветвления, расположенные в более поверхностных слоях стенки сосуда, близкие по строению к окончаниям I типа по Ф. де Кастро.

Рецепторы, описанные Х. Нонидецем, по своей локализации соответствуют рефлексогенной зоне Бейнбриджа. Позже (1941) с целью выяснить источники происхождения этих чувствительных нервных окончаний, уточнить топографически афферентные пути рефлекса с присердечных отделов полых вен, он производил двустороннее иссечение шейного и верхней части грудного симпатического ствола у кошек. Не найдя перерождения рецепторов, Х. Нонидец пришел к выводу, что афферентные проводники найденных им чувствительных окончаний проходят в составе блуждающих нервов. Вопрос о природе «кавалых рецепторов», как видно, решался косвенно, прямых доказательств в результате опытов получено не было. Позже к таким же выводам пришли Хэр и Хинсли (Hare and Hinsly, 1942). Описания экспериментальных данных этих авторов чрезвычайно кратки, лишены иллюстраций и сделаны на основании лишь единичных попутных опытов. Р. Панье в 1940 г. подтвердил наблюдения Х. Нонидеца, исследуя чувствительные нервные окончания вен взрослых кошек.

Так впервые были обнаружены рецепторные поля в стенке присердечных отделов полых вен животных, представляющие морфологические обоснования рефлекса Бейнбриджа.

Начальные находки нервной ткани в стенке вен у человека принадлежат А. М. Михелацци (1933—1938), опубликовавшему серию работ по иннервации вен у человека, собаки и кроликов. Обращая внимание лишь на сплетения нервных волокон (окончаний которых он не видел) в стенке полых вен, а также некоторых вен конечностей, А. М. Михелацци считает, что богатство нервной ткани в стенке этих сосудов зависит от развития в ней мышечного слоя. Приводимые автором иллюстрации тех структур, которые им описываются в монографии «Патологическая физиология и клиника венозного кровообращения» (1938), весьма примитивны. Поэтому данным А. М. Михелацци трудно придавать серьезное научное значение.

Бонивенто и Ф. Морин (1941) также изучали иннервацию полых вен у человека, кошки, крысы, мыши, кролика и морской свинки. Однако все теоретические суждения этих авторов основываются на наблюдениях ими нервных аппаратов только у морской свинки, у которой удалось получить наиболее удачные препараты. Обращается внимание на поверхностное нервное сплетение, содержащее, по их мнению, рецепторный аппарат (иллюстраций не дано) и внутреннее сплетение (*plexus internus*), волокна которого образуют «ter-



minimalreticulum». Никто из упомянутых мною исследователей не наблюдал нервных клеток в составе описываемых нервных сплетений; мы обнаруживали эти элементы эфферентной иннервации полых вен в большом количестве, окрашивая их не только серебром, но и по Нисслию. Бонивенто и Ф. Морин с целью выяснить природу мякотных волокон в стенке полых вен производили перерезки блуждающего и диафрагмального нервов у морской свинки. Перерождение обнаруживалось только в случаях перерезки правого диафрагмального нерва, который, по их мнению, и является проводником чувствительной иннервации стенки полых вен.

Надо сказать, что только работы Х. Ноницеца, Бонивенто и Ф. Морина, а также и Р. Панные были посвящены специальным исследованиям иннервации полых вен. Наблюдения других авторов являлись попутными находками.

В 1949 г. М. М. Залкинд сообщила о нервах верхней поллой вены у человека и некоторых животных. Ее анатомические данные не представляют чего-либо оригинального. Давно известно, что верхняя полая вена получает ветви от блуждающего нерва и пограничного симпатического ствола. Замечания М. М. Залкинд об участии в иннервации этого сосуда правого диафрагмального нерва также не новы.

При микроскопических исследованиях стенки верхней поллой вены М. М. Залкинд обнаружены нервные сплетения с содержащимися в них нервными клетками и чувствительными нервными окончаниями типа телец Фатер-Пачини и свободных кустиков.

Наши анатомические представления об иннервации полых вен, тесно связанной с источниками нервного снабжения правого предсердия, в значительной мере основываются на капитальных работах Ф. А. Волынского и Р. Д. Синельникова (из лаборатории В. П. Воробьева), а также Н. С. Кондратьева, Б. М. Эрез и др.

В 1954 г. опубликована работа Н. С. Володько, посвященная иннервации передней поллой вены собаки и кошки, не прибавившая, однако, ничего принципиально нового к известным уже ранее фактам и явившаяся лишь их повторением и подтверждением. Описываемые ею так называемые неосумкованные тела представляют не что иное, как обычные интерстициальные рецепторы типа клубочков. Интересны наблюдения автором группы ганглиозных клеток, обнаруженных в глубоких слоях стенки передней поллой вены у собак (между медией и интимой). В таких случаях функциональная принадлежность нервных клеток к данному сосуду бесспорна. Н. С. Володько склонна считать свои находки инкапсулированных телец крайне редким явлением. Мы также обнаруживали их мало в устьевых отделах полых вен у взрослого человека; на материале, полученном от плодов и новорожденных, они встречались чаще.

Материал Т. А. Григорьевой (1954), касающийся иннервации этих сосудов, по словам ее самой, «не добавляя ничего принципиально нового, может расширить и уточнить некоторые сведения отно-

нительно нервных приборов присердечных частей полых вен». С этим мы полностью согласны.

В связи с изучением мышечного жома в толще стенки нижней полой вены у человека, как особого механизма регуляции тока крови у впадения в нее печеночных вен, К. Н. Делицнева (1955) обнаруживала в адвентиции этих сосудов сплетения нервных волокон и их окончания, которые также распространялись и на мышечный слой. Перерезка ветвей солнечного сплетения и блуждающего нерва (ниже диафрагмы) у собак приводит, по данным автора, к перерождению части волокон этих сплетений, указывая источники их происхождения. Перерезка спинного мозга на уровне VII грудного позвонка также приводит к дегенерации нервных аппаратов в стенке устьевых отделов печеночных вен. К сожалению, плохие рисунки не дают возможности убедиться в выводах автора.

Анатомическими источниками иннервации полых вен в различных их отделах являются преимущественно нервы, которые находятся в ближайших к ним топографических отношениях. Нас интересовали прежде всего присердечные участки верхней и нижней полых вен, расположенные внутри околосоудочной сумки, а также ствол нижней полой вены в области впадения печеночных и почечных вен.

Полые вены при впадении в правое предсердие intimately связаны с его стенкой, вместе с которой они окружены общим нервным сплетением, образованным нервами сердца. Сюда относятся прежде всего сердечные нервы из узлов шейного симпатикуса и звездчатого узла, а также сердечные ветви блуждающих нервов. На пути к сердцу они богато соединяются между собой, участвуя совместно в образовании нервных механизмов как его самого, так и рефлексогенной зоны полых вен. В составе ветвей обоих блуждающих нервов в стенку вен поступают эфферентные, парасимпатические проводники, а также в них проходят и афферентные рецепторные волокна, принадлежащие чувствительным нейронам узловатого и яремного ганглиев. В составе сердечных нервов, происходящих от симпатических узлов, кроме эфферентных проводников, располагаются также и афферентные спинальные волокна, образованные периферическими отростками чувствительных нейронов спинномозговых узлов.

Нижняя полая вена в полости живота как в области впадения в нее печеночных, так и особенно почечных вен окружена ветвями нервов, происходящих из солнечного сплетения, и от симпатических стволов брюшной полости. Принимая во внимание двоякую роль сосудистых нервов, т. е. эфферентную и афферентную, можно аргументированно сказать, что часть проводников, составляющих нервные сплетения в окружности вен, представляют пре- и постганглионарные симпатические волокна ее двигательной иннервации. Преганглионарные волокна происходят из промежуточной зоны спинного мозга нижних грудных сегментов, часть их проходит в составе чревных нервов. Постганглионарные — берут начало или из клеток узлов пограничного симпатического ствола (грудных и поясничных),

или из скоплений нервных клеток как в окружности нижней полой вены, так и расположенных в наружном слое ее стенки.

Другая часть нервных проводников, которые служат источниками рецепторной иннервации нижней полой вены, надо полагать, принадлежит афферентным волокнам спинального происхождения (см. стр. 118). Образованные ими чувствительные нервные окончания напоминают по своему строению рецепторы I типа по Ф. де Кастро, рассматриваемые нами как интерстициальные рецепторы с диффузным распространением терминальных веточек. Инкапсулированные окончания или структуры типа хеморецепторов, обнаруживаемые в этой области, образованы также мягкотными волокнами спинального происхождения. Понятно, что анатомически эти проводники «подходят» к стволу вены в составе указанных выше ветвей симпатических нервов, куда они проникают из соответствующих узлов посредством соединительных ветвей. Пытаясь определить природу проводников тех или иных нервных сплетений у человека, мы, естественно, можем высказывать только предположения, основывая их на сопоставлении с аналогичными картинками, наблюдаемыми у животных, где решение этих вопросов успешно достигается экспериментальным путем.

У человека мы исследовали устьевые отделы обеих полых вен, а также стенку нижней полой вены в области впадения печеночных и почечных вен. Материалом служили вены от 17 трупов взрослых людей обоего пола.

В стенке этих сосудов располагаются богато развитые нервные сплетения, состоящие из пучков мягкотных и безмякотных волокон. Последние, представляя в основной своей массе вегетативные постганглионарные проводники, погруженные в протоплазму шванновского симпласта, образуют так называемые кабельные системы Лаврентьева. Среди мягкотных волокон в стенке указанных вен мы различаем проводники двоякого рода. Одни располагаются преимущественно в адвентиции — это преганглионарные вегетативные волокна (парасимпатические или симпатические) с окончаниями на нервных клетках стенки сосуда. Другие диаметром от 7 до 10  $\mu$  отнесены нами к волокнам крупного калибра; чаще проходящие в пучках или одиночно расположенные в наружных слоях стенки, они проникают глубоко в ее толщу и там ветвятся обычно среди мышечных пучков, либо достигают интимы. Часть этих крупных волокон разветвляется в адвентиции. С ними связаны расположенные в стенке полых вен у впадения их в предсердие фатер-пачиниевы тельца. Волокон этого рода сравнительно немного.

Мы не имеем никаких оснований сомневаться в том, что мягкотные нервные волокна крупного и среднего калибров (от 5 до 7  $\mu$  в диаметре), которые обнаруживаются в адвентиции, меди и интимае, являются проводниками афферентной иннервации. Они то ли принадлежат центростремительным волокнам блуждающих нервов, если это касается афферентных проводников в стенке полых вен у предсердия, то ли волокнам спинального происхождения, дости-

гающим этой области посредством ветвей пограничного симпатического ствола. Калибр этих мякотных волокон несколько меньше. За счет их преимущественно осуществляется рецепторная иннервация нижней полой вены в полости живота. На одном из препаратов стенки верхней полой вены, вблизи предсердия, среди пучков волокон миокардной мускулатуры, нам встретилось весьма причудливой формы образование, состоящее из двух очень толстых мякотных волокон (рис. 15). Трудно было разобраться в строении этого сложного переплетения волокон, представляющего своеобразный клубок. Толстые волокна оплетаются очень тонким безмякотным волокном (или волоконцами?) Подобных картин более не обнаруживалось.



Рис. 15. Клубок толстых мякотных волокон среди мышечных пучков стенки верхней полой вены человека вблизи впадения ее в предсердие (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Кахаль-Фаворскому. Ок. 10, об. 90.

Крупные мякотные волокна, «покидая» пучки, постепенно теряют мякоть и путем последовательных дихотомических делений образуют окончания.

Мы обратили внимание на то, что толстое рецепторное волокно, как правило, неподалеку от своего разветвления на терминальные веточки сопровождается тонким волокном. Тонкое безмякотное волокно, очевидно, ветвящееся в области окончания, долгое время служило предметом споров. Особенно это касалось тонкого безмякотного волокна в области моторной бляшки. Называя его аксессуарным, авторы полагали, что оно принадлежит вегетативной нервной системе. Е. К. Плечковой при изучении иннервации мочевого пузыря было экспериментально показано происхождение этого волокна, которое, как оказалось в опытах с удалением спинальных ганглиев соответствующих уровней, перерождалось вместе с основным волокном, являясь таким образом его коллатералью. Мы на своем материале многократно наблюдали такое волокно отходящим от основного. При изучении разветвлений мякотных рецепторных волокон в стенке вен мы нередко наблюдали, что разделившиеся веточки

были неодинакового калибра. Чаще одна из ветвей, тонкая, лишенная мякотной оболочки, следуя к периферии рядом с более толстой ветвью, оплетает последнюю. А. А. Смирнов (1932—1945), исследуя рецепторный аппарат синокаротидной зоны, неоднократно наблюдал тонкие безмякотные волокна в области рецептора. Видели это и многие другие авторы. Так как проследить ход этого тонкого волокна не всегда удается, то, естественно, постоянно вставал вопрос о его природе. Некоторые думали, что оно действительно приходит «со стороны» как бы «иннервирует» рецептор. Тем более, что физиологи уже давно (Н. И. Гращенков 1940—1943) высказывали положения о том, что рецептор как бы состоит из двух форм нервной организации — из компонентов спинальной и вегетативной нервной системы. По мнению Н. И. Гращенкова и его сотрудников, при участии вегетативной иннервации рецептора осуществляется его трофическая функция.

Как видно, и в области эффекторов (моторной бляшки в поперечнополосатой мускулатуре), и в области рецепторов, помимо разветвления основного волокна, в первом случае эффекторного, во втором рецепторного, обнаруживается наличие тонкого безмякотного волокна.

По наблюдениям нашим (Б. А. Долго-Сабуров, И. Д. Лев) и других авторов, это «акцессорное» волокно представляет не что иное, как коллатераль основного волокна. Необходимо в дальнейших исследованиях проследить судьбу этого волокна, входящего в состав рецептора. Может быть, оно разветвляется среди капилляров, снабжающих чувствительное нервное окончание? Мы этого не наблюдали, но допустить такое толкование вполне возможно. Феномен поливалентности афферентного волокна давно установлен и теперь не вызывает сомнений.

Какова судьба «акцессорного» безмякотного волокна в области эффектора? Хотя это и не имеет прямого отношения к рассматриваемому сейчас вопросу, тем не менее мы не можем отказать себе в желании высказать ряд предположений. Может быть, это волокно, являясь коллатералью основного, образует синапсы на капиллярах, снабжающих кровью элементы двигательного окончания, осуществляя нервную регуляцию их основного жизненного свойства — проницаемости, т. е. несет трофическую функцию?

В отношении афферентной, чувствительной иннервации капиллярного русла считают, что она общая и для тканей, и для капилляров. Описываются так называемые сосудистотканевые рецепторы, сигнализирующие об обменных процессах в тканях. Двигательную иннервацию капилляров за счет вегетативных волокон некоторые отрицают.

Для капилляров паренхимы мозга с открытием аксовазальных синапсов, помимо аксодендритических и аксосоматических, можно себе представить пути нервного влияния на функцию проницаемости капилляров мозга. В мозгу эти влияния, как мы полагаем, осуществляются волокнами проводниковых систем тут же на месте, меж-

нейронными аппаратами связи. По Т. А. Григорьевой, эфферентная вегетативная иннервация капиллярного русла отсутствует. Спраши-



Рис. 16. Интерстициальный рецептор в стенке верхней полой вены (вблизи предсердия) ребенка 6 $\frac{1}{2}$  мес. от рождения (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Рэнсону. Ок. 15, об. 40.



Рис. 17. Фатер-пачиниево тельце в адвентиции стенки верхней полой вены ребенка 5 месяцев от рождения (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос-Лаврентьеву. Ок. 7, об. 40.

вается, какие же нервные механизмы обеспечивают регуляцию такого важнейшего свойства как проницаемость в области капилляров других тканей? Этот вопрос требует разрешения. Возможно, что подобно сосудистотканевым рецепторам будут найдены и сосудисто-

тканевые эффекторы, приносящие нервный импульс одновременно рабочей ткани того или иного органа (мышца, железа) и капилляру, обеспечивающему ее обмен веществ. Может быть в этом и заключается сущность трофической иннервации тканей, осуществляемой через нервную регуляцию функций их капиллярного русла, т. е. теми же путями, по которым к тканям идет импульс, вызывающий последние к деятельности (сокращение, секреция).

Л. Ф. Мавринская сообщила мне недавно, что она, располагая большим материалом по двигательной иннервации мышц диафрагмы, наблюдала, как «акцессорное» безмякотное волокно в области моторной бляшки, являясь коллатералью основного, образует окончания на ее капиллярах. Я придаю очень важное значение этим наблюдениям: может быть, действительно в области эффектора происходит передача возбуждения не только мышце, но и капиллярному руслу. Требуются, конечно, специальные исследования в этом направлении (см. об этом подробнее в моей рецензии на книгу Т. А. Григорьевой, 1956).

Мякотные волокна среднего и крупного калибров составляющие пучки нервного сплетения стенки вены, погружаясь вглубь ее до интимы, дихотомически ветвятся, образуя чувствительные нервные окончания в виде кустиков различной сложности. Одни из них располагаются в соединительной ткани среди пучков миокардной мускулатуры, продолжающейся в стенку полых вен с предсердия, и проникают глубоко до интимы, другие ветвятся на самих мышечных пучках. Первые, по нашей классификации, — интерстициальные рецепторы, вторые — мышечные. Инкапсулированные окончания в стенке устьевых отделов полых вен типа телец Фатер-Пачини встречаются у взрослых редко, мы чаще обнаруживали их у детей и плодов (рис. 17).

Интерстициальные рецепторы в стенке полых вен вблизи предсердия бывают двух родов, отличаясь между собой строением и степенью распространения среди тканей стенки. Одни, напоминая собой чувствительные нервные окончания II типа по Ф. де Кастро, имеют вид компактных кустиков, ветвящихся на небольшой площади (рис. 16, 18, 20). Другие, напротив, представляют диффузные разветвления с распространением своих нитевидных ветвей на значительной площади. Они напоминают окончания I типа по Ф. де Кастро. Мякотные волокна, образующие подобные рецепторы, сравнительно тонки; покинув пучок, они многократно делятся на веточки первого, второго, третьего и т. д. порядков. Некоторые из них редко заканчиваются колечками или петельками, а обычно сходят на нет (рис. 19). Такие окончания очень напоминают собой нитевидные разветвления мякотных нервных волокон, которые в свое время наблюдал В. Ф. Лашков в соединительной ткани надгортанника у человека. Эти окончания, несомненно, должны занять свое определенное место среди разнообразных форм рецепторных аппаратов стенки венозного русла у человека.



Рис. 18. Сложные разветвления мягкотных волокон, образующие рецепторные окончания в глубоких слоях меди нижней полой вены человека в области впадения почечных вен (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Кахалю. Ок. 11, об. 100.



Рис. 19. Мякотное волокно, образующее рецептор с длинными веточками типа «усов». Стенка нижней полой вены человека в области впадения в нее печеночных вен (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 11, об. 100.



Различия в строении чувствительных нервных окончаний в стенке верхней и нижней полых вен у впадения их в сердце по сравнению с рецепторными аппаратами в нижней полой вене у впадения в нее печеночных вен были впервые обнаружены нами еще в 1944 г.

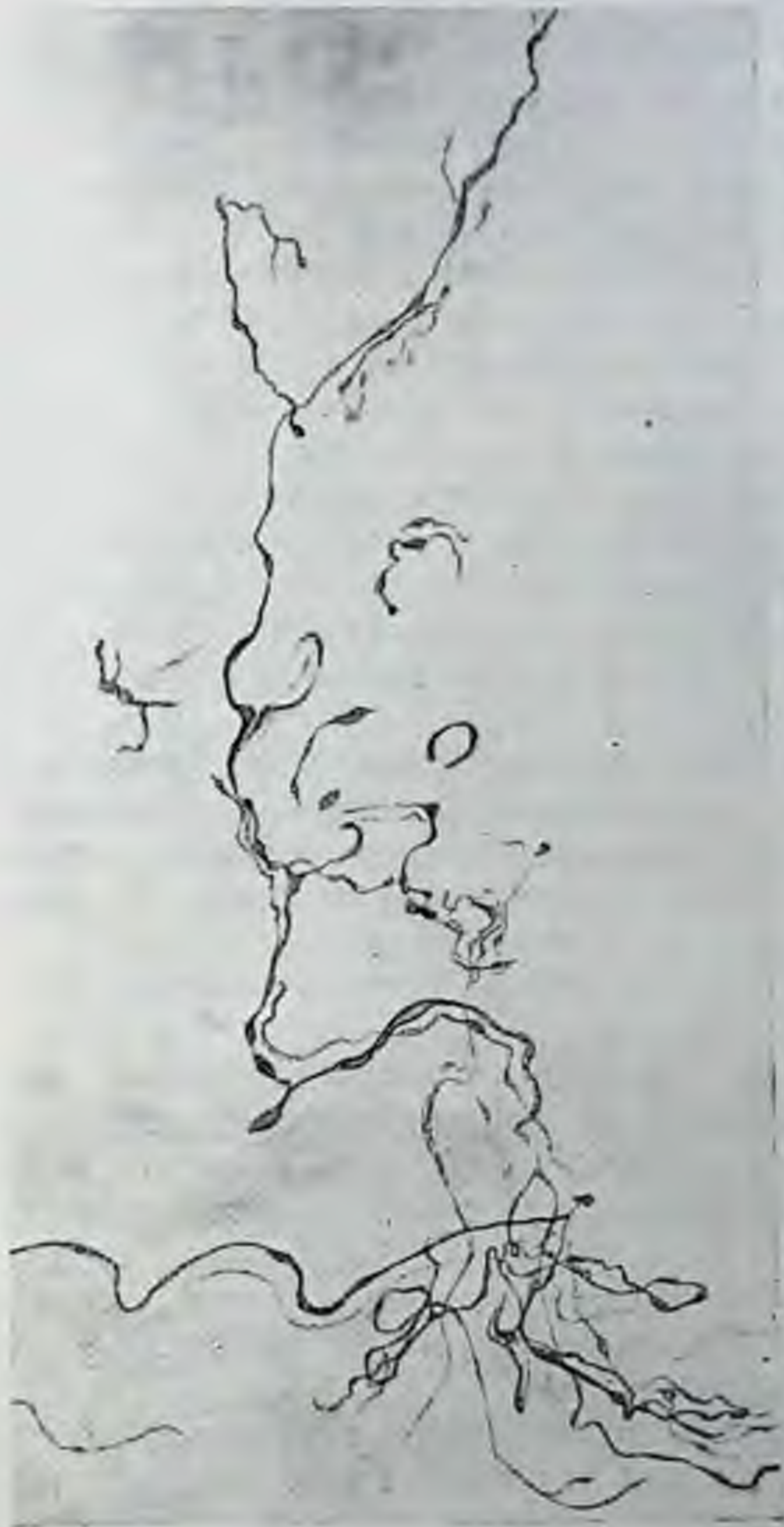


Рис. 20. Ветвление мякотного волокна в глубоком слое медианной стенки нижней полой вены человека у впадения ее в предсердие (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 11, об. 100.

Впоследствии наши представления об афферентной иннервации полых вен и их притоков у человека значительно расширились. Были найдены чувствительные нервные окончания в стенке почечных вен у впадения их в нижнюю полую вену. Областью яремных вен занимался специально Г. Ф. Мальков, иннервацией почечных вен — И. Д. Лев и т. д. Позднее были опубликованы сообщения М. М. Залкинд, сделанные ею на V Всесоюзном съезде анатомов,

гистологов и эмбриологов (1949), о чем мы уже упоминали. Недавно мы ознакомились с работой К. Н. Делицневой (1955), представившей данные по иннервации печеночных вен у человека и собаки. Как видно, область рецепции в системе полых вен у человека не ограничивается только их присердечными отделами (рефлексогенная зона Бейнбриджа). Вероятно, ее следует представлять гораздо шире, что будет доказано, несомненно, и физиологически.

Нужно полагать, что рецепторы стенки нижней полой вены при впадении в нее печеночных вен вместе с их рецепторным аппаратом при наличии в стенке последних особых мышечных жомов, служащих как бы механизмами регуляции притока крови из печени в русло нижней полой вены, имеют важное физиологическое значение. Может быть подобные рассуждения применимы и для объяснения роли рецепторов в стенке нижней полой вены у впадения в нее почечных, стенка которых, как теперь оказалось (исследования И. Д. Лев), также богата рецепторными аппаратами (см. ниже).

Все это стало служить предметом физиологического обсуждения только теперь, когда появились морфологические данные. Вряд ли возможно переоценить значение этих фактов, важных не только для раскрытия особенностей венозного кровообращения у здорового человека, но также и для объяснений механизма его расстройств у больного.

Установив наличие рецепторов в стенке полых вен человека, мы далее перешли к исследованиям иннервации вен кошки, рассчитывая впоследствии поставить эксперименты на этом животном, методика исследования нервной ткани которого в настоящее время достаточно хорошо разработана.

Изучение большого числа полных серий продольных срезов (толщиной от 30 до 50  $\mu$ ) стенки передней и задней полых вен у 27 кошек на всем протяжении этих сосудов заставило остановить наше внимание преимущественно на присердечных отделах этих сосудов. Обнаруживая на всех продольных срезах стенки полых вен, во всех их отделах, в грудной и брюшной полости богатство нервной ткани, мы, однако, не видели в составе нервных сплетений таких волокон, которые бы образовывали рецепторные аппараты, в такой степени развитые, как это мы постоянно находили у вен при впадении их в предсердие.

Импрегнация серебром стенки вен в указанной области позволила нам выявить во всех ее слоях от адвентиции до интимы богатые нервные сплетения. В передней полой вене эта область распространяется от сердца почти до уровня впадения в нее непарной вены. Во всей толще стенки располагается богатый нервный аппарат, представляющий сплетения пучков безмякотных и мякотных нервных волокон разного калибра (см. выше). Волокна или пучки их пробегают внутри стенки вены в различных направлениях, переплетаясь друг с другом; волокна при этом всегда остаются индивидуальными. Безмякотные волокна преобладают преимущественно в сплетениях мышечного слоя стенки. В большинстве своем

это эфферентные проводники. Часть безмякотных волокон следует отнести к разветвлениям мякотных проводников, теряющих мякоть. В поверхностных частях сплетения, в адвентиции, располагаются также и мультиполярные нервные клетки, одиночные или образующие небольшие узелки. Нервные клетки обнаруживаются и на границе с медией, находясь на периферии или внутри пучков сплетения, среди его нервных волокон.

Мякотные нервные волокна мелкого калибра, принадлежащие вегетативной нервной системе, образуют вокруг нервных клеток перицеллюлярные аппараты. Более крупные мякотные волокна, до 7—8  $\mu$ , значительно уступают по количеству вышеуказанным



Рис. 21. Общий вид нервного сплетения (при малом увеличении) в глубоком слое медиі передней полвй вены кошки. Мякотные волокна образуют окончания в форме кустиков (рецепторы) (по Б. А. Долго-Сабурову).  
Обработка по Кахалю. Ок. 8, об. 10.

проводникам; иногда единичные, они проникают в мышечную оболочку сосуда и глубже в интиму; по пути своем покинув пучки, образуют окончания. По всем признакам — это афферентные волокна, а образуемые ими ветвления — рецепторы стенки вен. В общем, все описываемые нами структуры составляют богатый интрамуральный нервный аппарат, включающий в себя, как видно, компоненты эфферентной и афферентной иннервации передней и задней полых вен в их присердечных отделах.

Как мы убедились из анализа нашего материала, а также на основании данных В. М. Годинова и В. В. Куприянова, полученных ими при изучении иннервации воротной и легочных вен, понятие о нервных сплетениях стенки сосудов должно быть значительно расширено. Как оказывается, помимо нервных клеток, они содержат в себе не только проводники эфферентной иннервации, пре- и постганглионарные волокна (первые — мякотные, вторые — безмякотные), но также и элементы афферентной иннервации, т. е. рецепторные волокна с их окончаниями. Кабельные системы Лаврентьева внутри сосудистой стенки, образованные постганглионарными без-

мякотными волокнами, следует рассматривать лишь как часть всего ее нервного аппарата.

Зона рефлекса Бейнбриджа у кошки, можно сказать, насыщена рецепторами. Образованные ветвлением мякотных волокон крупного и среднего калибров, они довольно типичны для этой области, но отличаются разнообразием в деталях своего строения (рис. 21).



Рис. 22. Рецепторный аппарат в стенке передней полой вены кошки (вблизи предсердия). Разветвления мякотных волокон образуют густые компактные кустики (по Б. А. Долго-Сабурову).  
Обработка по Рэнсону. Ок. 7, об. 40.

Картина их в общем весьма сходна с чувствительными нервными окончаниями, уже неоднократно описанными в различных органах А. С. Догелем, А. Е. Смирновым, Б. И. Лаврентьевым, Н. Г. Колосовым и их учениками, Ф. де Кастро и др. Среди разнообразия встречающихся здесь интерстициальных рецепторов мы различаем два основных вида. Одни — кустики весьма сложного ветвления с ограниченной площадью распространения. Образующие их мякотные волокна крупного и среднего калибров, дихотомически делясь, разветвляются на множество веточек (рис. 22). Последние окаи-



Рис. 23. Двойной рецептор с ограниченным ветвлением в стенке передней  
полой вены кошки (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Рэнсону.  
Ок. 11, об. 100.



Рис. 24. Тельце Фатер-Пачини в наружном слое адвентиции в стенке зад-  
ней поллой вены кошки (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Рэнсону.  
Ок. 10, об. 8.

чиваются типичными для них структурами в виде пуговок, колечек, петелек, ретикулярных пластинок и т. п. Получаются очень густые «арборизации». Нередко каждое основное волокно может нести на себе несколько кустиков, иногда переплетающихся между собой. Общая рецептивная поверхность таких сложных окончаний весьма значительна. Рецепторы этого вида наиболее распространены в устьевых отделах полых вен, выявление их не встречает особых затруднений (рис. 23, 25). Они очень напоминают собой чувствительные нервные окончания II типа по Ф. де Кастро, обна-

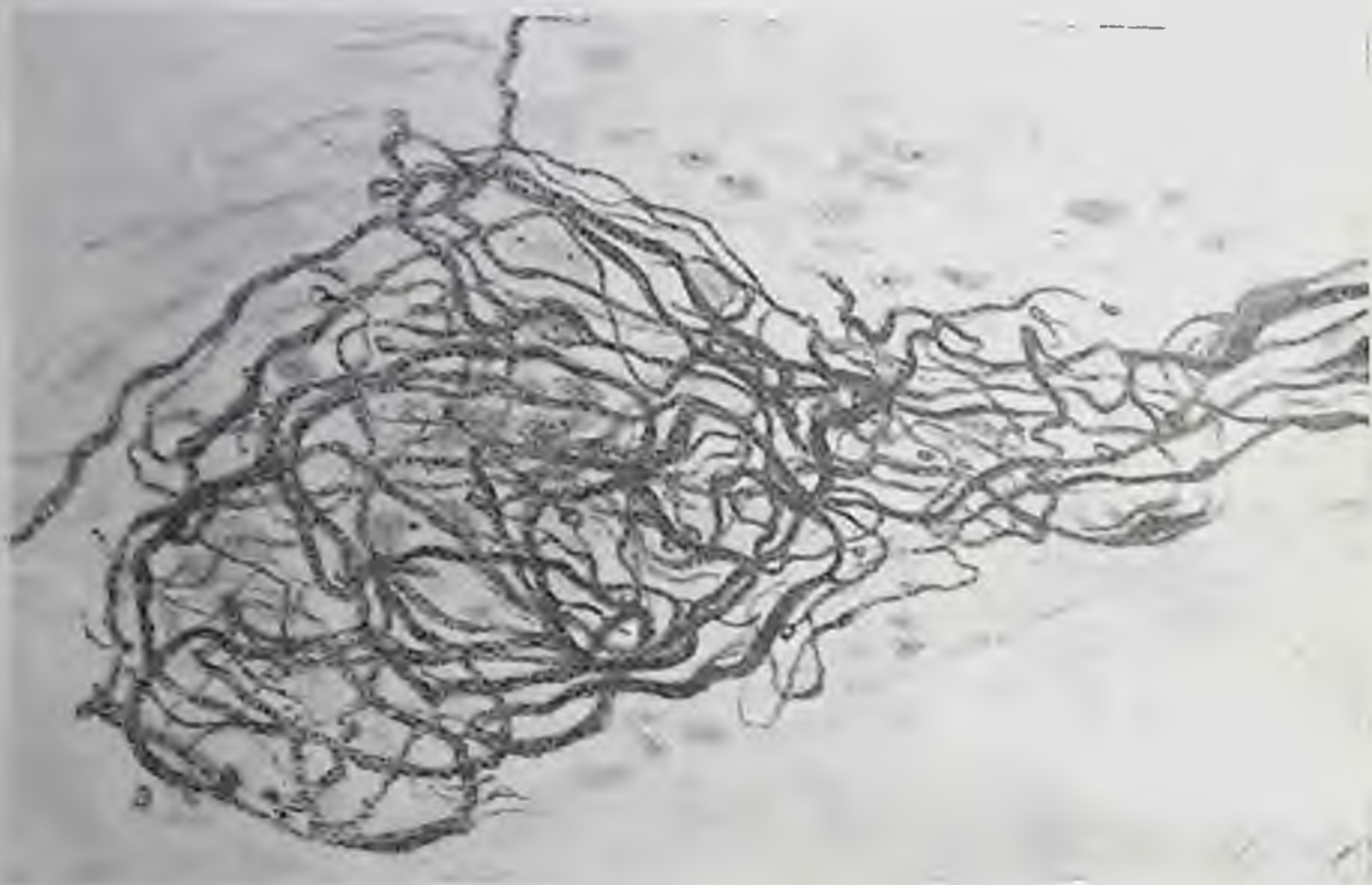


Рис. 25. Интерстициальный рецептор типа неинкапсулированного клубочка в стенке передней полый вены кошки вблизи впадения ее в предсердие (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос., Ок. 10, об. 40.

руженные им в стенке каротидного синуса и в последнее время подробно описанные А. А. Смирновым. Х. Нонидец и Р. Паннье обнаружили подобные рецепторы в стенке полых вен у ряда молодых и взрослых животных. Эти картины полностью подтвердились в последних исследованиях В. В. Астаховой (1953—1957), изучавшей, как увидим ниже (VII глава), состояние рецепторных аппаратов в стенке различных вен при экспериментальной лихорадке. Такие окончания весьма типичны для афферентных аппаратов рефлексогенной зоны полых вен у кошки, их ни разу не наблюдал В. М. Годинов в стенке вен воротной системы. Они сходны с рецепторами стенки легочных вен у кошки и собаки и совершенно не похожи на чувствительные нервные окончания в стенке яремных, почечных, маточных, яичниковых вен и вен конечностей у кошки, которые наблюдали Г. Ф. Мальков, И. Д. Лев, Т. П. Баккал, а в последнее

время А. Г. Федорова при исследовании иннервации некоторых вен конечностей у собак и обезьян.

В устьевых отделах полых вен мы обнаружили и другой вид интерстициальных рецепторов, образованных окончаниями мягкотных волокон, главным образом среднего калибра, с диффузным распространением концевых веточек, значительно проще устроенных. Они легче выявлялись только после удаления грудных межпозвоночных узлов, когда аргирофилия их повышалась. Диффузность распространения таких окончаний иногда бывает столь значительна,

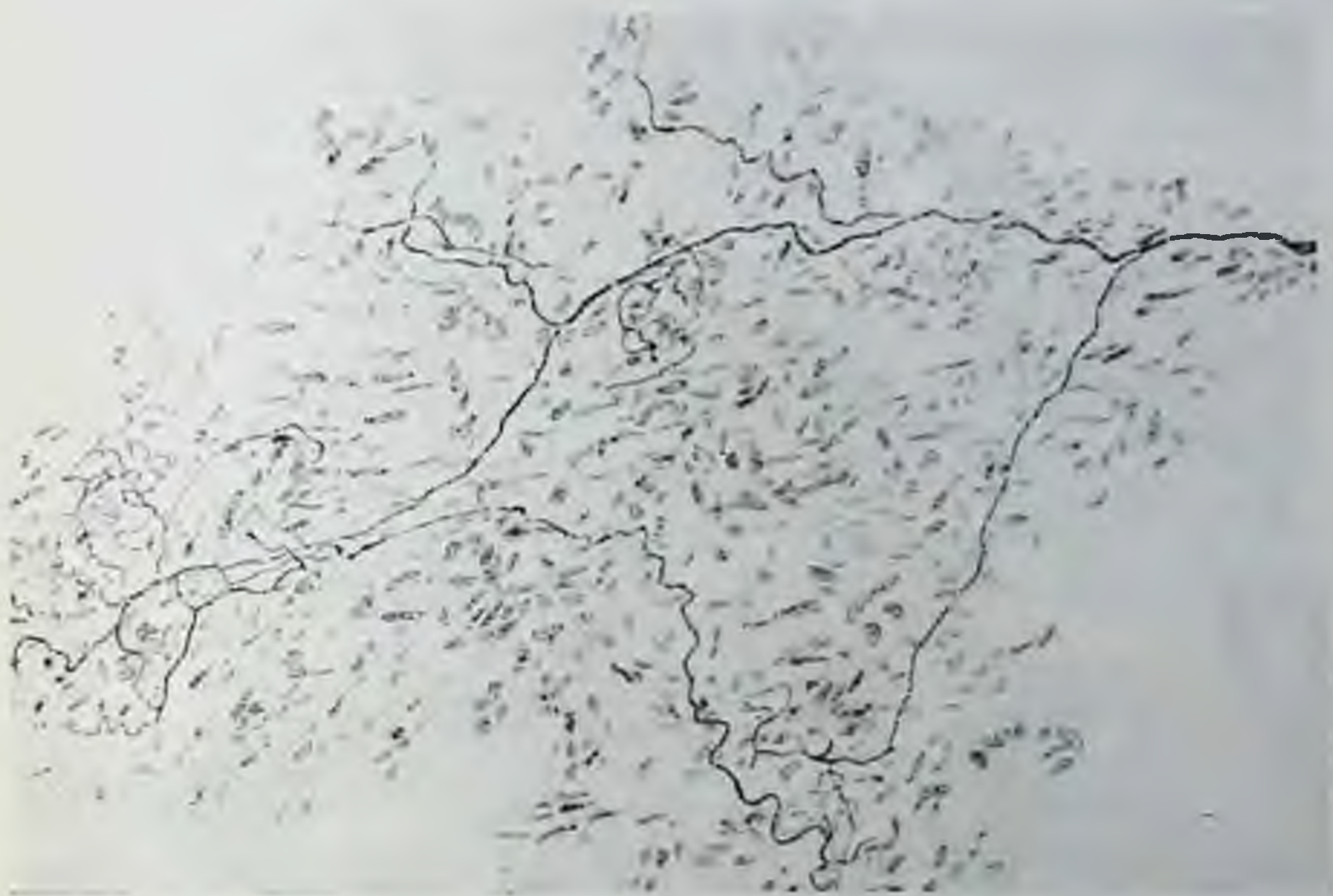


Рис. 26. Рецептор с диффузным ветвлением в интима (под эндотелием) стенки задней полых вены кошки (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40 (рисован с четырех полей зрения).

что площадь разветвления терминалей занимает несколько полей зрения. Такой вид рецепторов по классификации Ф. де Кастро соответствует I типу чувствительных нервных окончаний. Он сходен с афферентными аппаратами вен воротной системы (рис. 26).

Среди неинкапсулированных или интерстициальных чувствительных нервных окончаний в стенке задней и передней полых вен у кошки имеются еще мышечные рецепторы. Мы уже отмечали, что различаются два вида мышечной ткани в стенках вен. В венах, впадающих в предсердие (полые, легочные), миокард на значительном протяжении продолжается в адвентицию этих сосудов. В этих участках вен гладкая мускулатура собственной их мышечной оболочки выражена слабо. Рецепторы миокардной мускулатуры представляют ветвления мягкотных волокон, образующих вокруг мышечных пучков или отдельных мышечных волокон спиралевидную намотку, на-

помнящая собой мышечные веретена скелетной мускулатуры (рис. 27). Мышечных рецепторов гладкой мускулатуры мы в стенке полых вен не наблюдали.

Инкапсулированные окончания на нашем материале встречались крайне редко. Всего у 2 кошек мы обнаружили в наружном слое задней полых вены группу фатер-пачиниевых телец, принадлежащих толстым мякотным волокнам (рис. 24).



Рис. 27. Мышечный рецептор на волокнах миокардной мускулатуры. Задняя полая вена кошки (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Рэнсону. Ок. 15, об. 90.

Сопоставление различных картин строения рецепторов в разных отделах венозной системы побудило нас в свое время видеть причину их морфологических особенностей в неодинаковых условиях кровообращения. Вопрос о функциональном значении механорецепторов в стенке сосудов ставился уже неоднократно. Как известно, Ф. де Кастро различал два типа нервных окончаний в синокаротидной рефлексогенной зоне: I тип — окончания с диффузным ветвлением, образованные мякотными волокнами мелкого и среднего калибров, и II тип — окончания с ограниченной арборизацией, представляющие разветвления волокон среднего и крупного калибров. Г. Риндерс (H. Rynders, 1933) выделяет



еще III тип рецепторов, достигающих интимы и связанных, по его мнению, с восприятиями сдвигов в химическом составе крови. А. А. Смирнов впоследствии не только подтвердил и развил наблюдения Ф. де Кастро, но и высказал свои предположения о взаимоотношениях структуры и функции указанных чувствительных нервных окончаний. Он показал также разницу и в сроках развития их, что нельзя не учитывать при функциональном подходе к изучению этих образований.

Рассматривая большинство чувствительных нервных окончаний стенки сосудов как пресси- или механорецепторы, логичным было попытаться сопоставить особенности их структуры с различием уровней кровяного давления, а может быть, и скорости кровяного тока в разных отделах венозного русла. Нам удалось заметить эту взаимосвязь при сопоставлении между собой крайних форм описываемых выше окончаний в стенке воротной вены и полых вен у кошки. Так, если сравнить типичную картину рецепторов стенки устьевых отделов полых вен и воротной вены у кошки, то нетрудно обратить внимание на резкие различия в их строении. Густые ограниченные арборизации со сложной структурой терминалей — это характерная картина рецепторов в полых венах. Малодифференцированные, диффузные, довольно бедные разветвления с длинными тонкими волокнами на концах, сходящими как бы на нет, — так выглядят рецепторы в стенке вен воротной системы у кошки (см. ниже).

Х. Нонидец и Р. Паннье уже высказывали догадки о том, что различия в устройстве чувствительных нервных окончаний в стенке сосудов, выполняющих роль прессиорецепторного аппарата, находятся в связи с разницей кровяного давления. Однако оба автора не располагали сравнительным материалом для обоснования своих предположений. Выдвигаемые же нами положения основаны на сопоставлении структуры рецепторов в разных отделах венозного русла у одного и того же животного, причем с применением одинаковой методики. Такое сравнение показало существенные различия в строении рецепторов в соответствии с резкой разницей уровней кровяного давления в венах (высокого в системе воротной вены и самого низкого в полых венах, особенно при впадении их в предсердие). Как увидим ниже, эта разница в давлении не так выражена в эмбриональном периоде. В соответствии с этим и картина рецепторов описанных двух зон в их начальной стадии развития почти одинакова. Прав был А. С. Догель, уже давно объяснявший морфологические особенности чувствительных нервных окончаний их функциональными различиями. Он справедливо считал, что аппараты толстых мякотных волокон представляются сложнее, а тонких проще; одни с подстилкой, другие — без нее.

В последнее время при классификации рецепторов по структурным признакам все чаще придают значение наличию в их составе так называемых вспомогательных, или специальных, клеток, этих своеобразных трансформаторов стимула, действующего на нервное

окончание. Тесный контакт специальных клеток с терминальными структурами рецептора делает их действительно посредниками между нервной субстанцией рецептора и элементами окружающей ткани.

Вопрос о так называемых вспомогательных, или специальных, клетках в составе чувствительного нервного окончания имеет давнюю историю. Еще в 1895 г. А. Е. Смирнов, исследуя чувствительную иннервацию сердца амфибий и млекопитающих, наблюдал, как концевые веточки окончания располагаются на специальной подкладке, состоящей из гомогенной субстанции с находящимися в ней ядрами («чувствительная подстилка»). Позднейшие авторы подтвердили эти наблюдения. А. А. Смирнов, изучавший иннервацию синокаротидной рефлексогенной зоны, также описывает особые клетки с крупными ядрами, окружающие веточки рецептора и входящие с ними в тесный контакт. В. М. Годинов, исследуя рецепторы порталной рефлексогенной зоны, отмечает в составе их крупные ядра специальных клеток, которые он относит к элементам периферической глии. Еще раньше высказывались подобные же предположения (Б. С. Дойников). Последующие исследования лаборатории Н. Г. Хлопина, доказывающие их глиальную природу, положительно решают этот вопрос.

На наших препаратах, обработанных по Бильшовскому-Грос, мы постоянно наблюдали крупные ядра в концевой части афферентного аппарата. Особенно хорошо они становятся заметными при перерождении нервных элементов рецептора благодаря наступающему при этом разрежению терминалей и исчезновению части их (рис. 28). Постоянство их в составе рецептора, обнаруживаемое, как видно, многими авторами на различном материале, заставляет признать за этими клетками важное функциональное значение. Однако мы наблюдали также и такие окончания мякотных волокон, где не удавалось обнаружить вспомогательных клеток. Чаще это касалось рецепторов с бедной арборизацией, диффузных окончаний, принадлежащих более тонким мякотным волокнам, напоминающих I тип окончаний по Ф. де Кастро. Может быть методика, которой мы пользовались, не позволяла их выявить. Как показали экспериментальные исследования, они связаны с проводниками спинального происхождения. Это вполне согласуется и с наблюдениями Т. А. Григорьевой, описавшей в стенке аорты также два типа рецепторов, одни — содержащие в своем составе вспомогательные клетки, другие — их лишенные. По Т. А. Григорьевой, наличие вспомогательных клеток в рецепторе или их отсутствие определяет функциональные особенности последнего. Такой подход нам кажется правильным, ибо в основу его положен физиологический принцип. Функция является ведущим фактором, определяющим строение рецептора.

Множественность кустиков, часто принадлежащих одному афферентному волокну, объясняет нам, почему количество мякотных волокон в глубоких слоях стенки вены крайне незначительно;

в пучках сплетений они действительно единичны. Благодаря такой богатой разветвленности каждого из основных волокон и малого количества их оказывается достаточным, чтобы «обслужить» значительную территорию сосудистой стенки. Это явление напоминает собой известный феномен мультипликации окончаний преганглионарных эфферентных волокон в вегетативных ганглиях, где одно



Рис. 28. Группа вспомогательных клеток на месте рецептора, последний в стадии перерождения через 3 суток после иссечения узлов задних корешков III и IV пары грудных спинномозговых нервов. Задняя полая вена кошки. При малом увеличении эти клетки хорошо заметны в виде отдельной «кучки» среди элементов окружающей их соединительной ткани (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 90.

волокно обеспечивает передачу нервного импульса сразу нескольким нейронам. Подобные явления «мультипликации» рецепторов отмечали В. М. Годинов и В. В. Куприянов при исследовании афферентной иннервации воротной и легочных вен. Термин «мультипликация» Б. И. Лаврентьев применял по отношению к окончаниям эфферентных волокон, что же касается чувствительных окончаний, то, мне кажется, в этих случаях правильнее говорить о феномене «поливалентности».

Оба вида описываемых нами интерстициальных рецепторов локализуются в соединительной ткани или между мышечными

пучками, или же чаще глубоко, в субэндотелиальном слое интимы, достигая эндотелия. Х. Нонидец называл такие окончания «субэндотелиальными». Мы, однако, предлагая более широкое понятие интерстициальных рецепторов, считаем лишним этот термин. В интраперикардальных отделах полых вен пучки поперечнополосатых мышечных волокон превалируют над гладкой мускулатурой.



Рис. 29. Рецептор с ограниченным ветвлением под эндотелием в стенке задней полой вены кошки (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Рэнсону. Ок. 11, об. 100.

Распределение их неравномерно, здесь не приходится говорить о продольном и циркулярном слоях. Стенка вены весьма богата соединительной тканью. Последняя, располагаясь не только в адвентиции, образует довольно толстый слой и в интимае. В последней содержится густое нервное сплетение, дающее начало рецепторам интимы, здесь их основное местоположение.

Рецепторы субэндотелиального слоя часто простираются в самые глубокие слои, подходя к эндотелию. Отдельные концевые волокна можно обнаружить даже среди эндотелиальных клеток.

Такое положение рецептора приближает его к кровяному току (рис. 29).

В. М. Годин, как увидим ниже, описывал чувствительные пластинки в интимах вен воротной системы у человека. Однако в то время как в портальной рефлексогенной зоне глубокое расположение рецепторов является исключением, на нашем материале такую локализацию следует считать закономерной. Надо думать, что и эти особенности функционально обусловлены. Мы ни на одном препарате у кошки не видели интерстициальных рецепторов в соединительнотканной части адвентиции, что, например, наблюдали Г. Ф. Мальков и В. В. Куприянов, исследуя рецепторный аппарат яремных и легочных вен. А. А. Смирнов никогда не находил чувствительных аппаратов в стенке каротидного синуса глубже наружной эластической мембраны, в то время как Риндерс и Мейлинг (H. Rynders u. A. Meiyling, 1938) обнаруживали их в интимах.

При изучении нервного аппарата рефлексогенной зоны полых вен мы не ограничивались только задачей установить наличие рецепторов, выяснить их строение и характер локализации. Необходимо было исследовать также и связи этих чувствительных нервных окончаний с центральной нервной системой. Предстояло установить источники происхождения афферентных волокон и топографию путей так называемого рефлекса Бейнбриджа.

Попытки экспериментально-гистологического изучения природы рецепторов сердечно-сосудистой системы производились неоднократно. Так, еще в 1895 г. А. Е. Смирнов, желая выяснить источники чувствительных нервных окончаний в эндокарде, производил перерезку блуждающего нерва и депрессора у кролика и кошки. Впоследствии эти опыты были повторены и значительно расширены Б. И. Лаврентьевым и Е. К. Плечковой.

Х. Нонидец (1941), установив наличие интактных рецепторов в устьях полых вен у кошки после двусторонней цервикоторакальной симпатэктомии, пришел к выводу, что афферентные проводники так называемых «кавалльных» рецепторов проходят в составе блуждающих нервов. Рецепторы стенки легочных вен, напротив, подвергались при этом перерождению. Позже к таким же результатам пришли К. Хэр и Хинсли (1942). Однако все эти описания весьма кратки, лишены иллюстраций и получены в результате лишь единичных попутных экспериментов. Перерождение чувствительных нервов в стенке сосудов слизистой оболочки полости рта у собаки и кошки показали в свое время А. Я. Боровская и В. И. Ильина в лаборатории Б. И. Лаврентьева.

Е. Бонивенто и Ф. Морин описали перерождение крупных мякотных волокон и их окончаний в стенке полых вен у морской свинки после правосторонней перерезки диафрагмального нерва. И, наконец, в последнее время новые данные в этой области, как и впервые в 1895 г., были получены снова нашими соотечественниками. Так, Г. И. Забусов (1945) наблюдал дегенерацию рецепторов стенки

легочных вен у собаки спустя 72 часа после перерезки правого блуждающего нерва.

Т. А. Григорьева (1948) при изучении интероцепторов аорты расширила опыты Л. Бакай (L. Vakaу jr., 1942) и установила принципиально новые факты. Она нашла, что чувствительные аппараты аорты принадлежат не только афферентным волокнам блуждающего нерва, но и спинальным нервам, показав двойную чувствительную иннервацию этого сосуда. В. Нетльшип (1936) произвел подобные исследования с целью выяснить источники иннервации сердца.

Для решения нашей задачи мы воспользовались методикой перерождения, применяя обработку экспериментального материала преимущественно по Бильшовскому-Грос, спустя различные сроки (от 2½ часов до 57 суток) после операции. Производились перерезки блуждающих и диафрагмальных нервов, иссечение звездчатых узлов и шейной части симпатического ствола и, наконец, перерезки задних корешков спинальных нервов с удалением соответствующих узлов на различных уровнях — от  $C_{VIII}$  до  $D_{XII}$ , чаще с обеих сторон.

В результате опытов (на 67 кошках) получен большой материал, позволивший установить основные источники происхождения проводников афферентной иннервации полых вен вблизи их впадения в предсердие, определив этим топографию афферентных путей рефлекса Бейнбриджа. До сих пор, как известно, подобные вопросы решались только физиологически, если не считать упомянутого выше единственного опыта Х. Нонидеца с перерезкой депрессора у кошки. Его данные, не аргументированные надлежащим образом, не могут служить основанием для каких-либо серьезных суждений по этому вопросу.

Как учит физиология, рефлекс, получаемый в результате растяжения правого предсердия и впадающих в него полых вен, проходящий через центр блуждающего нерва в продолговатом мозгу, своим афферентным путем имеет правый блуждающий нерв. А. Яриш и Г. Рихтер (A. Jarisch u. H. Richter, 1939), говоря об афферентных путях рефлекса Бейнбриджа, особо подчеркивали участие в этом правого вагуса. Однако в последнее время на этот счет имеются и другие взгляды. Д. А. Бирюков, например, на основании своих исследований считает, что рефлекс этот возникает не только в результате раздражения правого вагуса, но и левого. М. Тиитсо (M. Tiitso, 1939) наблюдал учащение сердечного ритма в ответ на растяжение правого предсердия и после перерезки правого блуждающего нерва. Д. А. Бирюков на основании большого числа опытов приходит к заключению, что прессорный эффект как наиболее типичная реакция наступает как при раздражении центрального отрезка правого, так и левого блуждающих нервов.

Как видно, выяснение природы рецепторов этой зоны и связи ее с центральной нервной системой имеет принципиальное значение. Разрешение его определит и афферентные пути указанного выше рефлекса.

Перерезка любого из блуждающих нервов совместно с депрессором, как показали наши опыты (на 23 кошках), приводит к перерождению толстых мякотных волокон и принадлежащих им рецепторов с ограниченным ветвлением (II тип по Ф. де Кастро). Перерождение рецепторов начинается обычно на 2—3-и сутки и даже раньше; оно выражается вначале резкой аргирофилией концевых образований с последующим обрывом терминалей и заканчивается общим распадом всего аппарата в целом (рис. 30, 31, 32, 33, 34). На 6—7-е сутки уже не удастся обнаружить даже и следов их, остаются только вспомогательные клетки, обычно интенсивно окрашивающиеся по сравнению с окружающей их тканью.

Одновременно с перерождением мякотных волокон и их окончаний после перерезки одного из блуждающих нервов, правого или левого, всегда остается большое число интактных крупных волокон и принадлежащих им рецепторов. Их можно наблюдать спустя довольно поздние сроки после операции (11—14 суток); вряд ли эти сохранившиеся нервные окончания можно отнести к категории так называемых резистентных. Кроме того, после односторонней перерезки одного из вагусов всегда наблюдается значительное количество интактных преганглионарных парасимпатических волокон, принадлежащих блуждающему нерву противоположной стороны. В этих случаях удастся видеть образованные ими, отчетливо выраженные перицеллюлярные аппараты на ганглиозных клетках в адвентиции вен. Следует еще добавить, что после перерезки блуждающих нервов всегда остаются интактные мякотные волокна, образующие рецепторы с диффузной арборизацией. Как увидим ниже, эти окончания — спинального происхождения.

На основании общепринятых представлений физиологии все рецепторы в области устьев полых вен рассматривают как окончания афферентных волокон правого блуждающего нерва. Между тем, как показали наши опыты с перерезкой вагуса правой стороны совместно с депрессором, значительное количество рецепторов, типичных для афферентных волокон самого вагуса, остается интактным. На основании этого можно определенно утверждать, что сохранившиеся рецепторные аппараты типа компактных кустиков, в случаях перерезки одного из блуждающих нервов (например правого), принадлежат вагусу противоположной стороны. Наши данные, таким образом, заставляют категорически отрицать монопольное значение правого вагуса как единственного пути афферентной иннервации рефлексогенной зоны устьев полых вен. Мы считаем, что рецепторные проводники из этой области проходят в составе обоих блуждающих нервов, о чем свидетельствуют и физиологические данные (Д. А. Бирюков и др.).

В результате иссечения правого или левого звездчатых узлов, или обоих одновременно (на 11 кошках) сохраняется значительное количество безмякотных и мякотных нервных волокон, а также и рецепторных аппаратов. Большая часть волокон крупного калибра, заканчивающихся компактными рецепторами, подвергается после

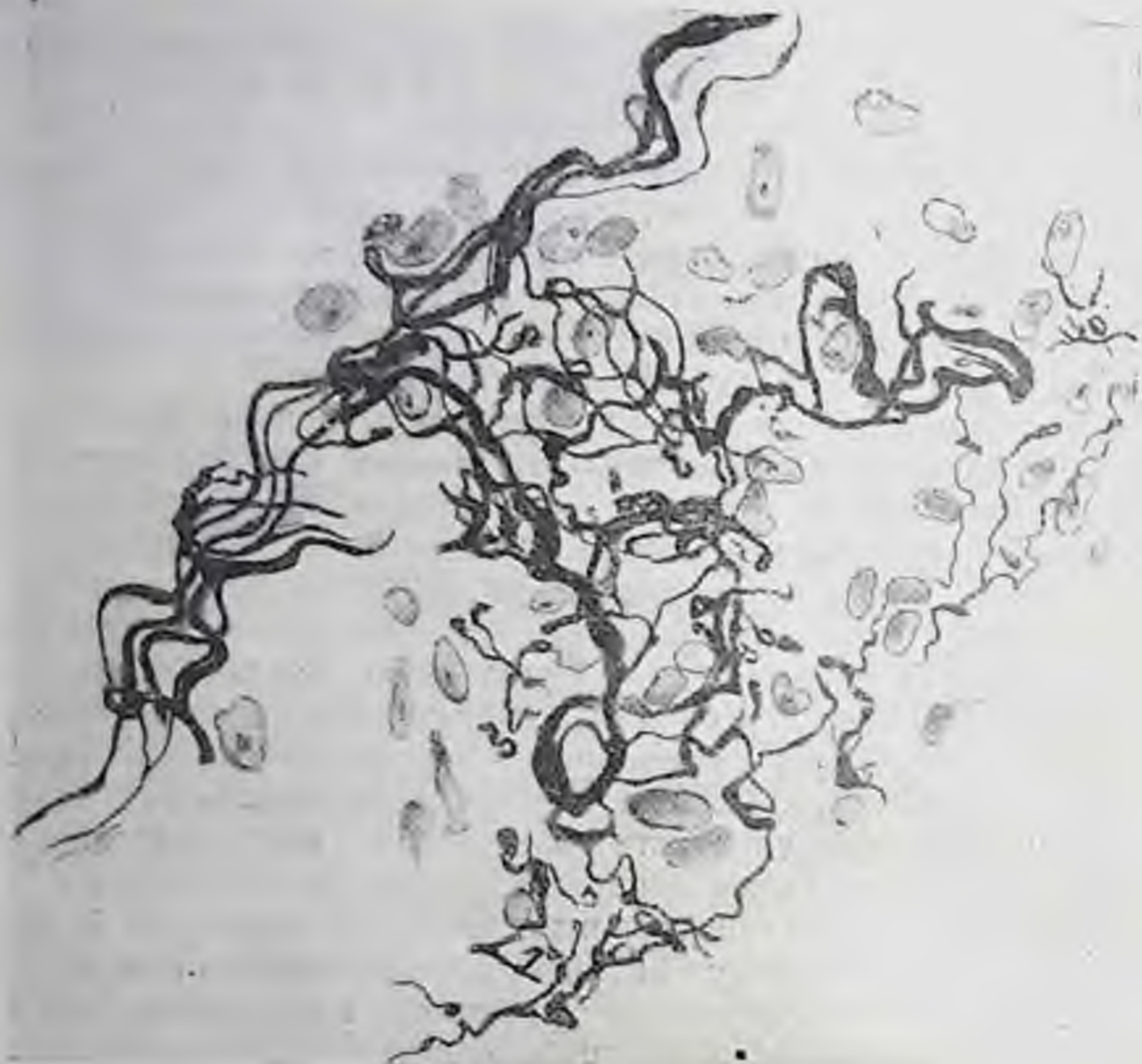


Рис. 30. Рецептор в стадии перерождения через 3 суток после перерезки правого блуждающего нерва на шее. Стенка передней полой вены кошки (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 90.

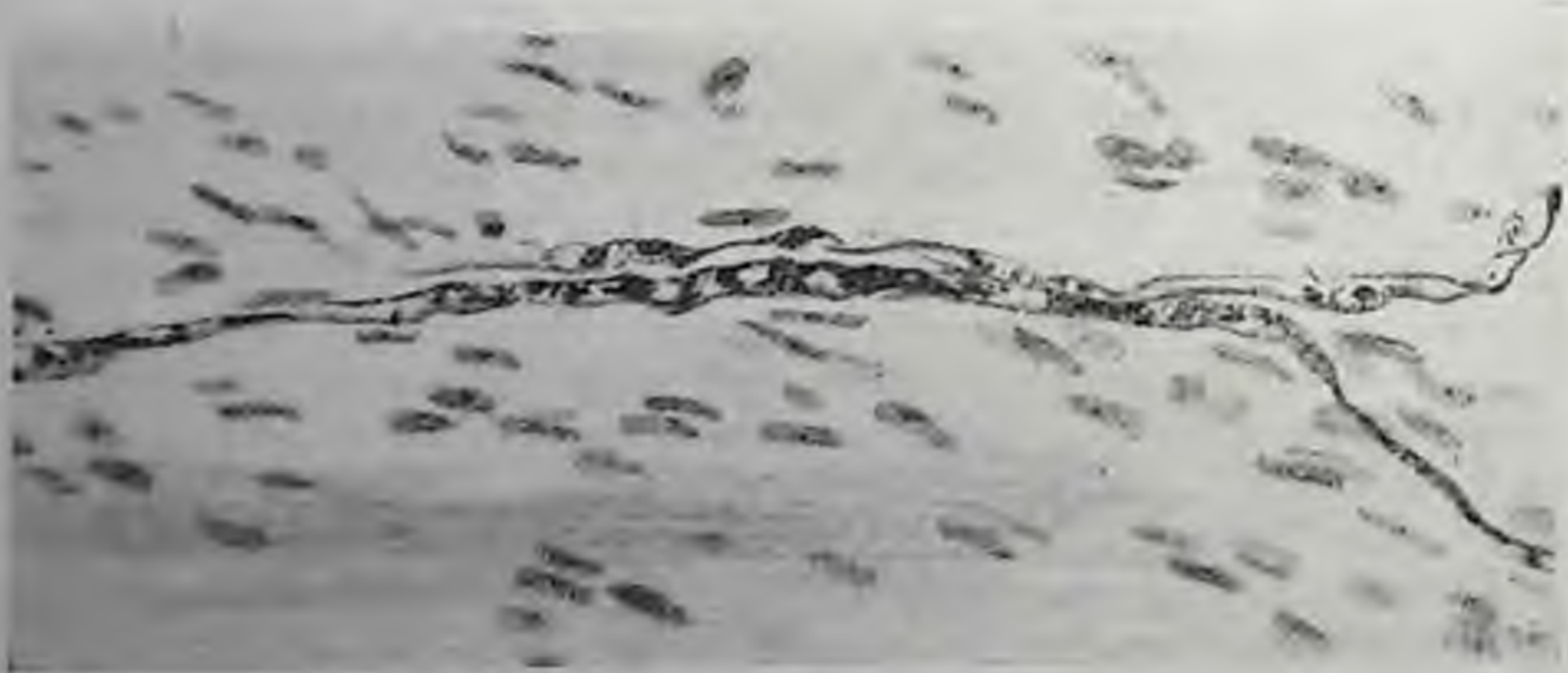


Рис. 31. Перерождение толстых мякотных волокон в глубоких слоях медини стенки передней полой вены кошки через 2 суток после перерезки обоих блуждающих нервов (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос-Лаврентьеву. Ок. 10, об. 40.



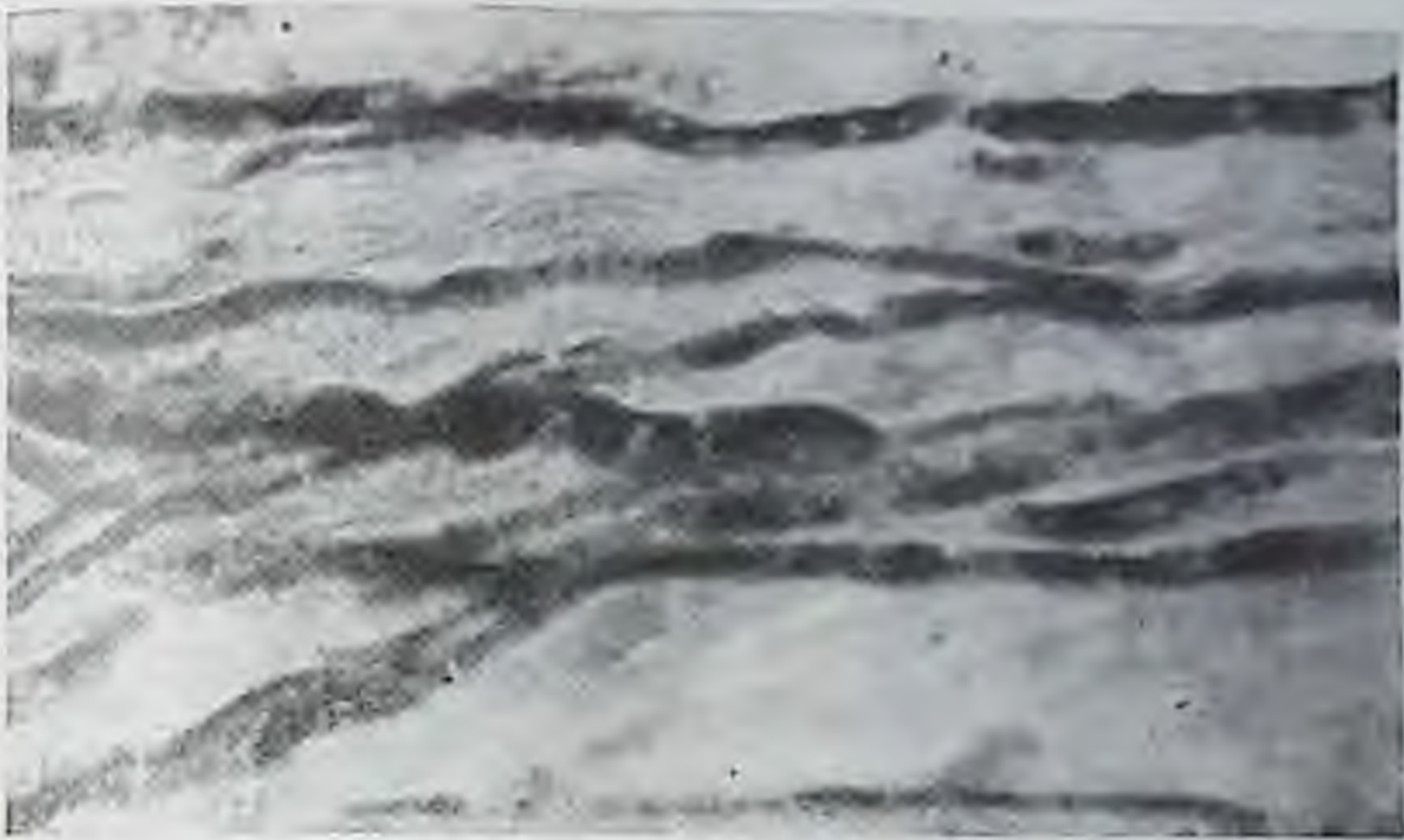


Рис. 32. Пучок перерожденных мягкотных волокон крупного калибра в адвентиции задней поллой вены кошки через 7 суток после перерезки правого блуждающего нерва на шее (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 15, об. 90. Фото.



Рис. 33. Перерождение мягкотного волокна и его коллатералей в стенке передней поллой вены кошки через 7 суток после перерезки правого блуждающего нерва (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 15, об. 40.

этой операции глубокой перестройке. Они резко набухают, деформируются, становятся извитыми, иногда распадаясь на крупные глыбки нейроплазмы (см. ниже, глава VII). Вместе с тем встречались и такие деформированные волокна, которые заканчиваются очень нежными кустиками, как будто бы принадлежащими совершенно нормальным проводникам. Деформация основного волокна может распространяться и на рецептор, веточки которого гипертрофируются, становясь резко аргирофильными, концевые



Рис. 34. Пучок нервных волокон в стенке передней полости вены кошки в области впадения в предсердие, спустя 13 суток после иссечения обоих звездчатых узлов и  $3\frac{1}{2}$  суток после двусторонней ваготомии. Перерождение толстого мякотного волокна; мякотные волокна задне-корешкового происхождения остались интактными (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 90.

структуры набухают. Наблюдаемые картины никак нельзя признать за явления уоллеровского перерождения. В этом нас особенно убеждают препараты, полученные от животных с поздними сроками (спустя 11—14 суток) после операции, т. е. когда обычно уже не только окончания, но и сами волокна бывают полностью дегенерированы; от концевых аппаратов тем более не остается и следа. Наблюдаемые явления мы рассматриваем как картины реактивного раздражения (рис. 35).

Как и после ваготомии, мы обнаруживали у этих животных также и перерожденные рецепторы. Процесс перерождения протекал крайне замедленно и касался преимущественно другого типа рецепторов, окончаний волокон среднего или мелкого калибра, с распространенным ветвлением своих терминалей. Эти рецепторы

принадлежат афферентным проводникам спинального происхождения, проходящим в составе ветвей звездчатых узлов к устьевым отделам полых вен.

В поисках объяснения причин описанной выше деформации части рецепторов, наступавшей в наших опытах в результате нарушения симпатической иннервации, могли быть приняты на первый взгляд следующие соображения. По мнению Н. И. Гращенкова, «рецепторы состоят из двух форм нервной организации, т. е. из



Рис. 35. Огрубение, аргирофилия и начало распада рецептора в стенке передней полый вены кошки через 7 суток после иссечения правого звездчатого узла (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 15, об. 90. Фото.

анимальной и симпатической нервных систем». Придавая важное значение роли рецепторов в трофической функции, Н. И. Гращенков и его ученики полагают, что осуществление ее возможно именно благодаря наличию влияния вегетативной нервной системы на чувствительные окончания. Всякого рода дистрофии связываются ими с нарушениями целостности этих образований. А. М. Гринштейн (1946) прямо указывает, что «висцеральная нервная система обладает способностью при помощи своих эффекторных аппаратов модифицировать состояние соматических рецепторов» (стр. 254). Он конкретизирует это положение, ссылаясь на данные Турнэй (Торнау, 1931) и считает, что «симпатические волокна оказывают тормозящее действие на соматические рецепторы», изменяя их возбудимость. Как известно, еще Клод Бернар отмечал гиперестезию уха кролика

в результате иссечения верхнего шейного узла. Фёрстер установил понижение хронаксии болевых рецепторов после шейной симпатэктомии и т. д. Учение Л. А. Орбели об адаптационно-трофической функции вегетативной нервной системы значительно расширило представления физиологов и клиницистов об ее влиянии на возбудимость рецепторов. Однако, располагая физиологическими данными, свидетельствующими об известной субординации рецепторов вегетативной нервной системы, мы, к сожалению, лишены пока соответствующих морфологических обоснований этих положений.

Как известно, Д. А. Тимофеев (1896) открыл в составе некоторых инкапсулированных чувствительных нервных окончаний добавочное тонкое волокно, оплетающее основной нервный стержень внутренней капсулы тельца. Позже Руффини предложил назвать это сплетение тонкого волокна тимофеевским аппаратом. Впоследствии неоднократно различными исследователями ставились задачи выяснения природы этого аппарата, интерес к которому особенно возрос в связи с учением Орбели о воздействии симпатической нервной системы на чувствительные приборы. Специальная работа в этом направлении была произведена Е. Т. Юрьевой еще в 1927 г. По ее наблюдениям, тимофеевский аппарат в инкапсулированных тельцах слизистой оболочки языка перерождается после удаления верхнего шейного симпатического узла. Наоборот, после перерезки язычного нерва он оставался интактным, перерождению подвергалось основное волокно рецептора. На основании своих опытов Е. Т. Юрьева пришла к заключению, что волокна, образующие тимофеевский аппарат, — симпатические. Такого же мнения придерживался Буке и др. Понятно, что эти заключения вполне импортировали предположения физиологов о симпатической иннервации рецепторов.

Позже Б. И. Лаврентьев и В. В. Лавренко (1933), В. В. Лавренко (1938), проверив опыты Е. Т. Юрьевой, пришли к обратным результатам. Оказалось, что иссечение верхнего шейного узла не приводит к дегенерации тимофеевского аппарата, дегенерируют лишь безмякотные волокна наружной капсулы, принадлежащие ее сосудам, т. е. сосудистые нервы, которые Е. Т. Юрьевой ошибочно были приняты за элементы тимофеевского аппарата. Перерезка третьей ветви тройничного нерва приводила к полному перерождению не только основного, но и оплетающего его «акцессорного» волокна. Авторы опытов справедливо заключают, что последнее является не чем иным, как боковой ветвью основного волокна, а не приходит к нему откуда-либо извне.

Впоследствии к аналогичным же выводам пришли Н. Г. Колосов в лаборатории А. Н. Миславского и Е. К. Плечкова (1948) при исследовании ею нервного аппарата фатер-пачиниевых телец слизистой оболочки мочевого пузыря. Она с очевидностью показала перерождение всего нервного аппарата внутренней капсулы тельца после иссечения спинномозговых узлов, экспериментально устано-

вив этим одинаковую природу как основного волокна, так и тимофеевского аппарата. Е. К. Плечкова в свое время любезно продемонстрировала нам свои препараты, на которых воочию можно было убедиться в том, что тимофеевское акцессорное волокно является действительно не чем иным, как коллатералью основного афферентного волокна рецептора. Это вполне согласуется и с нашими данными (Б. А. Долго-Сабуров, В. М. Годин и И. Д. Лев), неоднократно наблюдавшими такое отхождение безмякотной коллатерали от основного мякотного волокна рецептора. На рис. 36 ясно видно



Рис. 36. Боковая ветвь мякотного волокна, направляющаяся в область рецептора; в месте ее отхождения видно ядро шванновской клетки. Передняя полая вена кошки, глубокий слой меди (по Б. А. Долго-Сабурову).  
Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 15, об. 90. Фото.

начало тонкой коллатерали, потерявшей мякоть, и ее ход вдоль основного волокна, далее она вступает в состав рецептора.

В настоящее время не существует пока никаких морфологических оснований признавать реальным наличие в составе рецептора симпатических волокон. Как осуществляется влияние вегетативной нервной системы на рецептор, сказать трудно. Таким образом, приведенные факты и соображения лишают нас возможности видеть причину деформации афферентных приборов, наступающей после иссечения звездчатых узлов и шейной симпатэктомии, в нарушении вегетативной иннервации самих рецепторов.

Иссечение звездчатых узлов, являясь тяжелой операцией, нарушает, как известно, не только афферентную иннервацию сердца, но, как показали опыты Е. К. Плечковой, и чувствительность миокарда и коронарных сосудов. Надо думать, эта операция не безразлична не только для функции сердца, но, как оказывается, и для

афферентных аппаратов изучаемой нами рецепторной зоны. Рассматривая иннервацию в целом, мы обязаны представлять себе функции ее эфферентных и афферентных компонентов в связи друг с другом, как звенья единого физиологического процесса, единой целостной системы. Нарушение одного из звеньев, в данном случае эфферентного, очевидно, должно неизбежно привести к каким-то существенным изменениям функций и структуры другого звена, т. е. афферентного, что мы как раз и наблюдаем в наших экспериментах. Этот вопрос будет рассмотрен нами особо (глава VII).

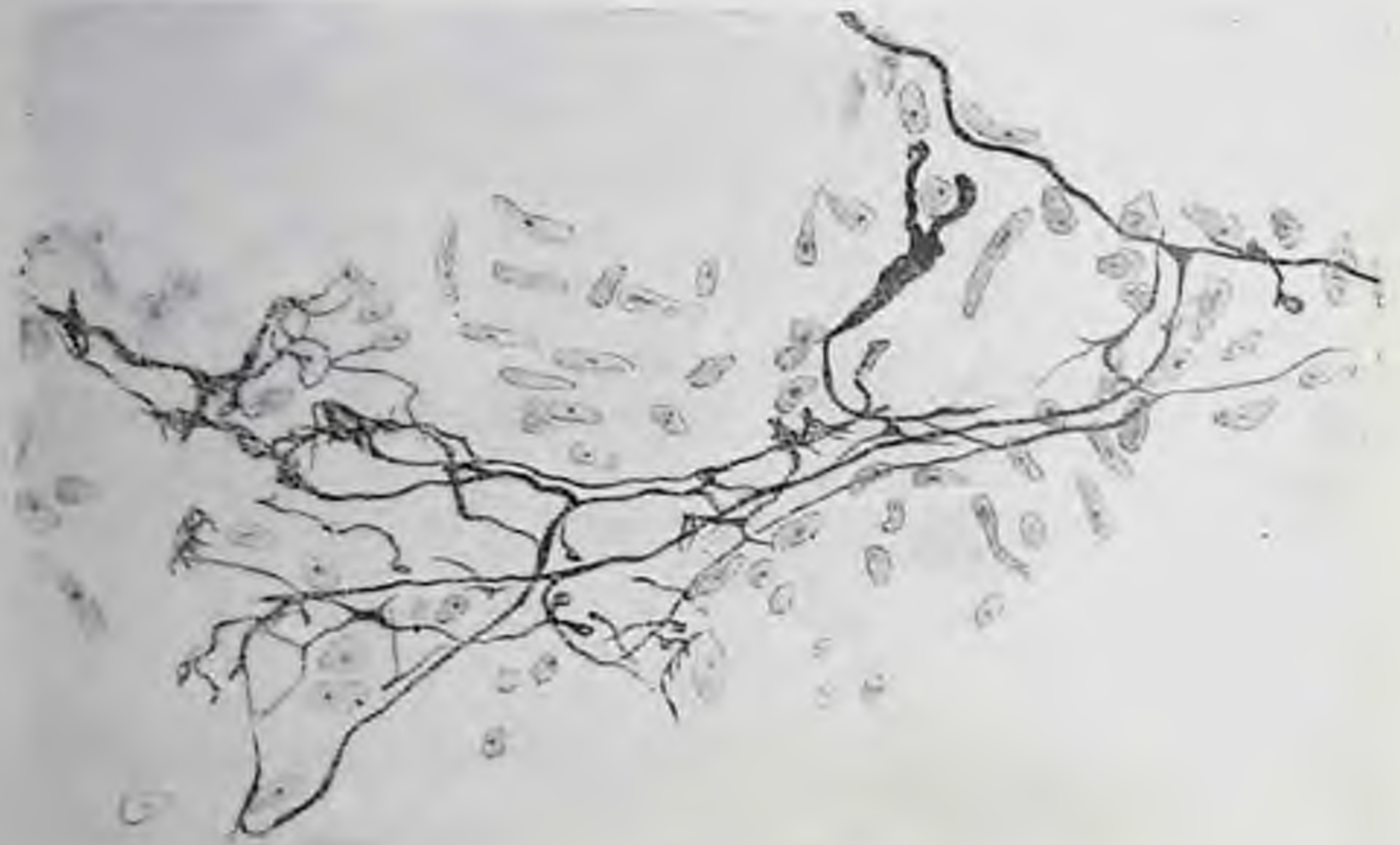


Рис. 37. Рецептор с диффузным ветвлением в начальной стадии перерождения в стенке передней полой вены кошки через 4 суток после перерезки VI и VII пар задних корешков с иссечением соответствующих узлов (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40.

Опыты с перерезкой задних корешков спинальных нервов в различных сегментах грудной части спинного мозга к периферии от соответствующих им спинальных ганглиев и с удалением самих узлов, произведенные на 26 кошках, показали перерождение мякотных волокон среднего и мелкого калибров, оканчивающихся в глубоких слоях интимы диффузными рецепторами. Уже через 36 часов, а иногда даже раньше обнаруживается начало перерождения этих окончаний, что свидетельствует о связи их со спинным мозгом (рис. 37). Эти наблюдения вполне согласуются и с результатами исследований В. М. Годинова, нашедшего перерождение афферентных аппаратов в стенке воротной вены после иссечения спинномозговых узлов и перерезки задних корешков, а также В. В. Куприянова, обнаружившего спинальную афферентную (наряду с бульбарной) иннервацию сосудов малого круга кровообращения. Г. Ф. Маль-

ков показал это в отношении яремных вен. Аfferентную спинальную иннервацию сосудов убедительно показала недавно Т. А. Григорьева, изучая природу рецепторов стенки аорты. По ее мнению, участие спинного мозга в afferентной иннервации аорты значительно превышает роль в этом afferентных проводников блуждающих нервов, т. е. бульбарных. Все эти данные, свидетельствующие о связи аорты, полых вен и вен воротной системы, легочных и яремных вен со спинным мозгом, значительно расширяют прежние представления о путях interoцепции сердечно-сосудистой системы.

Опыты с перерезкой правого диафрагмального нерва (на 7 кошках) не дали нам положительных результатов. Исследуя материал через различные сроки после таких операций (от 1 до 16 суток), мы наблюдали только интактные волокна и рецепторы, что вполне согласуется с данными физиологии, отрицающими какое-либо участие диафрагмального нерва в осуществлении afferентной иннервации полых вен и сердца. Поэтому положительные данные подобных операций в опытах Е. Бонивенто и Ф. Морин остаются для нас непонятными. Возможно ими была допущена какая-либо методическая погрешность.

Как видно, полые вены обеспечены эfferентной и afferентной иннервацией. Наличие двух путей нервной регуляции объясняет как веномоторную, чаще прессорную, функцию, так и чувствительность вен, их afferентную роль, подобно остальным кровеносным сосудам организма.

Среди элементов иннервации стенки полых вен мы обратили особое внимание на нервные волокна, сопровождающие ее *vasa vasorum*, так называемые *pervi vasorum venarum* (см. выше). Часть этих проводников относится к afferентным. Мы видели окончания тех и других (т. е. и эfferентных). Ганглиозные клетки не представляют редкости в стенке полых вен человека и кошки. Однако прежде никем не обнаруживались перицеллюлярные аппараты на телах этих клеток. Между тем наличие синаптических структур позволяет рассматривать скопления этих нейронов как местные сосудистые центры.

У кошки в системе полых вен рецепторами насыщены только их устьевые отделы, причем из двух типов неинкапсулированных рецепторов (инкапсулированные встречались редко), т. е. интерстициальных и мышечных, первые представляются основными. Среди них следует различать две группы — рецепторы компактные, с ограниченным ветвлением, и диффузные, характерные широким распространением своих концевых веточек на значительной площади. Первые преобладают над вторыми, очевидно они занимают ведущее положение.

Экспериментальными исследованиями с перерезкой различных нервов и иссечением спинальных и звездчатых узлов у кошек доказана двойная afferентная иннервация полых вен вблизи впадения их в предсердие, т. е. бульбарная и спинальная. Эта двойная иннервация, как видно, соответствует и двум видам интерстициаль-

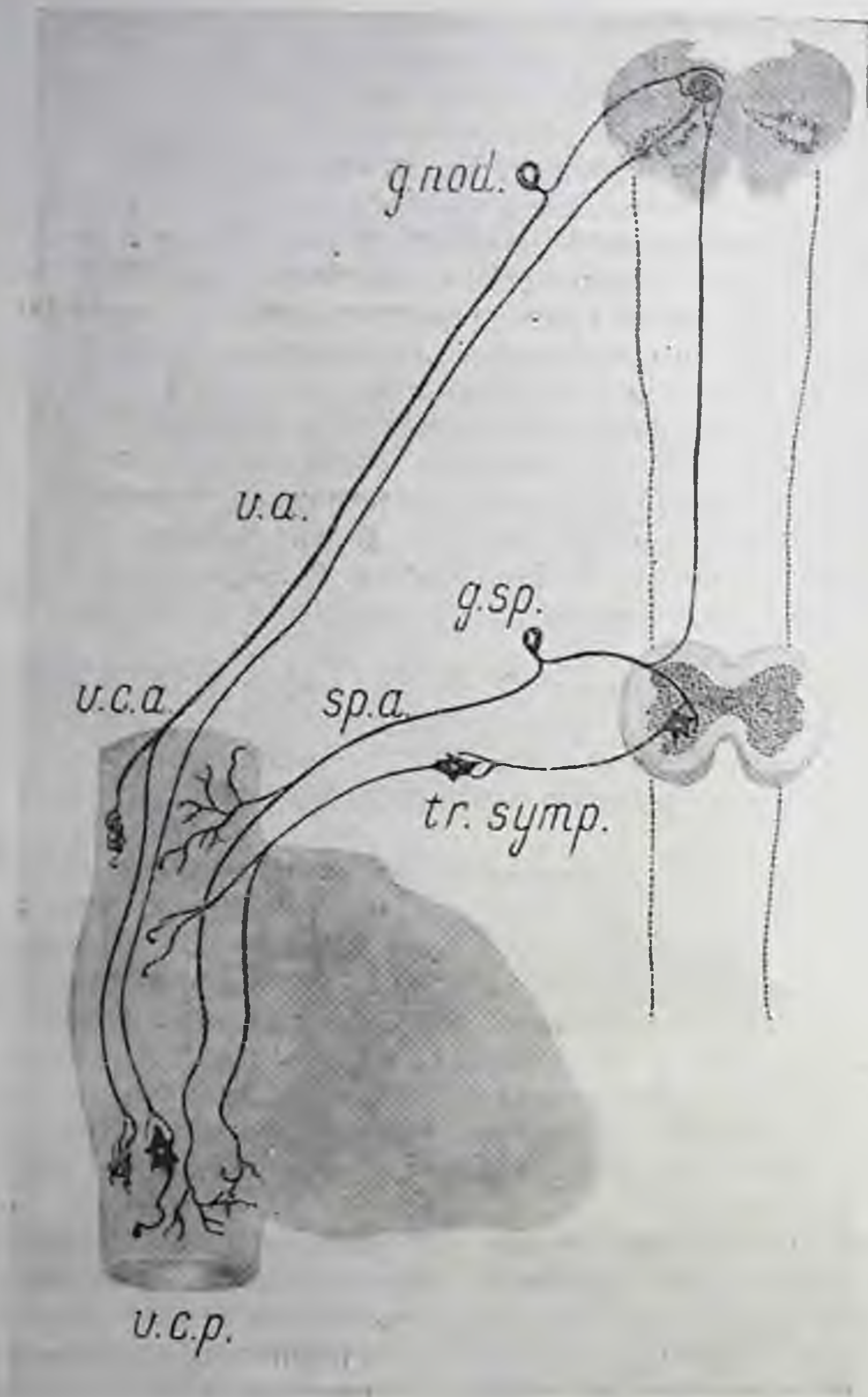


Рис. 38. Схема проводников двойной афферентной иннервации (бульбарной и спинальной) рефлексогенной зоны устьев полых вен (по Б. А. Долго-Сабурову).

*v. c. a.* — передняя полая вена; *v. c. p.* — задняя полая вена; *v. a.* — бульбарные афферентные проводники блуждающих нервов; *g. nod.* — узловатый узел блуждающего нерва; *g. sp.* — спинальный ганглий и афферентные проводники задних корешков грудных нервов; *tr. symp.* — ганглий пограничного симпатического ствола; *sp. a.* — афферентный спинальный проводник.



ных рецепторов, описанных выше. Можно предполагать, что рецепторы первой группы, с богато развитой рецептивной субстанцией, обеспечивают рефлекторную функцию в обычных, так сказать нормальных, условиях кровообращения, регистрируя тончайшие изменения кровяного давления. Эти рецепторы связаны с центрами блуждающих нервов в продолговатом мозгу (бульбарные рецепторы).

Рецепторы второй группы с бедно развитой рецептивной субстанцией, очевидно, способны воспринимать лишь грубые изменения, включаясь в условиях резкого повышения кровяного давления. Они, возможно, имеют как бы охранительное значение, будучи связаны с центрами спинного мозга (спинальные рецепторы).

Такие предположения вполне согласуются с данными других исследователей. Как мы уже писали, сопоставления картин некоторых форм рецепторов «кавальной» и «портальной» рефлексогенных зон привели нас к предположению о функциональных различиях рецепторов с разной структурой. В опытах Т. А. Григорьевой по изучению иннервации аорты, результаты оказались близкими к нашим наблюдениям; ею также обнаружена двойная чувствительная иннервация.

Из наших морфологических данных можно сделать заключение, что возбуждения, возникающие в области начала рефлекса Бейнбриджа, реализуются не только через центры блуждающих нервов в продолговатом мозгу, но также и через спинной мозг (рис. 38). Новое представление о двойной чувствительной иннервации зоны Бейнбриджа существенно расширяет прежние взгляды физиологов о связях этой области с центральной нервной системой. Предположения И. П. Павлова о наличии множественных очагов средоточия рецепторов в стенке кровеносного русла, а также признание им блуждающего нерва не единственным регулятором кровяного давления полностью оправдались настоящими исследованиями.

### Иннервация легочных вен у человека и животных

Иннервация легочных вен изучалась В. В. Куприяновым, который значительно расширил предмет исследований, включив в него также и нервный аппарат легочной артерии с ее ветвями, и не только в их внеорганической части, но и всего сосудистого русла внутри легких. В настоящей работе мы не будем касаться этого раздела его материалов.

Хотя физиологически рефлекторные реакции со стороны кровеносных сосудов легких установлены уже давно (А. И. Тальянцев, 1883), вопрос о наличии нервов в легких, а следовательно и связей их с центральной нервной системой, для некоторых исследователей оставался долгое время спорным (Ф. Кноль — Ph. Knoll, 1890; Д. Брэди и В. Диксон — D. G. Brodie and W. E. Dixon, 1904; Е. Пик и Г. Бэер — E. Pick and G. Baehr, 1913). Даже недавно А. Эльфтман (A. G., Elftman, 1943) писал об отсутствии нервов в легочной ткани. Между тем, опыты А. Швигка (A. Schwegk, 1935) с убедительностью

показали, что повышение давления в легочной артерии вызывает депрессорный рефлекс со стороны сосудов большого круга кровообращения. Артерио-пульмональная рефлексогенная зона, по В. Донэ, П. Цвирну и Ж. Ардиссону (V. Donnet, P. Zvirn et J. Ardisson, 1951), сходна по функции с синокаротидной и кардиоаортальной.

Дейли де Берг (I. Daly de Burgh, 1937) с сотрудниками, вызывая повышение давления в легочных венах, получили еще более резко выраженную депрессорную реакцию. А. Г. Бухтияров (1949—1955) в серии исследований показал, что сосуды малого круга кровообращения представляют ясно выраженную рефлексогенную зону для химических раздражителей. Как видно, наличие рефлекторных связей сосудов легких теперь уже не вызывает сомнений. Напротив, результаты экспериментальных исследований в этой области (школа А. Д. Сперанского) начинают успешно использоваться в практике (П. А. Альбов, 1951). Учитывая целебное значение некоторых инteroцептивных влияний со стороны легких, теперь нередко пользуются приемами их неспецифического раздражения с целью рефлекторного воздействия на другие системы организма. При этом имеется в виду не только паренхима легких, но также и их сосуды, в частности вены.

В легких различают кровеносное русло большого круга, образованное разветвлениями *aa. et vv. bronchiales*, снабжающими кровью бронхиальное дерево и сосуды малого круга кровообращения, обеспечивающие легочный газообмен; они то и интересовали нас прежде всего и в первую очередь венозная часть этого русла как наиболее объемистая. Естественно, одно нельзя рассматривать без другого, как, впрочем, нельзя отрывать друг от друга и тесно связанные между собой, хотя и разные по своей функции, различные отделы венозной системы.

Изучение иннервации полых вен с их многочисленными притоками, вен воротной системы и легочных вен теперь показало, что выбор тем, единство задач и плана их разработки оказались вполне оправданными. Получен богатый материал, позволяющий делать сопоставления, сравнения, устанавливать общность и различия, видеть специфические особенности в иннервации разных отделов венозной системы.

Литературные данные о нервном аппарате сосудов легких крайне бедны. Можно сказать, что находка студентом Шеметкиным чувствительного нервного окончания в стенке легочной артерии, о чем кратко упоминает А. С. Догель в одной из своих статей, положила начало гистологическому изучению афферентной иннервации этих сосудов. Такино (1932—1933), Такино и Езаки (1934) освещают этот вопрос не полно, афферентный аппарат ими представлен не убедительно, описание нервов сосудов весьма поверхностно, наличие нервов в стенке вен внутри паренхимы легких отрицается вовсе. Между тем Такино можно считать одним из первых, кто исследовал иннервацию вен у млекопитающих. Как видно, кое-какие указания на иннервацию легочных вен у животных имелись. А. Михелацци,

о котором мы уже упоминали, изучая нервы вен легких кошки, удивительным образом не обнаружил в них рецепторов. Гейер (1934) нашел всего один чувствительный кустик в стенке легочных вен у этого животного. Х. Нонидец, изучавший афферентную иннервацию легочных вен у котят и щенят, получил значительно большие результаты, представив иллюстрации рецепторов в интимае вен легких, что было подтверждено и Р. Панные (1940), повторившим работу Х. Нонидец на взрослых животных. В 1941—1945 гг. опубликованы материалы Г. И. Забусова по иннервации легких млекопитающих, в которых кратко приводятся некоторые сведения и о чувствительной иннервации легочных вен (у собак). Им показано наличие большого количества чувствительных нервных окончаний во всех слоях стенки этих сосудов от адвентиции до интимы. Г. И. Забусов придает большое значение локализации окончаний чувствительных нервов вблизи эндотелия, считая, что это служит непременным условием для участия их в рецепции изменений химического состава крови. Форма чувствительных нервных окончаний, обнаруженных Г. И. Забусовым, напоминает аналогичные структуры, уже описанные ранее различными авторами (А. Е. Смирнов, А. С. Догель, С. Е. Михайлов, Б. И. Лаврентьев и др.) в эндокарде и в эпикарде. Аргирофилия, набухание терминалей этих кустиков, по мнению автора, являются признаками начала дегенерации, наступающей через 72 часа после перерезки блуждающего нерва. Он полагает, что рецепторы стенки легочных вен у собаки принадлежат афферентным проводникам депрессора. Позже свободные окончания рецепторных волокон в стенке легочных вен видел Б. И. Репкин (1949). Т. А. Григорьева в своей монографии также описывает рецепторы в стенке этих сосудов.

Как видно, особенно интересны исследования, направленные к экспериментальному выяснению связей нервных аппаратов малого круга кровообращения с центральной нервной системой. Вопрос этот спорен. Так, Р. Мюллер (R. Müller, 1931) считает, что сосудосуживающими нервами в легких являются симпатические, а сосудорасширяющими — легочные ветви блуждающих нервов (т. е. обратно тому, что мы знаем в отношении иннервации венечных артерий сердца). Г. И. Забусов (1941) наблюдал перерождение нервных волокон в стенке легочных сосудов кошки и собаки после удаления звездчатых узлов, на основании чего он считает сосудодвигательными нервами в легких симпатические. Т. А. Григорьева (1952), напротив, производя аналогичные опыты, пришла к обратным результатам, не обнаружив перерождения волокон.

Х. Нонидец, удаляя звездчатые узлы, спустя определенные сроки, вовсе не видел ни субэндотелиальных кустиков, ни перимускулярных рецепторов в стенке легочных вен; он полагал, что они полностью дегенерируют в результате такой операции. Х. Нонидец пишет, что рецепторы стенки легочных вен принадлежат афферентным проводникам спинального происхождения, т. е. отросткам чувствительных нейронов спинальных ганглиев. По его мнению,

самыми распространенными чувствительными нервными окончаниями в этих сосудах являются рецепторы, диффузно разветвляющиеся на значительной площади их стенки. Проходя транзитно через звездчатые узлы, рецепторные спинальные волокна проникают далее к сосудам легких в составе легочных ветвей этих узлов.

Надо заметить, что, несмотря на краткость сведений, содержащихся в работах Такино, Такино и Езаки, Нонидеца, Г. И. Забусова, в которых данные о нервах вен легких приводятся попутно, они все же имеют, несомненно, важное значение в истории вопроса и кладут конец всем сомнениям и даже отрицаниям в отношении наличия нервных аппаратов в легких. Наблюдения Т. А. Григорьевой (1954) подчеркивают богатство рецепторами внутренней оболочки легочных вен. Здесь, по ее мнению, находятся обширные рецепторные поля. Чувствительные окончания пронизывают все элементы интимы, посылая веточки эндотелиальным клеткам. Особенный интерес представляют кустики в месте перехода волокон миокардной мускулатуры в соединительную ткань; здесь нервные окончания имеют форму цепочек. Места «перехода» обильно снабжаются рецепторами. Изучая источники происхождения рецепторного аппарата этих сосудов, она приходит к таким же результатам, которые были получены и В. В. Куприяновым.

Как видно, в задачу предыдущих авторов не входила всесторонняя разработка этого вопроса в широком плане, с привлечением различных подходов и методов. Материалом исследований В. В. Куприянова служили легочные вены (включая и долевые) от трупов 25 людей, 40 кошек и 5 собак.

Источниками нервных волокон, проникающих в стенку легочных вен при впадении их в предсердие у человека и у кошки, являются нервные сплетения в окружности сосудов легких, вблизи сердца, образованные ветвями сердечных нервов, пп. *cardiaci*, веточками от узлов симпатического ствола и сердечных ветвей блуждающих нервов обеих сторон.

Анатомически установлено (Б. И. Репкин, 1949), что к левым легочным венам подходят, кроме того, ветви от левого диафрагмального нерва. Нервные стволики, происходящие из различных источников, обмениваются между собой пучками волокон, переходящих с одной стороны на другую. На основании анатомических данных, на которые мы уже ссылались выше, полученных с помощью современных методов исследования, приходим к заключению, что основными путями нервного снабжения сосудов малого круга кровообращения являются блуждающие нервы и ветви узлов пограничного симпатического ствола. Можно сказать, что за сотни лет исследований анатомов в этой области не прибавилось ничего принципиально нового. Это и не удивительно. Истинные связи нервных аппаратов стенки легочных вен с центральной нервной системой удастся установить лишь с помощью экспериментально-гистологических методов, которыми прежде не пользовались. Эти приемы позволяют, как известно, перерезая последовательно различные нервные стволы

и изучая наступающее вслед за этим перерождение волокон и их концевых аппаратов, выяснить взаимоотношения периферии и центра и детально показать топографию всех их связей.

Расположение нервных сплетений в стенке того или иного сосуда и их строение, кроме общих принципиальных черт, имеет свои особенности, зависящие от функции сосуда и его конструкции. Стенка легочных вен на всем их протяжении состоит из двух слоев — внутреннего и наружного. Первый слой, являясь как бы продолжением эндокарда левого предсердия, содержит в себе все его структурные компоненты и соответствует, таким образом, интиме и меди. Второй же, т. е. наружный, соответствует миокарду и состоит не только из адвентиции, но также еще и из пучков миокардной мускулатуры; их можно обнаружить на всем протяжении вен, почти до ворот легких. У некоторых видов животных пучки этой мускулатуры простираются по венам внутрь легких (Элишер — J. Elischer, 1869; Штида — L. Stieda и др., цит. по Г. И. Забусову, 1945).

По наблюдениям В. В. Куприянова, в стенке легочных вен у человека граница между указанными выше слоями выражена резко; у кошки отдельные пучки мускулатуры проникают довольно глубоко в стенку этих сосудов, распространяясь иногда до интимы. Сходную картину мы наблюдали и в стенке полых вен у кошки в их предсердной части. Сокращение миокардной мускулатуры в стенке легочных вен способствует движению крови к предсердию. Аналогичные условия, надо думать, имеют место и в функции полых вен. Х. Нонидец также обращал внимание на это обстоятельство, исследуя иннервацию легочных вен. Обнаружив рецепторы под эндотелием, он объясняет их наличие там сходством строения этого слоя стенки со структурой эндокарда, где чувствительные нервные окончания были найдены уже давно.

Известно, что стенка легочных вен у человека состоит из трех оболочек: внутренней, содержащей эндотелий и субэндотелий, средней, состоящей из гладких мышц и эластических волокон, и наружной, которая включает в себя миокардную мускулатуру. У кошек В. В. Куприянов не мог установить характерных признаков для того, чтобы строго разграничить эти оболочки.

Ко всему изложенному необходимо еще добавить, что в стенке легочных вен располагается густая сеть собственных сосудов, *vasa vasa*, лучше развитая в наружном слое. Эта сеть сосудов служит источником питания стенки, гесп. обмена веществ. Особенное значение имеет иннервация *vasa vasa*, т. е. аппарат нервной регуляции их функции. Мы уже выше подробно останавливались на этом.

Нервные сплетения в стенке легочных вен у человека, собаки и кошки не отличаются какими-либо принципиальными особенностями по сравнению, скажем, с полыми венами, которые мы изучали, что и понятно, если принять во внимание сходство строения этих сосудов. Нет основания выделять отдельно сплетения каждой из оболочек стенки легочных вен, хотя разграничение их у человека

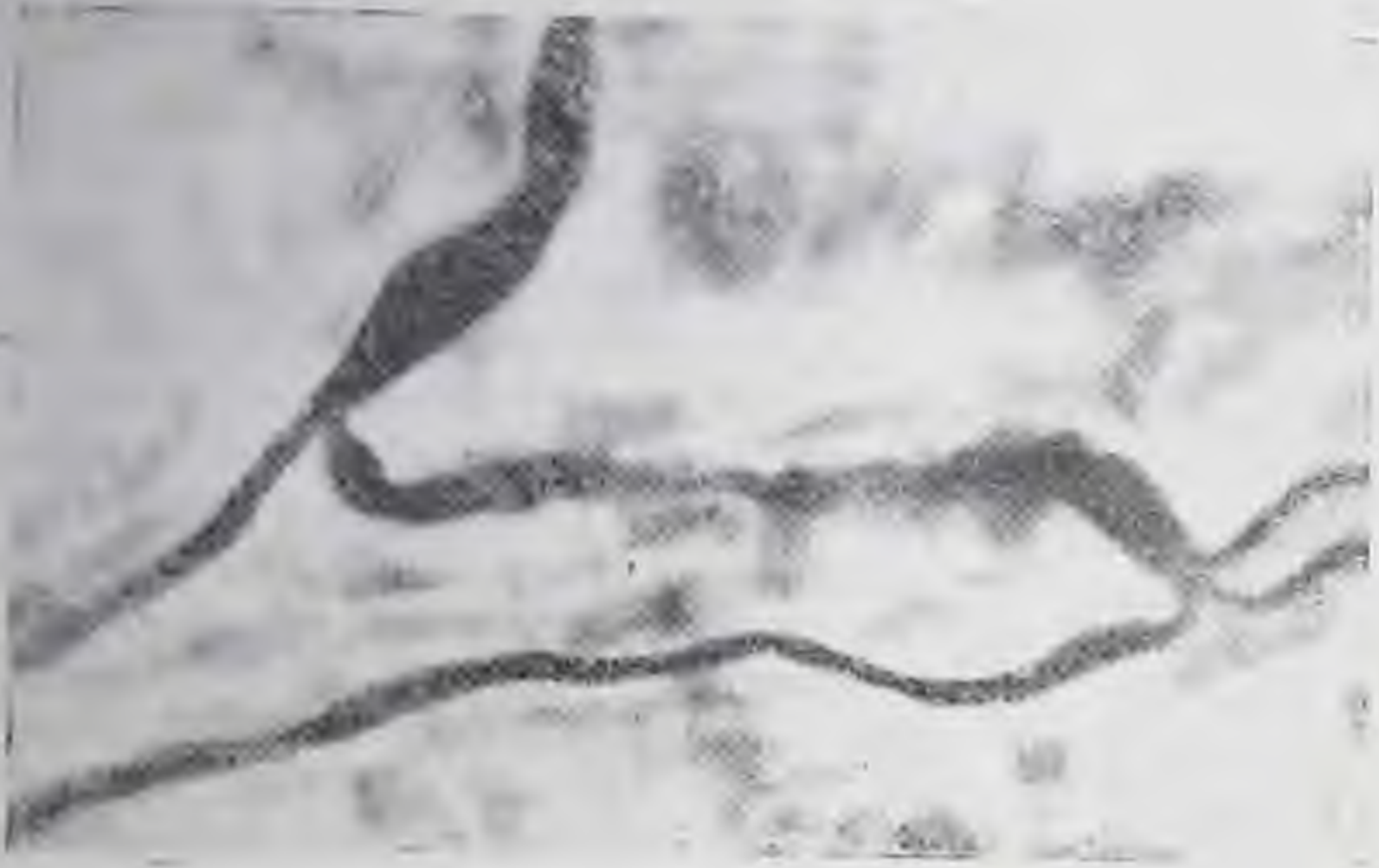


Рис. 39. Дихотомическое и трихотомическое ветвления мякотного нервного волокна (по В. В. Куприянову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Увелич. в 800 раз. Фото.



Рис. 40. Интерстициальный рецептор в виде компактного кустика в интима одной из правых легочных вен человека (по В. В. Куприянову). Обработка по Бильшовскому-Грос-Лаврентьеву. Ок. 10, об. 90.

и не составляет труда. У кошек это сделать невозможно. Поэтому в стенке легочных вен, так же как и полых, нервные сплетения следует рассматривать как единое целое, состоящее из пучков мякотных волокон и безмякотных волокон, погруженных в протоплазму симпласта шванновских клеток. Располагаясь в шванновском плазмодии, безмякотные постганглионарные волокна образуют кабель-

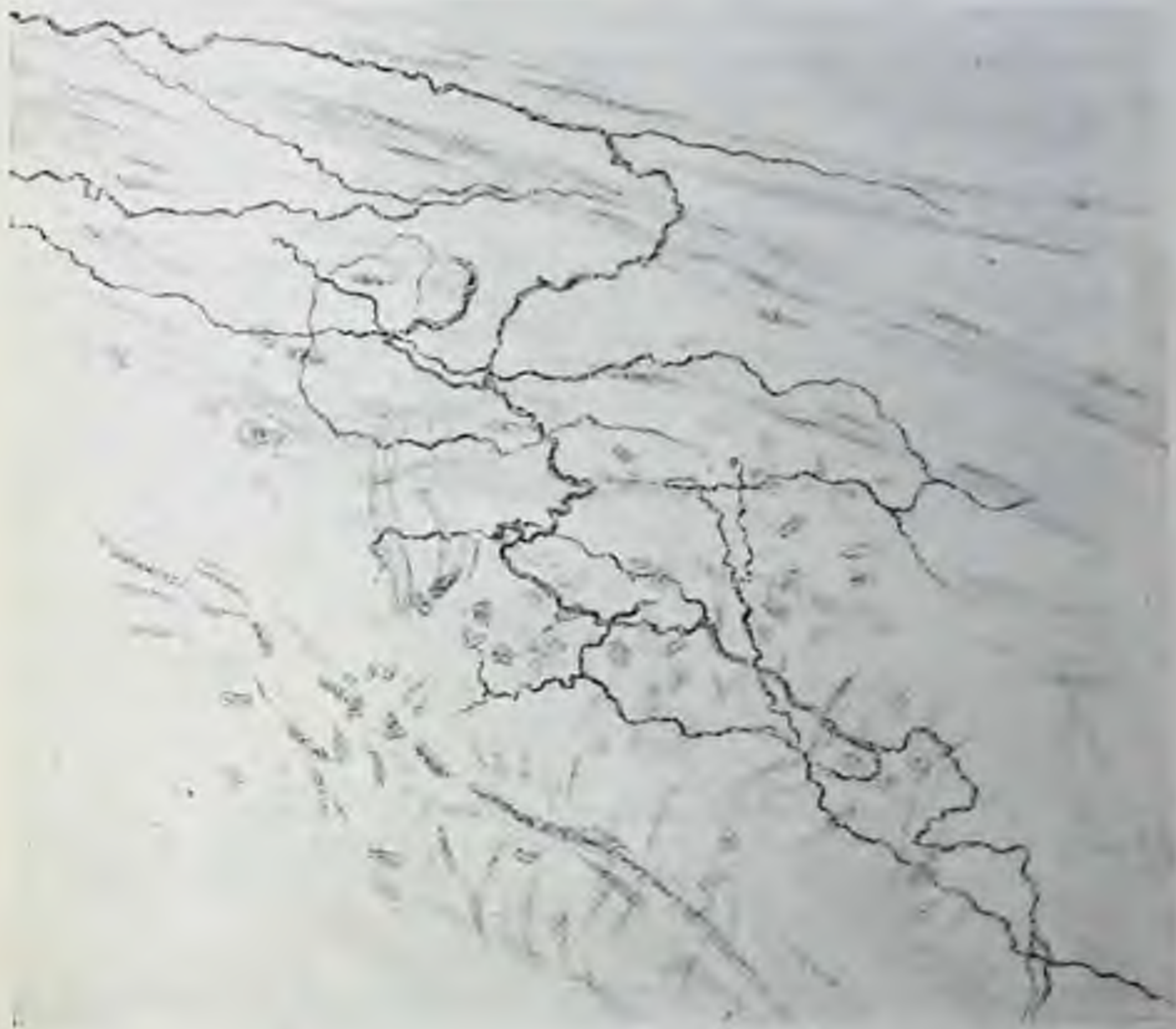


Рис. 41. Интерстициальный рецептор с диффузным разветвлением в стенке одной из легочных вен человека в области ворот легкого (по В. В. Куприянову).  
Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 7, об. 40.

ные системы Лаврентьева. Мякотные волокна различны по калибру — от 3 до 10  $\mu$  в поперечнике; крупные из них проникают в глубокие слои стенки, число их в общем невелико. Иногда они располагаются одиночно или небольшими пучками, по 2—3 волокна, часто сопровождая *vasa vasa*, образуя с ними как бы сосудисто-нервные пучки в стенке вен.

Мякотные волокна крупного калибра в стенке легочных вен, как и везде в сосудах, являются рецепторными. «Выйдя» из состава пучков, рецепторные или афферентные волокна, постепенно погружаясь, начинают дихотомически делиться; наблюдалось и трихото-

мическое деление. Ветвления этих волокон образуют разнообразные по форме чувствительные нервные окончания, рецепторы (рис. 39, 40, 41). Следуя нашей классификации, рецепторы в стенке легочных вен сосудов у человека и животных, В. В. Куприянов делит на интерстициальные и мышечные. Кроме того, он выделяет еще один вид чувствительных нервных окончаний, принадлежащих стенке *vasa vasa* (рис. 42).

Инкапсулированные нервные окончания типа телец Фатер-Пачини в стенке легочных сосудов не обнаруживаются; не встречалось упоминаний о них и в литературе. Трудно объяснить причину



Рис. 42. Рецептор в виде компактного кустика в адвентиции стенки одной из левых легочных вен человека, в ее внеорганической части (по В. В. Куприянову). Обработка по Бильшовскому-Грос-Лаврентьеву. Ок. 5, об. 45.

отсутствия рецепторов этого рода в области сосудов малого круга кровообращения. Как мы видели, в стенке полых вен, в их присердечной части, инкапсулированные тельца встречались редко. Очевидно, условия кровообращения и рецепции в крупных венах грудной полости сходны между собой, хотя состав крови и давление в этих сосудах разные. В наружном слое стенки легочных вен человека, поверх пласта миокардной мускулатуры, чувствительные нервные окончания имеют вид компактных кустиков с ограниченным ветвлением, богато снабженных капиллярами из системы *vasa vasa*. Близкие к ним по форме рецепторы располагаются и глубже, в самом слое миокардной мускулатуры. Среди них надо различать интерстициальные, лежащие между пучками мышечных волокон, и собственные мышечные рецепторы, называемые X. Нонидецем «перимускулярными», веточки которых спирально обвивают мышечные волокна; терминали этих окончаний в отличие от эффекторных располагаются эпилеммально (рис. 43, 44). Мякотные волокна круп-



ного калибра, проникающие в глубокие слои стенки легочных вен, образуют в ее внутренней оболочке, близко к эндотелию, рецеп-



Рис. 43. Мышечный рецептор стенки одной из левых легочных вен человека (по В. В. Куприянову). Обработка по Бильшовскому-Грос-Лаврентьеву. Ок. 10, об. 40.



Рис. 44. Рецепторные окончания мышечного типа в стенке одной из левых легочных вен кошки (по В. В. Куприянову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 5,5, об. 40.

торы типа кустиков и клубочков. Терминали таких окончаний богато снабжены вспомогательными клетками.

В противоположность мнению Такино и Езаки, отрицавших наличие нервов в стенке вен внутри легких, В. В. Куприянов наблю-

дал нервные сплетения и во внутрилегочных сосудах. Правда, они становятся беднее своими разветвлениями, равно как и стенка самих вен внутри легких истончается. Число мягкотных волокон в них значительно уменьшается, окончания их обнаруживаются все же только в стенке более крупных венозных стволиков. Исследования первого аппарата стенки легочных вен у человека, таким образом, с несомненностью доказали наличие во всех ее слоях инкапсули-

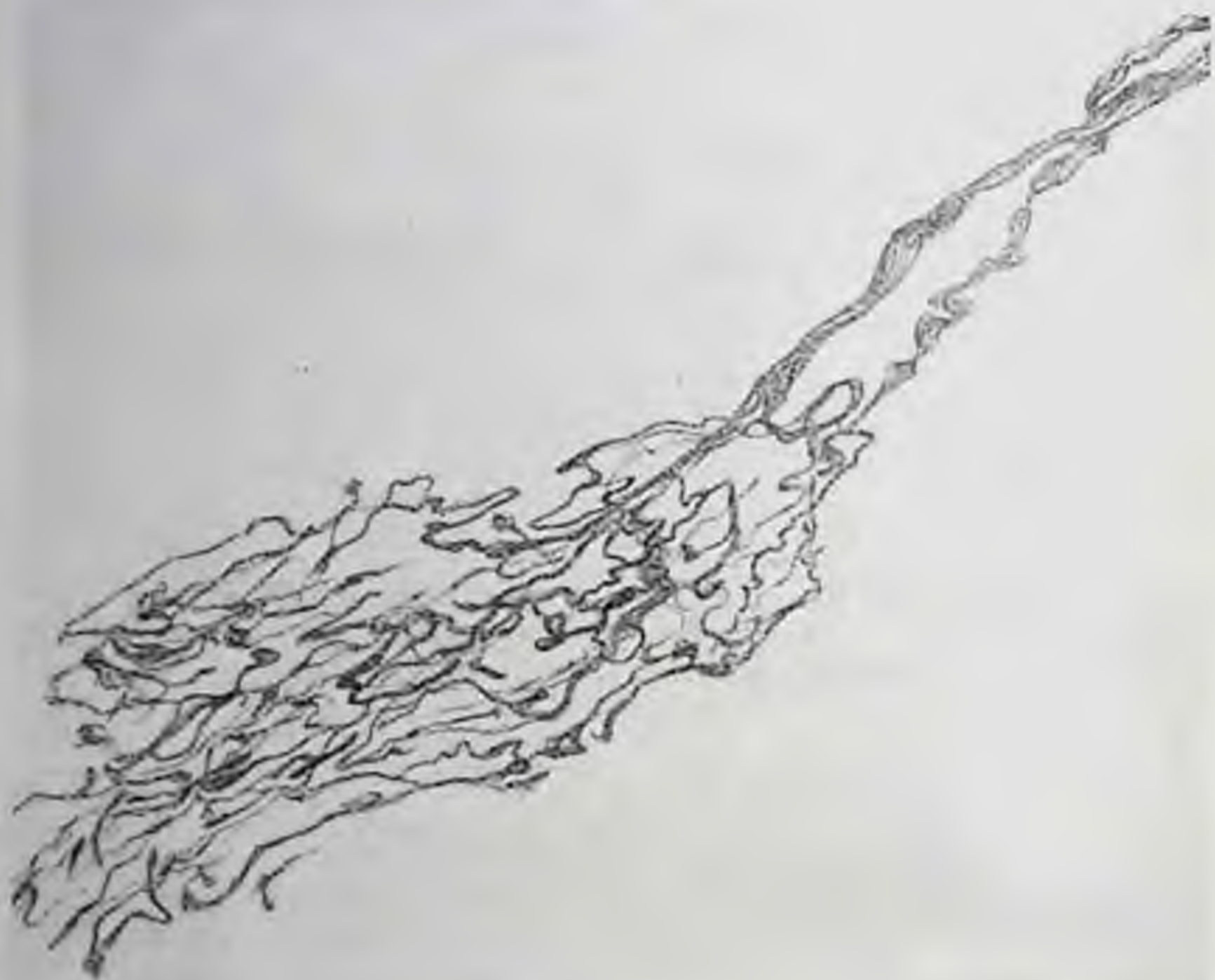


Рис. 45. Рецептор в виде компактного кустика в интиме одной из правых легочных вен, типичный для устьевых отделов легочных вен у кошек (по В. В. Куприянову). Обработка по Рэнсону. Ок. 10, об. 90.

рованных, интерстициальных рецепторов, разнообразных по форме, что, надо думать, обусловлено их функцией.

Аналогичные результаты получены В. В. Куприяновым и при исследовании иннервации легочных вен животных. Несколько позже была опубликована монография Т. А. Григорьевой, полностью подтвердившая его данные. К сожалению, отсутствие в этой работе специальных указаний не дает возможности читателю установить, от какого же вида животных получены те препараты, на которые делаются ссылки в изложении.

При описании рецепторов легочных вен у животных, в полном согласии с Т. А. Григорьевой, следует прежде всего подчеркнуть, что стенки этих сосудов на всем протяжении от предсердия до ворот

легких насыщены чувствительными нервными окончаниями, пронизывающими все ее слои от адвентиции до интимы. По ее данным, наиболее богата рецепторами внутренняя оболочка, таково же мнение и В. В. Куприянова.

Рецепторы стенки легочных вен кошки представляют сложные ветвления, их можно разделить на две группы. К одной из них относятся кустики очень компактные, с ограниченной площадью распространения своих терминалей, они образованы мякотными волокнами чаще крупного калибра. Другие же ветвления растя-

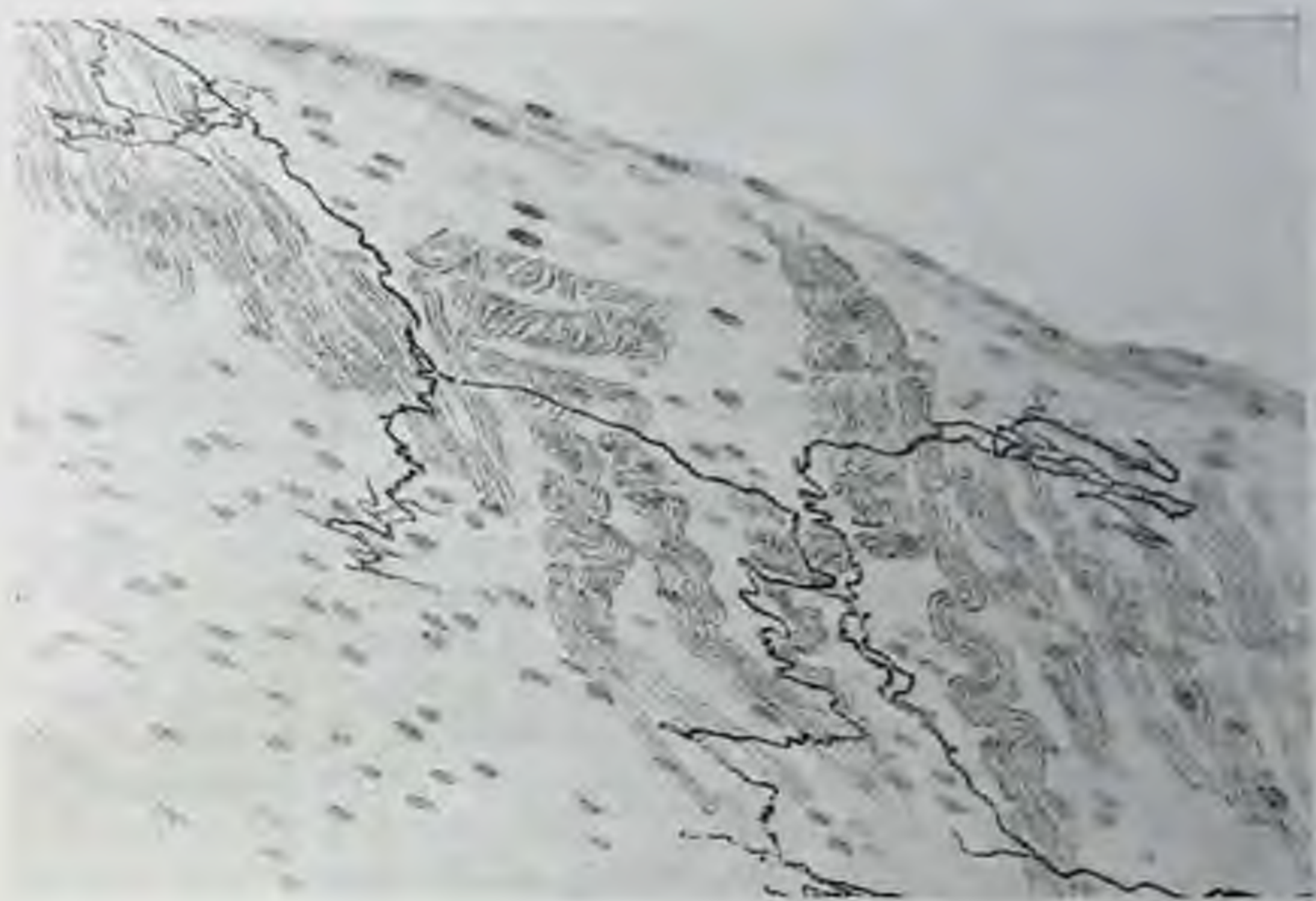


Рис. 46. Рецептор с диффузным ветвлением в интима одной из правых легочных вен кошки (по В. В. Куприянову). Обработка по Бильшовскому-Грос-Лаврентьеву. Ок. 7, об. 40.

нуты, или, как мы говорим, имеют диффузный вид, чаще распространяются в нескольких полях зрения, они образованы волокнами среднего и мелкого калибров. Кроме интерстициальных, расположенных в соединительной ткани, выделяют еще мышечные рецепторы, так же как и в стенке легочных вен у человека. Последние обнаружены в той части легочных вен, которая ближе к месту впадения в предсердие (у собаки и у кошки — рис. 45, 46).

Мякотные нервные волокна среднего калибра, ветвясь, окружают своими веточками или отдельные мышечные волокна, или пучочки их. По своему строению мышечные рецепторы полностью соответствуют окончаниям, описанным в свое время Х. Нонидецем, который их называл перимускулярными. Диффузные чувствительные нервные окончания в стенке легочных вен обычно располагаются в адвентиции, т. е. в слое стенки, соответствующем эпикарду и

миокарду. Т. А. Григорьева по этому поводу пишет, что рецепторы наружной оболочки легочных вен устроены «более просто в виде немногочисленных ветвлений мякотных волокон на тонкие и длинные безмякотные коллатерали. По существу они не отличаются от рецепторов легочной артерии». Это действительно так, их можно сравнить еще с чувствительными нервными окончаниями, которые встречаются в наружных слоях стенки каротидного синуса (А. А. Смирнов, 1945). Особенного внимания заслуживают рецепторы интимы.

По наблюдениям Т. А. Григорьевой, внутренняя оболочка легочных вен особенно богата чувствительными нервными окончаниями, которые образуют в ней сплошные «рецепторные поля». Интима легочных вен состоит из эндотелия и субэндотелиального слоя, содержащего соединительную ткань с беспорядочно расположенными в ней гладкими мышечными волокнами, туда же проникают еще и пучки миокардной мускулатуры. Действительно, среди всех этих тканевых элементов располагается очень много рецепторных аппаратов. Можно сказать, что интима ими насыщена. Многие окончания так переплетаются между собой, что различить каждое из них в отдельности не представляется возможным. Имеют ли при этом место истинные плазматические связи между терминалями отдельных кустиков, сказать трудно. В отношении молодых рецепторов (эмбриональных форм) вопрос о слиянии между ними не вызывает сомнений, особенно, когда речь идет об «анастомозах» между кустиками, образованными одним и тем же рецепторным волокном. Это, так сказать, связи внутри одного нейрона, т. е. между разветвлениями дендритов одной и той же нервной клетки. Возможны также соединения между рецепторами, образованными дендритами разных клеток, т. е. однозначных нейронов. Мы еще будем ниже подробно касаться этого вопроса, имеющего глубоко принципиальное значение.

Никому из авторов, наблюдавших рецепторы в стенке легочных вен, не удавалось видеть инкапсулированные тельца (Такино и Езаки, Х. Нонидец, Г. И. Забусов, Р. Паннье, Б. И. Репкин, Т. А. Григорьева, В. В. Куприянов). Мы, располагая, кроме материала В. В. Куприянова, большой коллекцией своих препаратов легочных вен кошки, также ни разу не обнаруживали концевых колб. В. В. Куприянов считает, что стенка легочных вен гораздо богаче барорецепторами по сравнению с легочной артерией и ее ветвями; последние снабжены хеморецепторами типа гломусов.

Локализация чувствительных нервных окончаний, особенности их строения в том или ином сосуде функционально обусловлены и, вероятно, находятся в зависимости от гемодинамики в данной области кровеносного русла, мы это подчеркивали не раз. Уровень кровяного давления в легочном артериальном русле втрое выше по сравнению с одноименными венами; надо думать, что это обстоятельство в какой-то мере определяет и структурные особенности рецепторных аппаратов этих сосудов. В стенке легочной артерии

и ее ветвей нервные сплетения располагаются преимущественно в ее поверхностных слоях и содержат в своем составе кроме нервных клеток еще скопления образований типа гломусов (по данным В. В. Куприянова), что делает эти сосуды сходными с синокаротидной рефлексогенной зоной. Рецепторный аппарат в составе легочной артерии устроен относительно примитивно, представляя преимущественно диффузные ветвления средних и тонких мягкотных волокон.

Совсем другие черты строения характерны для рецепторного аппарата легочных вен. Нервные сплетения пронизывают все слои стенки этих сосудов. Рецепторы весьма разнообразны, типичными являются компактные кустики с ограниченным ветвлением, весьма сложного строения. Они образованы мягкотными волокнами крупного калибра, встречаются во всех слоях, особенно в интимае. Нервные сплетения легочных вен находятся в неразрывной связи с нервами левого предсердия, составляя с ними единое целое. Гломусная ткань в стенке этих сосудов отсутствует. Насыщенность легочной артерии и ее ветвей баро- и хеморецепторами (гломусы), а стенки легочных вен баро- и мышечными рецепторами позволяют рассматривать эти сосуды как рефлексогенную область. В. В. Куприянов различает артериопульмональную и венопульмональную рефлексогенные зоны, имея для этого морфологические основания. Степень насыщения этих сосудов рецепторами неодинакова по протяжению их стенки. В области присердечных отделов количество рецепторных аппаратов наиболее велико. Т. А. Григорьева считает, что «полые вены и легочные вены имеют в своей чувствительной иннервации много общих черт». Мы с ней согласны.

Главным в изучении афферентной иннервации той или иной сосудистой области является не столько исследование деталей строения ее механизмов с определением калибров рецепторных волокон и форм, образованных ими чувствительных нервных окончаний, сколько установление связей рефлексогенных зон с центральной нервной системой и, таким образом, выяснение топографии афферентных путей рефлекса. Это, как известно, имеет важное практическое значение в случаях необходимости преграждения потока импульсов из той или иной области, представляя реальные возможности их блокады в практических, лечебных целях.

Поэтому экспериментально-гистологические исследования, попытки которых производились и ранее, направленные к выяснению рецепторов в стенке легочных вен и источников происхождения волокон, их образующих, заслуживают особенного внимания. Таких опытов ранее производилось очень мало, они обычно носили характер попутных исследований, выводы, которые при этом делались, чаще основывались на косвенных, а не на прямых доказательствах. Нельзя, например, считать, как это думал Х. Нонидец, все рецепторы в стенке легочных вен принадлежащими афферентным волокнам спинальной природы. Делать такое заключение только на том основании, что после иссечения звездчатых узлов не обна-

руживаются рецепторы в результате якобы их полного распада, не убедительно. Автор не показал перерождения ни волокон, ни рецепторов. Иначе мы должны относиться к данным Г. И. Забусова, показавшего начало перерождения чувствительных нервных окончаний в стенке легочных вен у собаки спустя 72 часа после перерезки блуждающего нерва. Выводы Т. А. Григорьевой о том, что рецепторы этих сосудов перерождаются после удаления узловатых ганглиев блуждающих нервов и межпозвоночных узлов, к сожалению, не подтверждены иллюстрациями соответствующих этим опытам препаратов. В. В. Куприяновым для решения этого вопроса



Рис. 47. Перерождение мягкотных волокон в стенке одной из левых легочных вен кошки через 4 суток после перерезки левого блуждающего нерва (по В. В. Куприянову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Увелич. в 1000 раз. Фото.

были поставлены серии экспериментов. Так, перерезка блуждающих нервов на шее (на 18 кошках), каждого или обоих вместе, приводит к перерождению мягкотных нервных волокон в стенке легочных вен. Перерождались как рецепторные волокна, образованные периферическими отростками чувствительных нейронов узловатых ганглиев блуждающего нерва, так и мягкотные преганглионарные эфферентные волокна, происходящие из дорсального ядра вагуса в продолговатом мозгу. Тонкие безмякотные волокна оставались при этом интактными, также сохранялись и тонкие или среднего калибра мягкотные волокна спинального происхождения, образующие кустики диффузного разветвления (рис. 47, 48).

В результате иссечения звездчатых узлов (на 8 кошках) перерождались мягкотные волокна среднего калибра и образованные ими чувствительные нервные окончания типа диффузных кустиков. Это спинальные рецепторные волокна, образованные периферическими отростками чувствительных нейронов межпозвоночных узлов, «направляющиеся» к сосудам малого круга кровообращения в составе гг. pulmonales звездчатых узлов. В результате этой серии операций

подвергались перерождению также и симпатические волокна, являющиеся отростками клеток этих ганглиев. Толстые мякотные волокна и образованные ими сложные кустики компактного строения в этих опытах оставались интактными (рис. 49).

У 30 кошек были удалены межпозвоночные узлы в шейном и грудном отделах на различных уровнях от  $C_{II}$  до  $D_{XI}$ . Эти опыты служили дополнением к предыдущей серии и имели целью уточнить сегменты происхождения волокон спинальной природы. Оказалось,

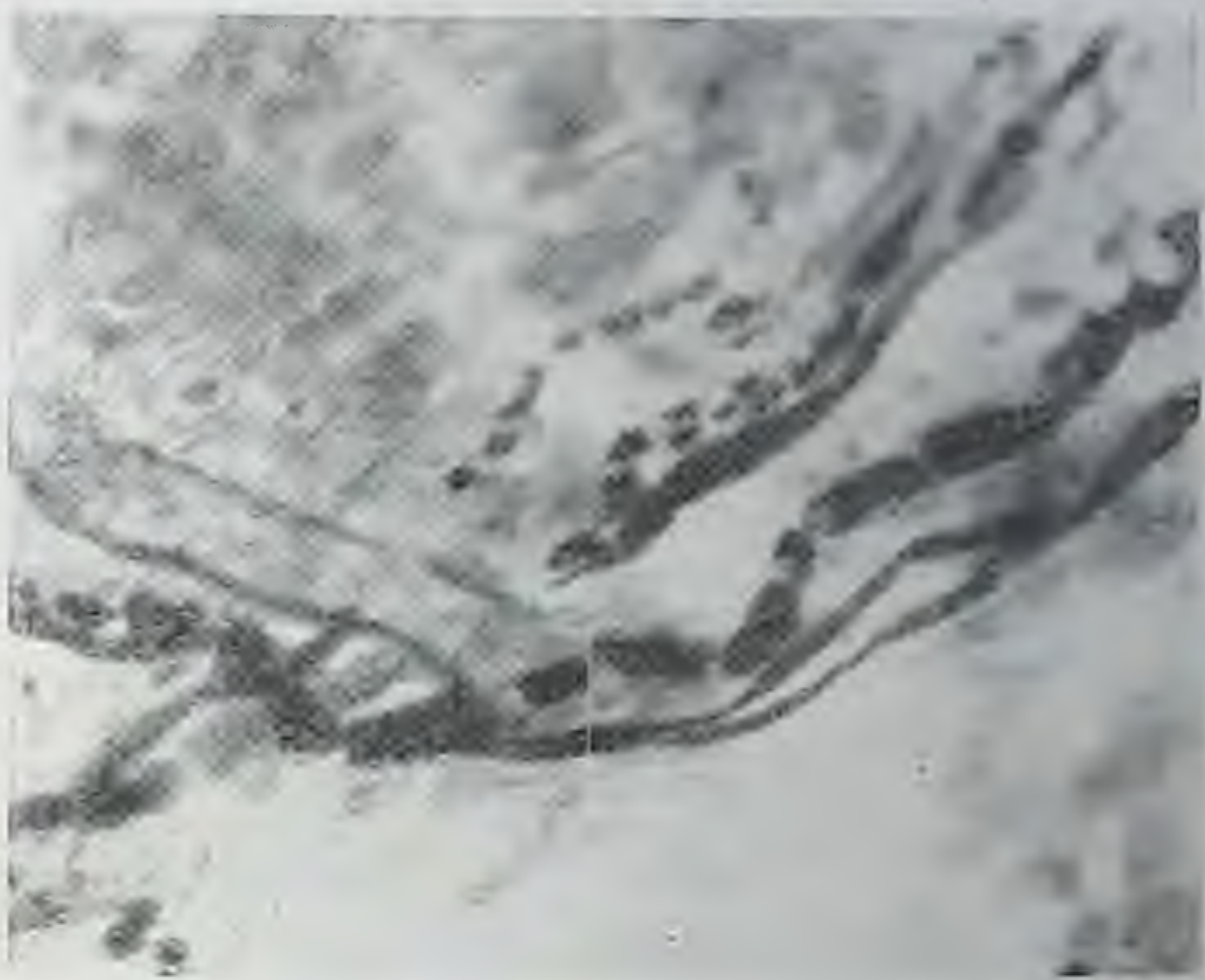


Рис. 48. Перерождение нервных волокон в стенке одной из правых легочных вен кошки через 5 суток после перерезки правого блуждающего нерва (по В. В. Куприянову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Увелич. в 1200 раз. Фото.

что наиболее убедительные картины перерождения чувствительных нервных окончаний, принадлежащих к группе интерстициальных рецепторов с диффузным ветвлением, наблюдались у животных с удалением межпозвоночных узлов на уровне от  $C_{VII}$  до  $D_V$ . Иссечение или просто перерезка диафрагмальных нервов (на 11 кошках) не привели к определенным результатам. По-видимому, участие этих нервов в афферентной иннервации стенки легочных вен непостоянно.

Таким образом, в результате всех этих серий опытов можно считать установленным, что у кошки рецепторы с диффузным ветвлением принадлежат афферентным волокнам спинального происхождения, они располагаются главным образом в адвентиции. Рецепторы же с ограниченным ветвлением, представляющие собой компактные кустики, принадлежат афферентным волокнам крупного

калибра, проходящим в составе блуждающих нервов. Таким образом была показана двойная афферентная иннервация легочных вен, т. е. бульбарная (с конечными ядрами в продолговатом мозгу) и спинальная (с конечными ядрами в спинном мозгу). Удалось выявить определенное преимущество афферентной иннервации легочных вен со стороны блуждающих нервов.

Изучение иннервации легочных вен дает теперь морфологические обоснования возникающим здесь рефлексам, утверждая понятие венопульмональной рефлексогенной зоны. Экспериментальные подходы в изучении дали возможность строго научно обосновывать рефлекторные отношения в этой области венозной системы (рис. 50).



Рис. 49. Пучок перерожденных нервных волокон в стенке одной из левых легочных вен кошки через 4 суток после удаления обоих звездчатых узлов (по В. В. Куприянову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Увелич. в 1200 раз. Фото.

Как видно, результаты опытов В. В. Куприянова полностью совпали с нашими экспериментами по изучению природы рецепторов стенки полых вен в их присердечных отделах.

Понятие о двойной, сегментарной иннервации кровеносных сосудов расширилось, оно теперь, как видно, распространяется и на крупные вены. Воротная вена, а также яремные и другие, как увидим ниже, получают только спинальную чувствительную иннервацию, т. е. из одного источника.

Итак, иннервация венозного русла малого круга кровообращения, отличающегося многими физиологическими особенностями от других областей кровеносной системы, после исследований В. В. Куприянова становится понятной. Мы не можем не принять во внимание своеобразные условия гемодинамики в этих сосудах. Хотя состав крови здесь артериальный, кровяное давление значительно отличается от давления в легочной артерии. Оказывается, кроме того, как замечено уже давно, что кровь, пройдя через паренхиму легких, теряет способность свертываться.



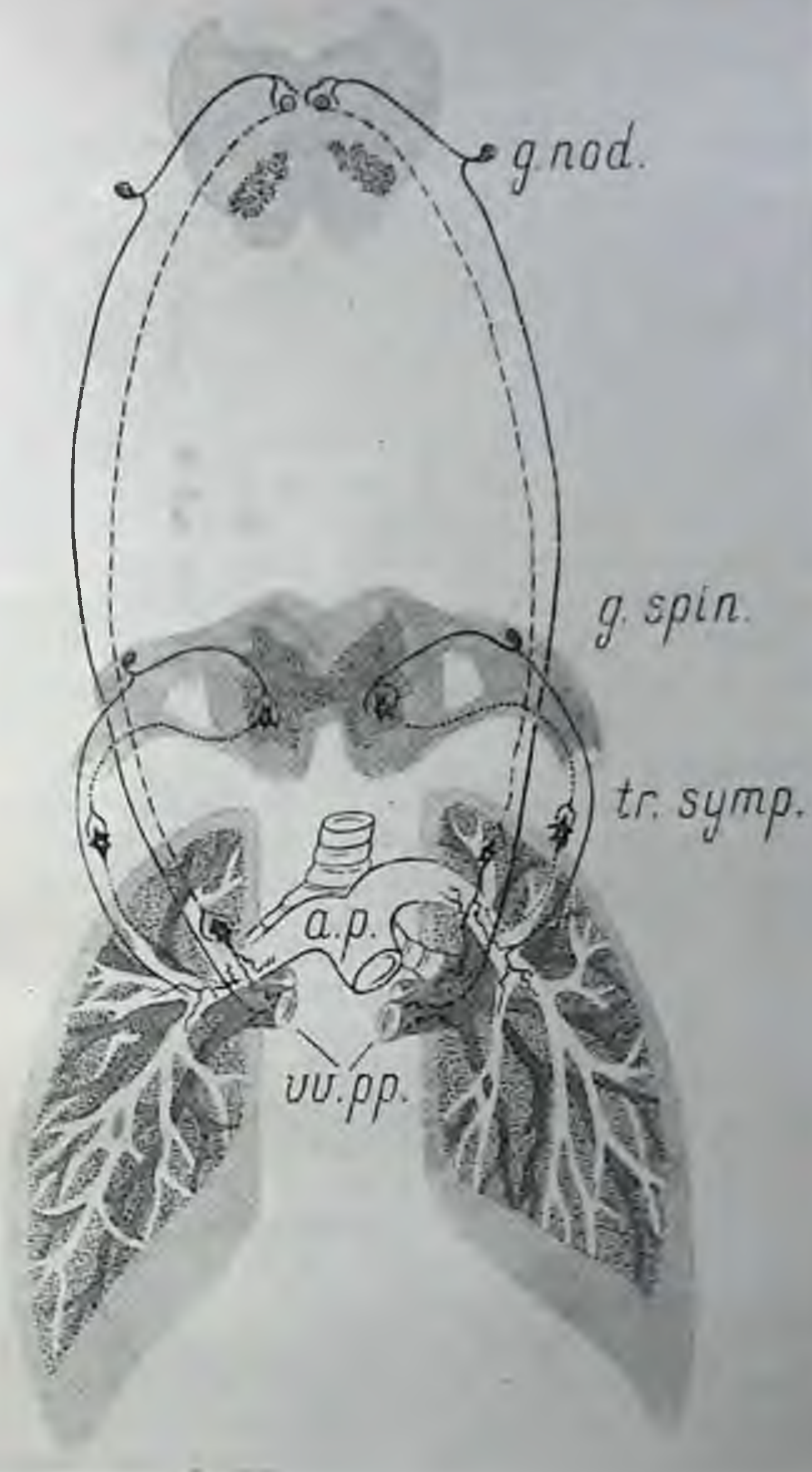


Рис. 50. Схема связей нервного аппарата сосудов малого круга кровообращения с центральной нервной системой (по В. В. Куприянову, с изменениями).

*g. nod.* — узловатый узел блуждающего нерва, *g. spin.* — спинальный ганглий с афферентными проводниками задних корешков грудных нервов; *tr. symp.* — ганглий пограничного симпатического ствола; *a. p.* — легочная артерия; *vv. pp.* — легочные вены.

Все эти обстоятельства помогают объяснить то разнообразие, которое наблюдается в строении рецепторных аппаратов легочных вен, что, вероятно, находится в связи со сложностью рецепции стенок этих сосудов и рефлексов, отсюда возникающих.

### Иннервация вен воротной системы у человека и кошки

Давно известно о важной роли воротной вены в кровообращении. Ее участие в рефлекторной регуляции гемодинамики показано многочисленными физиологическими исследованиями. Воротная вена и составляющие ее притоки, брыжеечные и селезеночная вены служат не только для оттока крови от органов желудочно-кишечного тракта и селезенки, но также имеют весьма важное значение для функции сердца и сосудов в целом. Это широкое русло, вмещающее в себе около 10% всей крови организма, с высоким уровнем кровяного давления, являясь своеобразным депо крови в брюшной полости, привлекает к себе в последнее время большое внимание.

Вены воротной системы, как теперь выяснено гистологическими исследованиями В. М. Годинова, представляют так называемую порталную рефлексогенную зону, богато насыщенную разнообразными рецепторными нервными аппаратами, сведения о которых ранее были весьма скудны.

По данным И. Р. Петрова (1947), расстройства нервной регуляции функций вен воротной системы, резкое падение в них давления крови создают условия для развития шокового состояния. Отсюда видно, насколько заманчивы задачи изучения иннервации этой сосудистой области; разрешение их может иметь практическое значение. Так, А. Яриш и В. Людвиг (A. Jarisch u. W. Ludwig, 1927) считали, что, имея ближайшее отношение к регуляции минутного объема сердца, русло воротной системы является как бы своеобразным приемником и донором крови для сердца. По данным Дж. Клеелэнд и И. Тэйт (L. Cleland a. I. Tait, 1927), сокращение селезеночной вены регулирует кровонаполнение селезенки.

Раздражение чревных нервов вызывает максимальную прессорную реакцию вен воротной системы, в результате чего вся масса депонируемой в ней крови устремляется в общий ток кровообращения, приводя к повышению общего кровяного давления. После перевязки или даже простого наложения зажима на ствол воротной вены наступает резкое падение кровяного давления, приводящее к смерти. Кошки и собаки с полной обтурацией воротной вены (опыты М. В. Шепелева в нашей лаборатории) обычно не выживают. Только предварительный стеноз этого сосуда ведет к развитию коллатералей. От особенностей последних зависит исход операции. Одни анастомозы, так называемые портакавальные, хотя и выравнивают кровяное давление в бассейне воротной вены, но, исключая печень из тока венозной крови, все же не спасают жизнь организма. Только порталные (по нашей терминологии) анастомозы или гепатопетальные, как их чаще называют, являются действительными путями

окольного кровотока через печень, восстанавливая истинное портальное кровообращение; жизнь животных при этом сохраняется.

Еще опытами И. Циона и К. Людвигга (1866) установлена коррелятивная рефлекторная связь вен воротной системы с другими рефлексогенными зонами в кровеносной системе. Впоследствии это было подтверждено в опытах Е. Коха и М. Нордмана (E. Koch u. M. Nordmann 1928), Кл. Гольвитцер-Мейер и Г. Шульте (Kl. Gollwitzer-Meier u. H. Schulte, 1931), а позже К. Гейманса, Ж. Букерта и П. Рейнье (C. Heymans, J. Bouckaert, P. Regniers, 1933). Особенно интересны исследования В. А. Иванова (1943), показавшие, что введение раствора Бейлиса в периферический отрезок брыжеечных вен у кошек вызывает рефлекторное повышение кровяного давления в сонной артерии. После перерезки чревных нервов получить подобный рефлекс не удастся. В. А. Вальдман (1947) так пишет о роли воротной вены: «портальная сосудистая система играет чрезвычайно важную регулирующую и активизирующую роль в гемодинамике, еще далеко не оцененную и не изученную».

И, пожалуй, можно считать, что в брюшной полости портальная сеть играет некоторое, весьма отдаленное, правда, подобие роли сердца в грудной полости. Она хотя и не является пульсирующим и перистальтирующим органом, но, по-видимому, мощностью своего миотонуса непрерывно и четко способствует подаче крови к сердцу через печеночный бассейн» (стр. 123).

Из всех этих замечаний совершенно ясно, что поставленную нами в свое время задачу (1944) изучения строения нервных механизмов вен воротной системы следует считать безусловно оправданной и физиологически обоснованной. Прав В. М. Годинов, говоря, что до начала его исследований в этом направлении «ни нормальная, ни патологическая физиология не располагали конкретными данными о морфологическом субстрате, в котором развертываются процессы этой регуляции».

И действительно, что было опубликовано о нервном аппарате воротной вены до работ В. М. Годинова? Работа японского автора Суяма (1940), примитивная по своему содержанию, дающая неправильные представления о нервных сплетениях в стенке воротной вены и старая диссертация Эйха (1914), описавшего несколько фатер-пачиниевых телец в окружности этого сосуда у новорожденных. Вот, по сути дела, и вся литература по данному вопросу.

Суяма исследовал вены воротной системы человека, млекопитающих (лошадь, бык, свинья, собака, кролик), птиц (голубь, курица) и амфибий (жаба, саламандра, лягушка). Препараты импрегнировались серебром по Кахалю в модификации Араки. Автору не удалось установить сравнительно-анатомические особенности иннервации интересующих его сосудов, им лишь отмечено, что нервные сплетения печеночных разветвлений воротной вены развиты значительно бледнее, чем сплетения ее основных стволов. Суяма различает нервные сплетения в каждом слое стенки вен, считая, что ин-

нервация воротной вены построена по типу артериальной (?). Описывая калибр мякотных нервных волокон в составе нервных сплетений стенки воротной вены, Суяма почему-то не нашел толстых волокон с калибром выше 4  $\mu$ , что в корне расходится с наблюдениями В. М. Годинова, материалом исследований которого служили вены воротной системы от 30 трупов взрослых людей и 25 кошек.

Источником иннервации ствола воротной вены, по В. М. Годинову, служат «сосудистые» нервы, вступающие в ее адвентицию из нервного сплетения печеночно-двенадцатиперстной связки; оно окружает расположенные внутри ее (помимо вены) печеночную артерию, желчный проток, лимфатические сосуды и узлы. Эти нервы являются производными солнечного сплетения. В толще указанной



Рис. 51. Окончания безмякотных веномоторных нервных волокон в мышечном слое стенки воротной вены кошки. Волокна несут большое количество пуговок и ретикуляров (по В. М. Годинову). Обработка по Кахалю. Ок. 10, об. 90.

выше связки проходят также и веточки хорд блуждающего нерва, главным образом передней.

Нервы сосудов, вступив в стенку вены, образуют в ней от адвентиции до интимы густое сплетение пучков мякотных и безмякотных нервных волокон. Мякотные волокна (в меньшем количестве) различного калибра — от 1,5 до 7,5  $\mu$ , безмякотные, расположенные в шванновском симпласте, представляют аксоны клеток вегетативных узлов. Последние являются постганглионарными, эфферентными. Отдавая от себя ответвления еще по ходу в пучках, а больше по выходе из них, и многократно делясь, эти вегетативные волокна образуют эффекторные окончания в гладкой мускулатуре стенки вен; они составляют элементы веномоторной иннервации (рис. 51). Значительная часть безмякотных волокон в стенке вены является продолжением мякотных волокон, потерявших мякоть при своем делении на конечные веточки, и, таким образом, принадлежит рецепторным аппаратам. Те мякотные нервные волокна, которые ограничивают пределы своего распространения адвентицией, принадлежат вегетативной нервной системе и, являясь преганглионар-

ными, образуют перицеллюлярные окончания на ганглиозных клетках, нередко встречающихся в стенке воротной вены.

Другие мягкотные волокна, крупного и среднего калибров, расположенные в пучках или чаще одиночно, относятся к афферентным рецепторным проводникам. Нередко, начиная делиться еще внутри пучков, эти проводники затем покидают их и, разветвляясь дихотомически, отдавая от себя боковые веточки, образуют многочисленные окончания, рецепторы. Число их бывает очень значи-



Рис. 52. *Nervi vasorum vena*. Нервные волокна, выйдя из пучка, на стенке сосуда образуют намотку, несущую петельки. Воротная вена человека (по В. М. Годинову). Обработка по Кахалю. Ок. 10, об. 90.

тельно. Обращает на себя внимание еще один важнейший компонент иннервационного механизма стенки воротной вены. В ней так же, как и в каждом сосуде, располагаются *nervi vasorum vena*. Очень часто мягкотные или безмякотные нервные волокна, выйдя из состава нервного сплетения, направляются к стенке этих сосудиков, располагаясь вокруг них в виде намоток окончаний (рис. 52).

Мякотные нервные волокна, проникающие глубже адвентиции, постепенно «покидая» пучки сплетений, дихотомически делятся, образуя разного вида рецепторные аппараты. К ним принадлежат как инкапсулированные, так и неинкапсулированные чувствительные нервные окончания. Среди последних мы различаем интерстициальные рецепторы, расположенные в соединительной ткани меди и в интимае, и мышечные рецепторы, оплетающие своими терминальными веточками пучки гладких мышц или отдельные волокна.

Иногда они стелются по мышечному пласту, между адвентицией и средней оболочкой сосуда.

Рассмотрим сначала инкапсулированные окончания мягкотных волокон. Мы уже отмечали, что находки телец типа фатер-пачиниевых в окружности воротной вены у человека описывались и ранее. Фатер-пачиниевы тельца здесь чаще располагаются вне ее стенки



Рис. 53. Группа фатер-пачиниевых телец из периадвентициальной клетчатки стенки нижней брыжеечной вены человека (по В. М. Годину). Обработка по Кахаль-Фаворскому. Ок. 10, об. 80.

(рис. 53), снаружи, в околососудистой клетчатке; только в 6 случаях на огромном материале В. М. Годинов обнаруживал их внутри наружной оболочки вен. Тельца, которые располагаются в толще стенки, отличаются особенностями — размеры их невелики, они малодифференцированы, напоминая собой аналогичные образования эмбрионального типа (рис. 54). Больше всего они находятся в области слияния верхней брыжеечной вены с воротной. Иногда их насчитывалось до нескольких десятков в пределах одного блока размером  $1,5 \times 1,5$  см.



Рис. 54. Фатер-пачиниево тельце в адвентиции стенки воротной вены человека. Внутренняя колба сильно развита и содержит разветвления мякотного и безмякотного волокна (по В. М. Годину). Обработка по Кахалю. Ок. 10, об. 90.

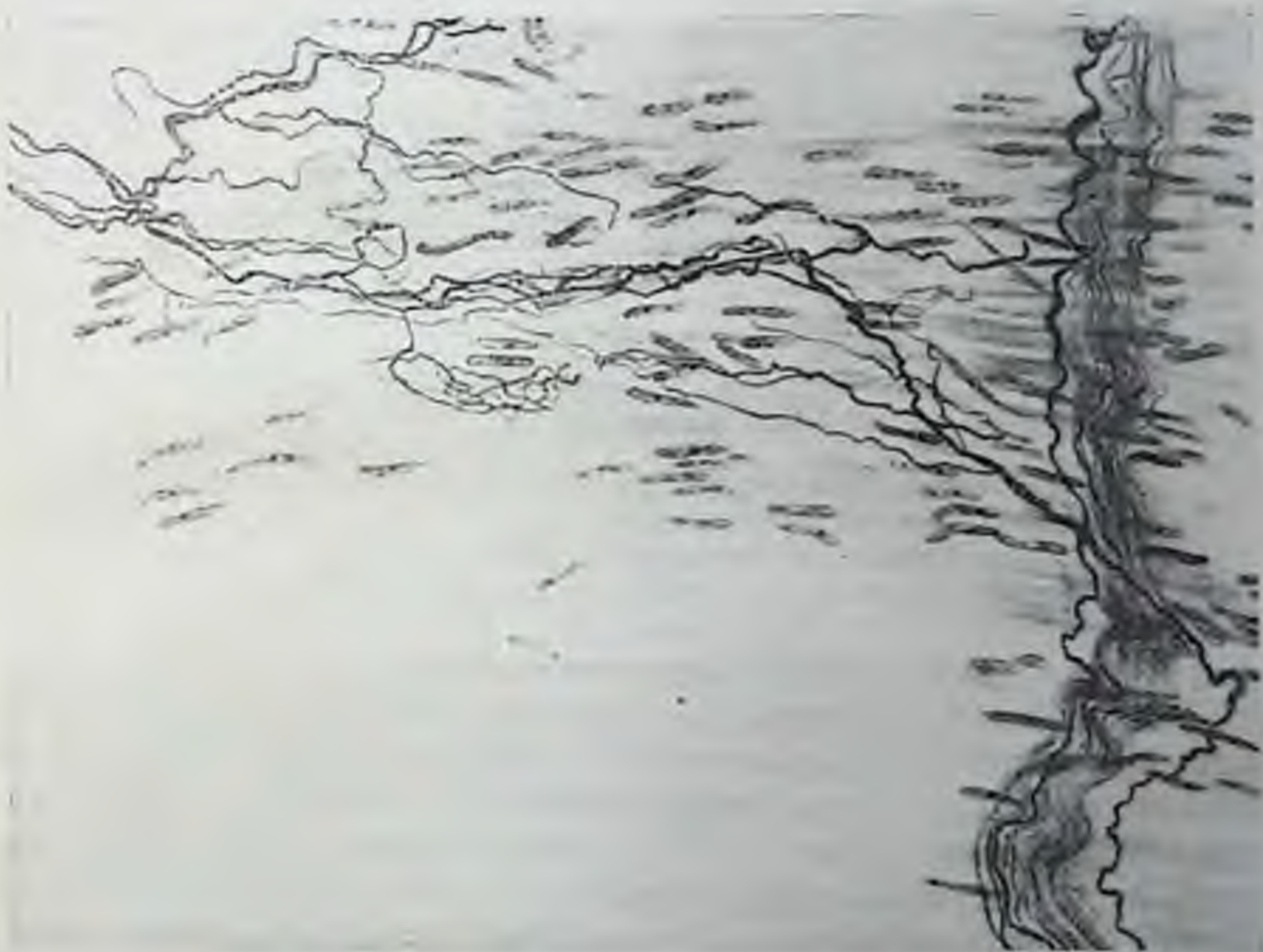


Рис. 55. Мякотное рецепторное волокно, выйдя из пучка, сразу же образует ветвление на поверхности мышечного пучка в стенке воротной вены человека (по В. М. Годину). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40.

Давно установлена тесная связь телец Фатер-Пачини с кровеносными сосудами. Еще М. Д. Давыдов (1903) на этом основании высказывал мнение о роли телец как регуляторов кровообращения. Моей сотрудницей В. В. Астаховой (1953) проводились специальные исследования, показавшие, что связи телец Фатер-Пачини с капиллярами окружающих тканей устанавливаются еще в зародышевом периоде. Особенно демонстративны тесные взаимоотно-



Рис. 56. Рецептор в стенке воротной вены человека, образующийся в результате последовательного дихотомического ветвления мякотного нервного волокна (по В. М. Годиннову). Обработка по Кахаль-Фаворскому. Ок. 10, об. 40.

шения телец и капилляров в паренхиме поджелудочной железы (см. выше.) Приведенные картины и другие подобные им данные заставляют с несомненностью считать эти концевые аппараты барорецепторами сосудистого русла. Надо полагать, что всякие изменения кровяного давления в сети сосудов, окружающей эти тельца, являются стимулом их возбуждения.

Кроме телец Фатер-Пачини, в стенке вен воротной системы человека обнаруживаются и другие концевые аппараты типа микроглобусов. Интерстициальные рецепторы представляют основную группу чувствительных нервных окончаний в стенке вен воротной системы. Они главным образом локализируются среди мышечных пучков средней оболочки стенки вены, распространяясь и глубже, до интимы. «Выход» афферентных волокон, образующих интерстициальные



рецепторы, из пучков нервного сплетения стенки вены хорошо виден на рис. 55. В стенке вен воротной системы человека рецепторы или имеют вид сравнительно компактных кустиков, образованных дихотомическим делением одного толстого мякотного волокна (рис. 56), или же окончание рецепторного волокна образует ветвление, нежные волокна которого распространяются на значительную площадь. Такие рецепторы мы называем диффузными (рис. 57). Между этими крайними формами имеется много переходных.



Рис. 57. Рецептор диффузного типа в стенке воротной вены человека. Интимная связь ядер периферической глии с ретикулярами (по В. М. Годину). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 90.

В стенке вен воротной системы все рецепторные аппараты принадлежат афферентным волокнам, образованным периферическими отростками чувствительных нейронов спинальных ганглиев. Непременным компонентом их являются вспомогательные клетки с крупными ядрами, в большом количестве окружающие их терминальные веточки. У кошки чувствительные нервные окончания в стенке вен воротной системы устроены очень просто, отличаясь крайним однообразием. Все они представляют картину диффузных ветвлений средних и тонких мякотных волокон (рис. 58). Различия в строении рецепторных аппаратов стенки воротной вены у человека и у кошки, надо думать, объясняются различными условиями гемодинамики.

Мы лично также располагаем многочисленными наблюдениями рецепторов стенки воротной вены у кошки, изучая в свое время реактивность нервных аппаратов портальной рефлексогенной зоны в различные периоды беременности и после родов (см. ниже). Большим материалом в этой области располагает и В. В. Астахова, исследовавшая состояние различных рецепторов в условиях экспериментальной лихорадки.

Наше общее мнение (В. М. Годинов, Б. А. Долго-Сабуров, В. В. Астахова) относительно ведущего типа чувствительных нервных окончаний в стенке вен воротной системы у кошек едино. Это



Рис. 58. Рецептор диффузного типа в стенке воротной вены кошки (по В. М. Годинову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40.

диффузные ветвления средних или тонких мягкотных волокон, очень растянутые, распространенные обычно по большой площади; вспомогательных клеток мало. По В. М. Годинову, рецепторы могут достигать интимы, располагаясь непосредственно под эндотелием; он называет их концевыми аппаратами интимы, выделяя их в особую группу рецепторов.

Литература об иннервации интимы почти отсутствует. Ранее считали, что пределы распространения рецепторных волокон в стенке кровеносных сосудов ограничиваются только наружной оболочкой. Полагали, что адвентиция является тем слоем сосудистой стенки, в котором разветвляются чувствительные волокна и локализуются ее чувствительные аппараты. Средняя оболочка, содержащая мускулатуру, является эффектором сосуда, она определяет сосудистую подвижность, т. е. сужение или расширение его просвета. Нервные волокна, проникающие в медию, рассматривали исключительно как эфферентные. С точки зрения этих представлений,

иннервация интимы казалась биологически неоправданной. И только с открытием А. Е. Смирновым и А. С. Догелем чувствительных нервных окончаний в стенке кровеносных сосудов, расположенных глубже адвентиции, в корне изменились убеждения о том, что интима лишена нервной ткани. В 1898 г. А. С. Догель сообщил, что студент Шеметкин, работавший в его лаборатории, нашел чувствительные нервные окончания под эндотелием в стенке аорты и легоч-



Рис. 59. Крупная концевая пластинка, лежащая в интимае стенки воротной вены человека непосредственно под эндотелием (по В. М. Годину). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 90.

ной артерии. Также были обнаружены чувствительные кустики в эндокарде, лежащие под эндотелием; А. Е. Смирнов в 1901 г. нашел субэндотелиальные нервные сплетения в стенке почечных артерий у кошек и собак. Позже рецепторы в интимае находил Х. Нонидец.

В результате наших исследований (Б. А. Долго-Сабуров, В. М. Годин, В. В. Куприянов, Г. Ф. Мальков, В. В. Астахова, И. Д. Лев и др.) теперь получен большой материал, уже бесспорно свидетельствующий о том, что не только наружная, средняя, но и внутренняя оболочки вен богаты снабжены нервными волокнами и их чувствительными окончаниями.

Мышечный слой стенки воротной вены развит очень сильно, он тесно связан с интимой. Нервные волокна из среднего слоя прони-

кают вглубь, образуя в интиме субэндотелиальное сплетение, образованное пучками волокон разного калибра, некоторые располагаются под эндотелием. Тонкие волокна, несущие на себе варикозности, образуют терминали в виде нежных пуговок. В интиме встречаются и более крупные волокна, образующие одиночные концевые пластинки среди клеток эндотелия (рис. 59).

Трудно сказать, каково функциональное значение рецепторов интимы, какие раздражения являются адекватными для этих чувствительных окончаний. Можно предполагать, что, находясь в глубоких слоях стенки под эндотелием, эти образования являются особого рода хеморецепторами, сигнализирующими об изменениях химического состава крови. Но в них нет гломусных клеток, отсутствует обычно сопутствующее таким специальным хеморецепторам капиллярное русло. В исследованиях В. В. Куприяновым хеморецепторов стенки легочной артерии и ее ветвей подробно выяснены эти отношения. В интиме вен воротной системы таких структур не встречается. Близость рецепторов интимы к эндотелию, возможно, обеспечивает контакт рецептивной субстанции с протекающей в сосудах кровью.

Необходимо еще сказать несколько слов о мышечных рецепторах. В стенке вен воротной системы, так же как в легочных и в полых, некоторые окончания мякотных волокон имеют специальные отношения к ее мускулатуре. Это мышечные рецепторы, встречающиеся и у человека, и у животных. Нервные волокна, ветвящиеся на поверхности мышечных пучков, посылают и внутрь их веточки, оплетающие отдельные мускульные волокна и располагающиеся, как правило, эпилеммально (рис. 60). Мышечные рецепторы можно встретить как в продольном, так и в циркулярном слоях мышц средней оболочки стенки воротной вены. Мышечные рецепторы сигнализируют в центральную нервную систему о состоянии миотонуса стенки вен.

Как и в других сосудах, здесь также можно встретить поливалентные рецепторы. Явление поливалентности чувствительных нервных окончаний, отмеченное еще в конце прошлого века Мориссоном, не представляет редкости. В области капиллярного русла такие рецепторы одними веточками образуют окончания на капиллярах, другими оканчиваются в окружающей ткани (сосудистотканевые рецепторы), сигнализируя об обмене веществ. По существу их следует считать хеморецепторами в широком смысле этого понятия. Некоторые физиологи сомневаются в биологическом значении подобных чувствительных нервных окончаний, полагая невозможным одному и тому же нейрону воспринимать импульсы различной природы (скажем, от капилляра и от гладкой мышечной клетки и т. п.). Не следует забывать, что дендриты (как, впрочем, и нейриты) чувствительного нейрона, образующие рецепторные волокна, содержат в своем составе множество нейрофибрилл, на которые они и распадаются при образовании различных окончаний. Поэтому нет ничего удивительного, если терминальная пе-

телька или колечко одной группы нейрофибрилл ляжет на капилляр, а другой — на какой-либо иной элемент окружающей ткани. Надо думать, что в теле нейрона происходит интеграция различных импульсов, поступающих к нему по различным фибриллам. Во всяком случае, морфологически это явление не внушает сомнений, важность его не раз подчеркивал Б. И. Лаврентьев; гистологи его наблюдают постоянно (см. тезисы докладов II Украинской конферен-



Рис. 60. Мышечный рецептор в стенке воротной вены человека. Рецепторное волокно, подойдя к мышечному пучку, в результате нескольких дихотомических делений ветвится на отдельные волоконца, часть которых погружается в толщу мышцы (по В. М. Годину). Обработка по Кахалю. Ок. 10, об. 40.

ции морфологов, посвященной памяти В. П. Воробьева, Харьков, 1956). Задача физиологии найти этому феномену объяснение.

В. М. Годин, видя не раз, как одно и то же мякотное волокно одной своей веточкой образует интерстициальный рецептор, другой — мышечный, высказывает предположение, что им найден морфологический субстрат для аксон-рефлекса в стенке воротной вены. Если признавать аксон-рефлекс как один из видов нервнорефлекторных отношений, то можно действительно согласиться с тем, что поливалентные рецепторы являются субстратом таких рефлексов (рис. 61).

Для выяснения источников происхождения рецепторного аппарата стенки вен воротной системы и связей его с центральной нервной системой В. М. Годиновым были поставлены серии различных хронических экспериментов с нарушением иннервации этой области. Производились перерезки чревных нервов и иссечение полулунных ганглиев, перерезка блуждающих и правого диафрагмального нервов. Объектом операций служили кошки, которые жили после вмешательства разные сроки — от 1 до 35 дней. В результате опытов



Рис. 61. Поливалентный рецептор в стенке воротной вены человека. Одна из ветвей оканчивается на мышечном пучке, другие — в соединительной ткани (по В. М. Годинову). Обработка по Нонидец. Ок. 10, об. 90.

с перерезкой чревных нервов и иссечением полулунных узлов (38 кошек) обнаружено, что уже спустя 48 часов после перерезки обоих чревных нервов наблюдалась, как всегда в таких случаях, повышенная аргирофилия мягкотных волокон, неровность их контуров, появление характерных для начальных стадий перерождения варикозностей и перехватов. Явления эти касались не только самих мягкотных волокон, но и образованных ими рецепторов, последние становились грубее, терминальные структуры гипертрофировались. На 3—5-е сутки после операции эти картины становились резко заметными. Варикозности вакуолизировались, наступала фрагментация волокон (рис. 62, 63). Рецепторы распадаются на глыбки. На 8—10-е сутки перерождающиеся мягкотные волокна удается наблюдать уже только в адвентиции, в глубоких слоях стенки они к этому сроку подвергаются полному распаду (рис. 64). Процесс дегенерации, как обычно, распространяется от периферии к центру. Безмякотные волокна вегетативной природы (эфферент-



Рис. 62. Пучок нервных волокон в стенке воротной вены кошки через 4 суток после перерезки правого чревного нерва, видны 2 перерожденных мякотных волокна (по В. М. Годину). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40.



Рис. 63. Распад рецепторного аппарата в стенке селезеночной вены кошки через 4 суток после перерезки левого чревного нерва (по В. М. Годину). Обработка по Рэнсону. Ок. 10, об. 90.

ные) остаются интактными; их можно наблюдать и в более поздние сроки.

После иссечения полулунных ганглиев солнечного сплетения распаду подвергаются все мягкотные нервные волокна в стенке вен и большая часть безмякотных. При этой операции подвергаются травме не только мягкотные, афферентные и эфферентные волокна, поступающие сюда из чревных нервов транзитно через узлы, но также и безмякотные, постганглионарные волокна, берущие начало в их клетках. Сохранившиеся безмякотные волокна принадлежат



Рис. 64. Перерождение нервных волокон в адвентициальном сплетении стенки воротной вены кошки. 8-е сутки после экстирпации полулунных узлов солнечного сплетения (по В. М. Годину). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 90.

симпатическим нейронам, расположенным в адвентициальном сплетении или по ходу нервных ветвей, идущих от полулунных узлов к венам (В. М. Годин, 1949). Опыты с перерезкой обеих хорд блуждающих нервов под диафрагмой, а также в отдельных случаях их стволов на шее и там же правого диафрагмального нерва (на 19 кошках) привели к отрицательным результатам во всех случаях. Перерождения нервных волокон, рецепторных аппаратов или перицеллюлярных сплетений на ганглиозных клетках в адвентиции вен не обнаруживалось.

Этими экспериментами было убедительно доказано, что воротная вена получает афферентные волокна от обоих чревных нервов, селезеночная вена больше от левого. Получив такие результаты, было необходимо точнее выяснить происхождение этих волокон.

Уже давно установлено, что чревные нервы содержат проводники двусторонней связи. С одной стороны, они соединяют внутрен-



ности брюшной полости (включая и их сосуды) с узлами пограничного симпатического ствола и нейронами промежуточной зоны спинного мозга посредством проходящих в них эфферентных, пре- и постганглионарных симпатических волокон, происходящих от узлов пограничного ствола. С другой стороны, в чревных нервах располагаются асимметричные волокна афферентной природы, происходящие из клеток спинальных ганглиев. Они связывают внутренности брюшной полости с центральной нервной системой в восходя-

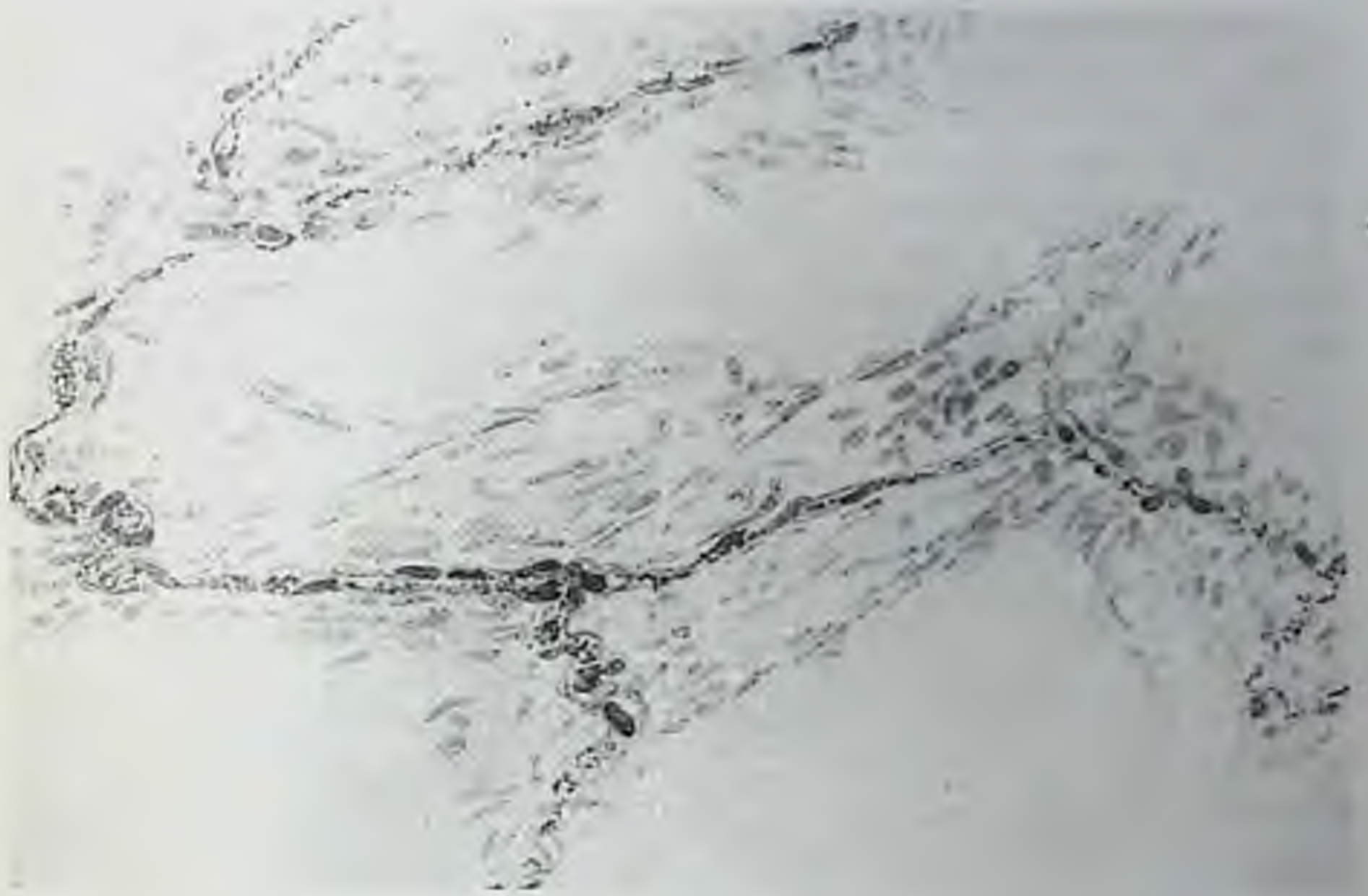


Рис. 65. Перерождение мягкотного рецепторного волокна и его ветвей в стенке передней брыжеечной вены кошки, спустя  $3\frac{1}{2}$  суток после перерезки VI и VII пар грудных спинальных нервов, к периферии от соответствующих им узлов (по В. М. Годину). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 90.

щем направлении; эти проводники нас интересуют сейчас прежде всего. Для того чтобы выяснить точно, какие узлы служат источниками их происхождения, требовалось или вылушение спинальных узлов, или перерезка задних корешков сразу к периферии от них. Для выяснения связей рецепторов как самой воротной вены, так и ее притоков с сегментами спинного мозга В. М. Годин по- ставил серию опытов на кошках с перерезкой спинальных нервов в грудных сегментах тотчас к периферии от узлов.<sup>1</sup> Этими опытами установлено, что область вен воротной системы получает рецепторную иннервацию от 5—11 пар грудных спинномозговых узлов (рис. 65).

<sup>1</sup> При этой операции, разумеется, нарушалась связь клеток спинальных ганглиев с их периферическими отростками.

После исследований В. М. Годинова, дополненных нашими личными наблюдениями, а также материалами В. В. Астаховой, изучавшей состояние рецепторного аппарата воротной вены в условиях экспериментальной лихорадки (что излагается в VII главе), данные физиологии и патологии о теснейших рефлексогенных связях этой области с нервной системой организма, получают теперь прочную морфологическую основу. Можно с уверенностью говорить, что порталную систему вен следует рассматривать как обширную рефлексогенную зону, импульсы с которой вызывают реакции генерализованного типа (рис. 66).

Все физиологические предпосылки, результаты экспериментальных исследований патологов и клинические наблюдения, свидетельствующие о важнейшей роли этого отдела венозной системы в организме, получили теперь прочные морфологические обоснования. И веномоторные, и веносенсорные функции сосудов воротной системы становятся понятными. Стенки вен насыщены нервной тканью. Здесь, как мы видели, встречаются нервные сплетения, пронизывающие ее от адвентиции до интимы. В адвентиции, в составе сплетений (бывает и глубже) обнаруживаются вегетативные нейроны, с расположенными на их поверхности перицеллюлярными сплетениями эфферентных волокон. Область слияния брыжеечных и селезеночной вен в ствол воротной вены, так же как и стенка ее самой до ворот печени, особенно богаты рецепторными аппаратами, разнообразными по своей форме и локализации.

Типичным для интерстициальных рецепторов этих вен у кошки является их растянутость, или, как мы говорим, диффузность разветвлений. Окончания рецепторных волокон очень просты, терминальные веточки заканчиваются тончайшими волокнами в виде нитей, очень часто не несущими на себе петелек или колечек. Они распространяются на большой площади, рассматривать их приходится в нескольких полях зрения микроскопа, — это рецепторы спинального типа. Стенки вен богаты мышечными рецепторами. Своеобразны одиночные окончания мягкотных волокон в интимае, под эндотелием. Несомненно, все это многообразие форм рецепторов обусловлено функционально и исторически.

Экспериментами показана не только связь рецепторов воротной вены с соответствующими задними корешками (и их узлами) спинного мозга, но и детально разработана топография афферентного пути рефлекса с этой зоны на всем его протяжении, от области периферических окончаний афферентных волокон в стенке вен, на пути их следования в составе компонентов солнечного сплетения до чревных и, наконец, спинальных нервов. Исследование проводящих нервных путей порталной рефлексогенной зоны дало возможность шире раскрыть функциональное значение чревных нервов, содержащих в своем составе, как оказалось, еще и проводники афферентной иннервации вен воротной системы.

Х. Нонидец (1941), исследуя чувствительные нервные окончания в стенке аорты, заметил, что тонкие мягкотные волокна образуют

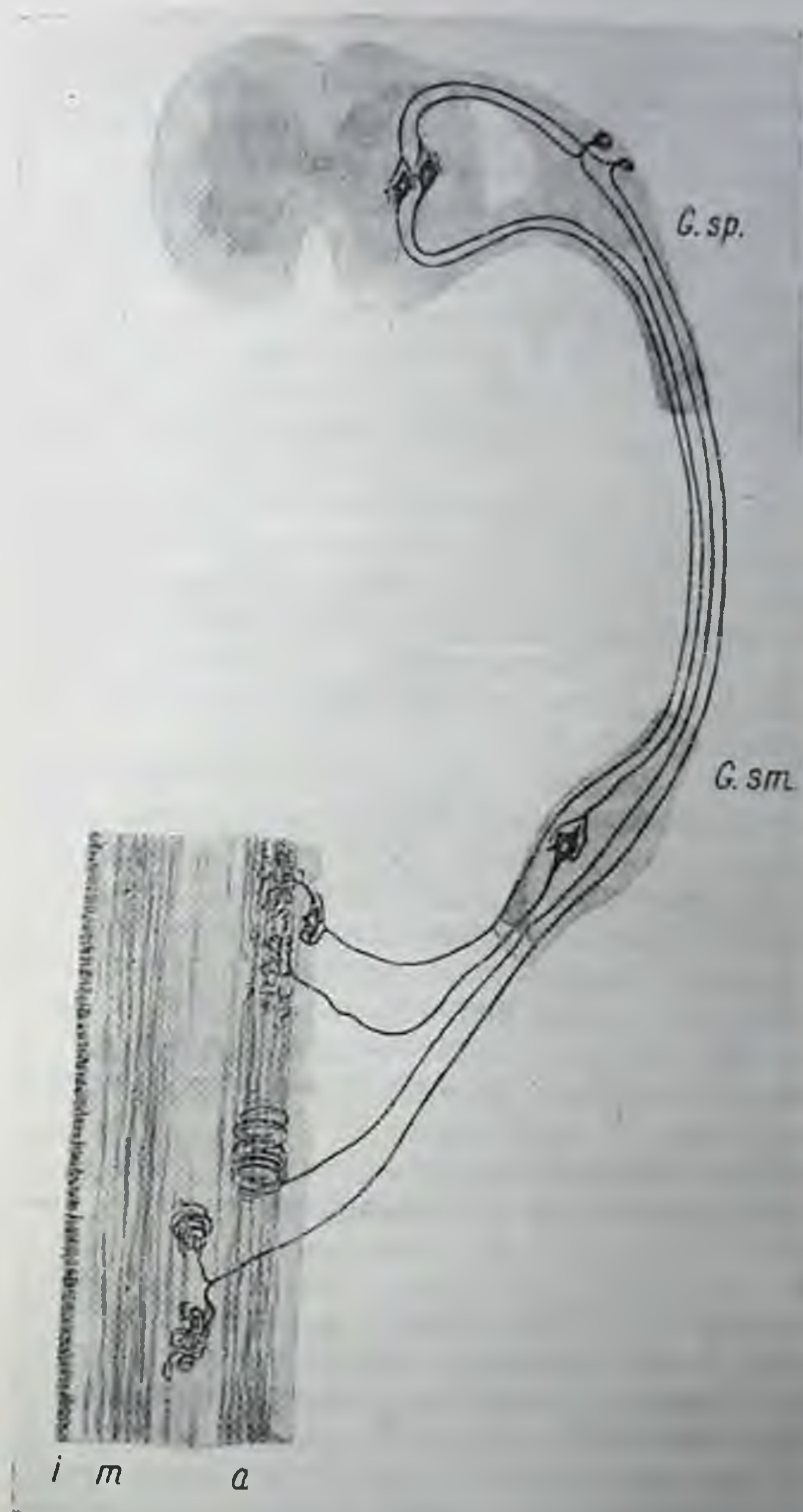


Рис. 66. Схема проводниковых связей периферических нервных аппаратов стенки воротной вены с центральной нервной системой (по В. М. Годину).

*G. sp.* — спинальный ганглий; *G. sm.* — полулунный ганглий;  
*i* — интима; *m* — продольный мышечный слой, *a* — адвентиция.

разветвления, бедные ретикулярными вздутнями, а толстые волокна, напротив, при своем ветвлении образуют кустики, богатые крупными концевыми пластинками. Первые из них — диффузные окончания — обнаруживаются, по его мнению, только в дуге аорты, безымянной и подключичной артериях. По мнению Х. Нонидец, они включаются в действие, когда высота давления достигает 200 мм Hg. Вторые же, густые, компактные кустики, с ограниченным распространением своих веточек, приспособлены к более низкому кровяному давлению, являются как бы более чувствительными, реагируя даже на ничтожные его колебания, они чаще встречаются в стенке тех крупных вен — полых, легочных, — где давление низкое. Располагаясь ближе к эндотелию, т. е. к просвету сосуда, эти рецепторы оказываются весьма чувствительными даже к минимальному давлению.

Мнение Х. Нонидец правдоподобно. Мы уже имели случай касаться этого вопроса при объяснении разнообразия форм рецепторов в некоторых венах у взрослых, особенно у кошки. В стенке воротной вены рецепторы, как мы видели, чаще располагаются в поверхностном слое меди, подобно аналогичным им окончаниям в стенке каротидного синуса (окончания I типа по Ф. де Кастро). И те, и другие формы сходны между собой.

Я. М. Басс и М. А. Черкасский (1939), исследуя кровяное давление в венах у собаки, нашли, что в воротной вене оно в 7—10 раз выше, например, чем в нижней полой вене. Это совпадает с различиями и в их рецепторных аппаратах. Интересно, что рецепторы стенки верхней брыжеечной вены, где, как известно, давление еще выше, чем в основном стволе воротной вены, отличаются еще более нежным строением. Образованные ветвлением тонких мякотных волокон, они напоминают чувствительные нервные окончания стенки дуги аорты, приспособленные к более высокому уровню кровяного давления.

### **Некоторые материалы по иннервации яремных, почечных и других вен**

В предисловии к настоящей работе указывалось на то, что при изучении иннервации вен еще не все стороны проблемы освещены в одинаковой степени, не все вены подвергались всестороннему исследованию. Более широко изучены, как мы видели, полые, воротная и легочные вены, которые вместе с почечными венами представляют главные рефлексогенные зоны в венозной системе. Поставлено много вопросов для дальнейшей разработки. Так, например, стояла задача изучения периферических механизмов нервной регуляции оттока крови от головы. Имелось в виду изучение иннервации яремных вен со всеми их корневыми притоками, включая вены лица, глазницы, венозные сплетения в области крыловидных мышц, вены полости рта и носа, вены головного мозга, синусов твердой мозговой оболочки, а также вены шейного отдела позвоночного

канала и затылочной области. Такая широкая постановка проблемы позволила бы исследователю, взявшемуся за ее разработку, получить богатейший материал, который мог бы внести поистине существенный вклад в наши знания о регуляции не только оттока крови от головы, но и мозгового кровообращения в целом. Это остается еще нерешенной задачей. Г. Ф. Мальков, который работал в этом направлении, начал с изучения афферентной иннервации яремных вен и получил интересные материалы.

До начала работы Г. Ф. Малькова в литературе как отечественной, так и зарубежной данные по микроскопической анатомии нервного аппарата яремных вен отсутствовали. Х. Нонидец (1937), например, считал яремные вены вовсе лишенными чувствительных нервов. Участие этих сосудов в оттоке крови от мозга огромно. В свое время и В. А. Бец, и П. Ф. Лесгафт в своих лекциях неоднократно привлекали к ним внимание исследователей. Как бы ни были интересны догадки физиологов в этом направлении или наблюдения клиницистов, научные знания предмета не могут продвинуться, если отсутствует ясное представление о морфологическом субстрате, обеспечивающем участие яремных вен в рефлекторных связях с центральной нервной системой, что как раз долгое время оставалось неустановленным. Мы не знали исследований, которые бы определенно свидетельствовали о наличии нервных механизмов в этой части венозной системы.

Физиологам до последнего времени не удавалось получить рефлексов с яремных вен при их раздражении. Ф. А. Василенко (1950—1956), изучавший рефлекс с различных вен, в том числе и яремных, можно сказать, был один из первых, положивших конец противоречиям, которые существовали во мнениях относительно возможности получить рефлекс с этих сосудов. Он показал, что в результате механического раздражения наружной яремной вены у кошек (растягивание пинцетом) рефлекторно повышается артериальное давление и изменяется дыхание. Повышение давления внутри наружных яремных вен, достигаемое растяжением посредством перфузии жидкости Тироде, вызывает падение или повышение артериального давления; эффект, однако, непостоянен.

М. И. Холоденко (1952), исследуя рефлекторную функцию яремных вен у собак в острых опытах, пришел к выводу, что раздражение их фарадическим током вызывает в большинстве случаев повышение артериального давления и учащение дыхания. Перевязка вен является причиной прессорного эффекта со стороны артериального русла. Так или иначе, рефлекторная связь яремных вен с центральной нервной системой теперь уже не вызывает сомнений. Надо было ожидать, что дальнейшее изучение иннервации этих сосудов в морфологическом отношении послужит основанием не только для объяснения результатов уже имеющихся физиологических опытов, но и поможет дальнейшему выяснению роли указанных вен в кровообращении.

Первая работа Г. Ф. Малькова относится к 1948 г., когда им были опубликованы начальные находки нервных сплетений и рецепторов в стенке яремных вен у человека. Уже позже, в 1949 г., В. Г. Татаринов сообщил о том, что, изучая иннервацию сосудов языка, он наблюдал в адвентиции его вен пучки нервных волокон, проникающих до интимы, где они и заканчивались в виде петелек, колечек и «небольших разветвлений». А. В. Вотрин (1950) в автореферате своей докторской диссертации, посвященной иннервации общей сонной артерии и внутренней яремной вены, отмечает, что в адвентиции последней и глубже обнаружены нервные сплетения и чувствительные нервные окончания в виде кустиков, которые автор относит к рецепторам I и II типов по Ф. де Кастро. В адвентиции вены А. В. Вотрин обнаружил и инкапсулированные тельца типа Фатер-Пачини, а также нервные клетки вегетативной природы. В 1951 г. А. В. Вотрин несколько подробнее коснулся этого вопроса. Не располагая экспериментальными данными, он, однако, довольно категорически говорил об источниках иннервации внутренней яремной вены, относя к ним такие нервы, как добавочный, петлю подъязычного нерва, диафрагмальный нерв и в качестве непостоянных называл ветви блуждающего и подъязычного нервов, шейного и плечевого сплетений.

Исследования Г. Ф. Малькова (1948—1953) касались не только яремных вен человека. При изучении иннервации этих сосудов также у кошки он имел в виду воспользоваться этим животным в экспериментальных целях, чтобы выяснить источники происхождения рецепторных аппаратов вен и, таким образом, установить истинные пути их рефлекторных связей. В результате изучения нервов яремных вен человека в стенке их обнаружено сплетение, образованное мягкотными и безмякотными нервными волокнами, которые располагались одиночно, а чаще в пучках, пронизывая все слои стенки сосуда в различных направлениях. Количество их в адвентиции преобладает. Как нами уже отмечалось в отношении других вен, и здесь число безмякотных волокон во много раз превышает мягкотные. К безмякотным, понятно, относятся не только эфферентные проводники вегетативной нервной системы, но также в значительной мере и афферентные волокна, потерявшие мякоть перед началом своего ветвления в области рецептора.

В адвентиции стенки яремных вен найдены Г. Ф. Мальковым как неинкапсулированные, так и инкапсулированные чувствительные нервные окончания; последние по своему строению близки к тельцам типа концевых колб Краузе. Они отличаются тонкой капсулой, ограничивающей довольно широкое внутреннее пространство колбы, куда входит мягкотное нервное волокно, делясь там на веточки с булавовидными утолщениями на концах (рис. 67). Свободные нервные окончания, неинкапсулированные или интерстициальные, по нашей терминологии, в виде очень нежных кустиков, диффузно ветвящихся, обнаружены во всех слоях стенки этих сосудов; в интима ветвления их достигают эндотелия.

У кошки, так же как у человека, стенки яремных вен богаты нервной тканью, представленной сплетениями мягкотных и безмякотных нервных волокон, происходящих из нервного сплетения, окружающего сосуды шеи (сонные артерии и яремные вены), и из нервов, расположенных вокруг вен, впадающих в яремные, т. е. лицевых — задней и передней, и анастомоза между наружными яремными ве-

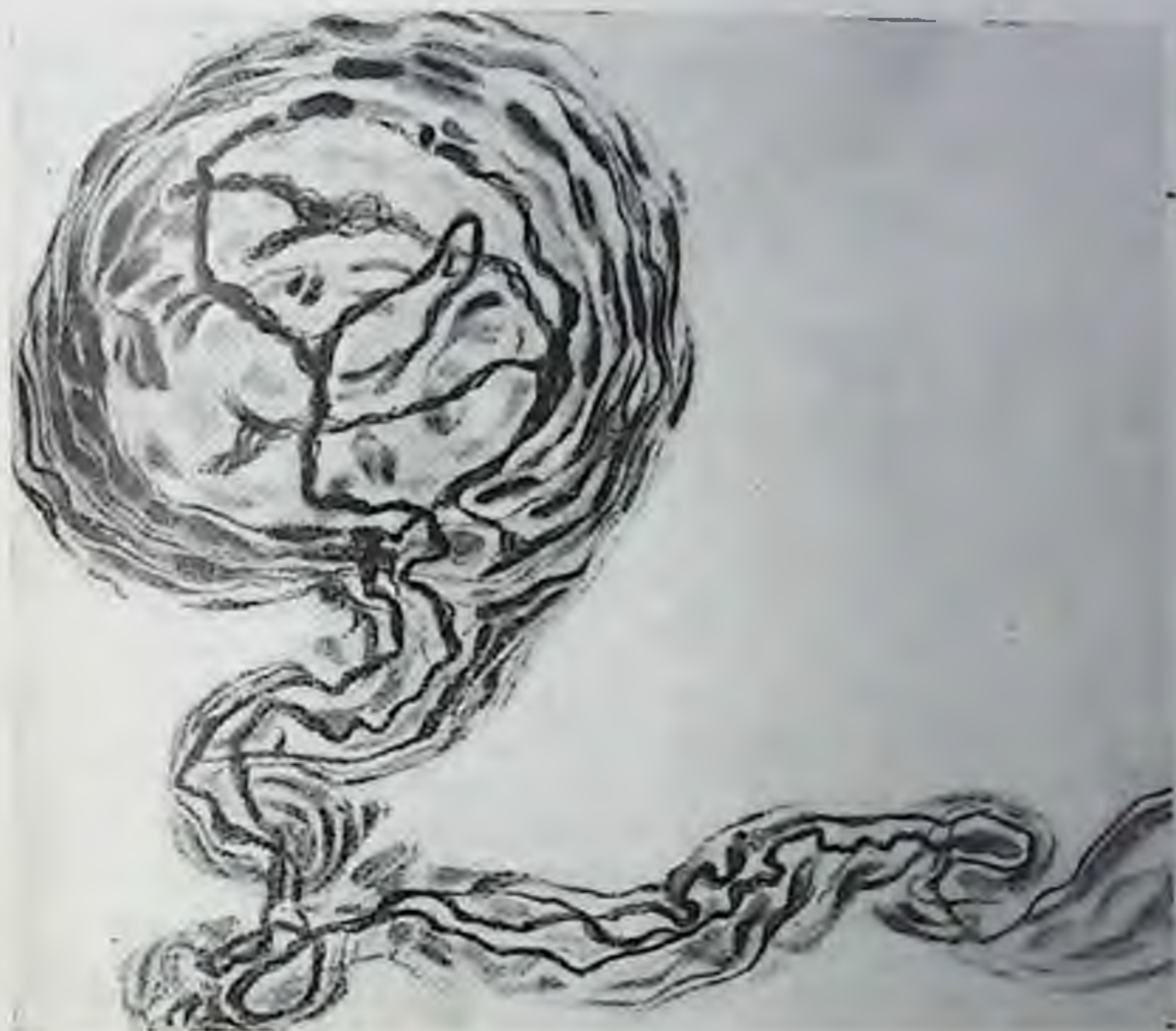


Рис. 67. Инкапсулированное тельце в адвентиции стенки внутренней яремной вены человека, во внутреннюю колбу которого входят два мягкотных нервных волокна (по Г. Ф. Малькову). Обработка по Кахалю. Ок. 10, об. 90.

нами; все эти венозные стволы также служили предметом исследований. Во всех слоях стенки вен кошки обнаружены чувствительные нервные окончания в виде диффузных ветвлений тонких мягкотных волокон. В средней оболочке наружной яремной вены эти кустики напоминают собой «ползающие или стелющиеся» рецепторы, описанные Е. К. Плечковой. По-видимому, эти окончания, располагаясь в гладкой мускулатуре, воспринимают колебания мышечного тонуса стенки, являясь, таким образом, «мышечными рецепторами». Нервные сплетения адвентиции на границе с медией содержат в своем составе тонкие мягкотные волокна, которые, «выйдя» из пучков, образуют инкапсулированные окончания типа шарообразных телец, напоминающих колбы Краузе.

Было интересно проследить становление всех этих рецепторов в процессе развития. Для этой цели автору служили главным образом плоды человека от 4½ до 9 месяцев утробной жизни. Уже в первой половине этого периода во всех слоях стенки внутренних яремных вен за исключением интимы можно обнаружить диффузные ветвления волокон. Во внутреннюю оболочку сосудов они проникают несколько позже. Эмбриональные черты строения неинкапсулиро-



Рис. 68. Рецепторное окончание в субэндотелии правой задней наружной яремной вены человека. Плод 30 см длины (по Г. Ф. Малькову).  
Обработка по Рэнсону. Ок. 10, об. 90.

ванных чувствительных нервных окончаний в стенке яремных вен сходны с картиной эмбриональных рецепторов полых, легочных и воротной вен (см. ниже). Эти окончания имеют форму нежных кустиков, бедно ветвящихся. От тонких мякотных волокон под прямым углом отходят короткие веточки, образующие терминалы в виде «пуговок», напоминающих колбочки роста (рис. 68). Инкапсулированные окончания в виде шарообразных колб развиваются позже. Вначале они имеют форму примитивных телец, состоящих из небольшой группы клеточных элементов, сходных по строению с клетками перинеуральных влагалищ и окружающей их соединительной ткани. Внутри такого тельца вступает нервное волокно, делящееся на две веточки, которые заканчиваются расширением (рис. 69).

Опыты Г. Ф. Малькова, имеющие целью выяснить источники происхождения афферентной иннервации яремных вен и точно уста-



новить афферентные пути рефлекса, т. е. связи этой рефлексогенной области с центральной нервной системой, были разнообразны. Для этой цели у кошек производилось: иссечение спинальных ганглиев от  $C_{II}$  до  $C_{IV}$ , перерезка передних ветвей  $C_{II}$ — $C_{IV}$ , удаление узлового ганглия блуждающего нерва и верхнего шейного узла, в 2 случаях — перерезка кожного нерва шен. Животные убивались через различные сроки — от 12—48—72 часов до 7—14—25 суток после операции.

В результате этих опытов в стенке яремных вен и некоторых их притоков и анастомозов наступало перерождение части мягкотных



Рис. 69. Концевая колба Краузе в адвентиции стенки внутренней яремной вены новорожденной девочки (по Г. Ф. Малькову). Обработка по Рэнсону. Ок. 10, об. 90.

*a* — периневральное влагалище; *б* — наружная капсула концевой колбы; *в* — внутренняя колба.

волокон; некоторые рецепторные аппараты в этих условиях благодаря повышению аргирофилии лучше выявляются. Так, например, гипертрофию волокон, характеризующую их реактивное состояние, можно было наблюдать в адвентиции стенки наружной яремной вены у кошки уже спустя 12 часов после перерезки передних ветвей  $C_{III}$ — $C_{IV}$  (рис. 70). Наличие интактных мягкотных волокон, которые всегда встречались в стенке яремных вен после любой из указанных выше операций, говорит о том, что либо существуют еще иные источники их иннервации, либо часть волокон отличается резистентностью (рис. 71, 72). Не входя в детали описания всех подробностей картин перерождения, наступавшего после каждой из операций, мы теперь можем сказать, посредством каких проводников область яремных вен связана со спинным мозгом.

Афферентными путями рефлекса с яремных вен, установленного ранее физиологически, надо теперь считать рецепторные волокна, входящие в состав нервных сплетений стенки этих сосудов. Являясь периферическими отростками чувствительных нейронов спинальных

ганглиев, они направляются к яремным венам посредством спинальных нервов, или следуя транзитно через пограничный симпатический ствол, или же через ветви шейного сплетения, в частности п. cutaneus colli, перерезка которого дает прямой ответ на эти вопросы. Мы уже подчеркивали, что яремные вены, особенно внутренняя, обеспечивающие отток крови от головного мозга, давно привлекали к себе внимание. Понятно, насколько интересным и теоретически, и практически являлся вопрос о регуляции венозного оттока крови от мозга, что отнюдь не менее актуально, чем общая



Рис. 70. «Стелющиеся» рецепторы в косом слое средней оболочки стенки левой передней лицевой вены в области угла рта кошки, 26 часов спустя после перерезки передних ветвей СII — СIII слева (по Г. Ф. Малькову). Обработка по Бильшовскому-Грос-Лаврентьеву. Увелич. в 400 раз.

проблема регуляции притока крови к мозгу и мозгового кровообращения в целом.

Как видно, исследования Г. Ф. Малькова показали наличие во всех слоях стенок наружной и внутренней яремных вен у человека и кошки нервных сплетений, состоящих из безмякотных и мякотных нервных волокон различного калибра. Последние, являясь преимущественно центростремительными проводниками, образуют различного типа нервные окончания; одни из них — инкапсулированные, напоминающие собой шаровидные колбы Краузе, другие — неинкапсулированные, так называемые интерстициальные окончания, имеют вид растянутых кустиков. Последние чаще представляют довольно диффузные концевые разветвления мякотных волокон, распространяющиеся в толще стенки вены на значительной площади, иногда в нескольких полях зрения. Постоянство и закономерность локализации указанных нервных аппаратов, которые являются периферическими окончаниями афферентных проводников, дают основание считать русло яремных вен широким рецепторным полем.

Эксперименты Г. Ф. Малькова с перерезкой у кошек передних ветвей шейных нервов от  $C_{II}$  до  $C_{IV}$  убедительно показали типичные картины дегенерации некоторых рецепторных аппаратов.

Теперь уже не только установлено наличие рецепторов в стенке яремных вен, но и экспериментально доказаны афферентные пути, по крайней мере для части окончаний, связывающих их с определен-



Рис. 71. «Сложный концевой кустик» в адвентиции наружной яремной вены кошки, спустя 12 часов после перерезки передних ветвей  $C_{III}$ — $C_{IV}$ . Явления резкой аргирофилии и гипертрофии части волокон (по Г. Ф. Малькову).

Обработка по Бильшовскому-Грос-Лаврентьеву. Ок. 10, об. 45.

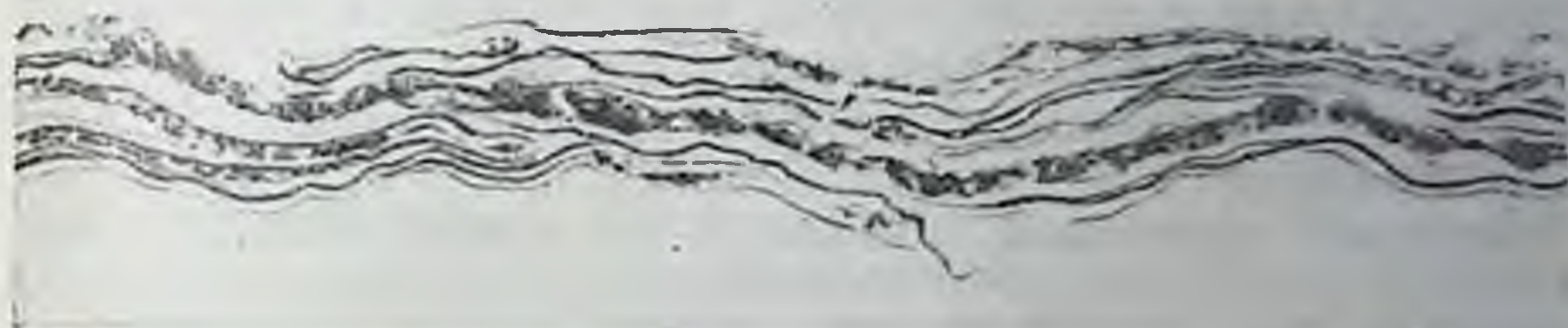


Рис. 72. Пучок перерожденных мякотных и нормальных безмякотных нервных волокон в адвентиции наружной яремной вены кошки, 69 часов спустя после перерезки передних ветвей  $C_{II}$ — $C_{IV}$  (по Г. Ф. Малькову). Обработка по Бильшовскому-Грос-Лаврентьеву. Ок. 10, об. 90.

ными отделами спинного мозга. Сложность оперативных доступов к вагусу и симпатикусу на шее без травмы их ветвей к яремным венам затрудняет пока точное выяснение и других возможных источников их афферентной иннервации. Недавно А. И. Иванов (1956) опубликовал свои данные по иннервации передней, задней и общей лицевых вен у человека, что является дальнейшим развитием наблюдений Г. Ф. Малькова.

Наше внимание привлекали также и вопросы нервной регуляции кровоснабжения почек. Роль сосудов, приносящих кровь к почкам (aa. renales) и обеспечивающих ее отток в систему нижней полой вены (vv. renales), особенно значительна, потому что они выполняют не только функции питания паренхимы этих органов и отчасти

надпочечников, но и, что главное, принимают участие в азотистом обмене всего организма. Известно, что зажатие почечных артерий равносильно перевязке мочеточников, так как оно ведет к задержке в крови мочевых продуктов с последующей интоксикацией (уремия).

Значение кровеносных сосудов почек можно сравнить с ролью легочных сосудов (*a. et vv. pulmonales*), обеспечивающих исключительно газообмен в теле животного. Как известно, питание стенок бронхиального дерева осуществляется сосудами большого круга кровообращения (*aa. et vv. bronchiales*). С этой точки зрения знание механизмов нервной регуляции функций почечных сосудов, конечно, не менее существенно, чем легочных. Функции почек сложны и многообразны. Установлено, например, что одним из продуктов своей секреторной деятельности, ренином, почки влияют (через интероцепторы кровеносного русла) на уровень кровяного давления, что учитывается при построении современных теорий гипертонической болезни (В. Н. Черниговский, 1953; А. Л. Мясников, 1954).

Почки, как все ткани и органы, имеют двустороннюю связь с центральной нервной системой, находясь под влиянием ее эфферентных импульсов и посылая от себя сигналы в центростремительном направлении. В последнее время разработке проблемы интероцептивной роли почек уделяется большое внимание (К. М. Быков, В. Н. Черниговский и их сотрудники). Надо иметь в виду, что все афферентные влияния, все сигналы, которые улавливаются центральной нервной системой от различных органов при введении (перфузии) в их кровеносное русло различных химических раздражителей, исходят от его рецепторов, т. е. в результате раздражения, если можно так сказать, периферических концов сосудистого анализатора.

Теперь имеется достаточно убедительных физиологических доказательств, с несомненностью показывающих интероцептивную функцию почек. Давно уже Н. П. Симановский (1881) экспериментально показал, что раздражение почечной лоханки приводит к повышению общего кровяного давления. Дж. Пагано (*G. Pagano*, 1900) пришел к аналогичным результатам в опытах с введением в почечную артерию цианистых солей. К выяснению афферентной функции почек были направлены в последнее время и опыты С. С. Меркуловой (1948) и И. П. Никитиной (1948), еще более укрепивших прежние мнения о наличии нервнорефлекторных связей этих органов. Функция почечной паренхимы тесно связана с условиями ее кровоснабжения и иннервацией. Нервные механизмы почки и ее сосудов, источники их происхождения, а также, очевидно, и пути подхода к почкам эфферентных и афферентных нервных волокон топографически едины. Вот почему трудно в эксперименте отделить одни нервы от других, как невозможно изолировать ткань почечных канальцев от ее сосудистого русла.

Почечное нервное сплетение очень сложно устроено и образовано из многих источников, посылающих нервы к почкам. К наиболее известным исследованиям в этой области относятся работы К. С. Фи-

лоновой (1948) и Г. Митчелла (G. Mitchell, 1949), а также К. Христенсена, Э. Люнса и А. Кунца (K. Christensen, E. Lewis a. A. Kuntz, 1951). Считают, что *plexus hepatis* во всей совокупности составляющих его нервных компонентов (имею в виду переднее и заднее сплетения авторов) получает нервы из *pl. solaris*, *pl. mesentericus sup.*, *pl. suprarenalis*, *pl. aorticoabdominalis*, от волокон блуждающего и чревных нервов, из узлов пограничного симпатического ствола в поясничной его части и из *g. aorticorenale*. Огромное количество нервных стволиков и рассеянных между ними нервных узелков различных размеров, окружающих почечные сосуды и посылающих их стенкам ветви, не дает возможности строго выделить среди всех этих нервных образований и собственно сосудистых нервов нервы почечной паренхимы. И те, и другие, вступая в ворота почек, продолжают далее внутрь органа. Даже детальное препарирование почечного нервного сплетения по всем правилам современной техники, с применением новейших приемов и методов макро-микроскопии по В. П. Воробьеву, не позволяет решать, что в нем относится к проводникам, иннервирующим ткань почки, и что принадлежит к элементам иннервации ее сосудов. Наши интересы были обращены прежде всего к микроскопической анатомии интрамуральных нервных аппаратов почечных вен по мотивам, которые мы уже излагали выше.

Если не считать нашей находки рецептора в стенке почечной вены у взрослого человека (Б. А. Долго-Сабуров, 1946; рис. 73) и почти одновременного с этим опубликования Ч. Мюльдером (Ch. Muyldeг, 1948) своих данных о чувствительных нервных окончаниях в стенке почечных вен у человеческого плода (20 см), то можно смело сказать, что исследования И. Д. Лев кладут действительное начало систематическому углубленному изучению иннервации кровеносных сосудов почек.

В упоминавшейся уже выше монографии Т. А. Григорьевой иннервации почечных сосудов уделено всего несколько строчек. Приведенные ею две микрофотографии изображают рецепторы стенки почечных артерий.

И. Д. Лев, исследуя афферентную иннервацию почечных вен и подробно изучая весь состав нервного аппарата внутри их стенки, естественно, обращал также внимание и на элементы веноmotorной иннервации. Им получены в этом направлении очень интересные данные по ряду принципиальных вопросов. Ведущиеся ныне экспериментально-морфологические исследования покажут истинную природу каждого из компонентов почечного сплетения. В настоящем изложении мы даем описание лишь тех интрамуральных нервных образований, принадлежность которых стенке венозного русла представляется бесспорной.

По своему строению стенка почечных вен у человека (препараты от 18 трупов людей различного пола и возраста) сходна с нижней поллой веной. Обращает на себя внимание сильное развитие в ее адвентиции сети *vasa vasa* с сопутствующими им сплетениями нервных во-

локонец *pervi vasorum venarum*. Обязательными элементами, входящими в состав нервных сплетений стенки почечных вен, являются нервные клетки, одиночные или в узелках; они располагаются в толще ее адвентиции или снаружи. Чаще это мультиполярные нейроны вегетативной нервной системы, окруженные перицеллюлярными сплетениями концевых разветвлений преганглионарных волокон, вступающих сюда, надо думать, или из промежуточной



Рис. 73. Ветвление толстого мякотного волокна между мышечными пучками в стенке почечной вены человека, вблизи впадения ее в нижнюю полую вену (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Кахаль-Фаворскому. Ок. 10, об. 90.

зоны серого вещества спинного мозга посредством чревных нервов, или из вегетативных ядер блуждающих нервов.

Как оказалось, нервные клетки в наружном слое стенки почечных вен обнаруживаются и у кошек (рис. 74, 75). На одном из препаратов обратило на себя внимание образование дендритами одной из клеток сплетения вокруг другой нервной клетки, подобного тому, что Кахаль в свое время называл «перицеллюлярными гнездами». Трудно сказать, каково значение таких гнезд, каковы в этих случаях функциональные отношения между нейронами. Предположение Б. И. Лаврентьева о том, что на этих дендритных разветвлениях оканчиваются преганглионарные волокна подлежащих нейронов (т. е. расположенных в центральной нервной системе), вполне вероятно.



Рис. 74. Микроанглий почечного нервного сплетения кошки. Образование так называемых «перичеселлюлярных гнезд» дендритами нервных клеток (по И. Д. Лев). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40.

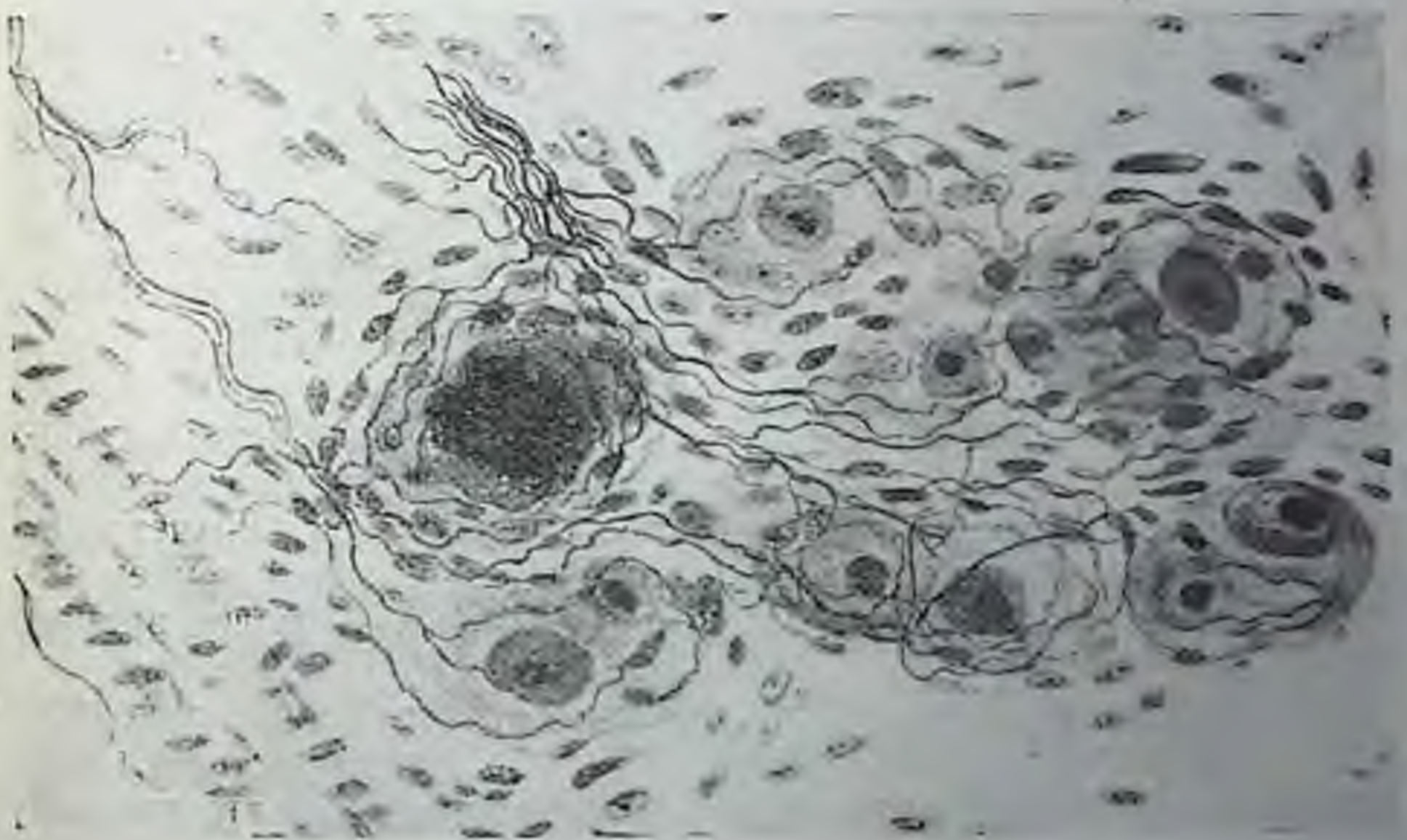


Рис. 75. Микроанглий в адвентиции почечной вены кошки. Перичеселлюлярные сплетения преганглионарных нервных волокон (по И. Д. Лев). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40.

Рецепторный аппарат стенки почечных вен человека и кошки отличается большим разнообразием. Чувствительные нервные окончания образованы мягкотными волокнами среднего и мелкого калибров, их можно обнаружить во всех слоях стенки от адвентиции до интимы. Различаются инкапсулированные и интерстициальные рецепторы, последние имеют вид очень растянутых ветвлений, похожих на чувствительные окончания, обнаруженные в стенках воротной и яремных вен (см. выше). Последовательные, дихотомич-



Рис. 76. Чувствительное нервное окончание с распространенным ветвлением в средней оболочке почечной вены человека (по И. Д. Лев). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40.

ческие деления волокон приводят к образованию очень нежных тонких волоконцев, ветвящихся по типу «усов», не имеющих на своих концах обычных терминальных структур в виде колечек или петелек, достигающих интимы вены. Эти рецепторы своим протяжением занимают большую площадь в стенке вены — до 5—6 полей зрения микроскопа (рис. 76).

Другая категория интерстициальных рецепторов в стенке почечных вен — это мышечные. Рис. 77 изображает чувствительное нервное окончание в стенке почечной вены человека, одни волокна которого разветвляются в соединительной ткани, другие — вокруг пучков гладких мышечных волокон.

Кроме таких диффузных разветвлений, в стенке почечных вен имеется значительное количество и таких окончаний, которые характеризуются компактностью своего строения. Это инкапсули-



рованные и инкапсулированные клубочки. Клубочковидные (неинкапсулированные) окончания мы уже отмечали при описании ре-

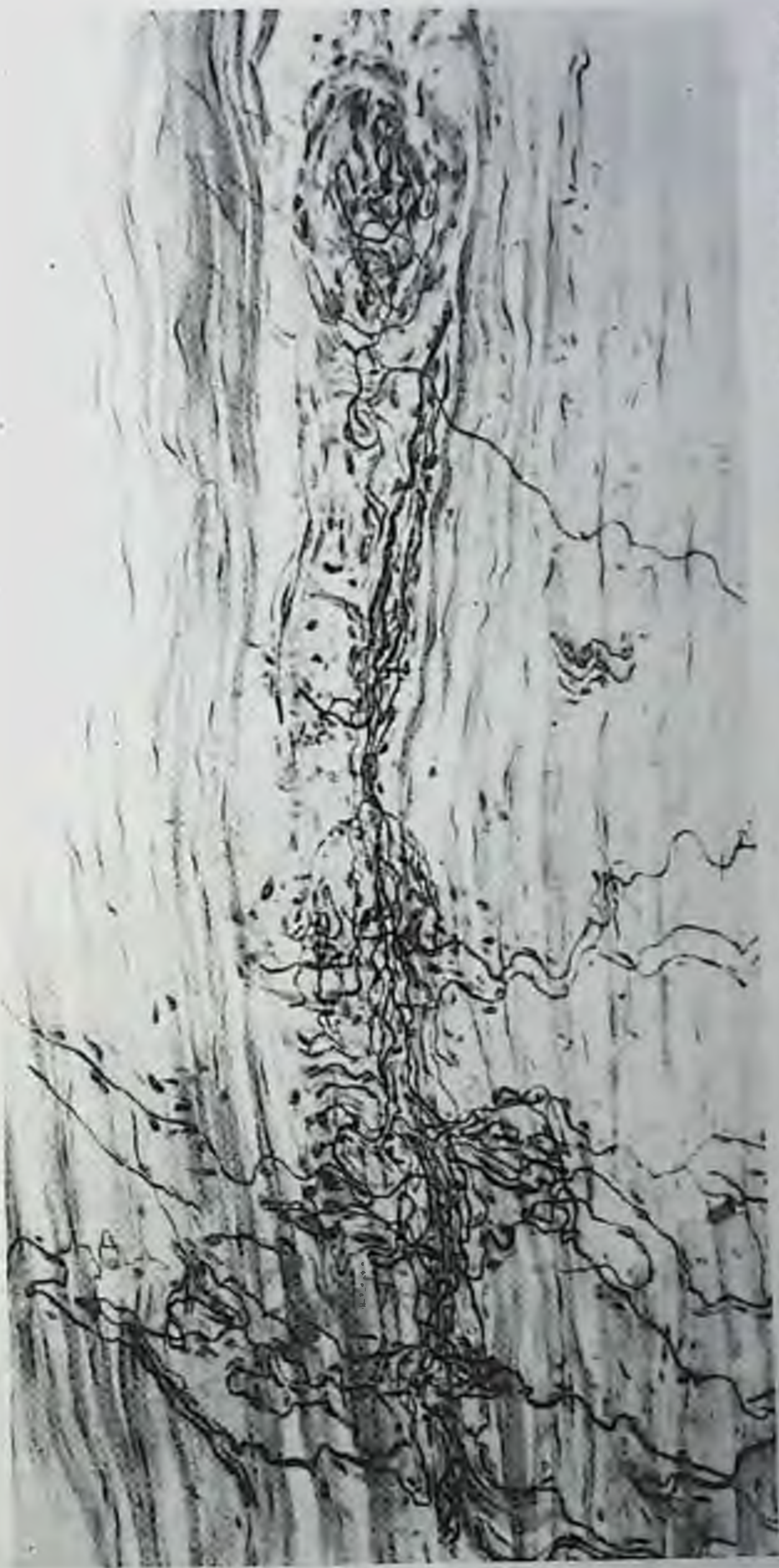


Рис. 77. Сложный рецептор в средней оболочке почечной вены человека. Левая часть рецептора связана с пучками гладкой мускулатуры; его правая часть (клубочек) располагается в прослойке соединительной ткани (по И. Д. Лев). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40.

цепторов почти во всех изученных нами областях венозного русла. Не найдены они пока в стенке яремных вен и в венах конечностей.

Рассмотрим сначала в стенке почечных вен человека рецепторы типа клубочков, обладающие капсулой. Располагаясь чаще в адвен-

тщии, они обычно непохожи на типичные тельца Фатер-Пачини, хотя встречаются и такие. Капсула последних толста, состоит из нескольких слоев клеток, содержит внутри полость (внутреннюю колбу), заполненную гомогенной жидкостью или клеточным содержимым (рис. 78 и 82). Иногда такие тельца выглядят как бы сдвоенными (рис. 79). В колбу входят часто по несколько веточек основного мякотного волокна, которые, вступив внутрь колбы, снова ветвятся в ней, в результате чего получается своеобразный клубочек. Клу-



Рис. 78. Тельце типа Фатер-Пачини в адвентиции почечной вены человека (по И. Д. Лев). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40.

бочковидные рецепторы, впрочем, могут и не иметь капсулы (так называемые неинкапсулированные, рис. 80). Как видно на прилагаемом рисунке ветвление мякотного волокна, образующее клубочек, окружено группой вспомогательных клеток. Замечательно, что афферентное волокно такого рецептора часто сопровождается, как спутником, тонким безмякотным волоконцем, следующим по пути основного волокна (см. также рис. 81), образуя на нем «намотку». Как теперь установлено, в частности и исследованиями И. Д. Лев, это волокно («спутник» — «comitans») представляет не что иное, как коллатераль основного. Выше мы уже касались этого вопроса, теперь не вызывающего особых споров. Остается еще точно выяснить, как и где заканчивается эта коллатераль. У нас имеются свои предположения, которые нами уже излагались; требуются, однако, реальные факты для их научного обоснования.



Рис. 79. Инкапсулированные нервные окончания в адвентиции почечной вены человека. Оба окончания связаны разветвлениями общего толстого мякотного волокна. В меньшее тельце (с противоположного полюса) входят два волокна; более тонкое из них является ответвлением толстого мякотного волокна — за пределами рисунка (по И. Д. Лев). Обработка по Кахалю «Д». Ок. 10, об. 40.



Рис. 80. Чувствительный клубочек в адвентиции почечной вены человека вблизи *vasa vasorum*. Правее клубочка оба ветвления основного толстого мякотного волокна окружены спиральными ходами другого нервного волокна (по И. Д. Лев). Обработка по Бильшовскому-Грос с золочением. Ок. 10, об. 40.



Рис. 81. Инкапсулированное нервное окончание в глубоких слоях адвентиции почечной вены человека. Видны два приводящих волокна; более тонкое из них является ответвлением толстого мякотного волокна (по И. Д. Лев). Обработка по Кахалю «Д». Ок. 10, об. 40.

Нельзя ограничивать изучение иннервации любого сосуда только описанием расположенных в его стенке эффекторных или рецепторных окончаний. Однако и это представляет интерес, особенно в начальной стадии исследования. Главное же — установить функциональное значение его нервных аппаратов, объяснить их разнообразие и таким образом связать динамику с конструкцией. К сожалению, пока ни морфология, ни физиология не располагают еще такими методами, которые бы позволили, действительно показать, например, что каждой детали, каждой особенности в строении рецептора соответствуют их функциональные отличия. По характеру мякотных волокон и образованных ими чувствительных нервных окончаний в стенке почечных вен у человека можно предполагать, что все эти аппараты, которые нами описывались, спинального происхождения. Об этом говорят все сопоставления и сравнения представленных сейчас картин с указанными ранее.

В литературе существуют взгляды, согласно которым блуждающие нервы также принимают участие в иннервации почек и их сосудов, хотя ни К. С. Филонова, ни Г. Митчелл прямых ветвей пп. *vaagum* к *plexus hepatis* не наблюдали. Правда, это еще ни о чем не говорит, так как эфферентные и афферентные волокна блуждающих нервов могут проникать к почкам в составе ветвей солнечного сплетения через анастомозы. Так или иначе, вопрос этот может быть решен окончательно только экспериментальным путем.

Для выяснения происхождения афферентной иннервации почечных вен требуются эксперименты на животных. Так как объектом последних предполагается кошка, то И. Д. Лев предварительно детально исследовал иннервацию вен у этого животного в нормальных условиях (28 кошек). Изучение рецепторного аппарата стенки почечных вен показало, что строение чувствительных нервных окончаний не представляет чего-либо принципиально нового по

сравнению с тем, что обнаружено на препаратах почечных вен человека. Различают два вида рецепторов у кошки — неинкапсулированные, диффузные разветвления, подобные аналогичным им структурам в стенке яремных и воротной вен и инкапсулированные тельца типа Фатер-Пачини, расположенные в адвентиции.

Неинкапсулированные окончания располагаются в адвентиции (рис. 83) и в средней оболочке сосуда (рис. 84). Обращают на себя



Рис. 82. Инкапсулированное нервное окончание в глубоких слоях адвентиции почечной вены человека (по И. Д. Лев). Обработка по Кахалю «Д». Ок. 10, об. 40.

внимание тесные отношения рецепторов к сети *vasa venarum* (рис. 85). Многие из окончаний следует рассматривать как поливалентные, одними своими волоконцами разветвляющиеся на стенках *vasa venarum*, другими — в соединительной ткани.

В результате изучения иннервации почечных вен у человека и кошки и исследований строения почечного нервного сплетения в целом, трудно все же категорически утверждать, какие проводники принадлежат сосудистой иннервации и какие относятся к нервному аппарату почечной паренхимы. Правильнее не разделять эти элементы одни от других, ибо все они функционируют в неразрывном единстве. Детализация этих отношений все же может быть выяснена на основании экспериментально-морфологических исследований с перерезкой чревных и блуждающих нервов, с удалением спиналь-



Рис. 83. Чувствительное нервное окончание диффузного типа в стенке почечной вены кошки (по И. Д. Лев). Обработка по Рэнсону. Ок. 10, об. 40.



Рис. 84. Чувствительное нервное окончание диффузного типа в средней оболочке почечной вены кошки (по И. Д. Лев). Обработка по Бильшовскому-Грос с золочением. Ок. 10, об. 40.

ных и симпатических ганглиев и т. п., что покажет последующая работа в указанном направлении.

Далее, мы хотим привести некоторые факты относительно афферентной иннервации вен внутренних женских половых органов. Т. П. Баккал (1950—1951), изучая у нас в лаборатории по заданию Н. Л. Гармашевой рецепторы матки, обращала также внимание и на нервный аппарат стенки маточных и яичниковых вен. Объектом исследований служили 20 кошек в различных периодах полового цикла (вне течки 5, в течке 2, беременных 11 и после родов 2). На препаратах стенки этих сосудов, полученных от беременных животных, ей удалось обнаружить хорошо развитые нервные сплетения, содержащие в своем составе безмякотные и мякотные волокна.



Рис. 85. Чувствительное нервное окончание в средней оболочке почечной вены кошки, связанное в *vasa vasorum* (по И. Д. Лев). Обработка по Бильшовскому-Грос с золочением. Ок. 10, об. 40.

Последние ветвятся, образуя в адвентиции и мышечном слое стенки вен растянутые кустики типа диффузных нервных окончаний, сходных с теми, которые наблюдаются в стенке воротной, яремных и почечных вен у этих же животных. Конечные веточки таких рецепторов имеют вид усиков. В литературе вопрос об афферентной иннервации вен матки и яичников не освещен. О находках Т. П. Баккал впервые в печати упомянул А. П. Николаев (1951). Эти интересные данные, пока полученные на небольшом материале, нуждаются в дополнении и сообщаются нами сейчас как предварительные, однако представляющие начало очень важной работы (рис. 86, 87).

В последнее время А. Г. Федорова, изучая окольное кровообращение в венозной системе конечностей у собак и обезьян и исследуя перестройку окольных сосудов при нарушении кровотока в магистральных венах, стала обращать внимание также и на состояние нервного аппарата. Такие цели ранее не ставили перед собой исследователи, изучавшие развитие коллатералей. Вопрос этот совершенно не разработан, несмотря на то, что учение об окольном кровообращении имеет давнюю историю. Механизм участия нервной системы в регуляции функций коллатерального русла еще мало

известен, потому что до сих пор отсутствуют исследования, посвященные изучению иннервации анастомозов, которые при этом становятся путями окольного кровообращения.



Рис. 86. Рецептор в стенке яичниковой вены беременной кошки в области vasa vasa (по Т. П. Баккал). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 90.



Рис. 87. Ветвление рецепторного волокна в стенке маточной вены (глубокие слои меди на границе с интимой) беременной кошки (по Т. П. Баккал). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 90.

Мною уже отмечалось, что всякое нарушение кровотока в сосудах (перевязка или тем более иссечение отрезка сосуда) является травмой не только самого сосуда, но и его иннервационных приборов. При перевязке сосуда лигатурой травмируются не только



нервные сплетения его стенки, но и периадвентициальной клетчатки, особенно при наложении множественных лигатур. Предположение о том, что сохранившиеся в результате этого отдельные фрагменты сосуда якобы функционируют как «периферические сердца» (Г. Ф. Иванов, 1928) по меньшей мере фантастично, так как при этом не учитываются глубокие нарушения иннервации, наступающие в результате наносимой травмы.

Вопрос о том, как в условиях окольного кровотока изменяется нервный аппарат лигированных сосудов, а главное, развивающихся при этом анастомозов, всегда возбуждал живой интерес. Таких данных ни в отечественных, ни в зарубежных работах мы не встречали. Неизвестны нервы анастомозов вообще. Работа А. С. Шубина (1950), посвященная изучению иннервации стенки артерио-венозных соустьев, прямого отношения к затронутому нами вопросу не имеет.

Широкое освещение материалов А. Г. Федоровой не входит сейчас в нашу задачу, ее исследования имеют специальную цель. Мы представим лишь описание тех афферентных аппаратов, которые ею обнаружены недавно в стенке поверхностных и глубоких вен конечностей собак и обезьян. Это тем более важно, так как имеющиеся в литературе сведения по этому вопросу недостаточно убедительны. Так, например, работа Дж. Донегана (J. F. Donegan, 1921), в которой сообщаются результаты физиологических исследований иннервации вен конечностей у собак, кошек и кроликов, основана на схематических топографоанатомических представлениях об источниках происхождения разных нервов из соответствующих сегментов спинного мозга.

Прошло почти 100 лет с того времени, когда В. Попов в своей диссертации (1861) «О расширении вен нижних конечностей» отмечал, что «симпатические и цереброспинальные нервы находятся только в больших венах, и то в самых поверхностных слоях наружной оболочки. В венах же нижних конечностей их до сих пор не открыли». Состояние наших знаний о нервах различных вен конечностей незначительно изменилось по сравнению с тем, о чем писал В. Попов. Сведения, которые недавно кратко опубликовал А. Михелацци схематичны.

Мы не можем согласиться с высказыванием Г. Ф. Иванова (1945) о том, что «более других изучена иннервация подкожных вен», в частности вен конечностей, которые иннервируются ветвями ближайших к ним нервов (например большую подкожную вену ноги иннервируют ветви одноименного нерва, *n. saphenus*). Сведения эти очень лаконичны. Так, Г. Ф. Иванов ссылается на данные Т. И. Богдановой (1947), изучавшей иннервацию подколенной вены и Н. В. Колесникова, изучавшего иннервацию глубоких вен нижних конечностей, показавших, что сосуды эти получают веточки от тех же нервов, которые обеспечивают иннервацию и соседних с ними артерий. Аналогичные результаты получил еще ранее Г. М. Земцов (1944), который исследовал нервное снабжение подкожных вен руки, найдя,

что *v. cephalica*, так же как и *v. basilica* получают веточки от соседних с ними кожных нервов плеча и предплечья.

Эти сведения нельзя признать оригинальными; и без них естественно было ожидать, что источниками иннервации тех или иных сосудов служат ближайшие к ним нервы, что давно известно. Гораздо важнее выяснить строение аппаратов их эффекторной и рецепторной иннервации внутри стенки и показать экспериментально связи их с центральной нервной системой. Г. Ф. Иванов в своей монографии (1945) приводит ссылки на находки в стенке различных вен, в том числе и конечностей, различных нервных сетей, «концевых пуговок, петель, инкапсулированных пластинчатых телец Фатер-Пачини разной величины и формы, особые неинкапсулированные нервные клубки. В стенке вен обнаружены также ангиорецепторы, сходные с теми, которые выше были уже описаны в артериях» (стр. 162). К сожалению, многие рисунки в этой работе, приведенные для иллюстрации положений автора, не убеждают читателя (имеются в виду рисунки, относящиеся к иннервации вен). Так, например, рис. 17 (стр. 47), который, по мысли автора, должен изображать «нервы стенки подкожной вены плеча (*v. cephalica*) человека, видимые на поперечном ее разрезе» является неубедительным, очень плохо показаны отдельные волокна и пучки их (по препарату Г. М. Земцова). В работе приводится ряд рисунков с препаратов Т. И. Богдановой, изображающих инкапсулированные окончания мякотных нервных волокон в адвентиции подколенной вены человека. Некоторые из них имеют вид концевых колб типа Фатер-Пачини или Краузе в различных их модификациях (см. рис. 33, 34, 35 монографии Г. Ф. Иванова). Нельзя, например, считать научным такое описание одного из инкапсулированных телец, обнаруженных Т. И. Богдановой в наружной оболочке подколенной вены. Г. Ф. Иванов пишет: «Это инкапсулированное тельце отличается штопорообразным завитком, выступающим за пределы его капсулы (? — Б. Д.). Внутри капсулы такого тельца имеется извитой клубок безмякотных нервных волокон, ветви которых заканчиваются местами в виде пуговок, местами — заострено на нейроэпителиальных клетках (? — Б. Д.). В нервном пучке (? — Б. Д.) таких телец имеется несколько мякотных и несколько безмякотных волокон» (?! — Б. Д.).

Я позволил себе несколько подробнее остановиться на этом источнике как единственном в отечественной литературе, где можно найти хотя бы зачатки современных представлений о нервном аппарате стенки вен конечностей, упоминания о чем, правда, весьма кратко встречались еще в работах А. Михелацци. Все эти данные еще раз убеждают нас в том, что вопрос о нервном снабжении вен конечностей не разработан, имеющиеся сведения отрывочны, научная трактовка их не выдерживает критики. Ничего не прибавляет и последняя работа В. М. Нолле (1955), посвященная иннервации вен бедра человека. В ней мы встретили ссылки на старых авторов, например И. А. Молчанова (1896), объяснявших болезненность вен

при тромбофлебитах наличием в стенке их чувствительных волокон, и давно известные указания на то, что вены получают иннервацию от смежных с ними нервов. Наиболее обстоятельны были работы (о чем мы уже указывали выше) из школы В. Н. Шевкуненко, посвященные иннервации сосудистых пучков конечностей человека, уделявшие внимание и венам.

Мною еще в 1944 г. в порядке поисковых исследований нервных аппаратов в различных венах у человека были обнаружены пучки нервных волокон и в стенке *v. serhalica* (рис. 88).

А. Г. Федорова продолжает работу в этом направлении. Ею показано, что стенки поверхностных и глубоких вен передних и



Рис. 88. Пучок нервных волокон (мякотных и безмякотных) в адвентиции стенки *v. serhalica* человека (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Кахаль-Фаворскому. Ок. 10, об. 40.

задних конечностей у собаки и павианов гамадрилов (*Pario hamadryas*) богаты сплетениями, образованными пучками безмякотных и мякотных нервных волокон. Не трудно видеть, как в разных слоях стенки вен мякотные волокна среднего и мелкого калибров покидают пучки и, образуя ряд последовательных дихотомических делений, ветвятся на тонкие волоконца типа «усов» (рис. 89). Это и есть диффузные окончания рецепторного назначения. По своему виду они похожи на рецепторы яремных и воротной вен у кошки и, надо думать, принадлежат к чувствительным нервным проводникам спинального происхождения (рис. 90). Для полых и легочных вен, как мы теперь знаем, характерна двойная иннервация (спинальная и бульбарная). Можно было ожидать такой же иннервации и в отношении воротной вены. Исследования В. М. Годинова показали обратное. Трудно допустить возможность двойной чувствительной иннервации вен конечностей, получающих веточки только из смежных с ними нервов спинномозгового происхождения (плечевое сплетение для вен передних конечностей, поясничное и крестцовое для вен задних конечностей).



Рис. 89. Рецептор диффузного типа в адвентиции стенки *v. cephatica* (верхняя треть плеча) взрослой собаки (по А. Г. Федоровой). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40.



Рис. 90. Рецептор в адвентиции стенки *v. saphena magna* (верхняя треть голени) взрослой собаки. Ветвление рецепторного волокна располагается в области *vasa vasa* (по А. Г. Федоровой). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40.

Данные наблюдений А. Г. Федоровой основываются пока на изучении интрамурального нервного аппарата поверхностных и глубоких вен плеча, бедра и голени (*vv. cephalica brachialis, saphena magna* и *saphena parva*) у 10 собак и 6 обезьян. Ветвления мякотных волокон найдены ею во всех слоях стенки вены, от адвентиции до интимы. Картина окончаний очень однообразна, ни о каких зонах говорить не приходится. У обезьян обнаружены единичные тельца Фатер-Пачини (рис. 91).

Заслуживают внимания находки В. В. Гинзбургом рецепторов типа клубочков в стенке непарной вены у человека.

*Vv. azygos* и *hemiazygos*, как показывают экспериментально-анато-



Рис. 91. Одно из мякотных волокон нервного пучка в адвентиции стенки *v. brachialis* обезьяны (взрослый самец *Papio hamadryas*). Видно, как одно из мякотных волокон делится на две ветви, образующие инкапсулированные окончания типа телец Фатер-Пачини (по А. Г. Федоровой). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 7, об. 40.

мические исследования А. С. Султанова (1940), Ф. В. Судзиловского (1952—1957) и других, представляют важные пути окольного кровотока при его затруднении в полых венах. Это известно давно. Однако никто из исследователей не ставил себе задачи посмотреть иннервацию этих сосудов, роль которых, как видно, весьма значительна. Во всяком случае вопрос этот заслуживает особого внимания. Стенка их, как теперь оказывается, богата нервными элементами. Мякотные волокна представляют преганглионарные эфферентные проводники и афферентные — чувствительные. Ветвления последних образуют рецепторные окончания (рис. 92).

Этими краткими замечаниями мы заключаем описание иннервационных механизмов в стенке различных вен человека и некоторых животных. Мы видели, что многие картины повторяются. Детализируя дальше наши исследования, умножая число наблюдений, устремляя их к новым и новым объектам венозного русла, к еще не изученным венам, может быть, мы и не встретим принципиально новые факты? Возможно, мы получим интересные наблюдения при

изучении иннервации вен мозга. Этим специально не занимались. Однако нам кажется не менее плодотворной разработка сравни-

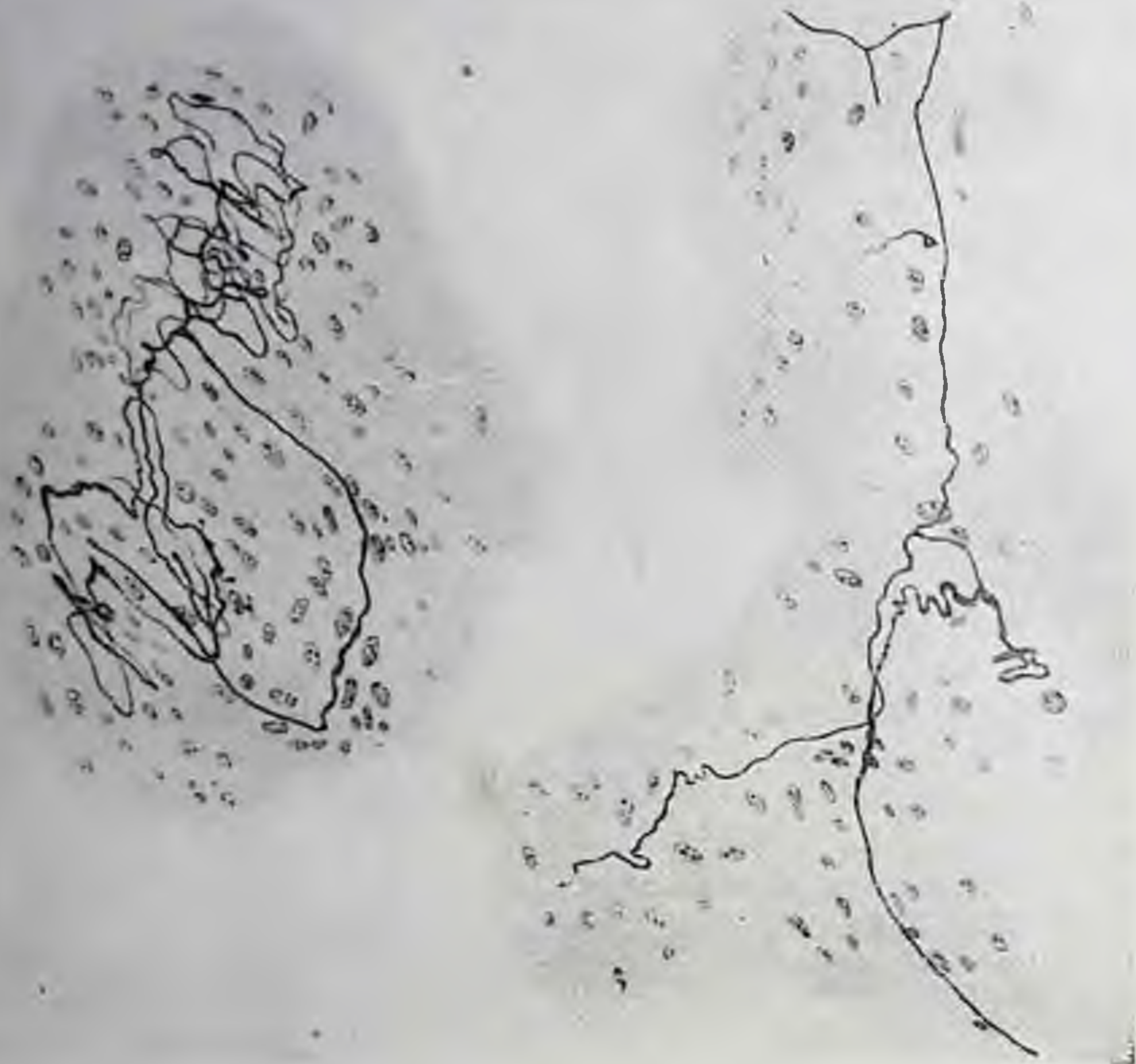


Рис. 92. Два близко расположенных один к другому рецепторных кустика в стенке *v. azygos* кошки (по В. В. Гинзбургу). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40.

тельно-анатомических вопросов, отсюда возникающих, в связи с особенностями роли вен в кровообращении у различных видов и классов позвоночных.

---

## ГЛАВА V

### К ГЕНЕЗУ РЕЦЕПТОРОВ ВЕН

(Эмбриональные и постэмбриональные черты афферентного аппарата полых, легочных и воротной вен у человека и кошки)

Б. И. Лаврентьев неоднократно указывал на необходимость изучения структур в развитии с учетом влияния на них факторов окружающей среды. Это замечание вполне справедливо и сейчас; вряд ли оно потеряет свое значение и в будущем. Исследуя иннервацию венозного русла, изучая различные нервные аппараты в стенках вен, нельзя не учитывать условий существования организма, необходимо обязательно иметь в виду возрастные периоды его жизни, когда условия функции различных систем бывают различны. Каждому органу, каждой системе организма в определенные периоды его жизни соответствуют черты строения, присущие данной стадии развития, в зависимости от их функции. Особенно интересно изучение перестройки органов в тех случаях, когда изменение функции их при переходе из одного периода развития в другой наступает относительно резко, как бы скачкообразно. Это касается, например, таких систем, как дыхательная, пищеварительная, а также и сердечно-сосудистая. При переходе от плацентарного кровообращения, а следовательно, и газообмена, к легочному в легких, до того «бездействовавших», и в сосудах малого круга кровообращения происходят изменения функций всех тканей их составляющих, в частности, и нервного аппарата. Те же условия должны быть приняты во внимание в отношении вен воротной системы и печеночного кровообращения в целом. Функции их при относительном «бездействии» пищеварительной системы в утробном периоде, надо думать, весьма значительно отличаются от того, что наступает сразу же после рождения, с началом питания новорожденного.

В сердце, в связи с облитерацией боталлова протока и закрытием отверстия в перегородке между предсердиями, после рождения наступают глубокие изменения. Объем циркуляции крови в легких и характер кровообращения в печени в эмбриональном периоде и после рождения глубоко различны. Для исследователя представляли бы немалый интерес боталлов артериальный проток, венозный

аранциев проток и пупочные сосуды. Интересно посмотреть, как перестраивается их нервный аппарат в связи с прекращением функции этих образований после рождения с наступлением облитерации. Такие работы только начинаются. Возрастная морфология сердечно-сосудистой системы привлекает к себе в настоящее время все большее внимание (В. И. Пузик и А. А. Харьков, 1948; В. И. Пузик, 1955). Вряд ли, скажем, скелетная мускулатура и ее нервные аппараты у человека подвергаются такой перестройке сразу после рождения, ибо функция ее в первые периоды жизни не претерпевает существенных изменений. Только постепенно, с развитием статических и динамических функций мышц туловища, головы и конечностей, наступает адаптация (функциональная и морфологическая) их нервных механизмов.

В связи с идеями эволюционной физиологии различными авторами у нас и за рубежом в работах, посвященных изучению генеза рефлекторных отношений в сердечно-сосудистой системе, неоднократно ставились вопросы о сроках появления рефлексов с каротидной и аортальной рефлексогенных зон. Турнад А. (A. Tourpade, 1932; В. Кларк (W. Clark, 1935); Ц. Янковская (1938) в опытах на новорожденных животных установили существенную разницу этих рефлексов по сравнению с взрослыми.

Так, Ц. Янковская (1935) и И. А. Аршавский (1936) показали, что у новорожденных рефлексы с каротидной зоны («синус-рефлекс») вначале вообще отсутствуют, а затем появляются, но в весьма искаженном виде и лишь на 15—18-й день после рождения эти отношения становятся сходными с таковыми у взрослых. Организм рождается с еще не вполне развитыми механизмами нервной регуляции функций сердечно-сосудистой системы.

Когда мы начинали свои исследования, вопрос о развитии чувствительных нервных окончаний в стенке вен был не разработан. В 1941 г. наш сотрудник А. А. Смирнов опубликовал новые данные о генезе рецепторов каротидной рефлексогенной зоны у человека и кошки (синуса и гломуса), значительно дополнив этим прежние наблюдения П. Зундер-Плассмана (P. Sunder-Plassman 1930—1933) и нашего соотечественника А. Г. Черняховского (1929, 1938). Позднее (1948) появилась работа В. Н. Пономаревой о развитии нервных окончаний в гломусе у человека. Богатейший материал, которым располагает современная гистология в изучении интероцепторов (включая и рецепторы сосудов), позволяет судить преимущественно об их статике. Сведения об их эволюционной динамике весьма ограничены. Исключение составляют старые работы М. Д. Лавдовского и более поздние труды Н. И. Зазыбина, К. А. Лаврова, Д. М. Голуба, их сотрудников и др. по изучению эмбриогенеза периферической нервной системы. Но эти исследования посвящены главным образом выяснению общих закономерностей развития нервных проводников и их окончаний на периферии.

Развитие рецепторов сердечно-сосудистой системы в фило- и онтогенезе очень редко служило предметом специального изуче-



ния. Здесь необходимо вспомнить труды А. С. Догеля и А. Е. Смирнова, посвященные чувствительным нервным окончаниям в сердце амфибий и млекопитающих (1895), а также сравнительно-гистологические работы А. В. Леонтовича (1929) и Н. В. Бодровой (1937, 1952, 1953), касающиеся межнейронных и нейротканевых структур, включая и рецепторы, у низших позвоночных. А. А. Смирнов изучал развитие рецепторного аппарата в синокаротидной рефлексогенной зоне у человека и кошки (1945). Впоследствии эти работы продолжались, объектом исследований служила также дуга аорты (Н. М. Быков, 1949—1955; А. А. Смирнов, 1949—1957).

Попытки ученых объяснить особенности регуляции функций сердца и сосудов в эволюционном развитии не могут увенчаться успехом до тех пор, пока не будут развернуты специальные морфологические исследования в этом направлении. Только последние позволят связать эволюцию функций с эволюцией структур и тем положат фундамент истинно научному пониманию предмета и задач эволюционной физиологии кровообращения.

Если о наличии рецепторов в венах до наших работ некоторые литературные сведения все же имелись, то о деталях развития их вовсе не было известно, не считая отдельных наблюдений чувствительных нервных окончаний у молодых животных. О начальных наших находках чувствительных нервных аппаратов в стенке вен у плодов человека и кошки мною впервые сообщалось в 1949 г. Нами, совместно с В. М. Годиновым, В. В. Куприяновым и Г. Ф. Мальковым, было уже тогда установлено, что чувствительные нервные окончания в стенке вен в утробном периоде характеризуются признаками, резко отличными от подобных им структур у взрослых особей. Молодым рецепторам свойственны прежде всего крайняя разветвленность, распространение на значительную площадь, образование сплетений; волоконца, их составляющие, отличаются наличием пуговчатых варикозностей как по ходу их, так и на концах (колбы роста).

Как теперь известно, у зародышей и у молодых животных, у которых еще сохраняются эмбриональные черты афферентной иннервации, рецепторы вен воротной системы, легочных и полых вен весьма сходны между собой по строению, различить их не представляется возможным. У взрослых же особей рецепторы воротной вены в общей своей массе становятся непохожими на чувствительные нервные окончания в стенке легочных и полых вен. Разница в строении их обуславливается теми различиями функций, которые характерны для венозной системы в постнатальном периоде жизни организма. Смена функций сердечно-сосудистой системы в связи с переходом от эмбрионального состояния к постнатальному обуславливает и появление в ней новых, свойственных данному возрасту организма особенностей строения. Поэтому, например, рецепторы стенки полых вен в области впадения их в предсердие и стенки воротной вены в месте слияния ее корневых притоков у взрослой

кошки резко отличаются между собой по строению, соответственно различиям функций этих вен.

По наблюдениям В. В. Куприянова, рецепторы легочной артерии и легочных вен у зародышей кошки весьма сходны между собой. Различия в их структуре наступают только после рождения, т. е. с началом функции легких, а следовательно, и малого круга кровообращения в целом. Только после рождения резкие различия в функции легочных артерий и вен обуславливают и разницу в строении их рецепторных аппаратов. Эмбриональные черты в строении рецепторов яремных вен, по данным Г. Ф. Малькова, были уже описаны нами выше. Материал, которым мы располагаем, хотя и не освещает полностью в одинаковой степени все периоды эмбрионального развития (ранние стадии отсутствуют, количество человеческих объектов относительно невелико), однако, представляя данные о генезе рецепторов в венозной системе впервые, он все же дает возможность разрешить принципиальные вопросы процесса становления ее афферентной иннервации.

Изучение эмбриональных особенностей в строении афферентных аппаратов, а также изменений их после рождения, в связи с приобретением новых функций, в новых условиях существования, велось нами на зародышах человека и кошки, а также новорожденных детей и молодых животных (котятках до 3 месяцев). Материалом для изучения генеза развития рецепторов стенки полых вен у человека служили: плоды от 140 мм до 360 мм — 20, трупы новорожденных и детей обоего пола от 1½ мес. до 3 лет 7 месяцев — 17. Как показали наши с В. М. Годиновым исследования, нервные сплетения в стенках полых и воротной вен обнаруживаются у человеческого плода уже в первой половине утробного развития. У плодов 140 мм длины мы находили оформленные окончания мякотных волокон крупного и среднего калибров. Среди них встречаются как неинкапсулированные, интерстициальные рецепторы, так и инкапсулированные колбы в виде телец Фатер-Пачини эмбрионального типа.

Строение интерстициальных рецепторов у зародышей очень просто, этим они резко отличаются от аналогичных им структур у взрослого. Картина эмбриональных рецепторов весьма типична (рис. 93, 94). Мякотные волокна, «покидая» пучки сплетений стенки вены, начинают ветвиться уже в адвентиции, постепенно погружаясь в среднюю оболочку до ее глубоких слоев. Окончания их характеризуются диффузным ветвлением волокна, от которого последовательно отходят ответвления в виде тонких волоконцев, заканчивающихся или мелкими пуговками, или «клубеньками» довольно крупных размеров. Некоторые из них выглядят как капли нейроплазмы, представляя типичные колбы роста. По ходу основного волокна и его веточек заметны варикозности. Основное волокно на своем конце обычно делится на терминальные волоконца, также оканчивающиеся пуговчатыми утолщениями. Та-



рис. 93. Ветвление рецепторного волокна с образованием терминалей в стенке нижней полой вены человека в области впадения печеночных вен. Плод 140 мм длины (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Кахалю. Ок. 10, об. 90.

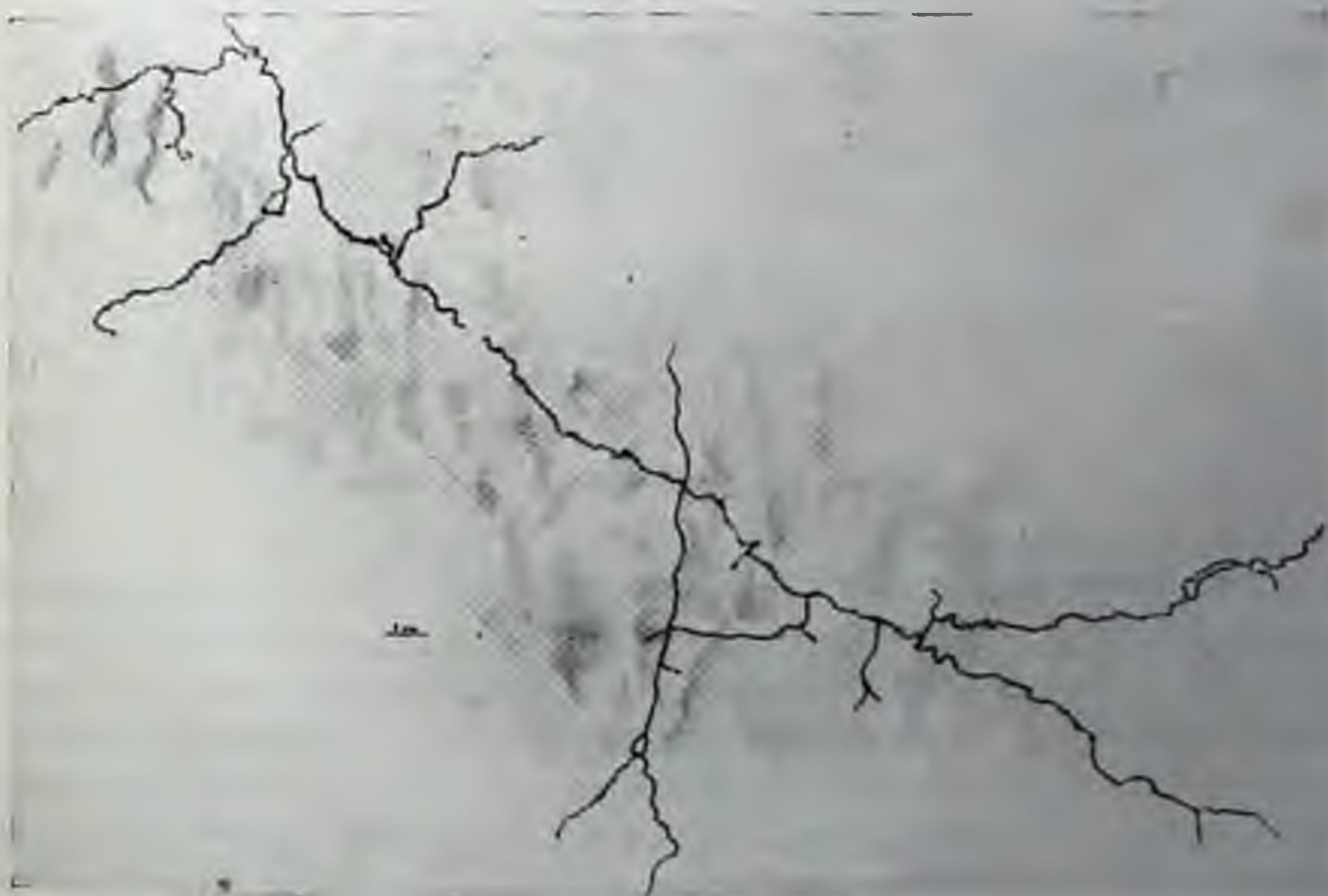


рис. 94. Диффузное ветвление мягкотного рецепторного волокна в глубоких слоях стенки нижней полой вены человека в области впадения печеночных вен. Плод 140 мм длины (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Кахалю. Ок. 10, об. 90.

кие кустики, очень растянутые в длину, диффузные, мы находили в интиме вены, под эндотелием (рис. 95).

Изучение рецепторов в стенке полых вен плодов человека показало, что чаще всего они располагаются в устьях печеночных вен и аранциева протока, несущего, как известно, большую массу плацентарной крови из пупочной вены в русло нижней полой вены. Напротив, устьевые отделы полых вен в области впадения их в пред-



Рис. 95. Ветвление рецепторных волокон в интиме нижней полой вены (под эндотелием) человека в области впадения печеночных вен. Плод 250 мм длины (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Кахалю. Ок. 15, об. 100.

сердие сравнительно бедны рецепторами, но последние обнаруживаются и там (рис. 96).

После рождения, с редукцией плацентарного кровообращения, изменяется функциональное значение указанных выше отделов полых вен. В связи с этим меняется и степень развития в них рецепторных аппаратов, которые становятся более дифференцированными в области впадения полых вен в предсердие по сравнению с той областью, где в нижнюю полую вену открывается аранциев проток. Смена функций обуславливает и смену морфологических особенностей системы рецепторов.

Кроме чувствительных нервных окончаний интерстициального типа мы у плодов человека обнаруживали также и эмбриональные формы концевых телец Фатер-Пачини или Краузе (рис. 97, 98). Среди инкапсулированных нервных окончаний в стенке полых вен человеческих плодов мы неоднократно встречали тельца, напо-

минающие собой гломусные образования. Разветвляющиеся среди клеток гломуса нервные волокна очень сходны с нервным аппаратом синокаротидной рефлексогенной зоны. На материале вен от взрослого подобные структуры не обнаруживались (рис. 99).

Морфологически одинаковые в начале своего развития в разных рефлексогенных зонах (например в портальной и в полых венах), рецепторы становятся затем, как нами установлено, резко отлич-

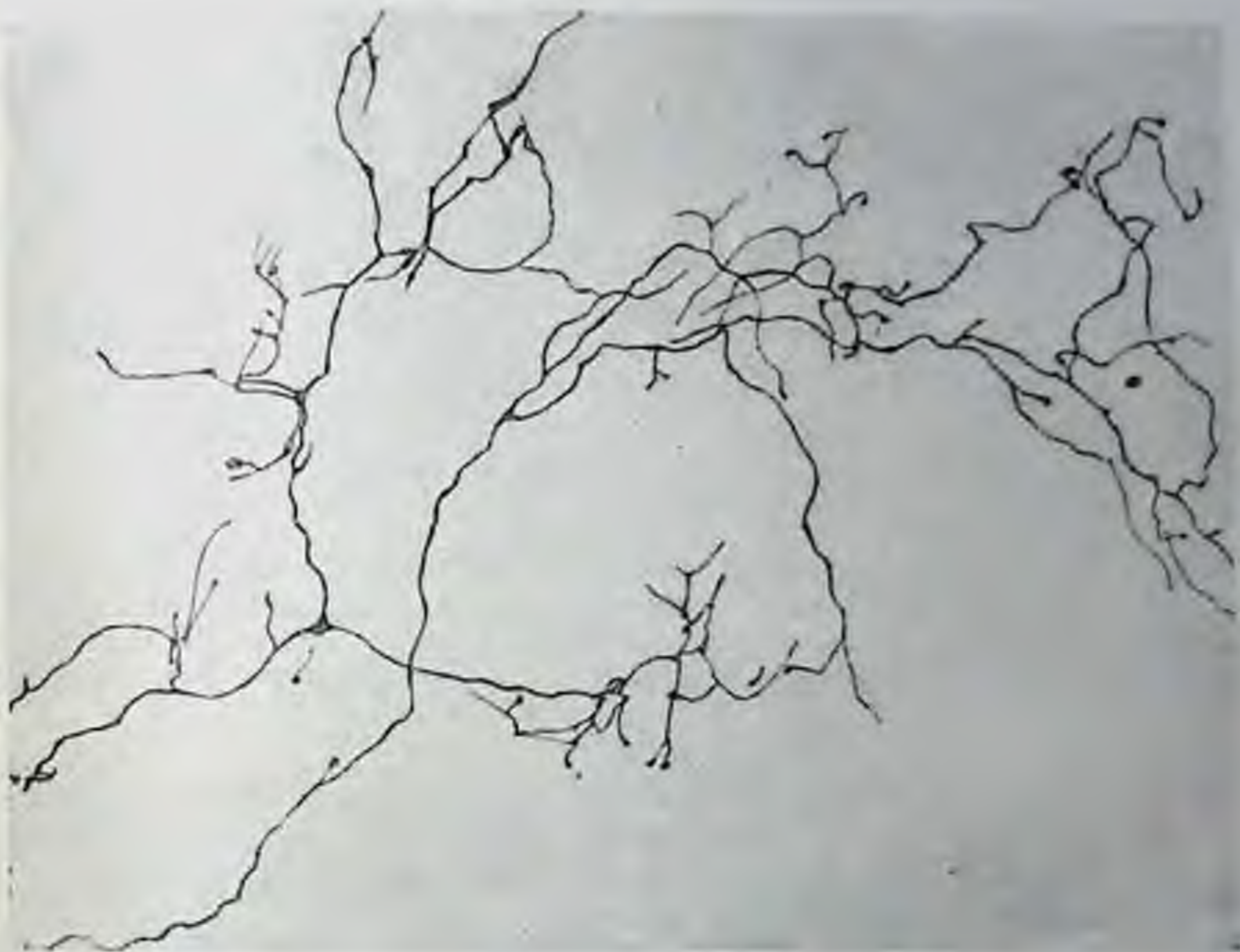


Рис. 96. Рецепторы, образованные окончаниями нескольких мягкотных волокон в стенке верхней полый вены человека в области впадения ее в правое предсердие. Плод 270 мм длины (по Б. А. Долго-Сабурову).  
Обработка по Кахалю. Ок. 10, об. 40.

ными друг от друга. Это выступает особо демонстративно при сравнении крайних форм рецепторов вен кошки, взятых из различных рефлексогенных зон. Основной, наиболее распространенный тип рецептора полых вен у взрослых животных, как мы знаем, характерен сложностью строения своего концевое аппарата, ограниченностью разветвления и глубиной распространения в стенке вены вплоть до эндотелия. Рецепторы же вен воротной системы отличаются примитивностью строения, диффузным характером разветвления; они локализуются преимущественно в среднем и наружном слоях стенки вены. В эмбриональном периоде рецепторы обеих этих рефлексогенных зон у человека почти неотличимы между собой.

Эмбриологические исследования еще более убеждают нас в том, что структурные различия рецепторов, появляющиеся в процессе



Рис. 97. Группа инкапсулированных телец, напоминающих концевые колбы Краузе, в стенке нижней полой вены человека в области впадения печеночных вен. Ветвление рецепторного волокна внутри колбы. Плод 250 мм длины (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Кахалю. Ок. 10, об. 90.



Рис. 98. Фатер-пачиниево тельце в стенке нижней полой вены новорожденного. Хорошо виден выход рецепторного волокна из нервного пучка; ветвление его во внутренней капсуле (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Рэнсону. Ок. 10, об. 40.

онтогенеза, а также, очевидно, имеющие место в венозной системе у животных разных классов, обусловлены функциональной дифференцировкой как соответствующих отделов венозной системы, так и самих рецепторов.

Материал, которым мы располагали для исследования генеза рецепторов стенки полых вен у кошки, был получен от эмбрионов

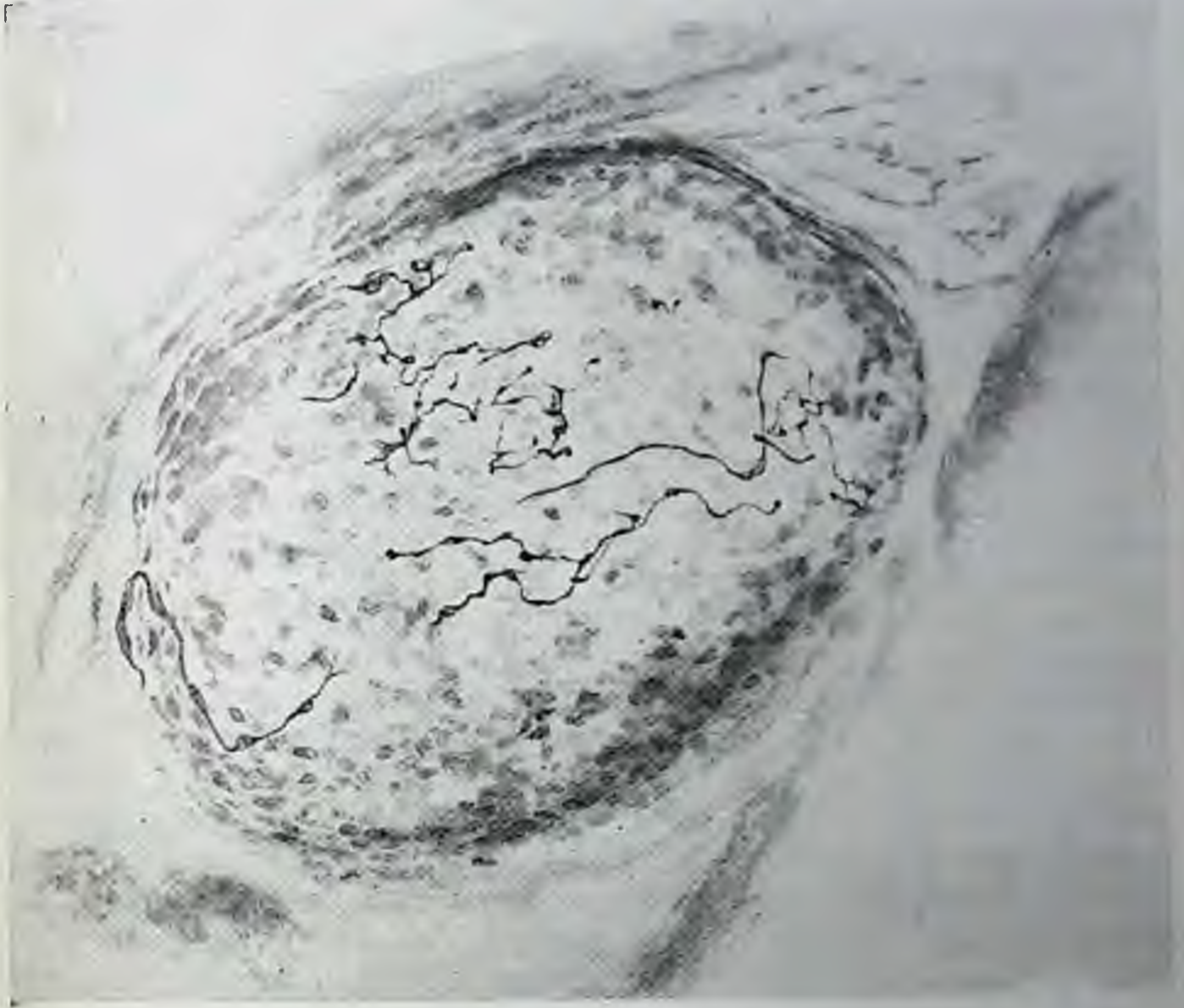


Рис. 99. Микроглобус в адвентиции стенки нижней полой вены человека в области впадения печеночных вен. Плод 250 мм длины (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Кахалю. Ок. 10, об. 40.

различных стадий развития от 50 мм до 140 мм длины и от котят от 1 суток до 3 месяцев после рождения. Неудачная обработка эмбрионов более ранних стадий (от 30 до 50 мм длины) не позволила нам принимать в расчет эти объекты.

Длина зародышей (в мм)	50, 60, 75, 85, 90, 95, 100, 105, 120, 125, 130, 135, 140
Число объектов	1, 1, 1, 2, 1, 2, 3, 1, 2, 1, 3, 1, 2
Всего 21 объект, т. е. 42 полных серий продольных срезов обеих вен.	
Возраст животного (в сутках)	1, 5, 7, 10, 12, 20, 24, 30, 33, 60, 90
Число объектов	1, 4, 2, 3, 2, 1, 1, 2, 1, 1, 1
Всего 19 объектов, т. е. 38 полных серий продольных срезов обеих вен.	

Почти у всех зародышей исследовались как полые вены в области их впадения в правое предсердие, где после рождения располагается зона наибольшего скопления рецепторных аппаратов, так и стенка самого правого предсердия. Материал обрабатывался по Кахалю, Кахалю-Фаворскому, Рэнсону и Бильшовскому-Грос-Лаврентьеву. Там, где позволяла методика, срезы докрашивались дополнительно кошенилью или кармином.

Развитие нервной ткани любого органа, не только сосудов, необходимо рассматривать в связи с генезом его в целом. Поэтому при изучении эмбриональных черт строения рецепторов полых вен у места впадения их в предсердие мы принимали во внимание особенности развития этих сосудов. Передняя полая вена, как известно, развивается из правого кювьерова протока, ей гомологичен венечный синус, производное левого кювьерова протока. Есть ли в стенке этого синуса рецепторы? Сведений в литературе до последнего времени не было. К. И. Кульчицкий, работавший у нас в лаборатории, обнаружил впервые рецепторные аппараты в этой области у взрослого человека (Тезисы докладов I Белорусской конференции анатомов, гистологов, эмбриологов и топографоанатомов, 1957). Как оказывается, у зародышей ранних стадий развития в стенке полых вен у места впадения их в предсердие рецепторный аппарат развит слабее по сравнению с предсердием. Возможно допустить, что в начале развития афферентные волокна гуще ветвятся в стенке венозного синуса, входящего позже в состав полости правого предсердия. Затем сплетение, образованное разветвлениями этих афферентных нервных волокон, начинает распространяться и на вены вместе с проникновением в наружный слой их стенки миокардной мускулатуры предсердия. Такое предположение вполне допустимо, так как локализация рецепторов в стенке полых вен чаще связана с расположением пучков этих мышц. Впоследствии, надо думать, к этому сплетению присоединяются разветвления тех нервных волокон, которые вступают в эту область со стороны более периферически расположенных отделов полых вен (так называемых внеперикардных).

Самыми молодыми объектами, которые служили нам для изучения, были зародыши 50 мм длины, относящиеся к первой половине утробного развития. В стенке их сердца, в предсердиях более, чем в желудочках, а также в стенке полых вен обнаруживаются пучки нервных волокон, преимущественно безмякотных, среди которых встречаются и единичные мякотные. Лишь в одном препарате на этой стадии мы нашли образование, напоминающее собой чувствительное нервное окончание. У зародышей более поздних стадий, 70—80 мм длины, стенка полых вен в области впадения их в предсердие уже богаче снабжена безмякотными и тонкими мякотными нервными волокнами, пронизывающими всю ее толщу от наружного слоя до эндотелия (рис. 100). Образованные нервными волокнами, эти сплетения, содержащие в своем составе также и молодые нервные клетки, одиночные или чаще в виде небольших



узелков, являются периферическим нервным аппаратом, принадлежащим не только полым венам, но и самому предсердию. Нервное сплетение стенки правого предсердия и впадающих в него полых вен представляет единое целое (рис. 101, 102, 103).

Тонкие мякотные волокна почти тотчас же по выходе из пучков начинают ветвиться на тончайшие нитевидные волоконца, которые по ходу, а особенно на концах образуют варикозные утолщения



Рис. 100. Рецептор в глубоком слое стенки передней полый вены (вблизи предсердия) кошки. Плод 75 мм длины (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 15, об. 40.

в виде пуговок. Предполагают, что это узловые точки их роста. Ветвление волокон вначале довольно бедно, усложнение их наступает позже. Весь рецептор имеет довольно простую форму, что вполне согласуется с наблюдениями и других авторов, также обращавших внимание на примитивные черты строения чувствительных нервных окончаний у эмбрионов и детей. Так, С. И. Колосова (1952), изучая развитие рецепторов в стенке пищевода у эмбрионов и детей до 10 лет, обнаруживала на ранних стадиях только простые рецепторные аппараты, которые в течение первого года жизни постепенно усложнялись. То же отмечает и К. А. Карапетян (1954), описывая эмбриогенез чувствительных нервных окончаний в языке человека.



Рис. 101. Рецептор в стенке задней полой вены кошки на границе с предсердием. Плод 80 мм длины (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Рэнсону. Ок. 15, об. 40.



Рис. 102. Рецептор в глубоком слое стенки передней полой вены (вблизи предсердия) кошки. Плод 95 мм длины (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок 15, об. 40.

Довольно простое строение рецепторов у эмбрионов и постепенное усложнение их после рождения отмечали М. С. Скуцкий (1953) при изучении нервного аппарата десен у человека, Д. С. Гордон (1954) — язычных и небных миндалин человека и животных, И. Б. Солдатов (1957) — миндалин у человека. Позднее такие бедно ветвящиеся волокна в стенке предсердия и вен, усиленно развет-



Рис. 103. Сплетение рецепторных нервных волокон в стенке правого предсердия кошки. Плод 100 мм длины (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Кахалю. Ок. 15, об. 40.

вляясь, начинают тесно сближаться, образуя густые сплетения, в которых невозможно выделить изолированные рецепторы, как они обычно выглядят у взрослых животных. Тончайшие волокна, отходящие от этих сплетений, образуют нежные терминальные структуры в виде петелек, колечек или пуговок (рис. 104).

Располагаясь вначале близко друг к другу в стенке предсердия или вены, древовидные разветвления мякотных волокон, «переплетаясь» между собой, как бы «перекрывают» друг друга. Густые сплетения волокон, элементы которых удается обнаружить только путем вращения микрометрического винта, диффузно пронизывают всю толщу стенки предсердия или вены, достигая своими терминалями



Рис. 104. Рецептор в стенке правого предсердия кошки. Плод 140 мм длины. Начало формирования изолированного кустика (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Кахалю. Ок. 15, об. 40.



Рис. 105. Рецептор с диффузным ветвлением в стенке передней полой вены (под эндотелием) котенка 5 суток после рождения (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Рэнсону. Ок. 10, об. 40.

эндотелия (рис. 105). Такой характер рецепторов и образованных ими рецепторных полей мы наблюдали и после рождения у котят 5 суток или даже 2 месяцев жизни, что подчеркивает сохранение эмбриональных черт строения у животных в первые месяцы после рождения. В. В. Куприянов (1953), описывая подобное резко выраженное «перекрытие» зон распространения рецепторных окончаний, допускает наличие непрерывности протоплазматических связей между ними. Это вполне возможно.

Действительно, по нашим наблюдениям, молодые формы рецепторов (в эмбриональном периоде или после рождения) часто выглядят вначале как густые сплетения. Изолировать один кустик от другого не представляется возможным, настолько они кажутся слитными между собой в результате, очевидно, наличия протоплазматических связей между ними (если предполагать непрерывность нейрофибрилл в этой области). Возможен ли такой континуитет? Не противоречит ли это нейронной теории?

Гистологи давно уже находили анастомозы между нейронами, образованные их дендритами, и не только в вегетативных ганглиях, но и в центральной нервной системе. Но ввиду несовершенной методики, не позволявшей установить при этом истинного перехода нейрофибрилл из одной нервной клетки в другую, находки подобных соединений чаще рассматривались как артефакты. Полагали, что на месте видимого анастомоза имеется лишь наложение одного дендрита на другой.

Мы с сотрудниками в последние годы (Б. А. Долго-Сабуров, А. С. Гусев, И. Д. Лев),<sup>1</sup> просматривая большое количество срезов головного и спинного мозга различных животных, обработанных по методу Гольджи-Дейнека, позволяющему выявлять нейрофибрилярные структуры нейрона, многократно наблюдали такие протоплазматические связи между дендритами соседних клеток. Они представляли дендритические мостики, содержащие нейрофибриллы, переходящие из одной клетки в другую. На этих «мостиках» мы видим большое количество синаптических структур, образованных окончаниями аксонов подлежащих нейронов, что служит лишним доказательством природы этих мостиков как дендритических образований.

А. А. Заварзин допускал синцитиальные связи между дендритами однозначных нейронов. Рецепторы же, которые мы сейчас рассматриваем, как раз и являются разветвлениями дендритов именно однозначных нейронов. Всем известны описания А. С. Догелем плазматических связей между дендритами клеток сетчатки человека. А. С. Догелем же были показаны соединения между дендритами клеток I типа, что впоследствии наблюдал и Б. И. Лаврентьев.

---

<sup>1</sup> Доложено с демонстрацией препаратов на научной конференции Института экспериментальной медицины АМН СССР, посвященной памяти А. А. Заварзина, 1955 г.; Тр. Ин-та эксперим. морфол. АН Груз. ССР, VI, 1957.

Не принять такие объяснения, значит идти вразрез с наблюдаемыми фактами, которые дают основание предполагать возможность непрерывных соединений между концевыми разветвлениями соседних между собой рецепторных аппаратов у эмбрионов и молодых животных. Конечно, эти факты, как всякие новые наблюдения, требуют специальной проверки. Вряд ли требовали бы обсуждения находки анастомотических связей между чувствительными кустиками, образованными окончаниями ветвей одного и того же афферентного волокна, т. е. протоплазматических связей между частями одного и того же дендрита, внутри одного нейрона.

Поднимая вопрос о возможности межнейронных связей в области дендритических разветвлений, мы имеем в виду густые, распространенные сплетения внутри стенки предсердий или полых вен, в образовании которых принимает участие несколько разных афферентных волокон. Речь идет о таких сплетениях, где трудно себе представить, чтобы диффузные рецепторные аппараты принадлежали ветвям одного афферентного волокна, т. е. дендриту одного нейрона. Скорее всего здесь следует допустить наличие именно интердендритических связей между несколькими нейронами однозначного свойства (т. е. чувствительными). Подобные картины наблюдаются и у взрослого. Чем, как не анастомозами между рецепторами, возможно объяснить картины рецепторных «полей», описываемых Т. А. Григорьевой в стенке сосудов?

У более поздних зародышей, наряду с наличием в стенке полых вен густых сплетений, уже удается наблюдать начальную стадию дифференцировки и образования типичных форм рецепторов. Это особенно становится заметным после рождения, когда на общем фоне рецепторных «полей» удается уже обнаружить картины чувствительных нервных окончаний, свойственных взрослым.

При изучении препаратов зародышей кошки ранних сроков развития, когда мы имели возможность исследовать срезы всего сердца, наше внимание обратило на себя отсутствие рецепторных аппаратов в миокарде желудочков по сравнению с предсердиями. А. Я. Хабарова (1952), исследуя нервный аппарат сердца у различных животных, также не находила рецепторов в миокарде желудочков при наличии их в предсердиях. Этот вопрос заслуживает серьезного внимания и специального рассмотрения.

Таким образом, уже в эмбриональной стадии развития, в стенке полых вен в области впадения их в правое предсердие, имеется богато развитый нервный аппарат, образованный мякотными и безмякотными волокнами и нервными клетками. Мякотные волокна уже на ранних стадиях (у зародыша 75 мм длины), покидая пучки сплетения и ветвясь вначале неподалеку от него, образуют очень нежные, диффузные разветвления, окончания, пронизывающие волоконцами соединительную ткань между мышечными пучками стенки вены, простираясь до эндотелия. Позже, ветвления мякотных волокон в результате интенсивного роста, становятся богаче располагаясь близко друг к другу, «переплетаются» между собой.

Рецепторные аппараты, «перекрывая» друг друга, образуют густые сплетения наподобие войлока. Такой «хаотический» характер разветвлений мякотных волокон и переплетения их между собой затрудняют выделение среди образованных ими сплетений отдельных, изолированных рецепторных аппаратов, какие обычно встречаются у взрослого. Подобные эмбриональные черты афферентной иннервации полых вен при впадении их в сердце можно встретить и после рождения. В течение довольно значительного времени после рожде-



Рис. 106. Сложный рецепторный аппарат, образованный сплетениями нескольких афферентных нервных волокон в стенке задней полых вены среди пучков миокардной мускулатуры. Котенок 2 месяцев после рождения (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Рэнсону. Ок. 10, об. 40.

ния периферические нервные аппараты рефлексогенной зоны полых вен у кошки еще сохраняют черты эмбрионального строения (рис. 106). Это вполне согласуется с данными физиологии о том, что организм рождается с еще недостаточно развитым аппаратом нервной регуляции функций сердечно-сосудистой системы. Но уже в конце эмбриональной жизни, а особенно вскоре после рождения, при общем еще эмбриональном типе строения рецепторных аппаратов, начинают появляться и признаки их дифференцировки; образуются компактные окончания. Так, у пятидневных котят в этой зоне обнаружены молодые формы двух крайних типов рецепторов, наблюдаемых обычно у взрослых животных, т. е. с диффузным и ограниченным ветвлениями (рецепторы спинального и бульбарного происхождения, рис. 107, 108).

Недостаточно установить наличие рецепторных аппаратов в той или иной сосудистой области у взрослого после рождения, необходимо исследовать их становление и не только в онтогенезе, но и в филогенезе.<sup>1</sup> Эта глава нейрогистологии совсем не разработана.

Особого внимания заслуживает чувствительная иннервация сосудистого русла легких у зародышей, когда легочное дыхание отсутствует. Предстояло изучить рецепторы венопультмональной зоны в эмбриональной жизни организма, чтобы выяснить взаимоотношения между дифференцировкой чувствитель-



Рис. 107. Рецептор с ограниченным ветвлением под эндотелием в стенке передней полой вены (вблизи предсердия) котенка 5 суток после рождения (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40.

ных нервных окончаний в легочных венах и становлением самих легких как дыхательного аппарата.

Эта работа и выполнена В. В. Куприяновым. Было необходимо выявить, во-первых, начальные сроки появления нервных волокон и сплетений и образования ими окончаний, во-вторых, проследить дифференцировку их в процессе развития легких и, в-третьих, исследовать перестройку рецепторного аппарата при переходе от эмбриональных к постнатальным условиям жизни (смена плацентарного кровообращения, *гесп.* газообмена, на легочное дыхание).

Материалом исследования служили: плоды человека от 4 до 9 месяцев утробной жизни — 14; трупы поворожденных и детей первых лет жизни — 18; эмбрионы и плоды кошки от 20 мм до 130 мм — 18; трупы котят первых дней и месяцев жизни — 18.

Первые отчетливые картины нервных сплетений в стенке легочных вен у человека начинают обнаруживаться уже у четырехмесяч-

<sup>1</sup> Выяснение сравнительно-гистологических особенностей рецепторов сосудов у нас в лаборатории начато теперь исследованиями афферентной иннервации вен на материале от обезьян, полученном из Сухумской биологической станции АМН СССР.





Рис. 108. Рецептор с диффузным ветвлением под эндотелием в стенке передней полый вены (вблизи предсердия) котенка 5 суток после рождения (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40.



Рис. 109. Ветвление рецепторного волокна в стенке одной из легочных вен человека. Плод 22 недель (по В. В. Куприянову). Обработка по Кахалю. Ок. 10, об. 45.

ных плодов, т. е. в первой половине утробной жизни. На препаратах, полученных от пятимесячных плодов уже бывает видно, как мягкотные волокна, входящие в состав нервных сплетений наружной оболочки вен, ветвясь, погружаются постепенно в среднюю оболочку, достигая интимы. Ветвление их диффузно, оно напоминает картины рецепторов с распространенным ветвлением, наблюдавшиеся нами в стенке полых вен (рис. 109, 110). В последующем эти кустики благодаря интенсивному росту волокон, сближаясь друг с другом, образуют густые сплетения. Во многих препаратах В. В. Куприянов находил протоплазматические связи между ветвлениями, аналогичные тем, о которых мы уже писали выше (рис. 111). И только после рождения, у детей 2—3-летнего возраста,



Рис. 110. Ветвление рецепторного волокна в интима одной из легочных вен (вблизи предсердия) кошки. Плод 90 мм длины (по В. В. Куприянову).  
Обработка по Рэнсону. Ок. 10, об. 40.

начинается дифференцировка чувствительных нервных окончаний, появляются рецепторы с ограниченным ветвлением, типа компактных кустиков, как у взрослых (рис. 112). В возрасте 12 лет рецепторный аппарат в стенке легочных вен у человека уже полностью соответствует той картине чувствительных нервных окончаний, которая обычно наблюдается во взрослом состоянии; в этом периоде его можно считать уже сформированным.

Сходные результаты были получены и при изучении развития рецепторов в стенках сосудов малого круга кровообращения у кошек. Так же как и у человека, по данным эмбриологии (П. Я. Герке, 1939), нервные стволы поступают в стенку легочной артерии и легочных вен, в их внутривенные части, из двух источников. С одной стороны, нервные волокна, образующие в стенке легочных вен сплетения, хорошо выраженные уже у зародышей 40 мм длины, проникают туда из сплетений стенки левого предсердия. С другой стороны, легочные вены (впрочем, так же как и ветви легочной артерии) в том их отрезке, который располагается за пределами перикарда, получают нервы из сердечных ветвей блуж-

дающих нервов и из узлов пограничного симпатического ствола. Внутри легких к источникам, участвующим в иннервации их кровеносного русла, присоединяются еще нервные волокна, проникающие в зачаток легких со стороны нервного аппарата передней кишки.

В зародышевом периоде (у эмбрионов 75—95 и 105 мм) строение нервных сплетений, размеры и строение самих мягкотных волокон

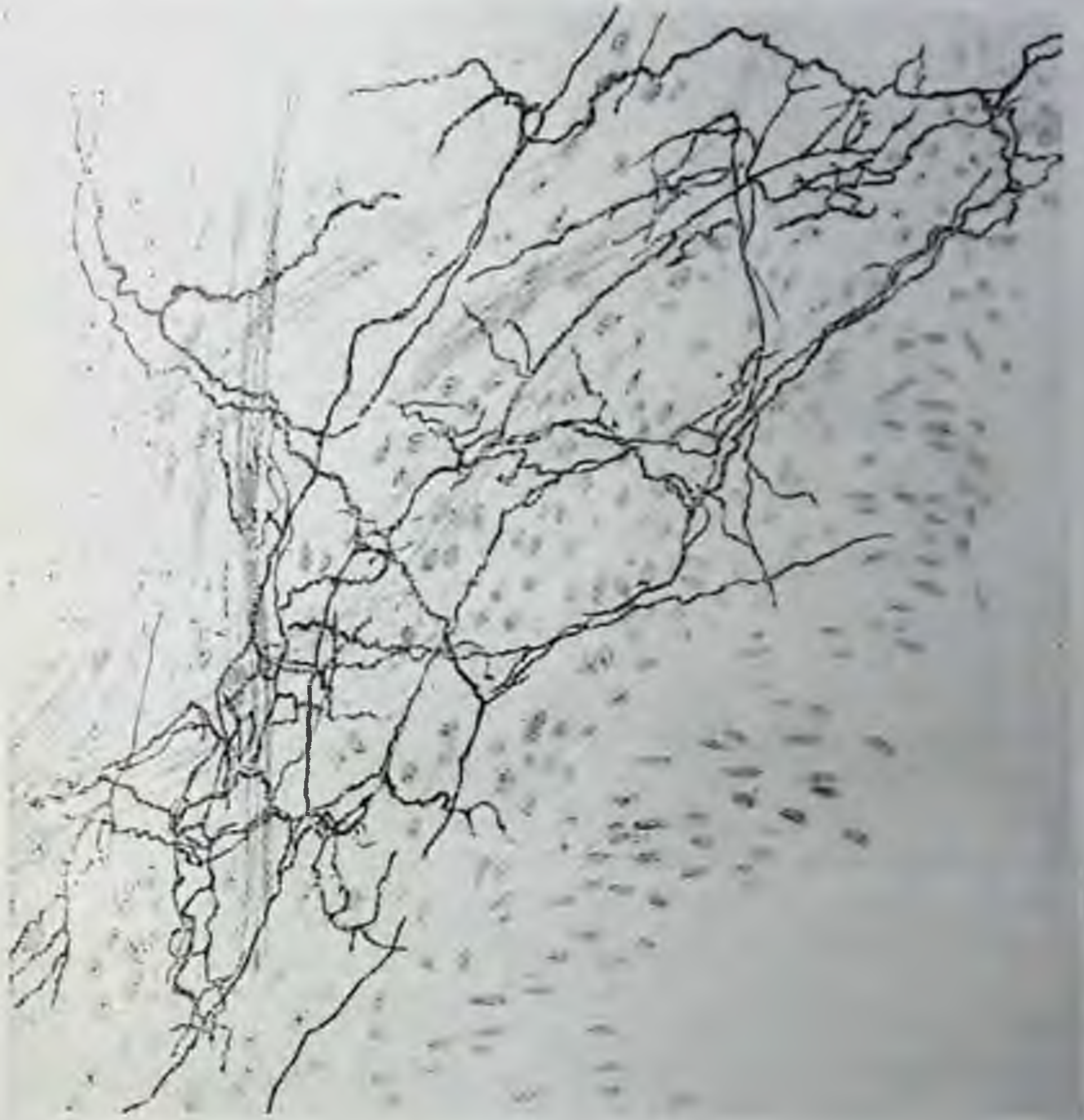


Рис. 111. Формирующиеся рецепторные аппараты в стенке одной из легочных вен котенка 5 суток после рождения (по В. В. Куприянову). Обработка по Кахаль-Фаворскому. Ок. 10, об. 40.

с типичными варикозностями по ходу, ветвления их как в стенке легочной артерии, так и легочных вен очень сходны между собой. Различить их не представляется возможным, что, вероятно, находится в связи с ролью этих сосудов в зародышевом кровообращении. Так же как и в стенке полых вен, окончания ветвящихся мягкотных волокон густо переплетаются, перекрывают друг друга, образуя рецепторные поля, где нетрудно обнаружить протоплазматические связи между ветвящимися волоконцами и в которых выделить «индивидуальные», изолированные друг от друга рецепторы не всегда удается.

Все, что мы писали выше, при анализе стадий развития рецепторного аппарата в стенке полых вен у кошки, вполне может быть отнесено и к обсуждению результатов исследований генеза чувствительных нервных окончаний в стенке легочных вен. Мы не будем этого повторять. В. В. Куприянов изучал не только легочные вены, но и развитие рецепторов в стенке легочной артерии и ее ветвей. Это дало ему возможность сопоставить процесс становления их нервных аппаратов и установить, что в зародышевом периоде строение их сходно. После рождения, в результате разницы путей дальнейшей дифференцировки легочной артерии и легочных вен,

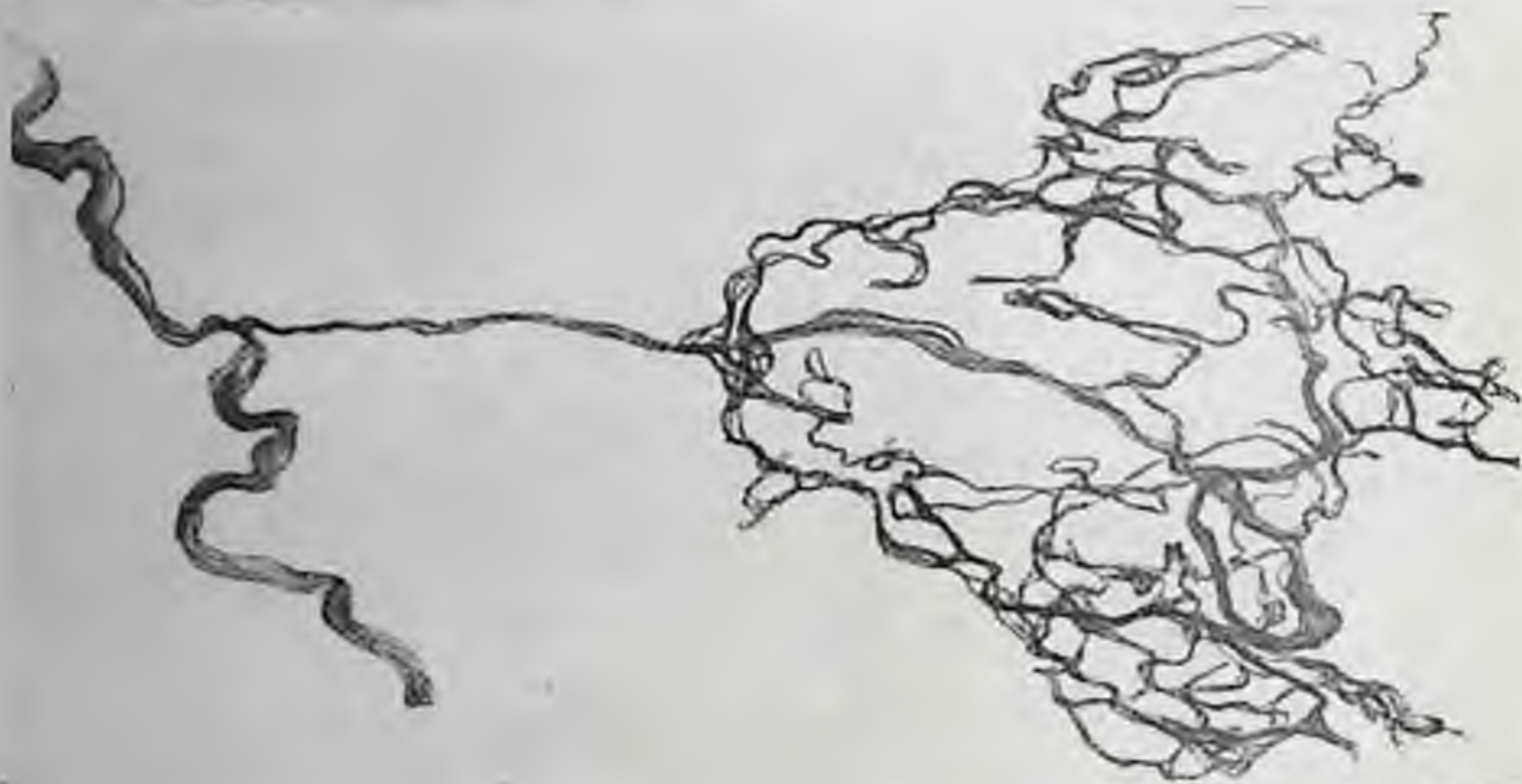


Рис. 112. Рецепторное окончание с ограниченным ветвлением в субэндотелии одной из легочных вен 3-месячного котенка (по В. В. Куприянову).  
Обработка по Кахаль-Фаворскому. Ок. 15, об. 90.

настают резкие отличия в их нервном аппарате, что соответствует изменению их функций, когда малый круг кровообращения вступает в действие.

Как видно, нервный аппарат стенки легочных вен как у человека, так и у кошки является уже сложившимся в первую половину утробного развития. Нервные сплетения в этой стадии располагаются преимущественно в наружном слое стенки сосуда, содержа в своем составе не только нервные волокна, но и молодые ганглиозные нервные клетки, элементы веноmotorной иннервации. Мякотные волокна, «выходящие» из пучков сплетения, погружаясь в глубь стенки вены до интимы, ветвятся. Они варикозны, веточки образующихся кустиков не заканчиваются типичными терминальными структурами в виде петелек и пуговок, их окончания имеют вид тончайших нитей, диффузно распространяющихся в толще стенки. Наиболее насыщены нервными окончаниями внутриперикардные отделы легочных вен, стенка которых в наружном ее слое особенно богата миокардной мускулатурой. Эмбриональный тип

строения рецепторного аппарата этих сосудов сохраняется на некоторое время и после рождения. Хотя функция сосудов резко изменяется, перестройка иннервационных механизмов, как видно, совершается не сразу. Только после рождения, в первые месяцы, начинается дифференцировка рецепторов, появляются компактные кустики. Они развиваются из части окончаний диффузной формы, путем их усложнения. Другая часть так и остается диффузной.

Переходим к описанию развития рецепторов в стенке вен воротной системы. После исследований, которые велись В. М. Гоудиновым, мы теперь располагаем и этим материалом. Объектом изучения служили препараты воротной вены 26 плодов человека обоего пола от 4 до 9 месяцев утробной жизни, а также трупов 30 детей от 1 месяца до 4 лет.

В. М. Гоудинову удалось отметить определенные особенности в строении как инкапсулированных, так и неинкапсулированных интерстициальных чувствительных нервных окончаний в стенке вен воротной системы в этом периоде. Инкапсулированные тельца Фатер-Пачини, которые еще Эйх находил в большом количестве в окружности воротной вены у новорожденных, в различных стадиях генеза характеризуются значительным развитием внутренней колбы по сравнению с тем, что имеется у взрослых. Эта особенность вообще свойственна молодым тельцам Фатер-Пачини, не только расположенным по стенкам различных сосудов. Наружная капсула их сравнительно тонка. «Входящее» в колбу волокно делится внутри ее на веточки, заканчивающиеся утолщениями в виде булав. Такой картины в тельцах у взрослых обычно не наблюдалось.

Среди инкапсулированных окончаний в стенках вен воротной системы встречаются и такие формы, которые у взрослых не обнаруживались. Нечто подобное мы видели в стенках поллой вены у человеческого плода. Тельца эти отличаются очень тонкой наружной капсулой, ограничивающей широкое пространство внутренней колбы, заполненное или гомогенным веществом, или крупными, круглыми, иногда овальными ядрами клеток типа гломусных. Среди клеток разветвляются тонкие нервные волокна — веточки мякотного волокна, «входящего» внутрь тельца.

Определение природы этих клеток устанавливается по сходству их с клеточными элементами каротидного гломуса, иннервация которого теперь хорошо изучена А. А. Смирновым, и тех множественных гломусоподобных образований, которые обнаружены В. В. Куприяновым в большом количестве в стенке легочной артерии и ее ветвей. Он рассматривает их как хеморецепторы. В адвентиции стенки воротной вены у плодов человека обнаруживались и другие формы подобных образований, представляющих собрания светлых, крупных или овальных клеток с ветвящимся среди них мякотным волокном. Скопления таких клеток окружены капилляром (рис. 113). Очень похожие образования находил в последнее время В. В. Гинзбург в стенке грудного лимфатического протока.

Т. А. Григорьева наблюдала подобные тельца в стенке грудной части аорты (1948).

Ненкапсулированные, свободные (или, по-нашему, интерстициальные) чувствительные нервные окончания, обнаруженные в стенке вен воротной системы у человеческого плода, отличаются



Рис. 113. Ненкапсулированный хеморецептор в глубоком слое адвентиции стенки воротной вены человека. Нервный аппарат окружен капиллярным «кольцом», происходящим из артериолы (внизу) и переходящим в венулу (вверху). Плод 140 мм длины (по В. М. Годину). Обработка по Кахалю. Ок. 10, об. 90.

однообразием. Мякотные волокна, ветвясь, образуют тончайшие нежные волоконца, варикозные, с пуговками на концах в виде «капелек» нейроплазмы, напоминающие колбы роста. Такие рецепторы наблюдаются в стенках полых и легочных вен. Картина их довольно сходна. Позже волокна или веточки этих кустиков переплетаются между собой настолько, что трудно бывает выделить из такого «сплетения» отдельные кустики (рис. 114).

Перестройка эмбриональных форм рецепторного аппарата в стенке вен воротной системы после рождения в связи с прекраще-

нием плацентарного кровообращения и началом функции легких и пищеварительной системы, а следовательно, и изменением кровообращения в печени наступает не сразу.

Инкапсулированные тельца новорожденных и детей по своему строению ближе к эмбриональным формам, чем к взрослым. Хотя наружная капсула их становится значительно толще и приобретает типичную картину «слоистости», внутренняя колба все еще сложна (рис. 115). Это вполне согласуется и с нашими наблюдениями в от-

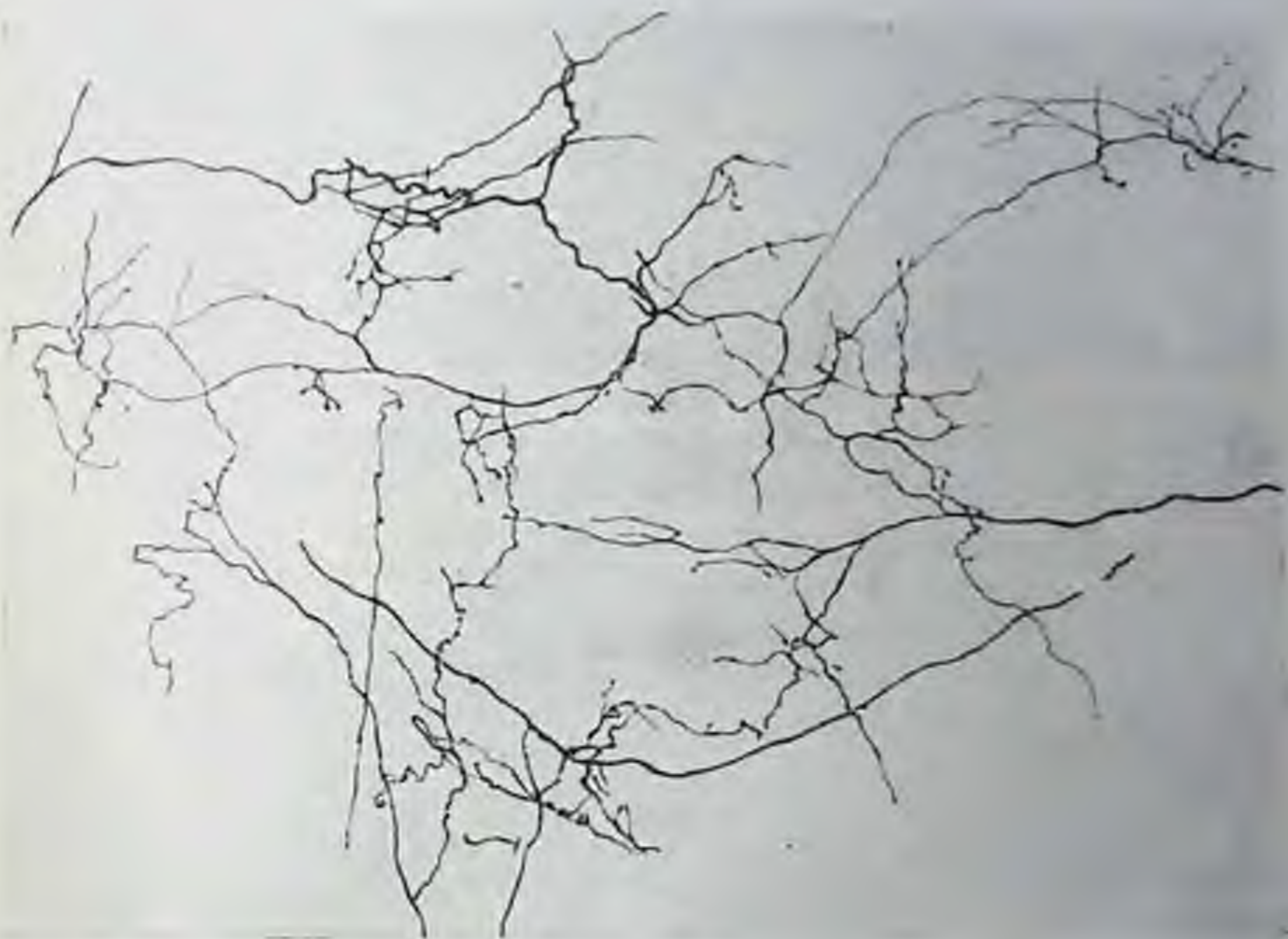


Рис. 114. Интерстициальные нервные окончания (типа сплетения) в стенке воротной вены человека. Плод 320 мм длины (по В. М. Годинову). Обработка по Кахалю. Ок. 10, об. 40.

ношении полых вен. Также не сразу перестраиваются и инкапсулированные окончания интерстициального типа. Совершается постепенный переход от «сетевидных» рецепторных аппаратов к отдельным окончаниям диффузного ветвления, свойственным этому отделу венозной системы (рис. 116).

Изучение рецепторного аппарата основных вен (полых, яремных, легочных и воротной)<sup>1</sup> в эмбриональной стадии их развития и после рождения показало: во-первых, однообразие их форм в зародышевом состоянии; свободные и инкапсулированные чувствительные окончания в этом периоде жизни человека и животных отличаются более

<sup>1</sup> Сведения о генезе рецепторов яремных вен, по данным Г. Ф. Малькова, мы уже сообщили в главе IV, вместе с изложением микроскопической анатомии афферентной иннервации этих сосудов.



Рис. 115. Тельце Фатер-Пачини в адвентиции воротной вены ребенка 1 года 1 месяца (по В. М. Годинову). Обработка по Кахалю. Ок. 10, об. 45.



Рис. 116. Рецепторное окончание в интима стенки правой ветви воротной вены человека у места вступления ее в вещество печени, у ворот. Ребенок 4 месяцев (по В. М. Годинову). Обработка по Кахалю. Ок. 15, об. 40.



простым строением; во-вторых, сходство в строении эмбриональных форм рецепторов в венах с рецепторами в артериях (по данным В. В. Куприянова) и, в-третьих, то, что перестройка рецепторных аппаратов после рождения совершается не сразу. У новорожденных и молодых животных аппараты сосудистой иннервации еще продолжают сохранять в себе эмбриональные черты строения (в отношении артерий это положение основывается на данных исследований А. А. Смирновым иннервации синокаротидной рефлексогенной зоны). Причины сходства в строении рецепторов всех изученных нами вен в зародышевом состоянии следует искать прежде всего в условиях эмбрионального кровообращения, в его особенностях.

Мы уже неоднократно, выступая в печати, касались этого вопроса, подчеркивая, что структурные особенности афферентной иннервации тех или иных сосудистых областей в организме обусловлены их функциональной специфичностью. Уровень давления в кровеносном русле различных систем организма, его колебания в разных сосудах и в разных стадиях развития, неодинаковый химизм крови в венах имеют, с нашей точки зрения, решающее значение. До нас подобную точку зрения высказывал Х. Нонидец, не располагая, однако, для этого достаточно убедительными данными, необходимыми для подобного рода утверждений.

Х. С. Коштоянц в своем руководстве по сравнительной физиологии (1940) уже обращал внимание на то, что у низших животных разница в венозном и артериальном давлениях не так выражена, как у млекопитающих. У зародышей уровень кровяного давления в венах близок к давлению в артериях. Х. С. Коштоянц объясняет это относительно широким диаметром капилляров. Кровь из артерий свободней поступает в венозное русло, не встречая препятствий в капиллярном русле, повышая этим давление в венах (тем самым как бы приближая его к артериальному). В. М. Годинов, основываясь на этих замечаниях Х. С. Коштоянца, полагает, что различия кровяного давления в артериях и венах у зародышей выражены меньше, чем у взрослого, следовательно, меньше должна быть разница и в строении их барорецепторов.

Нам кажется такое предположение вполне логичным. Разному давлению соответствуют и различия рецепторов. Сходство давления в сосудах обуславливает и сходные по своему строению барорецепторы. Таким образом, сходство в строении рецепторных аппаратов стенки различных вен у зародыша объясняется сходством уровней кровяного давления в них. После рождения, с наступлением новых физиологических условий, меняется кровяное давление в разных венах. Применительно к изменению их функций соответственно перестраиваются и барорецепторы. Одинаковые у зародыша, они становятся разными у взрослых. Такая гипотеза нам кажется плодотворной для дальнейших исследований в этой области. Только сопоставление между собой данных морфологии и физиологии позволяет, с одной стороны, найти объяснения особенностям сосудистых реакций у новорожденных, а с другой — понять то своеобразие

строения афферентных аппаратов, которое обнаруживается в эмбриональном периоде развития и после рождения по сравнению с их формами у взрослых.

Недавно (1957) опубликована статья С. П. Семенова о развитии рецепторов предсердия кошки в постэмбриональном периоде. Полностью подтверждая наши фактические данные, автор связывает процесс дифференцировки чувствительных нервных окончаний в предсердиях (по срокам) с прорезыванием зубов и половым созреванием.

Физиология эмбриональной жизни млекопитающих и тем более человека разработана еще слабо. Это объясняется трудностью изучения живого организма в утробном периоде. В связи с этим всякие эмбриологические исследования приобретают особенно важное значение. Мы еще вернемся к этому вопросу при окончательном сопоставлении результатов наших экспериментальных исследований с эмбриологическими.

---

## ГЛАВА VI

### СОСТОЯНИЕ НЕРВНОГО АППАРАТА СТЕНКИ ПОЛЫХ, ЛЕГОЧНЫХ И ВОРОТНОЙ ВЕН В ПЕРИОДЕ БЕРЕМЕННОСТИ И ПОСЛЕ РОДОВ У КОШКИ

Циклические изменения половой сферы женского организма существенно влияют на нервную систему. Своеобразие обмена веществ в этих состояниях, а следовательно, и химизм внутренней среды, вызывает перестройку рефлекторных отношений.

Из опытов Д. С. Фурсикова (1920—1922), например, известно, что беременность оказывает влияния на процессы как возбуждения, так и внутреннего торможения. Данные К. П. Кржишковского (1910), А. П. Николаева (1951), Г. А. Бакшта (цит. по Н. В. Оноприенко, 1955), М. А. Даниахий (1938), Н. Л. Гармашевой (1952) и др. убедительно свидетельствуют о том, что в периоде течки и беременности резко изменяются рефлекторные реакции со стороны разных систем организма.

Об извращенных рефлексах у беременных кошек при исследовании рецепции с лимфатических узлов писали в 1951 г. И. В. Сергеева и В. Н. Черниговский. Эти явления находятся в связи с изменениями гормональной деятельности яичников, плаценты, функций гипофиза и других инкреторных систем в этом периоде. Изменение гормонального состава крови в различных стадиях беременности (наличие прогестерона в начале ее и увеличение фолликулина и других эстрогенных веществ в конце беременности) обуславливает перестройку рефлекторных реакций не только со стороны половой сферы женщины, но также и сердечно-сосудистой системы. Наступают резкие изменения interoцепции (Н. Л. Гармашева, 1952; Э. Ш. Айрапетьянц, 1952; Э. Ш. Айрапетьянц и Е. Ф. Крыжановская, 1947; С. К. Гамбашидзе, 1952).

В. В. Сайкова (1955) считает, что «функциональные сдвиги в аппарате кровообращения у здоровых беременных довольно часто граничат с патологией». Н. Л. Гармашева (1952), например, полагает, что рефлекторные изменения дыхания и кровяного давления, которые наступали в опытах Е. Ф. Крыжановской после введения кошкам эстрогенных гормонов и прогестерона, вызываются раздражением хеморецепторов слизистой оболочки матки.

Однако никто до сих пор не дал описания строения хеморецепторов слизистой оболочки матки. Мы думаем, что изменения рефлекторных реакций вызываются перестройкой структуры рецепторов в стенке крупных сосудов. Ф. Д. Василенко (1956) на основании своих многочисленных физиологических опытов при изучении рефлексов с вен приходит к выводу, что у беременных животных возбудимость к раздражению этих сосудов понижается, особенно во второй половине беременности. Это полностью совпадает с нашими наблюдениями максимальной перестройки структуры рецепторных аппаратов в рефлексогенной зоне полых и легочных вен именно в этом периоде (см. стр. 218).

Н. И. Зазыбин (1945—1956), располагая богатым материалом по изучению реактивных свойств нервной системы, наступающих под влиянием действия различных химических и физических факторов, сообщает, что его учениками И. Т. Мильченко и Тимохиной замечены реактивные изменения большого числа мякотных нервных волокон в передней брюшной стенке и в стенке влагалища у беременных женщин; вегетативные нервные волокна в таких случаях оказываются устойчивыми. В. Н. Черниговский (1949), анализируя опыты С. К. Гамбашидзе, показавшей значительное усиление рефлекторных реакций матки у кошек в конце беременности, пишет, что «в этих опытах трудно предполагать морфологической перестройки интероцепторов и тем более центров. Конечно, речь идет об изменении реактивности тех и других». Между прочим, С. К. Гамбашидзе (1948), изучавшая рефлексы с половых органов у кошек, отмечает их различие в зависимости от того, какие животные брались для опыта — рожавшие или не рожавшие и, если беременные, то в какие периоды.

Однако Н. В. Оноприенко (1955) своими исследованиями как раз показывает, что при беременности происходит не только физиологическая перестройка организма, но и адекватные ей реактивные морфологические изменения нервных аппаратов стенки матки и влагалища. Они выражаются в повышенной аргирофилии толстых мякотных волокон и образованных ими чувствительных нервных окончаний, появлении на них варикозностей, натеков нейроплазмы; отмечается разрастание дендритов и т. п.

Мякотные волокна и их окончания (рецепторы) показывают явные признаки реактивного состояния. Н. В. Оноприенко, вводя кошкам эстрогенные гормоны (диметиловый эфир диэтилстильбестрола), показала, что этими опытами как бы воспроизводится состояние, сходное с беременностью, со всеми присущими ей признаками функциональной и морфологической перестройки матки и влагалища экспериментальных животных.

Задачи выяснения фармакодинамики некоторых гормональных препаратов, обладающих активными лечебными свойствами, вызвали в последнее время постановку серии специальных исследований, направленных к изучению действия синэстрола на функцию половой сферы и состояние ее нервного аппарата.

Так, О. В. Александровская (1955) исследовала состояние нервной ткани в стенках мочевого синуса у кошек после введения им 2% раствора синэстрола; контролем в этих опытах служили кошки в периоде диэструса. Эксперименты показали, что в результате многократных инъекций наступает расширение периневральных влагалищ в нервных сплетениях стенки синуса и наружных капсулах, встречающихся в этой области инкапсулированных нервных окончаний. Введение синэстрола беременным кошкам, особенно в послеродовом периоде, приводит к резкой аргирофилии толстых мякотных волокон, появлению неровностей на их поверхности, вздутий, образованию натеков нейроплазмы. Наиболее чувствительными оказываются рецепторные аппараты. Безмякотные волокна остаются в этих опытах интактными. Состояние раздражения нервных элементов сохраняется некоторое время и после родов. Оно характеризуется четкообразностью нервных волокон, фрагментацией их и прочими признаками реактивности.

Т. Л. Студенцова (1956), исследуя реакцию нервной ткани половых органов собаки на введение синэстрола, выяснила, что инъекция 1% масляного раствора синэстрола 10 щенкам в возрасте от 1 до 2 месяцев и 3 взрослым собакам вызывает у них аргирофилию нервных волокон и клеток в ганглиях половых органов, а также рецепторов стенки уретры. Продолжительное введение синэстрола приводит к значительному огрубению волокон, появлению варикозностей и шаров в области их рецепторных окончаний.

Было бы интересно во всех этих опытах выяснить влияние гормональных препаратов, в частности эстрогенных, на состояние структурных элементов нервной системы других органов, других систем, а не только половой сферы. Такие задачи не ставились предыдущими исследователями. Тем более остается открытым до сих пор и вопрос о том, изменяются ли при этом ткани центральной нервной системы? Представляется крайне важным выяснить, например, состояние межнейронных и нейрососудистых синаптических структур как наиболее реактивных частей нейрона. Кое-какие предварительные наблюдения в этом отношении у нас уже имеются (Б. А. Долго-Сабуров, В. В. Астахова, И. Д. Лев, М. В. Шепелев, 1956).<sup>1</sup>

На основании многочисленных экспериментально-морфологических исследований нашего коллектива (некоторые отрывочные данные имелись и ранее) мы теперь знаем (см. главу VII), что в результате изменения химизма внутренней среды организма (обмена веществ) при кислородной недостаточности, уремии, экспериментальной лихорадке, интоксикации при лучевой болезни и нарушении азотистого обмена в случаях экспериментальной обтурации воротной вены, в афферентном звене рефлекторной дуги, особенно в его периферической части, в рецепторах, наступают структурные реактивные изменения. Вследствие нарушения адсорбционных

<sup>1</sup> Тезисы докладов конференции АМН СССР, посвященной проблемам физиологии и патологии нервной системы, М., 1956.

свойств миелина и нейроплазмы и изменений проницаемости нервной мембраны наступает резкая аргирофилия нервной ткани, набухание нервных волокон, образование варикозностей типа шаров. Эти явления сопровождаются иногда выходом плазмы и миелина в окружающую ткань. Глыбки нейроплазмы, смешиваясь с тканевой жидкостью, уже теряют свойство повышенной окрашиваемости серебром и при импрегнации кажутся бледными.

Подобные картины (см. стр. 216) принципиально отличаются от явлений вторичной, уоллеровской дегенерации. Б. И. Лаврентьев и его сотрудники рассматривали эти явления как реактивные, наступающие в ответ на действие неадекватного раздражителя. В этих случаях гибели нейронов, как правило, не наступает, изменения структур обратимы, реакция нервной ткани на различные раздражения довольно однообразна.

Оказывается, что любые изменения в обмене веществ, гесп. в химизме внутренней среды, даже в физиологических условиях, например при беременности, когда наступают сдвиги в гормональном балансе организма, вызывают довольно однотипную реакцию.

Морфологические исследования реактивных изменений периферической нервной системы беременных животных касались до сего времени исключительно половой сферы. Указания на то, что в периоде беременности наступают существенные изменения в функциях различных систем организма, в том числе и в деятельности сердца и сосудов, казалось бы, давно уже должны послужить поводом к постановке специальных работ в этом направлении. Диссертация Н. В. Оноприенко (1955) и статьи О. В. Александровской (1955) и Т. Л. Студенцовой (1956), на которые мы ссылались, посвящены узкому вопросу, ограничивая предмет исследования только органами половой системы. Авторы, изучавшие реактивные явления в периферической нервной системе половых органов у беременных, считали основной причиной их изменение гормонального баланса крови. Механизм действия объяснялся гуморальным путем. Однако имеются и другие мнения. Так, Т. В. Крестинская (1952), обнаружив повышение аргирофилии афферентных нервных волокон и их окончаний в паренхиме молочной железы у морских свинок в периоде беременности, полагает, что наступающее при этом реактивное состояние рецепторов происходит в результате функциональных изменений самой молочной железы под влиянием импульсов из центральной нервной системы.

Используя для исследований иннервации вен различных животных, в том числе и беременных, мы (Б. А. Долго-Сабуров, 1952) обратили внимание на существенные особенности в строении их нервных аппаратов. Эти наблюдения и побудили нас специально заняться данным вопросом. Материалы, которыми мы располагаем в настоящее время,<sup>1</sup> основаны на изучении полых, легочных и во-

<sup>1</sup> Предварительные наблюдения опубликованы мною в Архиве анатомии, гистологии и эмбриологии, 6, 1952.

ротной вен от 34 кошек разных сроков беременности и после родов до 60 суток (см. таблицу). Объектом исследований у всех этих животных служили устьевые отделы полых и легочных вен, воротная вена; у некоторых кошек брались также кусочки из стенки предсердий (у 2 кошек), кроме того, исследовалась стенка каротидного синуса. У 20 из 34 животных были взяты еще дополнительно спинальные ганглии шейных и грудных сегментов и узловатые ганглии блуждающих нервов. Нервный аппарат стенки сосудов обрабатывался, как обычно (импрегнация серебром по Кахалю, Бильшовскому-Грос и Рэнсону). Для выяснения состояния тел чувствительных нейронов упомянутых выше узлов пользовались окраской серий срезом по Нисслию.

Когда взят материал	Количество животных
1-я половина беременности . . . . .	3
2-я » » . . . . .	13
После родов в течение 1-х суток . . .	12
» » » » месяца . . . . .	3
» » спустя 49 суток . . . . .	1
» » » 52 » . . . . .	1
» » » 60 » . . . . .	1

У всех исследованных животных хорошо выявлялись все компоненты нервных сплетений стенки интересующих нас сосудов. Отлично импрегнировались мякотные и безмякотные волокна, погруженные в шванновский плазмодий, были обнаружены ганглиозные клетки с образованными на их поверхности перицеллюлярными сплетениями, а также все формы уже описанных рецепторных аппаратов.

При анализе материала мы сразу обратили внимание на особенности импрегнации нервной ткани стенки вен беременных кошек. Препараты, полученные от животных, находившихся в первой половине беременности (с зародышами длиной от 30 до 60 мм), отличались в общем более слабой импрегнацией. Создавалось впечатление, что имелись какие-то причины, мешающие нормальной импрегнации тканей, фиксированных обычным способом для последующей обработки методами серебрения. Н. В. Оноприенко также отмечает плохую восприимчивость серебра нервными клетками и волокнами в сплетениях стенки матки и влагалища у кошек в начале беременности. Считают, что причиной этого является наличие в крови у таких животных большого количества прогестерона, как видно, понижающего аргирофильные свойства нервной ткани. Эти очень интересные замечания могут объяснить нередко встречающиеся помехи в методике.

Исследователи, занимающиеся гистологией нервной системы, хорошо знают, какими трудами достигаются навыки успешной импрегнации нервной ткани серебром. Сколько существует методик

импрегнации, столько предложено и их модификаций, основанных на опыте различных авторов. Нередко удаchi зависят от чисто случайных сочетаний приемов методики, в которые каждый автор вносит свои усовершенствования, чаще эмпирические.

Попытки научных обоснований различных модификаций того или иного способа импрегнации затрудняются тем, что мы имеем здесь дело со сложным химическим процессом. Кажалось бы, мы точно знаем состав применяемых реагентов, но, вместе с тем, остается совершенно неизвестным химизм внутренней среды организма животного в период взятия от него материала, рН его крови, альбу-



Рис. 117. Деформированные рецепторные волокна в стенке легочных вен кошки. Ранняя беременность — эмбрион 30 мм длины (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Увелич. в 480 раз. Фото.

мино-глобулиновый коэффициент плазмы и т. д. Теперь необходимо еще учитывать и гормональный баланс крови, который, как оказывается, также имеет существеннейшее значение для окраски нервной ткани.

На ранних стадиях беременности, во всяком случае в ее первой половине, даже при сравнительно слабой импрегнации, нам все же удавалось установить начальные картины реактивного состояния рецепторных аппаратов. Ярче они обнаруживались среди мякотных волокон в стенке легочных и полых вен. Эти явления выражались в огрубении волокон, появлении варикозностей (рис. 117), иногда достигающих формы шаров довольно значительного размера.

Не входя в детали описания реактивных изменений афферентных аппаратов в стенке полых и легочных вен у кошек в течение в с е х стадий беременности, мы должны, однако, отметить определенную закономерность в нарастании степени реакции, достигающей выс-



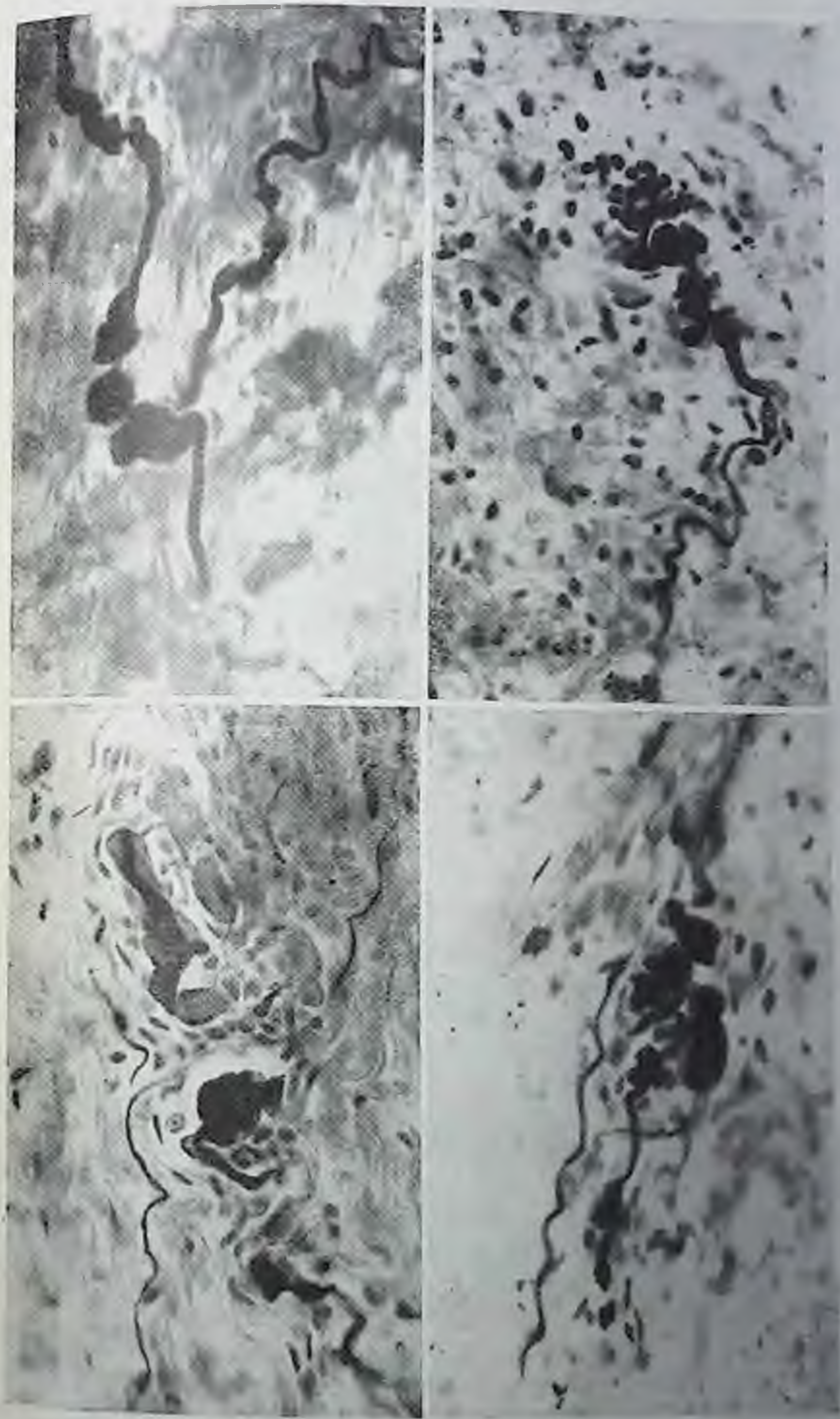


Рис. 118. Реактивно измененные рецепторные аппараты в стенке легочных вен кошек (вторая половина беременности). Колбовидные утолщения в области «культи» рецепторного волокна (регенерация!).  
По Б. А. Долго-Сабурову. Обработка по Бильшовскому-Грос. Увелич. в 400 раз. Фото.

шего развития к концу беременности, когда количество фолликулина в крови становится максимальным (рис. 118, 119).

Если в начале беременности картины раздражения афферентных волокон встречались редко, то, начиная со второй половины ее и до конца, «приводящие» волокна рецепторов, особенно в их претерминальной части, претерпевают резкие реактивные изменения со всеми их типичными признаками (см. ниже); деформировались и сами рецепторы, вплоть до их распада (рис. 120). Такой



Рис. 119. Реактивные изменения рецепторных аппаратов в стенке задней полый вены кошки (вторая половина беременности). Полный распад окончания, на месте которого видны только ядра вспомогательных клеток (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Увелич. в 400 раз. Фото.

перестройке подвергались, как видно из прилагаемых фотографий, рецепторные аппараты стенок полых и легочных вен при их впадении в предсердия. Изменения обнаруживались и в одиночных толстых мякотных волокнах в составе нервных сплетений стенки воротной вены (рис. 121). На образованные ими рецепторы такие изменения, однако, не распространялись; типичные по своей форме диффузные разветвления, оставались интактными. Мы ни у одного животного не обнаруживали каких-либо изменений со стороны чувствительных нервных окончаний в стенке этой вены.

После родов в течение суток и позже еще можно было в ряде препаратов наблюдать картины резкого реактивного состояния рецепторов. Спустя 3 недели, обнаруживаются остаточные явления раздражения, начинающие затухать. В этот период обращало на себя внимание наличие в стенке полых и легочных вен большого

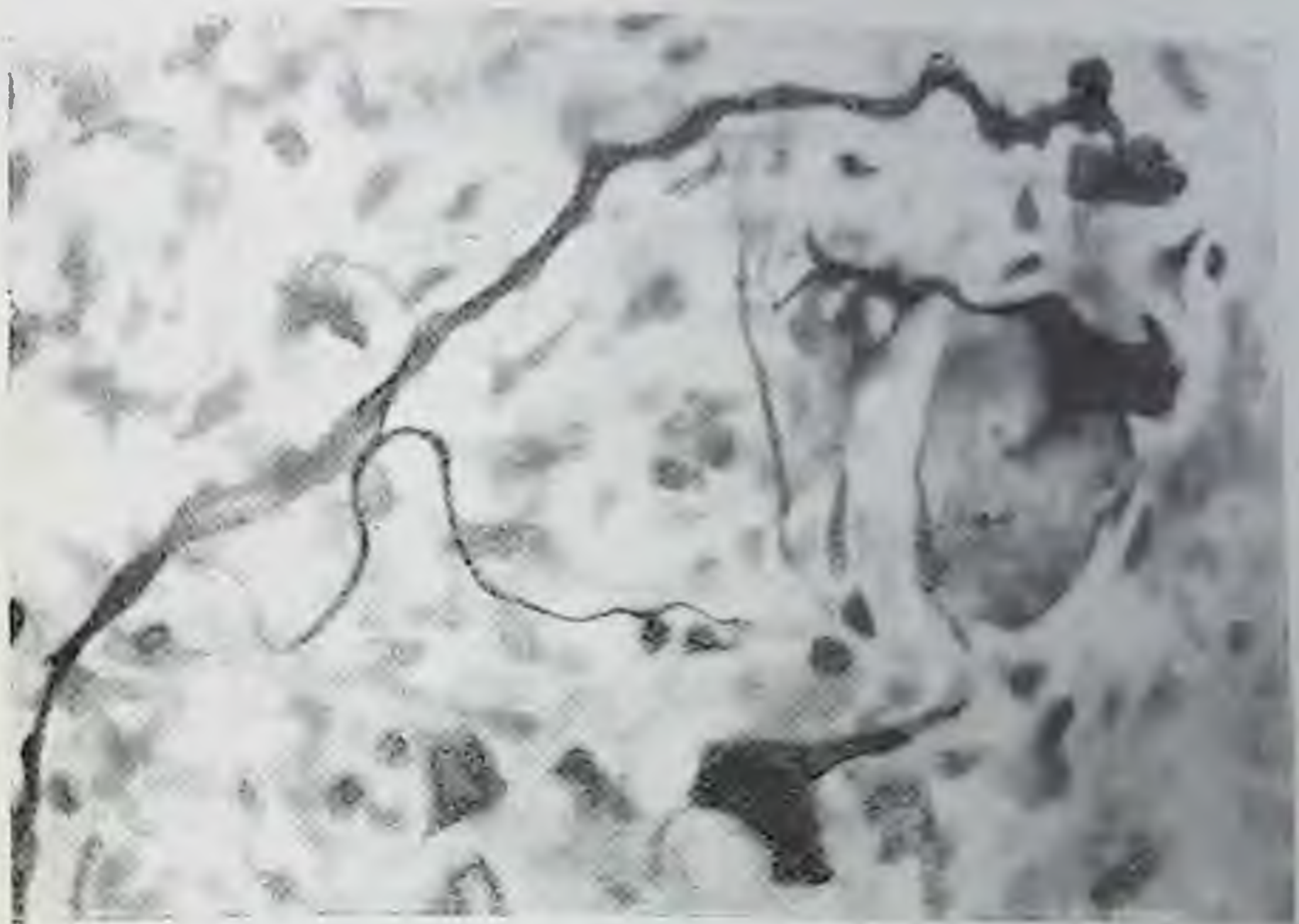


Рис. 120. Резкая деформация рецепторов в стенке передней полой вены беременной кошки (вторая половина беременности). По Б. А. Долго-Сабурову. Обработка по Бильшовскому-Грос. Увелич. в 400 раз. Фото. Видны бледные «шары» в результате изменения нейроплазмы.



Рис. 121. Гипертрофия мякотного волокна из нервного сплетения в стенке воротной вены беременной кошки (конец беременности). Длина эмбриона 130 мм (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Увелич. в 480 раз. Фото.

числа очень нежных кустиков, напоминающих рецепторы эмбриональных периодов развития. Мы склонны рассматривать эти картины как явления регенерации с образованием молодых форм чувствительных нервных окончаний в стенке указанных сосудов (рис. 122).

В докладе на Всесоюзной конференции патологоанатомов в Ленинграде (4/VII 1954) мы уже имели случай продемонстрировать такие молодые рецепторы, действительно напоминающие собой эмбриональные формы чувствительных нервных окончаний, раз-



Рис. 122. Регенерация чувствительного нервного окончания в стенке одной из легочных вен кошки. Материал взят в течение суток после родов. Рост молодых волокон из «культи» рецепторного волокна (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Кахалю «Д». Ок. 15, об. 40.

вившиеся в результате разрастания «культурей» афферентных волокон, оставшихся после распада рецепторов. Аналогичные картины мы наблюдали у кошек, перенесших стеноз с последующей полной обтурацией ствола воротной вены.

В. В. Астахова (1957) также обнаруживала регенерацию чувствительных нервных окончаний в области этих же рефлексогенных зон венозного русла у кошек, перенесших экспериментальную лихорадку. Регенерация рецепторов после их распада, наступившего в результате резких реактивных изменений, как видно, явление реальное. Его следует рассматривать как следствие перестройки афферентного звена рефлекторной дуги (чувствительного нейрона) под влиянием действия неадекватного раздражителя. В процессе беременности эти явления обусловлены физиологически. Афферентные аппараты, можно сказать, подвергаются перестройке

(«ауторецепторотомии», по В. В. Астаховой) в результате приспособления к новым условиям существования (ср. с «аутоневротомией», по Н. И. Зазыбину).

Динамику реактивных изменений рецепторных аппаратов стенки полых и легочных вен у кошек во время беременности и в различные сроки после родов можно было бы изобразить на параболической кривой, верхушка которой приходится на 2-ю половину беременности, а начало и конец подъема относятся к периоду ранней беременности и после родов, начиная с 10 суток до 2 месяцев.

Состояние афферентных нервных волокон и их окончаний в конце беременности полностью соответствует картинам тех изме-



Рис. 123. Неизмененный рецепторный аппарат в стенке воротной вены беременной кошки (вторая половина беременности). По Б. А. Долго-Сабурову. Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40.

нений, которые наблюдала Н. В. Оноприенко в нервном аппарате матки и влагалища беременных кошек, а также у экспериментальных животных, наступающих под влиянием действия фолликулина (в инъекциях).

В наших случаях явления реактивного состояния были выражены гораздо резче, они касались преимущественно чувствительных нервных окончаний волокон бульбарного происхождения, реакция которых выражается особенно ярко при почти ареактивности рецепторов спинального происхождения (рис. 123). Последнее, не показывая явных признаков типичных реактивных изменений, все же импрегнировались лучше по сравнению с нормой.

Реактивным изменениям подвергались не только нервные окончания и образующие их мягкотные волокна, но также в значительной мере реагировали и вспомогательные клетки в области рецептора: количество их увеличивается, они становятся заметнее. На всех препаратах, изученных нами, мы ни в одном из них не обнаружили каких-либо изменений со стороны эфферентного звена, т. е. мягкотных преганглионарных волокон и образованных ими перичес-

люлярных аппаратов, а также ганглиозных клеток и образованных их отростками постганглионарных безмякотных волокон.

В стенке вен у беременных кошек мы, как всегда, обнаруживали богатые сплетения тончайших вегетативных безмякотных нервных волокон по ходу ее сосудов (*nervi vasorum vasorum*). Они также не показывали изменений на протяжении всего периода беременности.

Уже отмечалось, что рецепторные волокна внутри стенки воротной вены при интактных окончаниях почти на всех стадиях беременности находились в состоянии реактивного раздражения (гипертрофированы, деформированы). Аfferентные аппараты вен воротной системы считаются малореактивными. Это наблюдали и В. М. Годинов в опытах с кислородной недостаточностью, и В. В. Астахова — с экспериментальной лихорадкой. Возможно, эстрогенные вещества представляют специфические для организма агенты и потому вызывают реакцию даже более устойчивых аfferентных волокон стенки воротной вены.

Резко выраженная деформация рецепторов, как мы наблюдали в конце беременности, в дальнейшем развитии этого состояния заканчивается распадом некоторых из них на отдельные глыбки, слабо импрегнирующиеся серебром, с резко выраженными вокруг них ядрами вспомогательных клеток. «Культия» аfferентного волокна оказывается погруженной в группу этих клеток — все, что остается на месте бывшего рецептора (после «ауторецепторотомии»). После родов такие картины наблюдались чаще. Позже обнаруживается регенерация окончания, свидетельствующая о восстановлении всего аппарата в целом. Описываемое нами явление возможно рассматривать как своего рода физиологическую травму чувствительного нейрона, в результате которой наступает распад его периферического отростка с последующей регенерацией.

Особо интересным представлялось исследовать состояние тел чувствительных нейронов, периферические части которых (рецепторы) подвергались столь резким изменениям вплоть до распада. Для выяснения этого у некоторых беременных кошек брались узловатые ганглии обоих блуждающих нервов; непрерывные серии срезов их окрашивались по Ниссию, просматривался каждый срез. Ни в одном из них не было обнаружено таких изменений нервных клеток, которые бы свидетельствовали о патологическом, необратимом их состоянии. Отмечались признаки «первичного раздражения», по Ниссию. Мы не склонны считать патогномичными, например, такие явления, как перераспределение зерен хроматофильного вещества или периферическое смещение ядра, которое, кстати, наблюдалось нами очень часто (рис. 124).

В организме беременных, как мы знаем, происходит перестройка внутренней среды, изменяются обмен веществ, химизм тканей, гормональный баланс крови. Приспосабливаясь к новым условиям существования, реагирует и нервная система, в частности аfferентные нейроны, особенно их окончания, рецепторы, как наиболее

чувствительные части. Ранее в отношении рецепторов сосудов соответствующих морфологических доказательств представлено не было. Высказывались мнения о том, что изменения рецепторного аппарата в таких случаях являются якобы не чем иным, как картиной уоллеровского перерождения, наступающего, как известно, вторично, после гибели нервной клетки или перерыва волокна. Думать так значит признать, что нервная система женского организма в

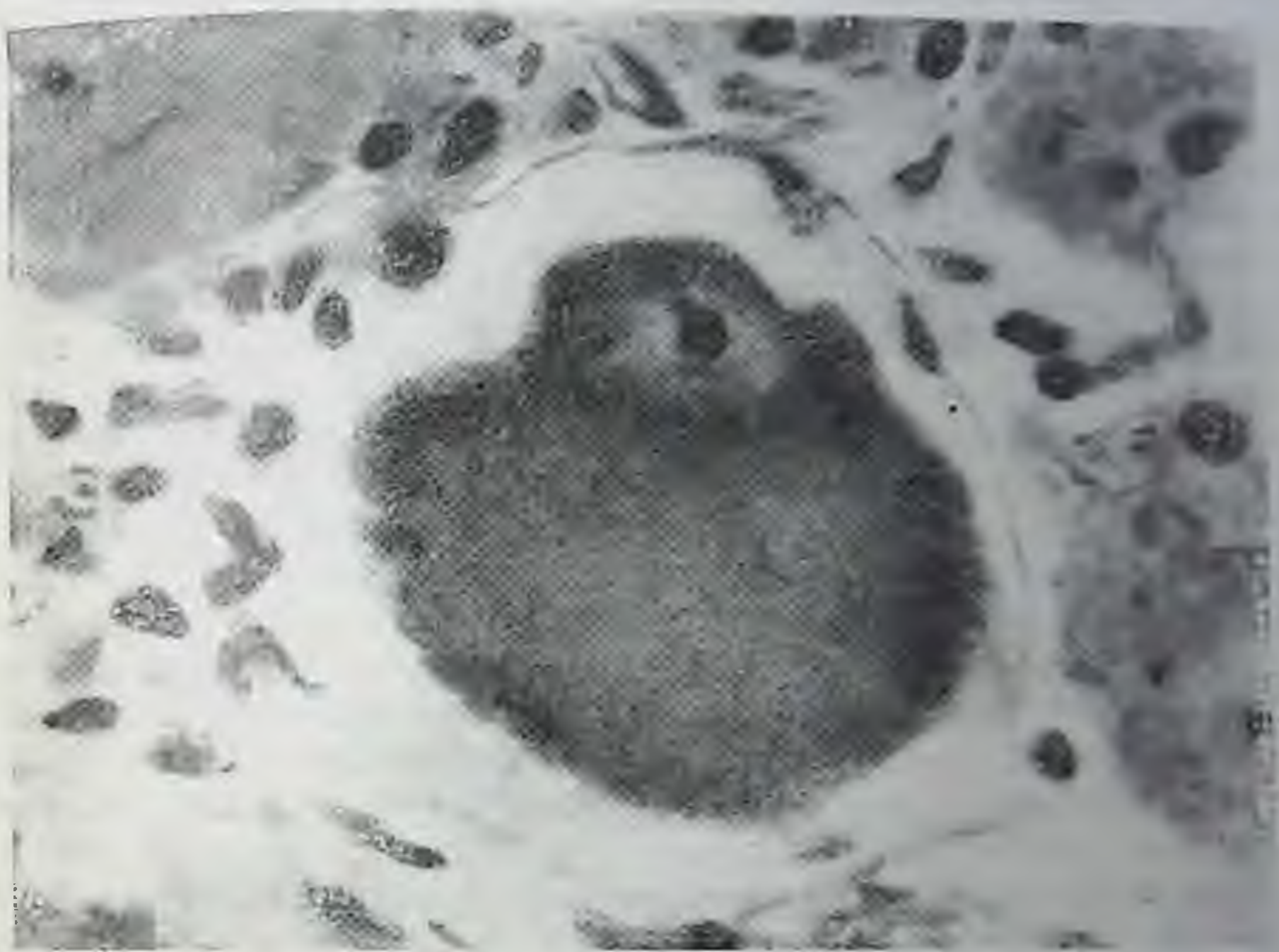


Рис. 124. Нервная клетка из узловатого ганглия блуждающего нерва со смещенным к периферии ядром (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Нисслию. Увелич. в 400 раз. Фото.

периоде беременности теряет огромное количество нервных клеток. Такой вывод был бы абсурден.

Итак, нашими исследованиями установлены реактивные изменения в рецепторном аппарате стенки полых и легочных вен в их устьевых отделах, а также отдельных рецепторных волокон и в стенке воротной вены у беременных кошек, наиболее выраженные в конце беременности. Эти наблюдения вполне согласуются с данными Н. И. Зазыбина и его сотрудников (И. Т. Мильченко и Тимохиной), показавших реактивные изменения мякотных нервных волокон в передней брюшной стенке беременных женщин, а также с выводами работы Н. В. Оноприенко, которая обнаруживала подобные явления в нервных сплетениях матки и влагалища при беременности. Наши наблюдения полностью подтверждают и результаты исследований О. В. Александровской и Т. Л. Студенцовой, эксперимен-

тально изучавших действие эстрогенных веществ на структуру нервных аппаратов половой системы, хотя объекты наших исследований (рецепторы сосудов) были различны.

Реактивные изменения рецепторного аппарата сосудов у беременных, как и при действии искусственно вводимых в организм самки эстрогенных веществ, как видно, не представляются специфическими. Морфологическая картина этих изменений аналогична той, которую мы наблюдали в условиях экспериментальной патологии (см. главу VII).

Реакция раздражения в первую очередь обнаруживается со стороны претерминальных волокон рецепторных аппаратов, и уже только затем начинается деформация самих окончаний вплоть до распада некоторых из них. Процесс изменений идет в обратном порядке тому, что наблюдается обычно при уоллеровской дегенерации, принципиально отличаясь от нее. Последняя, как известно, начинается прежде всего повышением аргирофилии окончания с последующим его распадом (отрыв колечек, петелек). Далее наступает гипертрофия «приводящего» волокна, образование варикозностей, вакуолизация и фрагментация. Дегенерация в этих случаях распространяется от периферии к центру, от окончания (синапса) как более чувствительной части нейрона центростремительно по волокну. Изменение волокна в случаях реактивного раздражения (а не уоллеровского перерождения!), как мы видим, выражается сначала в резкой деформации прежде всего его претерминальной части, в образовании натеков нейроплазмы, глыб типа шаров. Вследствие изменений проницаемости неврилеммы, нейроплазма, перемещиваясь с мякотью волокна, «изливается» в окружающую ткань, теряя способность импрегнироваться серебром. Поэтому часто такие «шары» кажутся бледными (см. рис. 120), чего не наблюдается при уоллеровской дегенерации.

Нервная ткань, как мы убедились, однотипно реагирует на разные изменения в обмене веществ, если, конечно, последние не ведут к необратимым процессам, к гибели нейронов. Процесс реактивных изменений обратим. Распад рецепторов наступает в условиях длительного воздействия химического раздражителя (например при беременности — действие избыточного количества фолликулина или каких-либо других сильнодействующих веществ в случаях экспериментальной патологии). Процесс заканчивается регенерацией окончания, что, естественно, может быть только при условии сохранения тела нейрона. Реакцию окончания следует рассматривать как реакцию части целого, т. е. всего чувствительного нейрона, происходящую на общем фоне изменений функционального состояния всей нервной системы.

Перестройка рецепторов в области сосудистых рефлексогенных зон у беременных может объяснить те особенности рефлексорных отношений в их сердечно-сосудистой системе, которые иногда бывают резко выражены, достигая степени расстройств деятельности сердца и сосудов (патология беременных).



Нам кажется, что приведенные факты представляют не только частный интерес в проблеме реакции нервной системы при беременности.

Дальнейшее развитие работы в этом направлении может пролить свет на истинную природу механизма гормональных взаимодействий в организме, заставив по-новому понимать эти явления как опосредованные чувствительными нервными окончаниями, пронизывающими все органы и ткани. По нашему мнению, здесь открываются широкие возможности не только для объяснения эндокринных влияний в организме и изыскания фармакологических воздействий при их нарушениях, но и более широкие перспективы для экспериментальной терапии различных расстройств рефлекторных отношений.

---

## ГЛАВА VII

### РЕАКТИВНОСТЬ РЕЦЕПТОРНЫХ АППАРАТОВ ПОЛЫХ И ЛЕГОЧНЫХ ВЕН В РАЗЛИЧНЫХ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ. НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПАТОЛОГИИ РЕЦЕПТОРОВ СТЕНКИ ВЕН У ЧЕЛОВЕКА

Условия существования организмов являются ведущими в формировании функций нервной системы, включая и высшую нервную деятельность, т. е. психику. Внешнее возбуждение всегда является первоначальной причиной всякого поступка (И. М. Сеченов). Первыми воспринимают всевозможные раздражения внешней и внутренней среды в организме периферические окончания чувствительных нейронов (рецепторы), начальные звенья рефлекторной дуги. Понятно, что изучать их свойства во всей широте современных биологических представлений без учета условий существования организма как целого невозможно.

Стремясь как можно шире распространить влияние нервной системы на все стороны жизни организма, И. П. Павлов придавал особое значение роли ее афферентного звена. Считая рефлекс основным нервным явлением в жизни сложного организма, он подчеркивал, что «при помощи его (рефлекса) устанавливается постоянное, правильное и точное соотношение целого организма с окружающими условиями. Исходный же пункт рефлекса составляет раздражение периферических окончаний центростремительных нервов»<sup>1</sup>. От действия различных раздражителей на эти окончания, составляющие в общем широкое по своей площади рецепторное поле, зависит состояние функций организма.

Мысли великого физиолога, придававшего огромное значение афферентной иннервации органов, афферентным нервным аппаратам, весьма лабильным и реактивным, играющим огромную роль в эволюции организма, ибо они первыми принимают на себя воздействие различных раздражителей, включая и патогенные, вполне соответствуют принципам передовой медицинской науки, признающей рефлекторную теорию ведущей в объяснении механизмов патологических реакций.

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Полное собрание трудов, I, 1940, стр. 324.

В морфологии не только у нас, но и за рубежом успешно реализуются задачи решительного сближения с физиологией, патологией и практической медициной для достижения наибольшего единства теории с практикой<sup>1</sup>.

Изменения условий существования организма неизбежно приводят к преобразованиям его физиологических отношений, к развитию соответствующих приспособительных структур. Эксперимент, применяемый как метод изучения строения организмов, позволяя направленно изменять условия жизнедеятельности, служит прекрасным средством для выявления его пластичности, способности перестраиваться не только функционально, но и структурно в ответ на действие новых факторов. Например, исследования коллатерального кровообращения в условиях экспериментальной травмы сосудов у животных, с применением различных методов нарушения кровотока, от простого наложения лигатуры до тотального иссечения крупных артерий и вен, показывают изумительную приспособляемость сердечно-сосудистой системы, огромную пластичность сосудов-коллатералей. Создавая экспериментально-биологические модели, мы получаем возможность выявить потенциальные свойства структур, причем в динамике. Таких результатов не удавалось достичь старыми методами описательной анатомии, позволяющей лишь детально констатировать структуры в их статическом состоянии.

Проблема пластичности сердечно-сосудистой системы, при разработке которой ставятся задачи изучения компенсаторных свойств и приспособляемости сердца и сосудов, не может быть разрешена в полной мере без выяснения нервной регуляции их деятельности. Необходимо иметь в виду, что сердце и сосуды недостаточно рассматривать только как объект эффекторных влияний со стороны нервной системы. Сосуды — кровеносные и лимфатические — вместе с органами кроветворения и лимфопоэза (система крови, по В. Н. Черниговскому), как теперь установлено, не только физиологически, но и морфологически являются обширным рефлексогенным полем. В нем, как мы видели на примере рассмотренных отделов венозного русла, располагается масса рецепторных аппаратов, раздражение которых обуславливает мощную импульсацию в центральную нервную систему. Все это — начало огромной сферы рефлекторной деятельности здорового и больного организма, необъятная область внутренней рецепции, значение которой в происхождении многообразных патологических реакций трудно переоценить. Вот почему внимание современной биологии и медицины так приковано сейчас к проблемам interoцепции, разработка которых уже дает ощутимые результаты не только в объяснении механизма различных патологических процессов у человека, но и в выборе средств и методов лечения ряда заболеваний (гипертоническая и язвенная бо-

<sup>1</sup> VI-e Congrès Fédératif International d'Anatomie, Paris, 25—30 Juillet 1955, Masson et Cie; A. Giroud et A. Delmas, то же, Presse médicale, N 81, 1955.

лезии и многие другие расстройства кортико-висцеральных взаимоотношений — Г. Ф. Лауг, А. Л. Мясников, К. М. Быков и И. Т. Курцин, О. Л. Гордон и др.).

Во всех физиологических работах, показывающих огромную роль нервной системы в регуляции всех процессов здорового и больного организма, красной нитью проходит утверждение необходимости сочетать изучение патогенеза различных заболеваний у человека с созданием соответствующих экспериментально-биологических моделей на животных. Такая постановка вопроса поможет не только понять с позиции нервизма механизмы патологических реакций, но и управлять процессами выздоровления больного организма.

Любой предмет физиологии невозможно изучить без привлечения морфологических приемов исследования. В частности это касается и раскрытия функциональных и структурных особенностей тех регуляторных нервных механизмов, которые обеспечивают рецепцию со стороны внутренней среды организма и посылают далее эти раздражения в центральную нервную систему.

Разрешая проблемы интероцепции (включая и рецепцию сосудов), необходимо принимать во внимание влияния внешней среды и все возможные нарушения взаимных отношений внутри организма, все условия и особенности его существования в различные периоды жизни. Только учет всех этих обстоятельств позволяет понять такие явления, как, например, различия интероцепции со стороны желудка при сытом или голодном состоянии (опыты И. Н. Лапинского из лаборатории В. Н. Черниговского) или, например, объяснить извращение рефлексов при беременности (исследования И. В. Сергеевой и В. Н. Черниговского). Понять различные физиологические особенности в деятельности анализаторов значит познать структуру самих анализаторов, их реактивность и пластичность. Разобраться в природе всех этих явлений помогут те работы в области экспериментальной патологии с применением детального гистологического анализа, результаты которых и служат предметом содержания настоящей главы.

Рецепторы, образованные периферическими разветвлениями протоплазматических отростков чувствительных нейронов, по современным представлениям являются наиболее лабильной частью протоплазмы, реактивно отвечающей на различные воздействия внутренней и внешней среды организма. Последнее десятилетие принесло очень много доказательств в пользу того, что дендриты как образования протоплазмы действительно являются реактивнейшими и наиболее ранимыми частями нейрона. Недаром такие нервные клетки коры полушарий большого мозга человека, как пирамидные, обладающие высокой степенью дифференцировки и реактивности, имеют и наибольшее количество богато разветвленных дендритов (Г. И. Поляков, 1953).

Давно уже показано старыми работами блестящей плеяды учеников С. С. Корсакова и В. М. Бехтерева (С. А. Суханов, Ф. Чар-

нецкий, Ф. Е. Рыбаков, И. И. Иванов, Т. И. Гейер, М. Т. Стефановская и др.), а в настоящее время подтверждено трудами С. А. Саркисова, Г. И. Полякова, А. Д. Зурабашвили с Б. Р. Нанейшвили, что нейроны головного и спинного мозга в ответ на действие различных раздражителей реагируют в первую очередь структурными изменениями концевых разветвлений своих дендритов. Те же заключения мы можем сделать и в отношении чувствительных нейронов спинальных узлов и гомологичных им ганглиев головных нервов. Процесс структурных изменений, определяемых гистологически, начинается на периферии, распространяясь к телу клетки (см. стр. 224).

А. Д. Зурабашвили, установив, что действие электроанаркоза далеко не безразлично для состояния нейронов, показал, что первыми на действие электрического тока реагируют протоплазматические отростки. При этом «острые дегенеративные изменения их улавливаются тогда, когда клеточное тело и ядро еще не обнаруживают патоморфологических сдвигов» (А. Д. Зурабашвили, 1951). Выяснение биологического значения всевозможных синаптических структур в измененных условиях существования организма, особенно в патологических процессах, относится, конечно, не только к межнейронным аппаратам связи, но не в меньшей степени и к нейротканевым синапсам, посредством которых нервная система распространяет свои влияния на ткани организма и в свою очередь получает информацию со стороны последних. Я имею в виду периферические аппараты связи как эффекторной, так и рецепторной иннервации.

Реакцию чувствительных нервных окончаний в патологических условиях у человека неоднократно наблюдали Б. И. Лаврентьев и его ученики. Проблема реактивности периферической нервной системы широко разрабатывается у нас Н. И. Зазыбиным. Наше внимание здесь прежде всего привлекает изучение реакций нервной системы сердца и сосудов, особенно венозного русла, представляющего широкое рецепторное, а следовательно, и рефлексогенное поле. Полагаем, что работа в этом направлении способствует развитию проблемы interoцепции и полностью соответствует требованиям И. П. Павлова — изучать действие различных веществ на чувствительные нервные окончания; он считал большим недочетом отсутствие знаний в этой области. Только за последние годы патология нервных окончаний стала, наконец, предметом специального изучения (Ш. М. Ага-Заде, В. В. Анисимова, А. П. Анохина, Г. И. Алексеев, В. В. Астахова, А. Ф. Бибилова, Т. А. Григорьева, Д. Ю. Гусейнов, Б. А. Долго-Сабуров, Н. И. Зазыбин и его школа, Т. С. Истаманова, Н. Г. Колосов, А. Ф. Киселева, К. И. Кульчицкий, В. В. Куприянов, Б. И. Лаврентьев, В. Ф. Лашков, Н. В. Лауэр, И. Д. Лев, С. М. Миленков, В. Ю. Первушин, Е. К. Плечкова, З. Х. Рахматуллин, Д. Г. Свердлов, Ю. И. Слепков, Н. Г. Смирнова, И. Б. Солдатов, М. П. Тер-Каспарова, Л. И. Фалин, А. Я. Хабарова и др. Л. А. Элькинд (1952) недавно изучала состояние нервных

окончаний в аорте у собак, подвергшихся действию гелиотропной интоксикации<sup>1</sup>. Ею найдены резкие структурные изменения крупных мякотных волокон и образованных ими рецепторов. Последние несут на себе признаки реактивного раздражения и выражаются гипертрофией и избыточным ростом терминальных волокон, некоторые подвергаются типичной дегенерации. Элементы эфферентной иннервации остаются при этом видимо интактными.

Средствами экспериментального изменения условий жизнедеятельности структур могут служить различные подходы и методы. Возможны нарушения взаимоотношений частей внутри организма или изменения обычных влияний на него факторов внешней среды. Эксперименту на животных и наблюдениям из области патологии человека принадлежит здесь необъятное поле возможностей. Реакции, наступающие в результате различных воздействий, могут приводить к временным обратимым изменениям или они вызывают глубокие структурные и функциональные преобразования. Они, наконец, могут вести к дегенерации, разрушению структур и их последующему восстановлению.

В настоящее время, как видно, накоплены новые факты, свидетельствующие о своеобразных глубоких структурных изменениях в рецепторных аппаратах рефлексогенных зон крупных вен, которые мы рассматриваем как выражение реакции чувствительных нейронов, наступающей в результате действия различных inadequate раздражений.

### Опыты с дезафферентацией

В целях выяснения источников происхождения афферентных волокон, образующих рецепторные аппараты в стенке вен, производились многочисленные опыты на животных с перерезкой различных нервных стволов. Таким образом искусственно нарушались связи рецепторных зон с центральной нервной системой. Как можно было видеть (см. стр. 111), перерезка блуждающих нервов приводит к уоллеровской дегенерации проходящих в их составе афферентных проводников и образованных ими окончаний в стенке полых и легочных вен с полным распадом последних. Нарушение эфферентной иннервации при такой операции бывает лишь частичным, так как остаются интактными постганглионарные волокна, происходящие из ганглиозных клеток собственного интрамурального аппарата вен. Естественно было ожидать, что при перерезке блуждающих нервов на шее не страдают афферентные проводники спинального происхождения и вегетативные симпатические волокна, также принимающие участие в эфферентной иннервации стенки указанных сосудов. Однако так можно было думать только при поверхностном рассмотрении вопроса. Известно, что нервная система

---

<sup>1</sup> *Heliotropium lasiocarpum* — алкалоидноносное растение — гелиотроп опушенноплодный.

отличается высокой реактивностью как в целом, так и в отдельных ее частях. Нарушение в каком-либо одном из звеньев рефлекторной дуги неминуемо влечет за собой обратимые или необратимые изменения в другом (Г. Я. Графова, 1957; и др.). М. П. Фролова (1955), например, показала транснейрональные изменения мотонейронов передних рогов спинного мозга после перерезки задних корешков. Это было, впрочем, давно известно и другим исследователям.

Надо сказать, что для выяснения таких вопросов по отношению к различным элементам периферической нервной системы (эффекторов или рецепторов) в стенках сердца и сосудов подобные опыты не ставились. О реакции их можно было только предполагать. Так это и оказалось. Выясняя природу рецепторов в области рефлексогенной зоны полых вен и производя опыты с нарушением иннервации, мы обратили внимание (1949) на весьма любопытный факт. Как оказалось, травма симпатикуса у кошек то ли в форме нарушения целостности шейного пограничного ствола, то ли, чаще, иссечения звездчатого узла, вызывает глубокие изменения крупных мякотных волокон и образованных ими рецепторов в стенке указанных вен. Интересно, что изменения эти касались только афферентных аппаратов бульбарного происхождения. Реже они затрагивали рецепторы и спинального происхождения.

Наблюдаемые картины изменений очень напоминали собой те явления первичного раздражения нервных волокон и их окончаний, которые Б. И. Лаврентьев и его ученики называли реактивными. Изменения выражались в резкой аргирофилии, гипертрофии и деформации мякотных волокон. Утолщались не только оболочки, но и все волокно в целом. По ходу волокон обнаруживались «натёки» нейроплазмы и сгущения миелина в виде «шаров». Явления деформации волокна были более выражены в его претерминальной части, т. е. ближе к окончанию, которое также не оставалось интактным, приобретая повышенную аргирофилию, терминали его становились грубее. Отмеченные явления были сходны с теми, которые наблюдались нами при изучении рецепторов беременных кошек. Вспомогательные клетки в области рецептора оказывались более заметными, особенно ярко выступали их ядра. Процесс завершался распадом окончания, тогда рецепторные волокна обычно заканчивались своеобразными культиями в виде шаров или крупных глыбок нейроплазмы на их концах (рис. 125, 126, 127).

Можно высказывать различные предположения при толковании подобных картин. Находки таких препаратов на ранних сроках после операции могли с полным основанием служить поводом рассматривать их как явления вторичной уоллеровской дегенерации, начинающейся обычно в области окончания через 36—48 часов после операции и уже легко обнаруживаемой в эти сроки методом серебрения по Бильшовскому-Грос. Однако мы нарочито удлиняли сроки опытов с тем, чтобы окончательно убедиться в ином механизме происхождения наблюдаемых изменений. Дефор-



Рис. 125. Рецептор типа неинкапсулированного клубочка под эндотелием стенки передней полый вены кошки, умерщвленной спустя 11 суток после иссечения правого шейного симпатикуса. Булавовидное расширение по ходу мякотного волокна вблизи рецептора, элементы которого также резко гипертрофированы (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Рэнсону. Ок. 10, об. 90.



Рис. 126. Резкая деформация рецепторного волокна в его претерминальной части. Окончание в начальной стадии распада, сохранившиеся терминали гипертрофированы. Стенка передней полый вены кошки, спустя 13 суток после иссечения правого звездчатого ганглия (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 90. Фото.



мации мягкотных волокон, чаще крупного калибра, и их окончаний наблюдались и в более поздние сроки. В случаях обычного уоллеровского перерождения не только от рецепторов, но и от самих волокон в этот период обычно не остается и следа, за исключением особо устойчивых. Поэтому мы считали совершенно бесспорным рассматривать эти явления как результат первичного раздражения



Рис. 127. Реактивные изменения рецептора в стенке передней полости вены кошки (под эндотелием), спустя 13 суток после иссечения правого звездчатого узла (по Б. А. Долго-Сабурову).  
Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 90.

типа реактивного, принципиально отличного от вторичной уоллеровской дегенерации. Сходные картины реактивных состояний наблюдались в свое время Б. И. Лаврентьевым, правда в других органах и при иных условиях, и описывались в работах его сотрудников Ю. М. Лазовского, А. Г. Филатовой, В. Ф. Лашкова, З. Х. Рахматуллина и др.

Неудивительно, что разобраться в этих явлениях на первых этапах исследований было нелегко. Недаром в 1939 г. Б. И. Лаврентьев писал, что «патологическая гистология периферической нервной системы представляет собой ненаписанную еще страницу патологии». Эти слова имели в виду, надо думать, прежде всего

периферические нервные окончания или структуры вегетативных нервных сплетений, ибо гистопатология нервных волокон уже давно была разработана классическими исследованиями Уоллера (Waller), а позже — Рамон Кахаля (R. у Cajal) и их последователей. У нас в стране капитальные труды по гистопатологии нервных стволов были выполнены Б. С. Дойниковым и его учениками (Ю. М. Жаботинский, В. В. Семенова-Тян-Шанская, А. С. Костенецкий, Е. А. Успенский, Х. Г. Ходос и др.). Для разрешения очень многих вопросов патологической гистологии периферической нервной системы имеют большое значение работы А. И. Абрикосова, С. С. Вайля, Б. Н. Могильницкого, Д. Ю. Гусейнова, А. И. Струкова и многих других наших и зарубежных исследователей.

И. В. Давыдовский (1954) говорил: «... вопросы, касающиеся нормальной морфологической лабильности нервных структур, не выяснены в достаточной мере. Можно лишь сказать, что эта лабильность, как и лабильность функциональная, очень высока, особенно в отношении периферических окончаний. Внимание патологов и нейроморфологов к этому вопросу все еще недостаточно».

Можно было прежде всего предположить, что реактивные изменения афферентных нервных аппаратов рефлексогенной зоны полых вен, которые мы обнаруживали в опытах с деэфферентацией, наступают в результате нарушения симпатической иннервации этих сосудов и тем самым выпадения ее адапционно-трофического влияния на функцию и структуру рецепторов. Однако, чтобы считать действительным такое объяснение, необходимо иметь к тому морфологические доказательства существования нервных путей, передающих эти влияния. Морфологических подтверждений теории адапционно-трофической роли вегетативной нервной системы (Л. А. Орбели) в отношении рецепторов пока не найдено.

Симпатическая природа так называемого добавочного волокна в области ли чувствительного нервного окончания, или моторной бляшки теперь, после многократных проверок, отрицается. Показано (см. стр. 116), что тонкое безмякотное волокно (так называемое аксессуарное), разветвляясь среди элементов окончания, представляет собой не что иное, как тонкую коллатераль основного мякотного волокна (рецепторного или эффекторного). Таким образом, рассматривать структурные сдвиги в рецепторе как результат выпадения адапционно-трофического влияния вегетативной нервной системы нет оснований.

Возможно, что наблюдаемые нами явления в указанных выше опытах наступают в результате нарушения целостности рефлекторной дуги, выпадения из иннервационного процесса ее эффекторного звена. Подобные изменения реактивного характера как следствие травмы наблюдались неоднократно.

Может быть принято во внимание и такое соображение. Недавно наша сотрудница Н. Н. Златицкая (1953) на основании детальных исследований не только анатомических, но и экспериментальных показала, что кровеносные сосуды, питающие стенку

полых вен в области их впадения в правое предсердие, сообщаются с сосудами его стенки. Кровоснабжение в этой области едино. Эфферентная симпатическая иннервация устьевых отделов полых вен и сердца, по крайней мере правого предсердия, общая. Следовательно, мы не допустим ошибки, если скажем, что, нарушая симпатическую иннервацию сердца, мы вызываем эффект сужения не только сосудов, питающих стенку предсердий, но также, конечно, и полых вен в области их впадения в сердце. Наступает ухудшение кровоснабжения, анемия тканей стенки (включая и нервные аппараты), а следовательно, и их гипоксия. Еще А. Л. Шварц в 1906 г. впервые отметил феномен аргирофилии нервного волокна при асфиксии. Мы теперь, после специальных работ В. В. Куприянова, детально изучавшего эти процессы, и наших собственных исследований, хорошо представляем все картины гипоксического состояния нервных волокон и их окончаний в стенке кровеносных сосудов. Возможно допустить, что реактивные изменения рецепторов в наших опытах могли наступить и по этой причине. Однако решать такие вопросы, мы думаем, выгоднее в опытах с неповрежденным организмом, изменяя состав газовой среды его обитания. Такая работа и была проведена сначала В. В. Куприяновым, а затем и нами лично.

Надо подчеркнуть, что в многочисленных исследованиях реактивности периферических отделов нервной системы, которые проводятся Н. И. Зазыбиным и под его руководством, используются чаще всего методы местного действия раздражителя на те или иные области иннервации. Нашей же задачей было или изменять общие условия жизни всего организма, вводя те или иные раздражители в окружающую его среду, или же применять такие методы оперативных вмешательств, которые бы обеспечивали наименьшую травму области будущего исследования.

В начале наших работ в этом направлении (1946—1947) была поставлена серия поисковых опытов с целью выяснить, происходят ли структурные изменения рецепторов в стенке полых вен при нарушении в них кровотока. Нам казалось, что такие эксперименты могли бы пролить свет на механизм происхождения извращенных сосудистых рефлексов, которые наступают в условиях расстройств кровообращения.

При наложении лигатуры на заднюю полую вену у кошек в брюшной полости, тотчас впереди от впадения в нее печеночных вен, весь ток крови к сердцу резко изменяет свое направление, устремляясь сначала каудально, а затем через непарную и полунепарную вены в систему *v. cava anterior*. При таких условиях кровотока создается неизбежно перегрузка передней полой вены, принявшей на себя целиком задачу транспорта крови в правое предсердие. Операция производилась в брюшной полости, грудная полость оставалась интактной. Не думаем, чтобы, перевязывая заднюю полую вену в брюшной полости, мы нарушали этим иннервацию передней полой вены. Можно предполагать, что в результате подоб-

ных опытов, когда изменяются условия циркуляции, скорость кровотока, кровяное давление, наступает перестройка и нервных аппаратов саморегуляции кровообращения. Первые же результаты этих исследований (1947) оправдали наши предположения. Реактив-



Рис. 128. Рецепторный аппарат под эндотелием стенки передней полой вены кошки вблизи впадения в предсердие, спустя 51 день после перевязки задней полых вен под диафрагмой. Гипертрофия мякотного волокна, отрыв терминалей (по Б. А. Долго-Сабурову).  
Обработка по Рэнсону. Ок. 11, об. 100.

ное состояние мякотных волокон крупного калибра и деформация образованных ими чувствительных нервных окончаний свидетельствовали о несомненном феномене раздражения (рис. 128).

Необходимо расширить работу в указанном направлении. Новые задачи, вставшие тогда перед нами, лишили нас возможности продолжать эти интересные исследования.

### Состояние рецепторного аппарата в стенке полых, легочных и воротной вен при нарушении газового обмена в тканях (гипо- и гипероксии)

Кислородная недостаточность в тканевом обмене веществ может быть вызвана экспериментально различными средствами местного и общего воздействия<sup>1</sup>. К ним мы относим, например, механическое нарушение кровотока путем наложения лигатуры на тот или иной сосуд, когда создается анатомическая или функциональная недостаточность окольного кровообращения. Экспериментальная анемия, а следовательно и гипоксия, может быть вызвана кровопусканием с потерей крови до  $\frac{1}{3}$  общего количества, а также асфиксией путем искусственного стеноза дыхательного горла и, наконец, изменениями газовой среды, в которой живет организм. Последние условия возможно достигнуть, помещая животное в барокамеру, позволяющую произвольно достигать уменьшения содержания кислорода до желаемого уровня.

<sup>1</sup> Подробно о влиянии кислородной недостаточности на функцию нервной системы см. в монографии И. Р. Петрова, 1952.

Специальные исследования в этом направлении велись у нас в лаборатории В. В. Куприяновым. Его опыты по изучению влияния гипоксии на состояние нервного аппарата стенки полых вен ставились на кошках и собаках. Так, у 9 животных производился стеноз или закупорка трахеи; кошки в этих случаях погибали на 2, 4 и 6-е сутки после вмешательства. 16 животных помещались в барокамеру с пониженным атмосферным давлением на различные сроки до 5—6 суток; постепенно, начиная с высоты 6000 м в 1-е сутки и до 10000 м — на 5-е сутки, высоту ступенчато увеличивали на 1000 м каждые сутки. На высоте 10500 м, при атмосферном давлении 183,4 мм, т. е. при 20% парциального давления кислорода в альвеолярном воздухе, животные погибали через 20 минут. Исследовалось также и влияние гипероксии, что достигалось помещением 2 собак в барокамеру с повышенным давлением содержащегося в ней воздуха до 6 атмосфер; животные погибли. Ставились опыты и с кровопусканием.

Дополнительно к этим исследованиям нами лично также проводились подобные эксперименты, которые привели точно к таким же результатам, полностью подтвердив данные В. В. Куприянова. Мы изучали состояние нервного аппарата в стенке полых вен и таким образом расширили область его исследований, сделав тем самым выводы из последних еще более убедительными.

Для наших опытов, которые мы производили в баролаборатории кафедры физиологии Военно-медицинской ордена Ленина академии им. С. М. Кирова при участии А. Ф. Панина, служили 6 кошек и 1 собака. Кошки «поднимались» на высоту до 12 000 м, начиная с 5000 м, уровень повышался ступенчато на 1000 м ежедневно. Два раза в сутки животные «опускались» для кормления. На высоких уровнях подъема, начиная с 8000—10 000 м, кошки, оказавшиеся наиболее слабыми, умерщвлялись с помощью эфира. Одно животное перенесло подъем на 12 000 м; на этой высоте кошка оставалась в течение 5 минут и после окончания опыта еще жила 16 суток, после чего была умерщвлена в клинически здоровом состоянии. Подъем собаки был начат сразу довольно быстро на высоту 8000 м, где она оставалась около 1 часа, затем через каждые 10 минут высота увеличивалась на 1000 м до 11 000. С появлением судорог опыт был прекращен и животное умерщвлено.

Для выяснения влияния действия повышенного барометрического давления нами были использованы подопытные животные А. Г. Жиронкина. 2 кошки на протяжении 2½ месяцев подвергались действию повышенного давления кислорода 6 раз по 20 минут, последний раз — 1 час 30 минут.

Результаты наших опытов сходны с данными В. В. Куприянова, и поэтому мы будем рассматривать их вместе. Следует добавить, что у кошек, перенесших гипоксию, мы исследовали не только полые, легочные и воротную вены, но также и узловатые ганглии блуждающих нервов и межпозвоночные узлы от C<sub>VIII</sub> до D<sub>VII</sub>, чтобы иметь возможность суждения о реакции всего нейрона в целом.

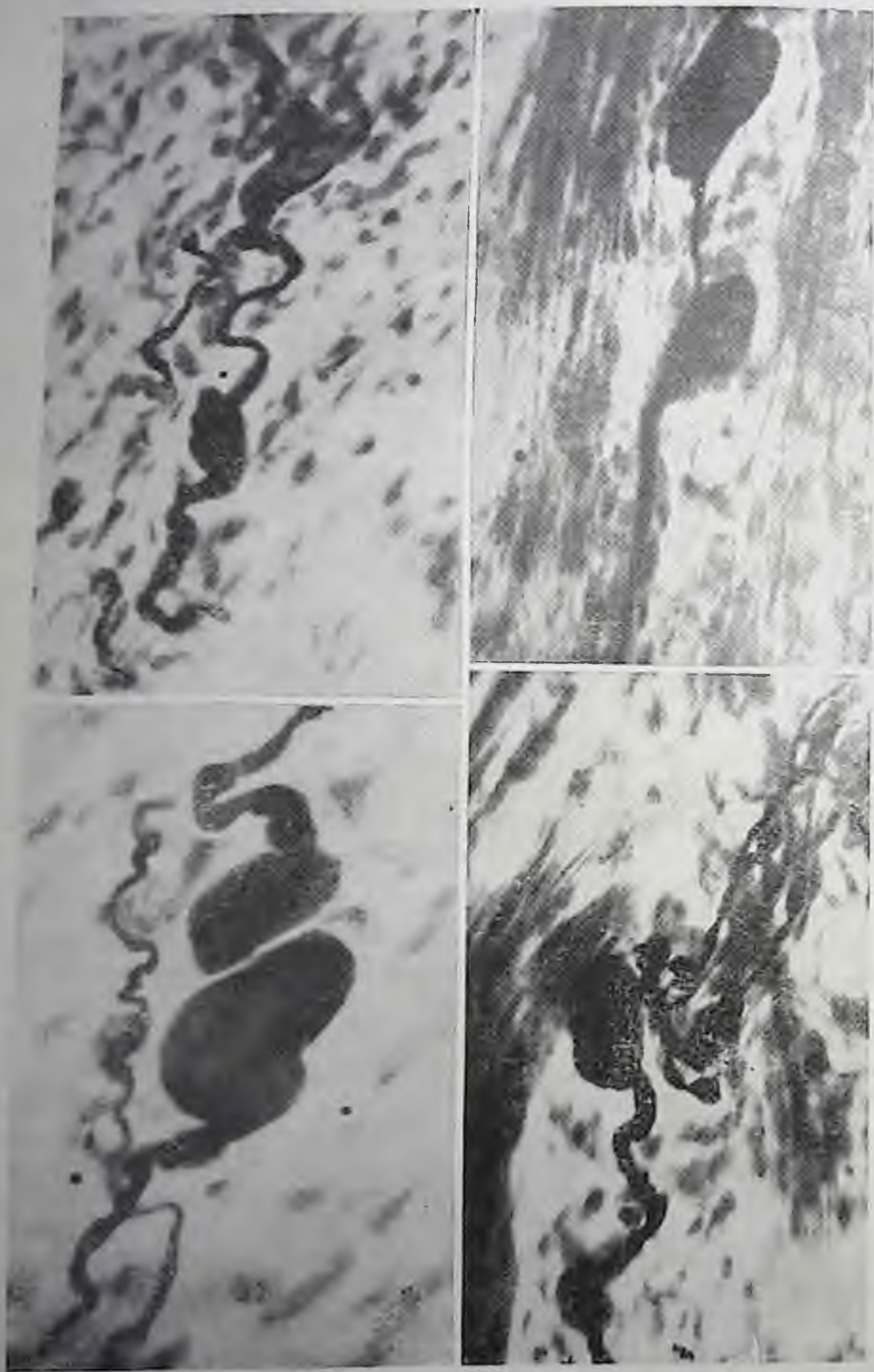


Рис. 129. Виды деформации рецепторных мягкотных волокон в стенке устьевых отделов полых вен кошек, погибших в разные сроки от кислородной недостаточности (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Фото.

В свое время В. В. Стрельцовым (1940) в результате наблюдений над летчиками было показано, что при высотных полетах без кислородных приборов резко изменяется порог болевой, температурной и вибрационной чувствительности, эти виды рецепции становятся примитивней. Страдает система сигнализации, наступает диссоциация чувствительности. Эпикритическая, филогенетически более молодая, чувствительность угнетается, на ее место выступает более старая в эволюционном отношении, протопатическая. Концепция



Рис. 130. Резкая гипертрофия мякотного волокна в области рецептора. Натечки нейроплазмы. Стенка задней полой вены (вблизи предсердия) кошки при кислородной недостаточности (по Б. А. Долго-Сабурову).  
Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40.

Л. А. Орбели об эволюционной смене различных видов чувствительности, как мы увидим ниже, полностью согласуется с полученными нами наблюдениями о различной реакции рецепторов, структурно и генетически отличных друг от друга. Одни (филогенетически более старые) оказались более стойкими к действию чрезвычайных раздражителей, другие (филогенетически более молодые) менее стойки, более чувствительны, более ранимы (вплоть до их распада) под влиянием адекватных раздражителей.

В результате испытания действия на животных изменения содержания кислорода во вдыхаемом воздухе то ли в опытах в барокамере, то ли в эксперименте с механической асфиксией путем сдавления трахеи, афферентные аппараты стенки полых и легочных вен претерпевают резкие структурные изменения. Повышается их

аргирофилия, афферентные мякотные волокна гипертрофируются, по ходу их образуются варикозности в виде крупных глыбок и шаров с последующим распадом волокна. Глубоко изменяются и сами терминальные веточки рецептора вплоть до полного их разрушения. Последовательность всех стадий этого процесса реактивных изменений подробно изложена в сводной работе В. В. Куприянова (1955). Картины, которые при этом наблюдаются, почти пол-

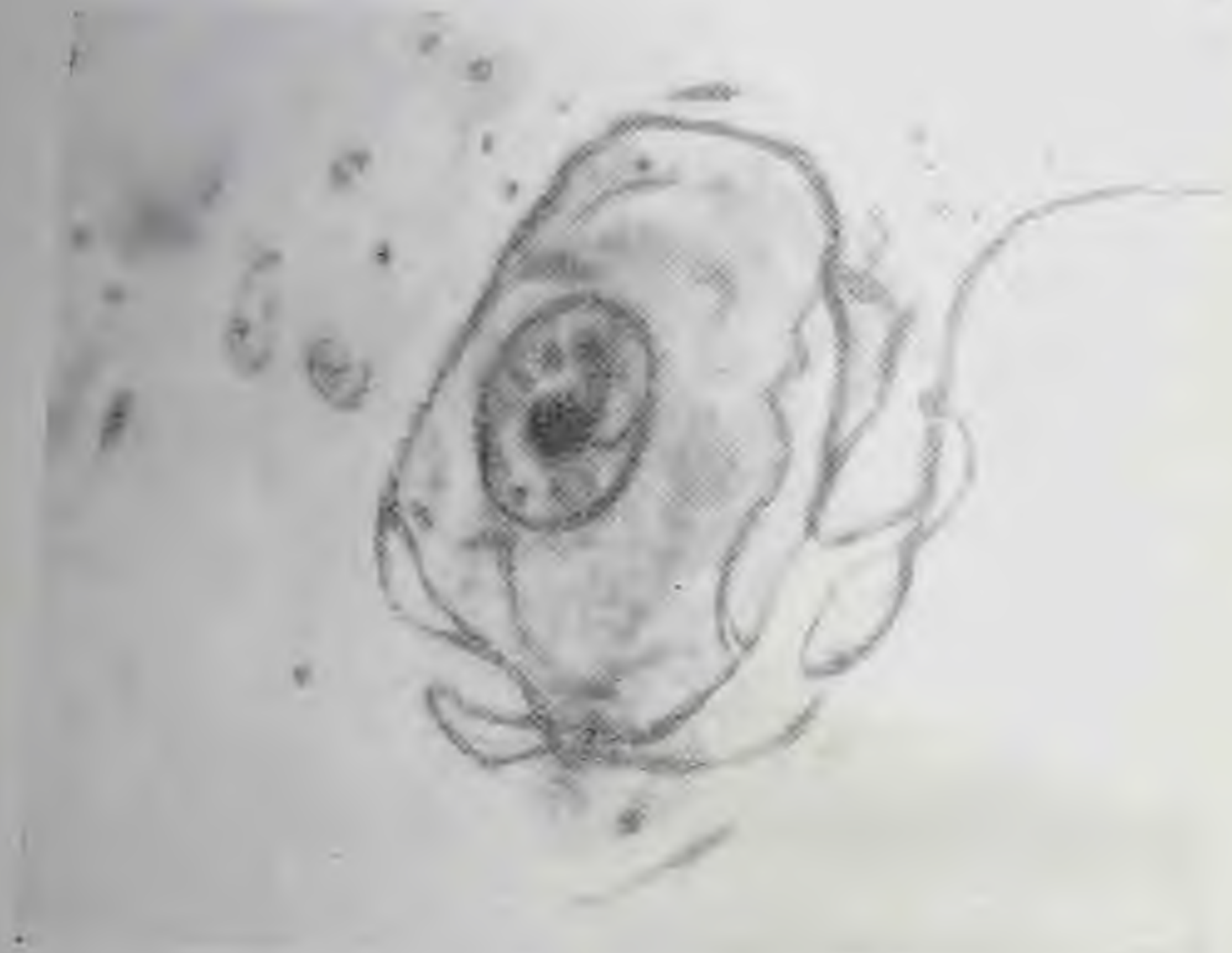


Рис. 131. Перичеселлюлярный аппарат на одной из нервных клеток в стенке передней полой вены кошки, подвергавшейся действию пониженного давления кислорода при «подъеме» в барокамере до 6000 м в течение 5 суток (по Б. А. Долго-Сабурову). Увелич. в 480 раз. Фото.

ностью повторяют уже описанные нами (Б. А. Долго-Сабуров, 1949) явления реактивного раздражения, наступающие после дезафферентации рецепторной зоны полых вен (рис. 129, 130).

При нарушении газообмена (гипо- или гипероксии) повышается сродство к солям серебра всех элементов нервной ткани в стенке сосудов. Облегчается импрегнация и эфферентных элементов, пре- и постганглионарных безмякотных нервных волокон, а также нервных клеток. Особенно хорошо обнаруживаются перичеселлюляры. Однако мы не видели картин их раздражения (рис. 131).

Заслуживает особого внимания неодинаковое отношение к действию повреждающего фактора различных рецепторных аппаратов.



Все картины изменений, о которых упоминалось выше, относятся к рецепторам бульбарного происхождения как, очевидно, менее стойким, более ранимым (рис. 132, 133). Диффузные же нервные окончания, принадлежащие афферентным волокнам, происходящим из чувствительных нейронов спинальных ганглиев, изменений не показывают. Понятно, почему В. М. Годинову, который исследовал у этих же животных рецепторные аппараты стенки воротной вены,



Рис. 132. Рецептор с ограниченным разветвлением в стенке легочной вены кошки, погибшей от кислородной недостаточности. Реактивные изменения мякотных волокон, огрубение терминальных веточек. Вспомогательные клетки рецептора резко выражены (по В. В. Куприянову). Обработка по Бильшовскому-Грос-Лаврентьеву. Ок. 7, об. 90.

не удалось обнаружить их реактивных изменений. Мы уже видели из предыдущих глав, что афферентная иннервация рефлексогенной зоны в области вен воротной системы представлена рецепторами спинального происхождения, наиболее стойкими к действию раздражающих факторов. Эти закономерности обнаружены и в других опытах (см. ниже).

Нам кажется очень интересным и перспективным сопоставление результатов многочисленных физиологических исследований изменений рефлексорной деятельности не только у животных, но и у людей в условиях кислородной недостаточности, с теми экспериментально-морфологическими наблюдениями на животных, которыми мы теперь располагаем. Теперь есть все основания говорить о реакции всего афферентного звена в целом, а не только периферических

окончаний дендритов чувствительных нейронов, хотя тела самих этих нейронов в соответствующих узлах и не показали существен-



Рис. 133. Деформация мягкотного волокна; виден выход нейроплазмы в окружающую ткань. Передняя полая вена кошки, подвергавшейся действию повышенного давления кислорода (в барокамере). По Б. А. Долго-Сабурову. Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40. Фото.

ных изменений. Надо думать, что перестройка афферентной системы в функциональном и структурном отношении взаимообусловлена. Таково значение рассмотренной выше серии опытов.

### Нарушение портального кровообращения

М. В. Шепелев (1952—1956) показал, что в результате экспериментального стеноза воротной вены у кошек, создающего как бы предварительные условия для начала развития коллатерального кровотока, и затем последующей полной ее перевязки, завершающей процесс перестройки кровообращения в портальной системе, развиваются две категории анастомозов.

**Первая группа** — гепатопетальные анастомозы, или, как мы их называем, портапортальные, сообщают собой периферический отдел (т. е. снаружи от лигатуры) ствола воротной вены с ее разветвлениями внутри печени. Эти связи восстанавливают нарушенную функцию воротной вены, обеспечивая истинное окольное кровообращение, т. е. кровоток в обход лигатуры. Иногда развитие их достигает значительных размеров, в этих случаях животные благополучно переносят хотя и существенное, но временное нарушение обмена веществ (рис. 134, а).

**Вторая группа** анастомозов — так называемые портакавальные, создающие условия кровообращения, сходные с теми,

которые обычно наступают в результате операции экковского свища, обеспечивают отток крови из системы воротной вены в полую, минуя печень (рис. 134,б). Но эти соустья никак не восстанавливают нормальной функции печени, а лишь, выравнивая до некоторой степени приток и отток крови в бассейне воротной вены, механически облегчают работу сердца, не спасая, однако, жизни животного.

Степень развития указанных групп анастомозов бывает различной у разных животных и, вероятно, зависит от типа строе-

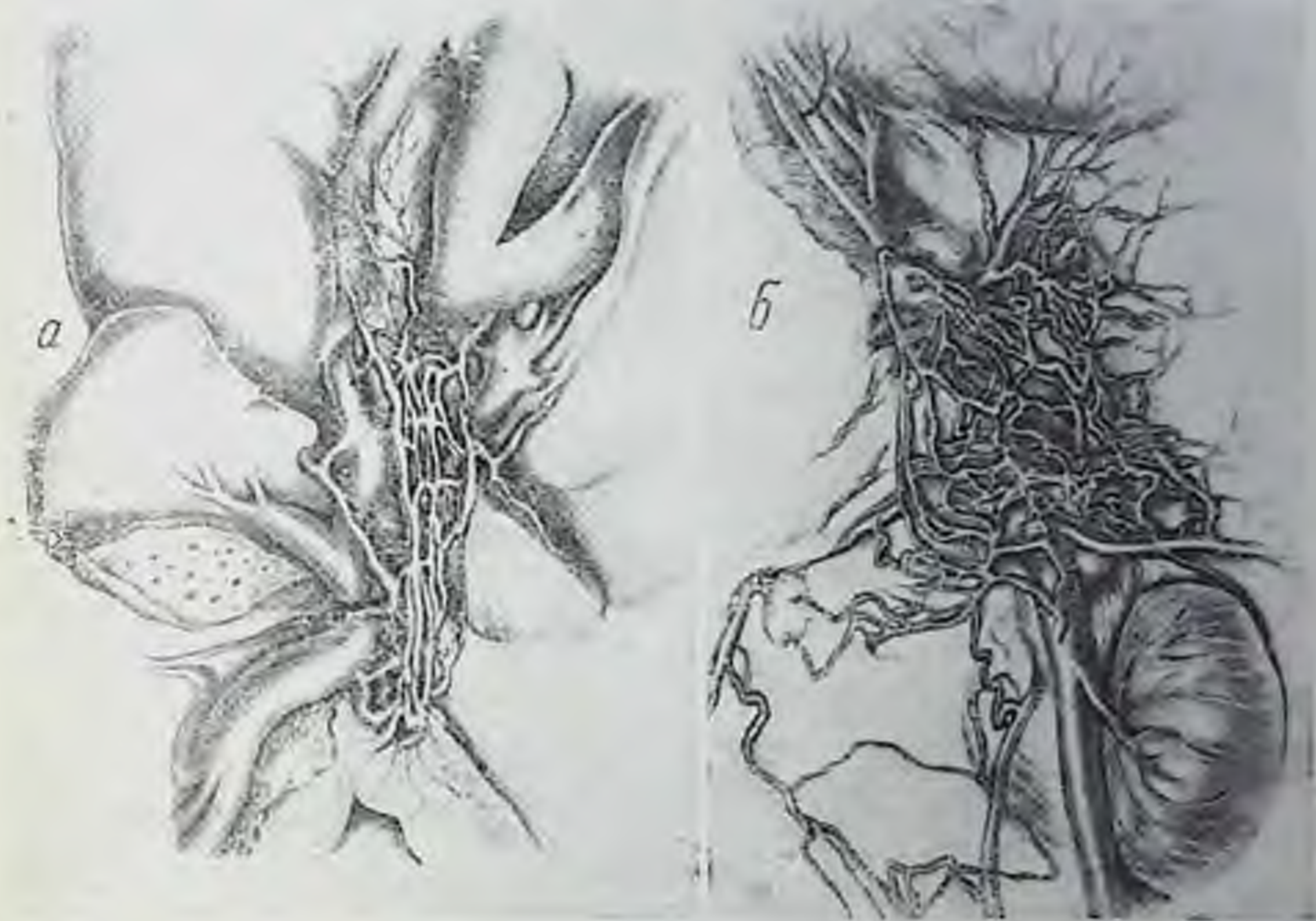


Рис. 134. Венозные анастомозы (по М. В. Шепелеву).

а — гепатопетальные (портапортальные) анастомозы в толще печеночно-двенадцатиперстной связки, развившиеся после полной перевязки ствола воротной вены кошки;  
б — портакавальные анастомозы вен желудка и селезенки с задней полую веной, развившиеся после перевязки ствола воротной вены кошки.

ния их венозной системы. Когда преобладают портакавальные анастомозы, тогда создается нечто подобное результатам операции Экка, животное оказывается в тяжелом состоянии и обычно погибает. Гистологические исследования стенки полых и легочных вен у таких животных, а в некоторых случаях и стенки каротидного синуса (нами изучено 10 таких кошек, оперированных М. В. Шепелевым) показывают резкие изменения в структуре аппаратов афферентной иннервации этих сосудов. Мякотные волокна крупного калибра и образованные ими рецепторы носят явные признаки реактивных изменений, подобных тем, которые описывались выше (рис. 135, 136).

У одной из кошек мы наблюдали даже типичные картины вторичного уоллеровского перерождения рецепторных волокон, что сви-

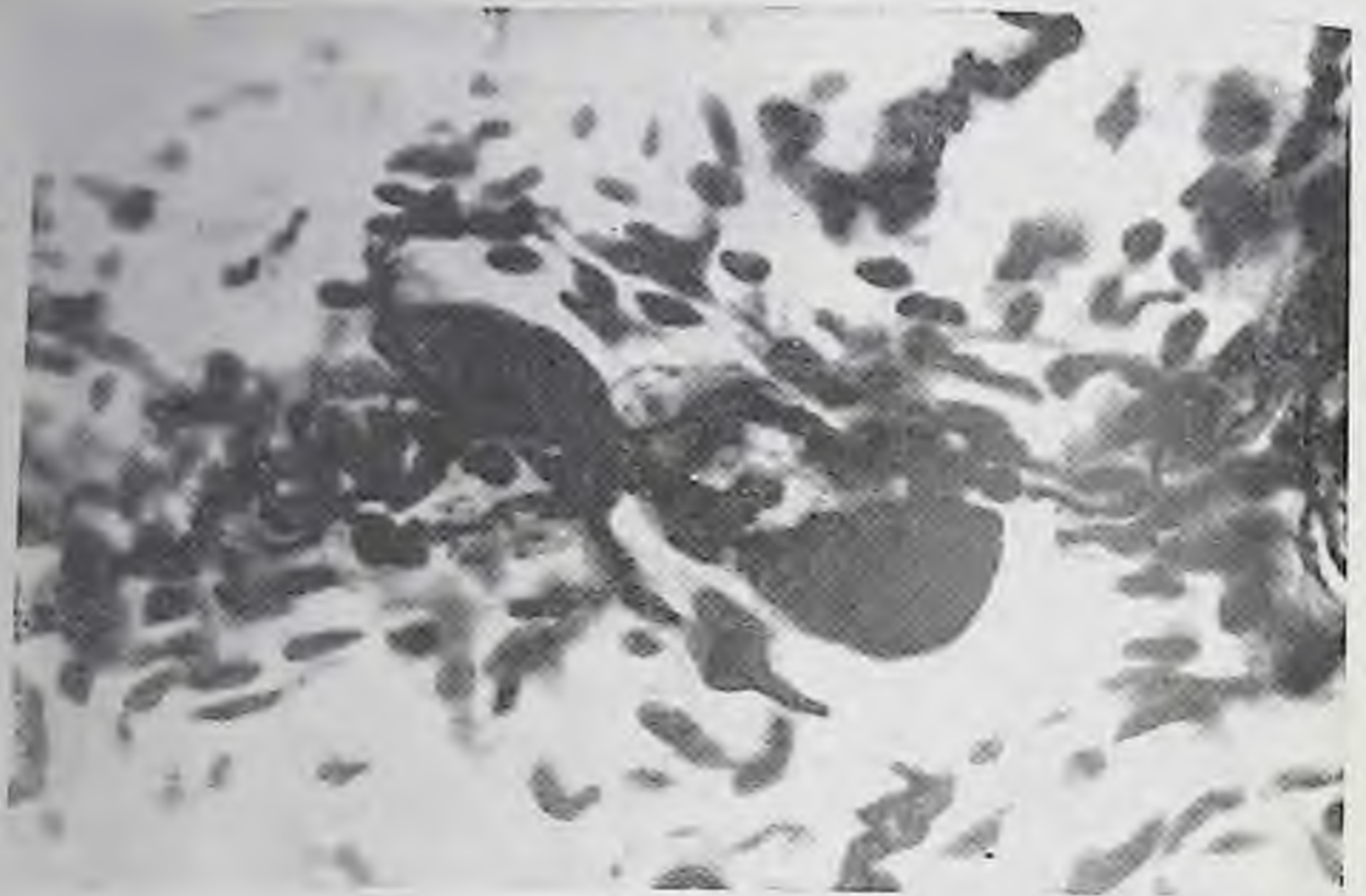


Рис. 135. Глыбки нейроплазмы по ходу реактивно измененного мякотного волокна в области рецептора в стенке задней поллой вены кошки, погибшей после полной перевязки ствола воротной вены (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40.



Рис. 136. Распад рецептора в стенке передней поллой вены у впадения ее в предсердие у кошки, погибшей спустя месяц после полной перевязки ствола воротной вены при развитии только портакавальных анастомозов (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40.

детельствует уже о гибели тел чувствительных нейронов. Это бывает в стадии интоксикации организма, заканчивающейся его смертью. Напротив, когда в результате стеноза или полной закупорки просвета ствола воротной вены преобладает развитие гепатопетальных анастомозов, образуется истинное окольное воротное кровообращение, тогда структурные изменения исследованных нами нервных аппаратов бывают почти незаметны.

У 2 кошек с наиболее выраженными картинами реактивного раздражения рецепторных аппаратов в стенке указанных сосудов мы

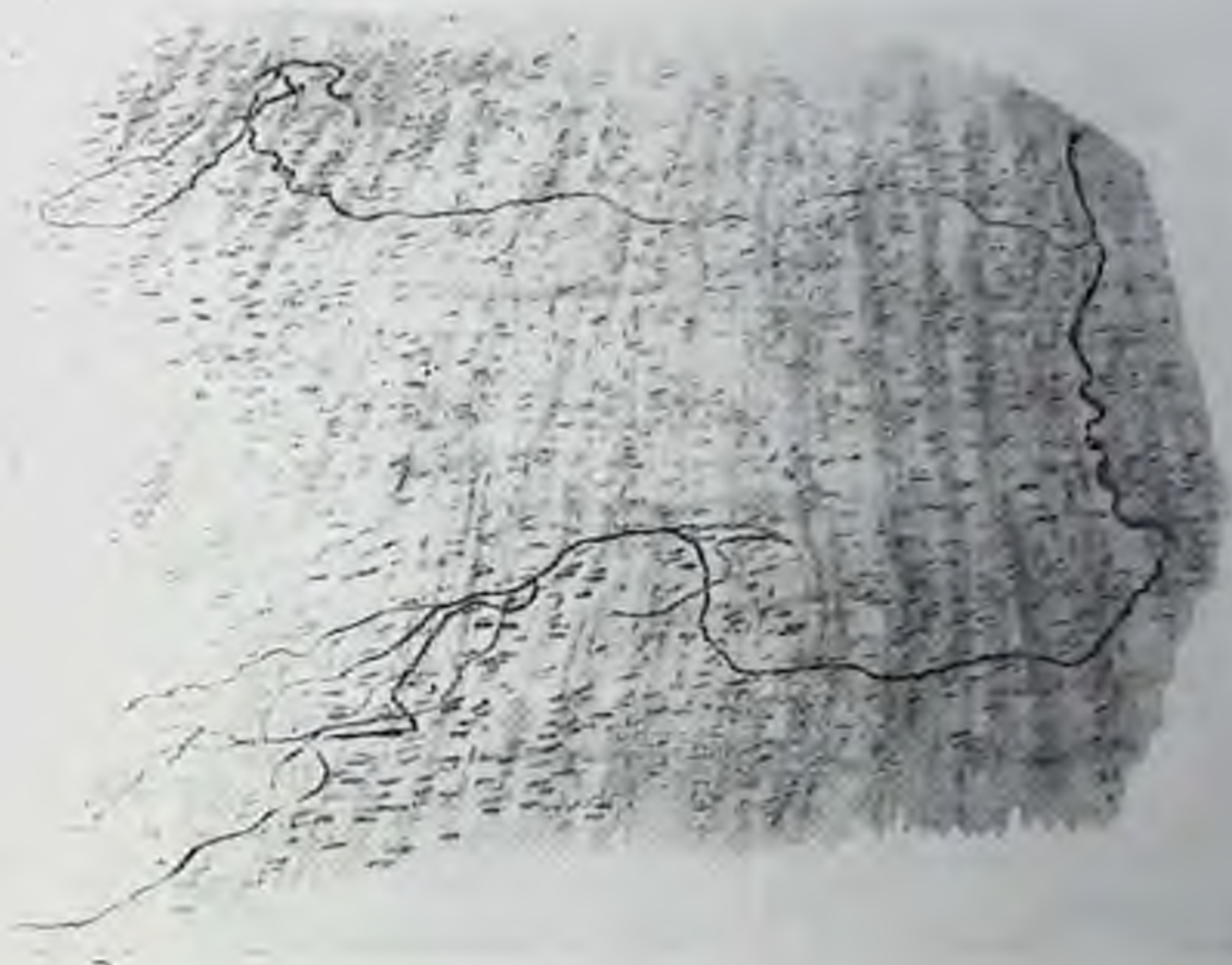


Рис. 137. Регенерация рецептора в стенке передней полой вены кошки, умерщвленной спустя 1 месяц после полной перевязки ствола воротной вены (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 7, об. 40.

исследовали также и состояние некоторых нервов (блуждающие и чревные нервы, пограничные симпатические стволы в грудной полости), обрабатывая их по методу Марки. Дегенерации и последующей потери волокон не было обнаружено.

Как видно, в тех случаях, когда процесс еще не достигает степени интоксикации, ведущей животное к смерти, тела чувствительных нейронов обычно не погибают и реакция окончаний их протоплазматических отростков (т. е. рецепторов) представляет явление истинного первичного раздражения (по Б. И. Лаврентьеву). В далеко зашедших случаях изменения рецепторного волокна, когда окончание подвергается распаду, а тело нейрона еще живет, наблюдались картины, которые мы склонны рассматривать как явления регенерации (рис. 137).

Реактивные изменения в рецепторных аппаратах стенки полых и легочных вен касались преимущественно рецепторов с ограниченным ветвлением, т. е. компактных кустиков, образованных волокнами бульбарного происхождения.

Структурные изменения рецепторов становятся понятны, если иметь в виду биохимические сдвиги, которые происходят в организме при нарушении печеночного кровообращения. Как свидетельствуют работы Б. Г. Гордон и Н. В. Веселкина (1952—1955), кровь у собак с экковским свищом бывает насыщена аммиаком в результате нарушения функции печени и общего расстройства азотистого обмена веществ. Биохимические исследования Б. Г. Гордон (из лаборатории Г. В. Владимирова, АН СССР) совместно с М. В. Шепелевым дают возможность судить о значительных изменениях крови этих животных. Если в нормальных условиях содержание аммиака в крови у кошек составляет 0,2—0,3 мг%, то после стеноза воротной вены, когда развиваются одни только портакавальные анастомозы, содержание аммиака резко возрастает, повышаясь до 1,8 мг%. Развитие портакавальных и гепатопетальных анастомозов несколько улучшает положение, значительно снижая содержание аммиака в крови, но все же оставляет его на повышенном уровне 0,75 мг%. Назначение специальной диеты таким животным облегчает их состояние. Как видно, при развитии только портакавальных анастомозов, когда роль печени совершенно выключается, содержание аммиака в крови резко повышается со всеми вытекающими отсюда последствиями, отягощающими жизнь животного, приводящими его к смерти. Нарушение азотистого баланса в организме, таким образом, вызывая повышение содержания аммиака в крови, и создает тот фактор раздражения, который, воздействуя на нервную систему, обуславливает развитие в ней не только реактивных, но и, в случаях смертельной интоксикации, необратимых явлений, сопровождающихся гибелью тканей нервной системы и всего организма в целом.

### Экспериментальная лихорадка

При выборе различных средств, действие которых вызывает раздражение нервной системы и общую реакцию организма, были приняты во внимание и пирогенные вещества. Поступление их в кровь обуславливает возникновение лихорадки. Опыты такие производились неоднократно, изучение же реакции нервных аппаратов сосудистых рефлексогенных зон при этом не велось. Лихорадочное состояние как одно из первых проявлений организма в ответ на действие болезнетворного агента (в подавляющих случаях) требует к себе всестороннего внимания, особенно в свете рефлекторной теории как основы для понимания механизмов патологических реакций.

Уже давно работами П. Н. Веселкина и его сотрудников (Ш. В. Корневиц, Н. А. Штакельберг, Л. И. Горбацевич, Е. С. Зыкина, Г. М. Муравьев и др.) установлена интимная связь лихорадоч-

ной реакции с нервной системой. Ими же выяснена и роль интерцепции как «пускового» механизма в этом, рефлекторном по своей природе, процессе.

В. В. Астахова (1954—1957) изучала в нашей лаборатории и в отделе общей патологии Института экспериментальной медицины АМН СССР (под руководством П. Н. Веселкина) состояние интрамурального нервного аппарата полых, легочных и воротной вен у кошек в условиях экспериментальной лихорадки, сначала вызванной инъекциями скипидара. В. В. Куприянов, вводя кошкам под кожу скипидар ежедневно по 0,5 мл в течение 4 дней и достигая повышения у этих животных температуры до  $40,2^{\circ}$ , получил такие же результаты.

Однако скипидар, введенный под кожу бедра или в полость какого-либо сустава, как это применяется в подобных опытах, вызывает бурную воспалительную реакцию с всасыванием продуктов распада и общую интоксикацию организма. Грубые структурные изменения рецепторных аппаратов, которые наблюдали в этих опытах В. В. Астахова и В. В. Куприянов, не могли служить показателем собственно лихорадочного состояния, выражая, по существу, реакцию организма на действие продуктов аутолиза тканей, резко нарушающих, как известно, физико-химический состав внутренней среды. Они полностью подтвердили старые опыты А. И. Копылова (1935). Совершенно ясно, что избранный ранее раздражитель (скипидар) не мог быть использован в дальнейшем для поставленных нами целей.

В последующих опытах, произведенных на 52 кошках, В. В. Астахова вызывала лихорадочную реакцию путем введения под кожу подопытным животным автоклавированной культуры *Bacillus mesentericus* в количестве 2 мл/кг. В части опытов для выяснения действия усиленного раздражения количество пирогенного вещества увеличивалось до 8 мл/кг. Опыты производились ею в различных модификациях, несколькими сериями, в каждую из которых бралось 5 кошек: 3 вводилась культура, а 2 контрольным — физиологический раствор. Лихорадка наступала у всех подопытных животных. Температура поднималась максимально на  $2^{\circ}$ . Исследование материала, взятого через различные сроки после введения раздражителя (от 1 часа до 24 часов, а также через 6 суток), показало, что наиболее выраженные реактивные изменения в рецепторном аппарате стенки изучаемых сосудов относятся как к начальному периоду повышения температуры, т. е. через 3—4 часа, так и к периоду максимального ее подъема, наступающего у подопытных кошек обычно через 5—8 часов после введения культуры.

Первым проявлением реакции рецепторных волокон в этих опытах, как и при гипоксии, следует считать повышение их аргирофилии. Можно заключить, что в результате действия пирогенного раздражителя изменяются также адсорбционные свойства нейрореплазмы, повышается сродство ее к серебру. Вследствие повышения проницаемости оболочек изменяется гидрофильность мякотного

вещества (миелина) и нейроплазмы, меняется их поверхностное натяжение, наступает набухание волокна, особенно в его претерминальной части (рис. 138). На некоторых препаратах обнаруживалась не только деформация рецепторного волокна, но также гипертрофия и самих терминальных структур рецептора, которые из нежных петелек или колечек, какими они выглядят обычно в нормальных условиях, превращаются в крупные глыбки колбообразной формы, напоминая известные картины феномена шаров (рис. 139, 140).

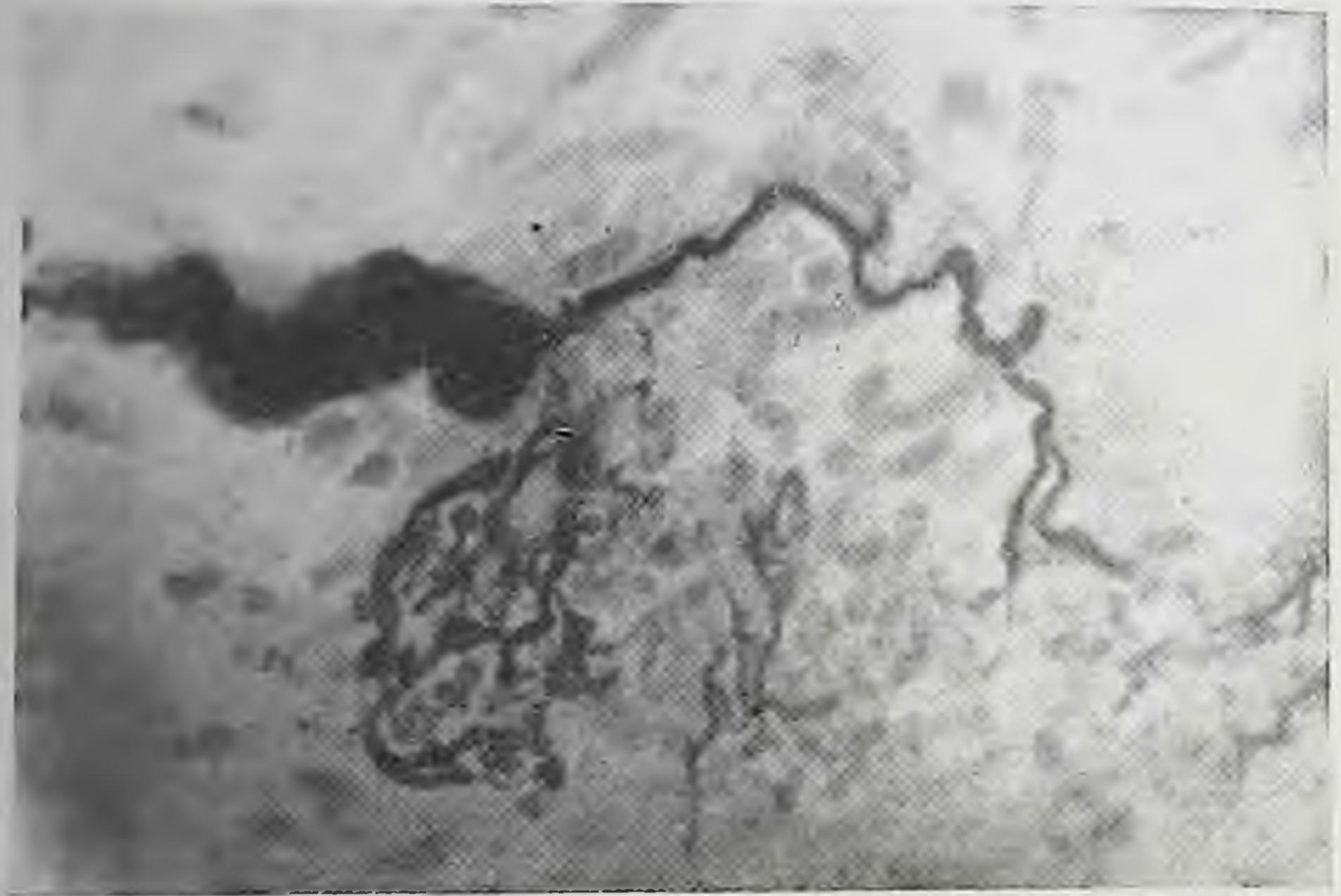


Рис. 138. Значительное утолщение нервного волокна в претерминальном отделе. Часть рецепторных веточек гипертрофирована, другие — бледные, плохо выявляются. Стенка передней поллой вены кошки через 5 часов после введения больших доз пирогенного раздражителя (по В. В. Астаховой).  
Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 7, об. 40. Фото.

У подопытных животных, убитых через 3—4 часа и позже после введения культуры, В. В. Астахова часто находила такие рецепторные аппараты, которые состояли только из рецепторного волокна, оканчивающегося свободным расширением, наподобие «культи», погруженной в группу вспомогательных, или, как их чаще называют, специальных клеток («чувствительная подстилка» окончания, рис. 141). Такие картины, когда на препаратах обнаруживаются волокна, лишенные разветвлений обычного типа, заканчивающиеся «культей», свидетельствуют уже о далеко зашедших изменениях, когда процесс реакции необратим, рецептор подвергается деструкции. После этого из скопления нейроплазмы на конце волокна или по ходу его начинается рост молодых волоконцев, знаменующий собой регенерацию рецептора.





Рис. 139. Увеличение концевых пуговок в виде вытянутых капель в стенке передней поллой вены кошки через 2 часа после введения пирогенного раздражителя (по В. В. Астаховой). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40. Фото.



Рис. 140. Резкое утолщение терминалей в стенке легочной вены кошки через 7 часов после введения пирогенного раздражителя (по В. В. Астаховой). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40. Фото.

На поздних стадиях опыта, через 15—18 часов (или даже раньше) после введения раздражителя, в стенке вен подопытных кошек уже мало обнаруживалось реактивно измененных рецепторов, редко встречались и волокна с культями на конце. В этом периоде обращали на себя внимание чувствительные окончания в виде очень нежных кустиков, начинающихся иногда, как описывает их В. В. Астахова, от шаровидных вздутий на конце рецепторного волокна (бывшей «культи»), обычно бледно импрегнирующихся. Это молодые рецепторы (рис. 142).

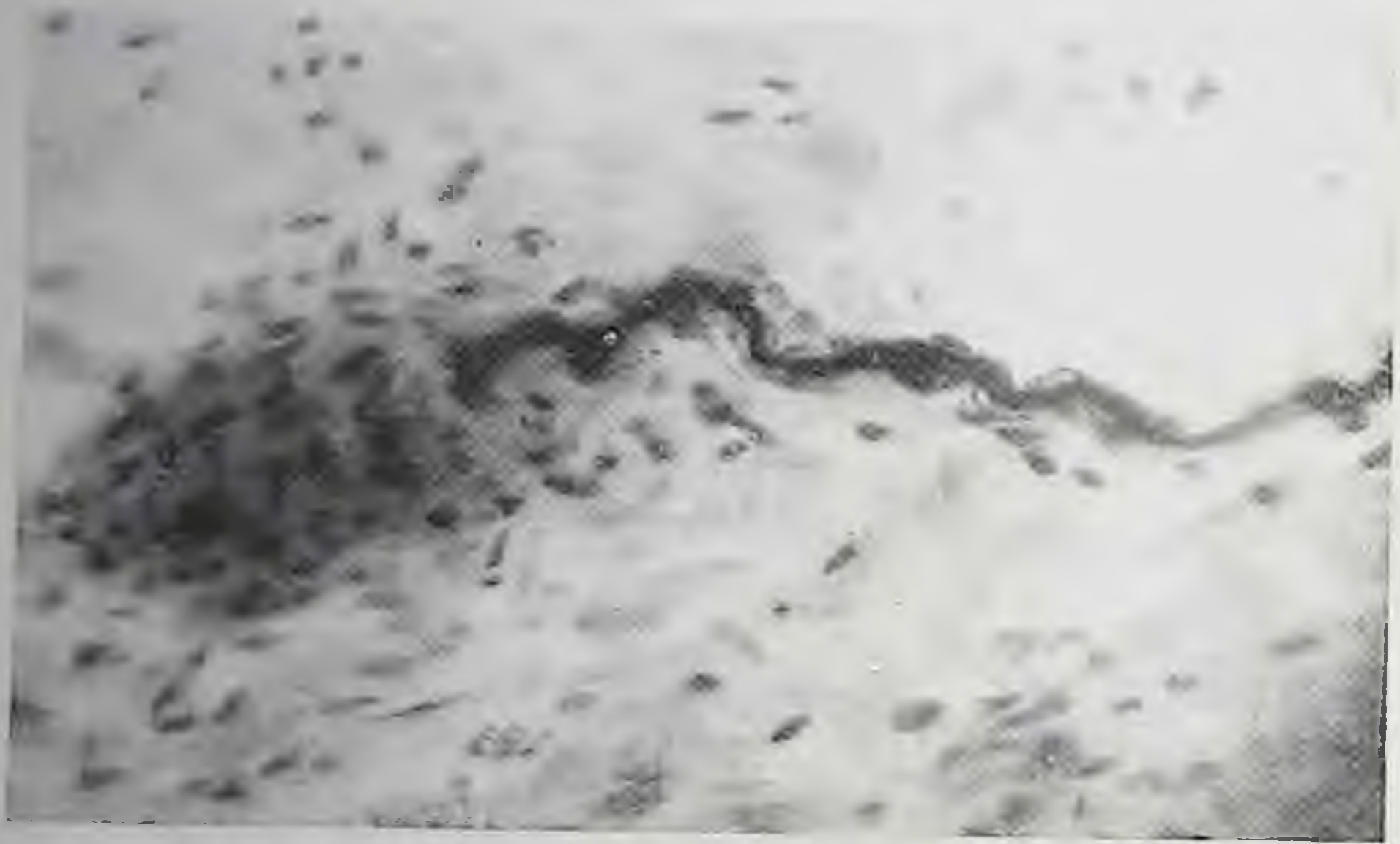


Рис. 141. «Культя» нервного волокна, окруженная скоплением специальных клеток («ауторецепторотомия») в стенке легочной вены кошки через 3 часа после введения пирогенного раздражителя (по В. В. Астаховой).  
Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 7, об. 40. Фото.

Точно так же, как это наблюдалось в опытах с кислородной недостаточностью или нарушением портального кровообращения, и здесь в конечном периоде реакции, как видно, наступает «ауторецепторотомия» (по В. В. Астаховой) — явление, подобное аутоневротомии (по Н. И. Зазыбину, в его опытах с применением различных раздражителей). Нейрон аутоотомией своего отростка как бы ограждает себя от дальнейшего действия чрезмерного раздражителя («охраняет») отторжением одной из своих частей. Это, по Н. И. Зазыбину, защитная реакция нейрона, — весьма важный биологический процесс, обеспечивающий дальнейшие возможности регенерации нейрона.

Через 24 часа после начала опыта В. В. Астахова уже не наблюдала никаких изменений в нервном аппарате стенки полых и легочных вен. На всех стадиях ее экспериментов рецепторы воротной вены оставались интактными. Видимых изменений не показывали и чув-

ствительные окончания в стенке этого сосуда, образованные афферентными волокнами спинального происхождения, что полностью соответствует выводам из других серий опытов (рис. 143, 144). Также не изменялись и мышечные рецепторы. Элементы эфферентной иннервации, ганглиозные клетки с их перичеселлюлярными аппаратами и отходящими от них постганглионарными волокнами, также в этих опытах не страдали.

Опытами В. В. Астаховой еще раз подтверждается давнишнее положение о том, что рецепторное окончание обладает высокой сте-



Рис. 142. Тонкие, нежные ветвления на конце и по ходу мякотного волокна («молодые» рецепторы) в стенке передней полой вены кошки через 6 часов после введения пирогенного раздражителя (по В. В. Астаховой).  
Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40.

пенью чувствительности к действию различных раздражителей, являющихся в данном случае неадекватными, чрезвычайными. Недаром говорил И. П. Павлов, что «чрезвычайная работа, заданная нами мельчайшей детали конструкции, повела к ее разрушению» (Избр. произв. Госполитиздат, 1949, стр. 453). Опыты с экспериментальной лихорадкой, так же как и остальные, разобранные нами в настоящей главе, полностью согласуются и с другими очень важными выводами И. П. Павлова о том, что центробежный аппарат нервной системы «всегда бесконечно проще, стационарнее, гораздо меньше изменчив» (Полн. собр. тр. III, 1, 1951, стр. 109) (рис. 145).

Как видно, наиболее яркие картины реактивного изменения бульбарных рецепторов наблюдались в сроки от 3 до 8 часов после



Рис. 143. Неизмененное чувствительное нервное окончание (типа нервно-мышечного веретена) в стенке легочной вены кошки через 2 часа после введения пирогенного раздражителя (по В. В. Астаховой). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 7, об. 40. Фото.



Рис. 144. Неизмененное чувствительное окончание в стенке воротной вены кошки через 7 часов после введения пирогенного раздражителя (по В. В. Астаховой). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 7, об. 40. Фото.

начала опыта, затем явления начинают стихать. Позже, например через 24 часа после введения раздражителя, находки измененных окончаний единичны, так же как они изредка встречаются и у контрольных животных.

При анализе результатов первых наших опытов по изучению рецепторного аппарата вен в измененных условиях существования у нас еще были некоторые сомнения в трактовке происхождения

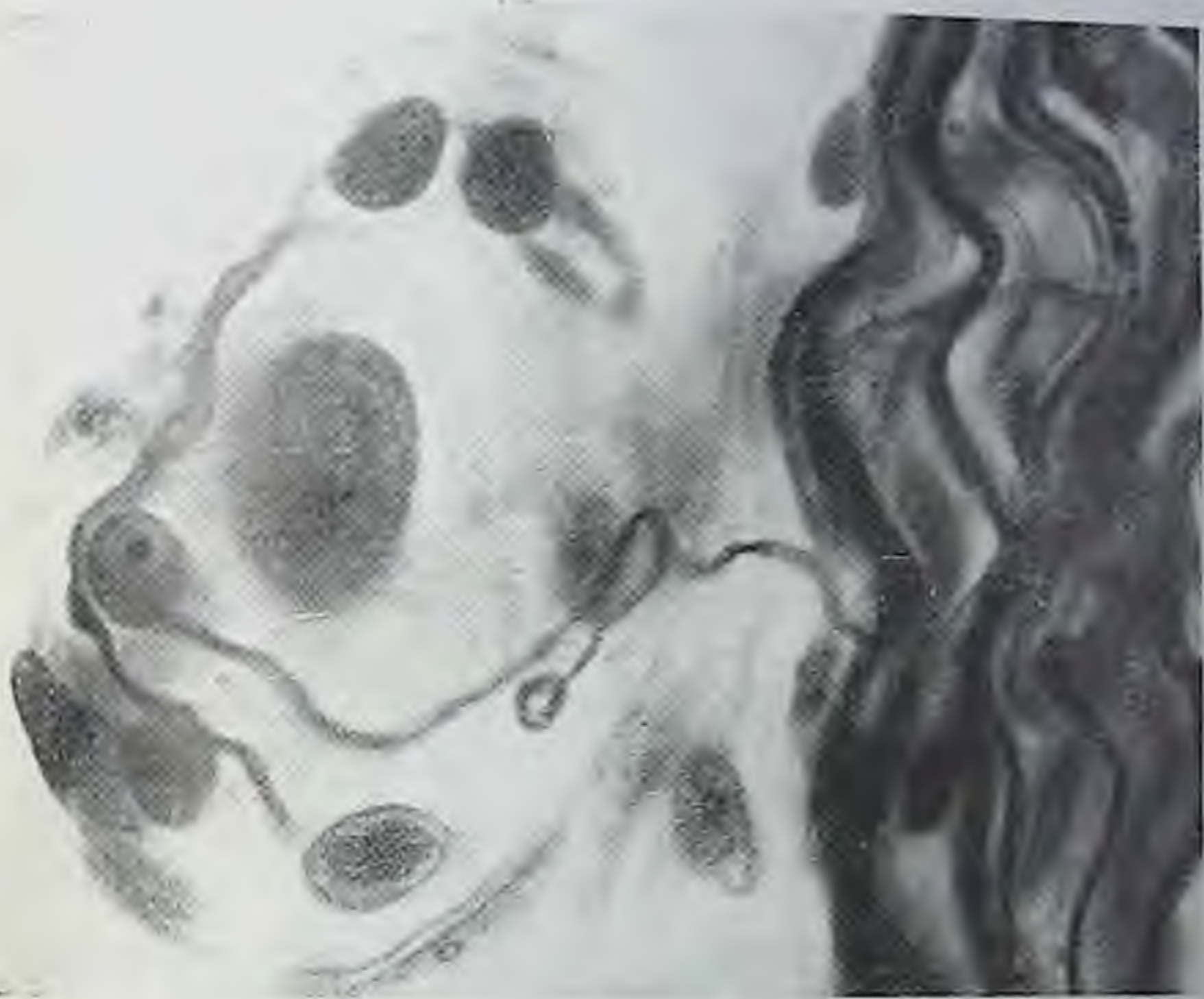


Рис. 145. Нервная клетка, на теле которой расположен неизменный перичеселлюлярный аппарат. Легочная вена кошки через 3 суток после многократного введения пирогенного раздражителя (по В. В. Астаховой). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 90. Фото.

структурной перестройки рецепторов. Сейчас же, когда мы располагаем материалом, полученным от сотен животных, не приходится сомневаться в том, что наблюдаемые нами явления представляют результат раздражения нервной системы, а картины морфологических изменений рецепторов следует рассматривать как их реактивное состояние. Вопрос о вторичной, уоллеровской, дегенерации исключается.

Было бы ошибочным считать, что всякая лихорадочная реакция приводит к гибели чувствительных нейронов. В. В. Астахова с целью еще раз проверить состояние тел чувствительных нейронов в узловатых ганглиях блуждающих нервов и в спинномозговых узлах проделала большую работу. Она исследовала на серийных срезах

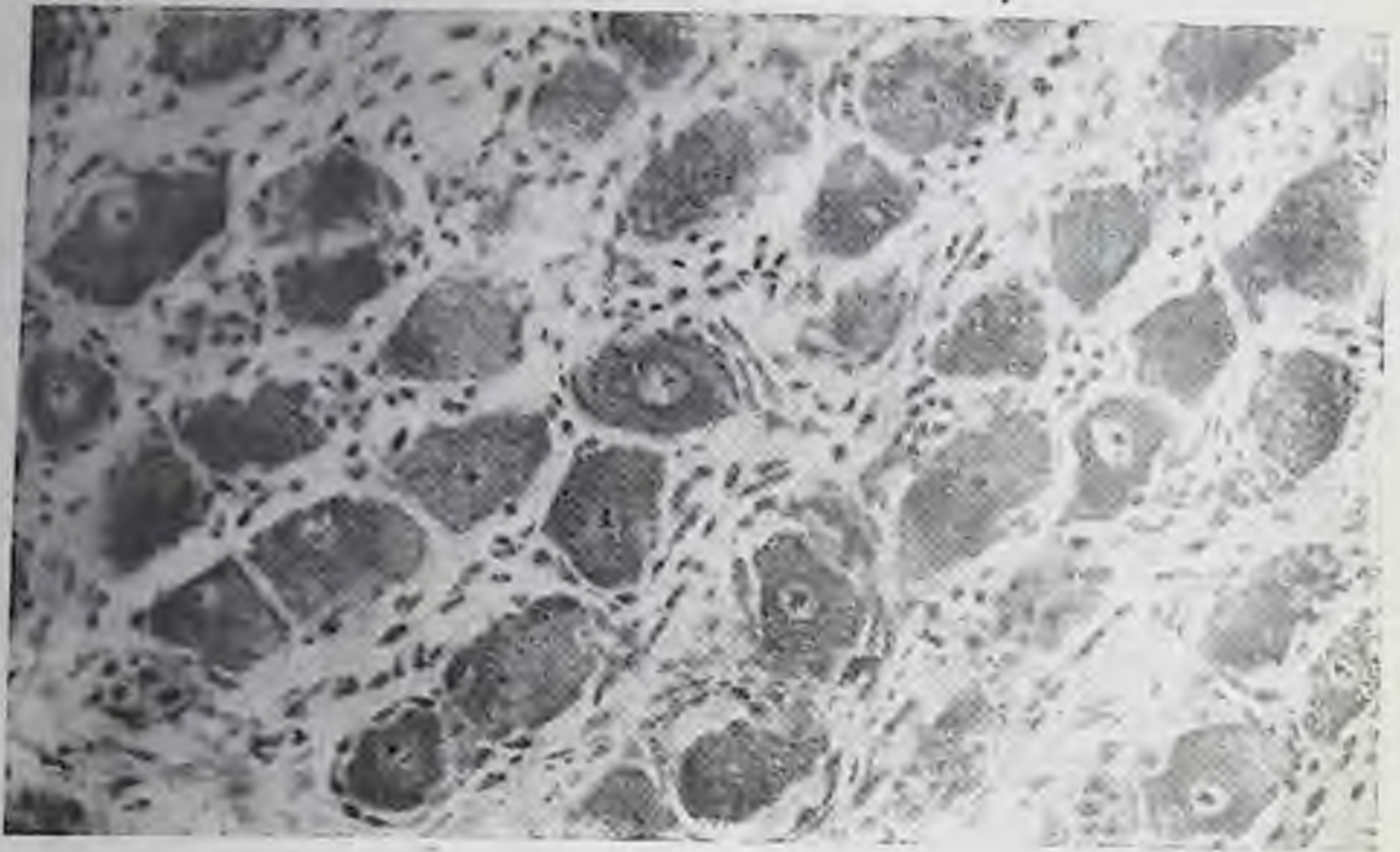


Рис. 146. Узловатый ганглий кошки. Общий вид (по В. В. Астаховой).  
Обработка по Нисслию. Ок. 7, об. 20. Фото.

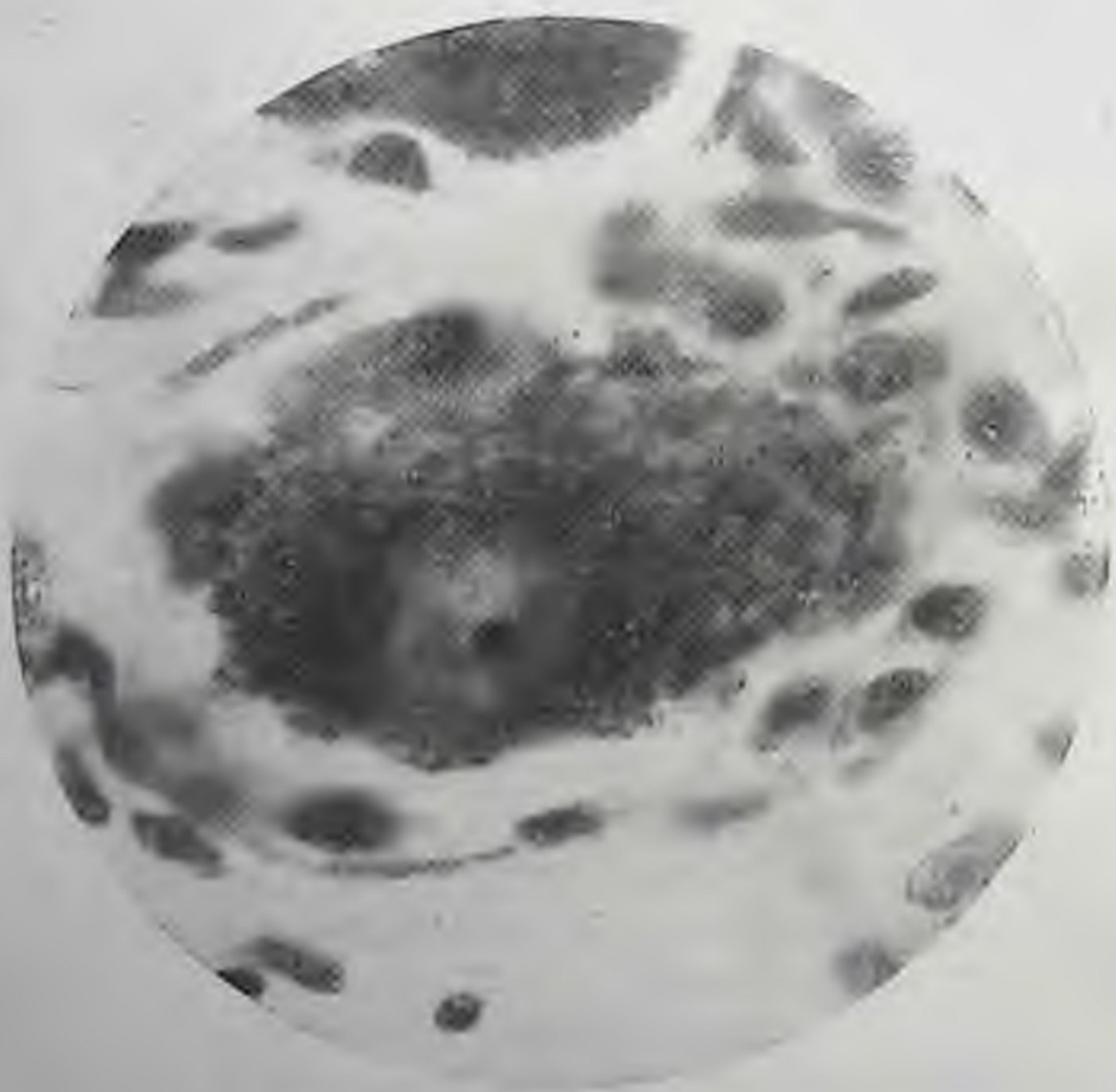


Рис. 147. Узловатый ганглий кошки. Перераспределение хромотофильного вещества (скопление его вокруг смещенного к периферии ядра). По В. В. Астаховой. Обработка по Нисслию. Ок. 7, об. 90. Фото.

этих ганглиев, полученных от подопытных и контрольных животных, наличие патологически измененных нейронов, которые всегда можно найти и в норме. При сопоставлении подсчетов количество встречающихся измененных нейронов у подопытных и контрольных кошек оказалось почти одинаковым (рис. 146, 147).

### Действие проникающей радиации (рентгеновское облучение кошек и собак)

Выяснение патогенеза лучевых поражений, наступающих в результате действия проникающей радиации, представляет огромный не только теоретический, но и практический интерес. Мнение о рефлекторном механизме действия рентгеновых лучей на организм утвердилось сравнительно недавно (П. И. Ломонос, 1954; П. Ф. Минаев, 1954; и др.), хотя влияние их на нервную систему было показано еще в конце прошлого века И. Р. Тархановым (1896), а затем М. И. Неменовым (1927—1950). М. М. Горовиц (1906) были описаны изменения нервных клеток и волокон в результате радиоактивных излучений. В 1930 г. М. Н. Мейсель были опубликованы результаты исследований действия рентгеновых лучей и радия на кожу белых мышей. Со стороны нервного аппарата кожи, главным образом волокон, были обнаружены явные реакции раздражения — варикозности и разрастания. Впоследствии взгляды различных авторов на отношение тканей нервной системы к действию рентгеновых лучей многократно менялись. Одни считали это действие реальным, другие, напротив, его не признавали. Смитер, Кларксон и Стронг (1943), Бодэн (1948) и др. (цит. по В. В. Куприянову) полагали, что изменения нервных клеток, наступающие при облучении головного и спинного мозга, происходят вторично, в результате нарушения кровоснабжения нервной ткани под действием лучей Рентгена.

Нам кажется, что причиной неудовлетворительного разрешения вопроса о реактивности нервных элементов при облучении является то, что в задачи морфологических исследований редко входило специальное изучение синаптических структур, межнейронных или нейротканевых, как наиболее чувствительных частей нейрона. Нельзя согласиться с замечанием В. В. Куприянова о том, что «никто из морфологов не исследовал состояние рецепторных аппаратов при воздействии рентгеновых лучей на организм». Это не совсем точно. Во-первых, еще Стронг и Элви (Strong a. Elwy, 1943) высказывали предположения о возможности реактивных изменений чувствительных нервных окончаний в ответ на действие X-лучей. Во-вторых, мною на Всесоюзной конференции патологоанатомов в Ленинграде (1954) и на выездной сессии бюро медикобиологического отделения АМН СССР в Сухуми (1954) в докладах, посвященных результатам изучения афферентной иннервации крупных вен в условиях экспериментальной патологии, среди прочих материалов были приведены и данные Г. И. Алексеева, показавшего структурные (типа реактивных) изменения рецепторов стенки полых и легочных

вен у места впадения их в предсердия у облученных кошек. Работа В. В. Куприянова (1956) по существу была посвящена изучению изменений рецепторного аппарата сердца при действии рентгеновых лучей на организм.

Одновременно А. Д. Зурабашвили и Б. Р. Нанейшвили (1956) опубликовали свои данные относительно ирритации синапсов в мозгу у собак под влиянием рентгеновского облучения. Аналогичные результаты получил и И. Д. Лев (1957), изучая пластичность сосудов окольного русла в этих условиях и исследуя попутно рецепторы сосудов и синапсы в мозгу (у крыс и собак). В 1956 г. В. Ю. Первушин доложил о своих наблюдениях над изменением нервного аппарата сердца при воздействии сверхвысокочастотного поля (СВЧ поля). Рассматривая эти препараты, мы не могли обнаружить в них чего-либо специфического по сравнению с картинами реактивных состояний, наступающих в рецепторном аппарате вен под влиянием рентгеновского облучения (Г. И. Алексеев, В. В. Куприянов, И. Д. Лев).

Можно сказать, что опыты Г. И. Алексеева явились первой попыткой исследовать состояние сосудистых рецепторов при действии на животных проникающей радиации на модели лучевой болезни у кошек.

Г. И. Алексеев производил опыты на 10 кошках, подвергнутых предварительно в течение 15 суток детальному лабораторному обследованию. У этих животных изучалась температура, вес, производился анализ периферической крови. Учитывая, что у кошек-самок в различные периоды полового цикла возможны изменения в состоянии рецепторных аппаратов (см. главу VI), в опыт брали только самцов. На 3-й день после облучения дозой в 600 р у животных обнаруживались признаки скрытого периода острой лучевой болезни. В это же время отмечались и изменения рецепторного аппарата каротидного синуса, полых и легочных вен у мест впадения их в предсердия. Материал, взятый у кошек в этой стадии болезни, показал весьма убедительные картины перестройки рецепторных аппаратов стенки указанных сосудов без заметных изменений со стороны элементов эфферентной иннервации.

Наблюдения Г. И. Алексеева, с нашей точки зрения, особенно интересны тем, что отмеченные им изменения обнаружены в скрытом периоде заболевания, т. е. когда внешних показателей еще почти не видно. Нам кажется гораздо важнее выявить реакцию наиболее чувствительных элементов нервной системы именно в первые, начальные стадии, в скрытый период болезни. На инициальные признаки изменений в нервной системе при действии проникающей радиации обращали внимание А. Д. Зурабашвили, Б. Р. Нанейшвили и др. (см. Тезисы совещания психиатров в Тбилиси, 1956). Меньшее значение имеет изучение тех глубоких разрушений в нервной системе, которые наблюдают многие авторы (В. П. Курковский, 1956 и др.) у животных, уже погибших от лучевой болезни в результате общей интоксикации организма. Было бы удивительно



не заметить этих явлений; гибнет организм, разрушается и его нервная система. Находки подобного рода не раскрывают патогенеза заболевания, а только констатируют состояние тканей организма в финальный период болезни.

Г. И. Алексеев на своем материале показал заслуживающие внимания факты, которые, во-первых, свидетельствуют о том, что чувствительные нервные окончания в стенке полых и легочных



Рис. 148. Реактивные изменения рецептора с резкой гипертрофией всех его частей. Стенка передней полой вены кошки (самец) у места впадения в правое предсердие, спустя 3 дня после облучения (600р). По Г. И. Алексееву. Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40. Фото.

вен, а также каротидного синуса, претерпевают резкие реактивные изменения и, во-вторых, что действие проникающей радиации не вызывает каких-либо специфических картин раздражения. Обнаруженные им явления морфологически весьма напоминают то состояние рецепторных волокон и образованных ими окончаний, которое наступает в результате действия на нервную систему различных других раздражителей, например кислородной недостаточности, избыточного количества аммиака в крови, пирогенных веществ при экспериментальной лихорадке и др.

Первым признаком таких изменений при лучевой болезни следует считать повышение аргирофилии, гипертрофию волокон, резкую их деформацию с образованием натеков нейроплазмы (шаров); наступают глубокие изменения как рецепторного волокна, так и

самого окончания. Особенно обращают на себя внимание натеки нейроплазмы в претерминальной части волокна. Это наблюдалось Г. И. Алексеевым во всех его опытах (рис. 148). Обращали на себя внимание кровоизлияния, которые обнаруживались в области рецепторов. Ранимость сосудистой стенки при лучевой болезни известна давно. Мы знаем, что при этом заболевании повышается ее проницаемость, расширяется просвет сосудов, образуются застойные



Рис. 149. Реактивные изменения рецептора в стенке передней полой вены собаки, спустя 24 часа после облучения (600 р). Приводящее волокно резко гипертрофировано, варикозно деформировано. Начало распада терминалей окончания (по И. Д. Лев). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 10, об. 40.

явления, появляются экстравазаты. При исследовании состояния рецепторов в ранее описанных нами опытах кровоизлияний не наблюдалось.

Реактивное состояние рецепторного аппарата в стенке рассмотренных сосудов, при отсутствии заметных изменений со стороны элементов эфферентной иннервации, показывает, что действие проникающей радиации не безразлично для чувствительного нейрона, реакции которого, как мы видели, выражаются прежде всего в изменении его периферического отростка (дендрита) и образованного им окончания.

Сходные картины изменений рецепторных аппаратов в стенке передней полой вены собаки обнаружил недавно и И. Д. Лев в опытах

с действием проникающей радиации (рис. 149). Замечательно, что изменения претерпевают только рецепторы, принадлежащие крупным афферентным волокнам блуждающего нерва. Чувствительные волокна среднего и мелкого калибров и их окончания, образованные отростками клеток спинальных ганглиев (спинальные рецепторы) видимых изменений не обнаруживают.

Все эти данные, пока еще крайне немногочисленные, заставляют надеяться, что, может быть, они помогут расширить наши представления о механизме рефлекторного происхождения радиационных поражений. Возможно, что овладение этими механизмами послужит клинике для целенаправленных действий при лечении лучевой болезни.

---

И. П. Павлов, признавая неразрывность нормального и патологического процессов как явлений единого порядка, высоко ценил значение патологии человека для понимания нормы, говоря: «Мир патологических явлений представляет собой... как бы ряд физиологических опытов, делаемых природой и жизнью, это часто такие сочетания явлений, которые бы долго не пришли в голову современным физиологам и которые даже иногда не могли бы быть нарочито воспроизведены техническими средствами современной физиологии» (Избр. произв., Госполитиздат, 1949, стр. 21).

О патологических изменениях окончаний чувствительных нервов у человека в различных органах при некоторых его заболеваниях стало известно совсем недавно (первые наблюдения были получены в лаборатории Б. И. Лаврентьева, 1940). Что же касается патологии рецепторов сердечно-сосудистой системы, то об этом вовсе не знали до самого последнего времени (Н. Г. Смирнова, 1949; Ю. И. Слепков, 1953; А. Ф. Киселева, 1953; А. И. Серанова, 1952; и др.)

Первые картины реактивного раздражения чувствительных нервных окончаний стенки вен у человека показал В. В. Куприянов (1950), обнаружив резкую деформацию и начало распада рецептора в стенке легочной вены больной, умершей от анемии после значительной потери крови (от операции удаления раковой опухоли матки, рис. 150). Впрочем, причиной обнаруженных им изменений могла служить и раковая интоксикация. Позже подобные находки стали повторяться. В. В. Куприянов располагал секционным материалом от трупов 29 больных, умерших от разных заболеваний (рак желудка и печени, септический эндокардит, гипертония, кровопотери после тяжелых операций, пневмония, опухоль мозга, лимфогрануломатоз и др. (рис. 151). Помимо реактивных изменений рецепторов, а иногда и полного распада их, отмечались также явления избыточного роста дендритов нервных клеток, которые он наблюдал в узелках, расположенных в стенке легочных вен у больного, погибшего от опухоли мозга.

В нашем распоряжении имелись препараты полых вен, полученных от трупов 17 детей различного возраста, от 1½ месяцев



Рис. 150. Резкая деформация и начало распада рецептора в стенке одной из легочных вен больной, умершей от анемии после значительной потери крови (по В. В. Куприянову). Обработка по Бильшовскому-Грос-Лаврентьеву. Ок. 15, об. 40.



Рис. 151. Набухание, резкая варикозность и аргирофилия рецепторного волокна и его ветвей в стенке одной из легочных вен человека при септическом эндокардите (по В. В. Куприянову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 15, об. 40.

до 3 лет 7 месяцев, умерших от пневмонии (6), токсической диспепсии (3), туберкулезного менингита (2), врожденного порока сердца (2), септического эндокардита (1), гриппа и миелоидного лейкоза

(3). Наши наблюдения сходны с находками В. В. Куприянова. Так, например, изучая нервный аппарат в стенке нижней полой вены при впадении ее в правое предсердие у мальчика 11½ месяцев, умершего от хронической пневмонии и, кроме того, страдавшего врожденным пороком сердца (незаращение боталлова протока), мы наблюдали среди пучков миокардной мускулатуры адвентицины вены множественные картины резко деформированных крупных мякотных волокон рецепторной природы, с натеками нейроплазмы по ходу волокон и на их концах, напоминавшими собой «культи» (остатки рецептора! — рис. 152). Такое состояние рецепторных структур свидетельствует о несомненно протекающем здесь патологическом процессе. Интересно подчеркнуть, что так же, как и в условиях экспериментальной патологии у животных, элементы эфферентной иннервации остаются устойчивыми; если последние и изменились, то лишь незначительно (повышение аргирофилии — рис. 153).

Недавно К. И. Кульчицкий демонстрировал нам препараты стенки венечного синуса человека, умершего от рака желудка с метастазами в печень. Отмечены резкие изменения рецепторных аппаратов бульбарного происхождения при относительно интактном состоянии диффузных окончаний (рис. 154).

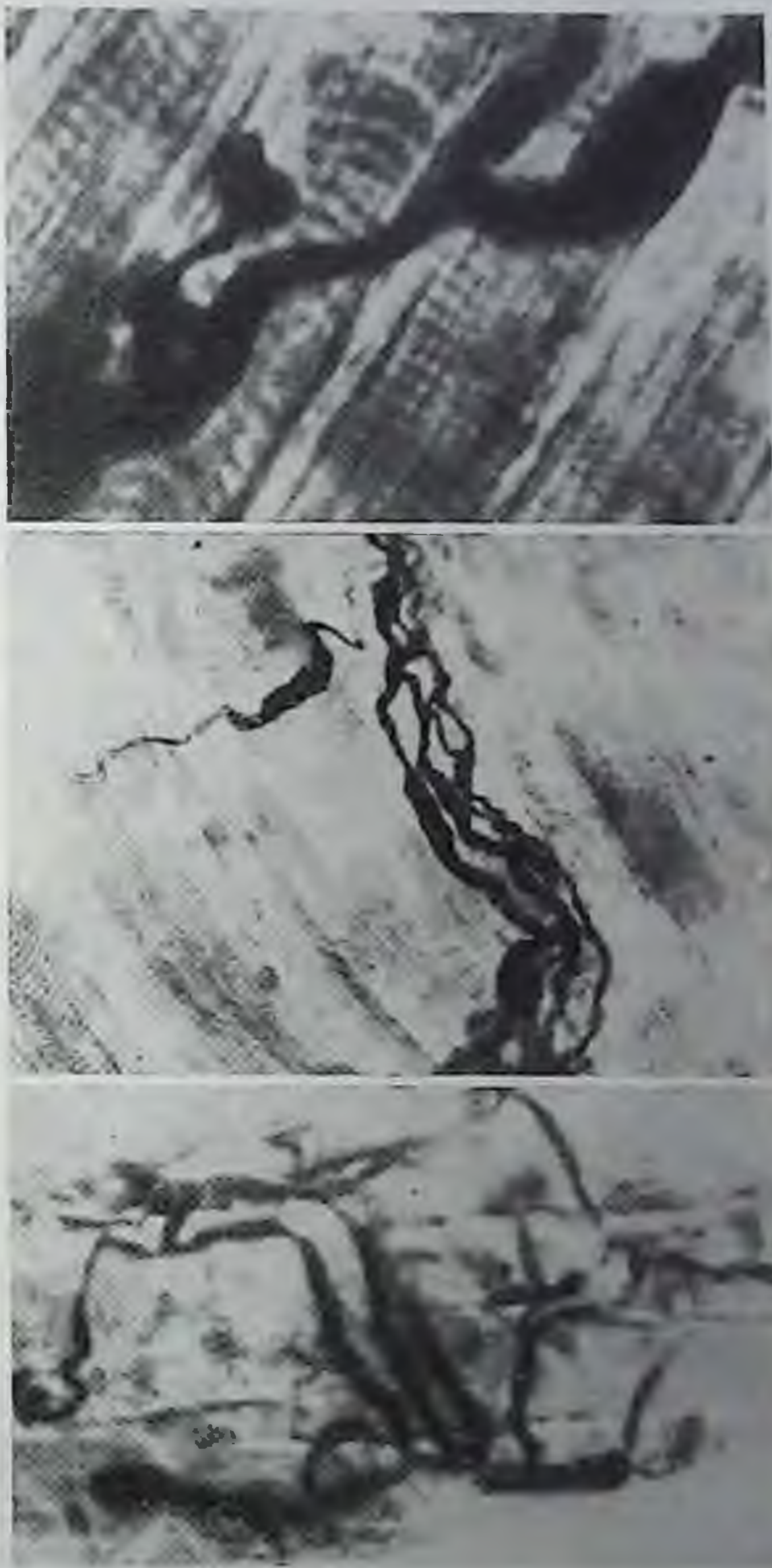


Рис. 152. Деформация мякотных волокон в стенке нижней полой вены у впадения в правое предсердие мальчика 11,5 месяцев с врожденным пороком сердца, умершего от хронической пневмонии (по Б. А. Долго-Сабурову). Обработка по Бильшовскому-Грос. Фото.



Рис. 153. Рецептор в виде компактного кустика в стенке венечного синуса человека, умершего от рака желудка. Резкая гипертрофия терминальных структур. Весь аппарат в состоянии повышенной аргирофилии (по К. И. Кульчицкому). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 7, об. 40.



Рис. 154. Рецептор с диффузным ветвлением в стенке венечного синуса (тот же объект). Видимых изменений не обнаруживается (по К. И. Кульчицкому). Обработка по Бильшовскому-Грос. Ок. 7, об. 40.

При рассмотрении картин реактивного состояния афферентных мягкотных волокон и самих рецепторов у человека, мы узнаем в них те же явления, которые обнаруживались при исследовании афферентных аппаратов у подопытных животных в условиях экспериментальной патологии. Обращала на себя внимание стереотипность изменений. Мы не заметили, чтобы разным формам заболевания соответствовала специфичность реакции рецепторов в венах, которые мы исследовали. Пока можно сказать, что в различных патологических состояниях, о которых речь шла выше, в результате нарушения обмена веществ появляются inadequate раздражители, вызывающие реакции со стороны нервной системы, особенно ее наиболее чувствительных частей. В начале действия раздражающего фактора изменения структур представляются обратимыми впоследствии, когда нарушение состава внутренней среды приводит к интоксикации организма, реактивные явления уступают место необратимым патологическим состояниям, не только нарушающим нервную деятельность, но и жизнь всего организма.

Как показало изучение нервных аппаратов стенки крупных вен (полых, легочных, воротной) у кошек и собак, которые подвергались влиянию различных факторов и таким образом были поставлены в измененные условия жизни (кислородная недостаточность, экспериментальная лихорадка, рентгеновское облучение и др.), рецепторы рефлексогенных зон венозного русла обнаруживали реактивные изменения. Степень их проявлений различна — от повышенной аргирофилии, набухания и варикозности волокон до последующей деформации и фрагментации, образования натеков нейроплазмы, распада на отдельные глыбки и деструкции всего аппарата, приводящей к полному его исчезновению.

Реактивное состояние протоплазмы чувствительного нейрона, которое выражается в структурных сдвигах периферических окончаний его дендритов, мы рассматриваем как проявление раздражения этого нейрона, его приспособляемости (или пластичности) в ответ на действие различных inadequate раздражителей. Известно, что пластичность, подобно обмену веществ, представляет одно из важнейших жизненных свойств организма, благодаря чему живое вещество не только способно реагировать на всевозможные раздражения, но и восстанавливать утраченное в результате действия наносящих ему вред агентов.

Наука давно уже располагала морфологическими данными об обратимых и необратимых изменениях, возникающих в мозговом конце анализатора в результате действия различных раздражителей (например при гипоксии, включая и кровопотери; см. работы А. Л. Шварца, В. П. Курковского, В. П. Курковского и И. Р. Петрова, Н. И. Гольштейна, Г. А. Акимова и др.). Изучались проводящие пути анализаторов, периферические же концы их долгое время оставались необследованными. Интероцепторы, эти своеобразные органы чувств, только в последнее время стали предметом углуб-

ленных исследований по выяснению их реакции на действия различных раздражителей.

Наши находки реактивных изменений рецепторов в стенке венозного русла были обнаружены впервые в 1949 г. До того указаний по этому вопросу ни в зарубежной, ни в отечественной литературе не встречалось.

Был период после Объединенной сессии АН и АМН СССР 1950 г., когда некоторые исследователи в результате неправильного понимания задач творческой разработки учения И. П. Павлова стали довольно упрощенно понимать высшую нервную деятельность, связывая ее только с корой больших полушарий или вообще с головным мозгом, забывая и часто игнорируя периферические отделы нервной системы.

Высшая нервная деятельность структурно связана со всеми этажами нервной системы и высшими, и низшими, с центральными и периферическими ее отделами и, в частности, непременно с рецепторными аппаратами. Механизмы периферической нервной системы, эффекторы и рецепторы, с их проводящими путями составляют существеннейшие части нервной системы, посредством которых высшие ее отделы, во-первых, получают информацию со стороны внешней и внутренней среды, во-вторых, распространяют свое влияние на все ткани организма. На все воздействия, которые были в наших опытах, в большинстве своем приводящие к нарушению обмена веществ и, таким образом, к изменениям химического состава внутренней среды, нервная система отвечала стереотипным изменениям своих структур. Элементы веноmotorной иннервации, преганглионарные нервные волокна с образованными ими окончаниями как на нервных клетках в стенке вен, так и постганглионарные волокна с их окончаниями среди клеток иннервируемой ткани, — признаков раздражения не обнаруживали. Стереотипный характер реакции нервных волокон, возникающих под влиянием действия адекватных раздражителей, был замечен уже давно (З. Х. Рахматуллин, 1936). Эта реакция рассматривалась в свое время как показатель ранней стадии страдания нервной системы.

По Б. Н. Могильницкому (1947), первым признаком реакции нервного волокна, возникающей в ответ на изменение состава среды является его набухание в результате повышения гидрофильности. Изменение адсорбционных свойств нейроплазмы под влиянием раздражителей объясняет нам и повышенную аргирофилию. Нарушение проницаемости оболочечных мембран волокна ведет в конечном счете к выходу нейроплазмы, а вместе с ней и миелина за пределы волокна. Признание стереотипности в картине ответных реакций нейроплазмы и миелина на действие разного рода раздражителей не может считаться окончательно решенным. Надо надеяться, что развитие гистохимических приемов исследования, а также флуоресцентной и электронной микроскопии, поможет в будущем детально разобраться в природе всех этих явлений.



При рассмотрении картин реактивного раздражения рецепторных аппаратов, с фрагментацией и распадом их, может явиться вопрос, не есть ли это явление уоллеровской дегенерации, наступающей вторично, как это бывает в результате перерыва волокна или гибели тела нейрона. Инадекватный раздражитель действует на нервную систему в целом. Кора как наиболее чувствительная и реактивнейшая часть ее, надо думать, прежде всего подвергается этим влияниям. Раз последняя подчиняет себе все ее низшие отделы, возможно допустить, что реактивность рецепторного звена не может не определяться состоянием высших этажей, в частности коры мозга (В. В. Куприянов).

Однако структурные сдвиги в поздней стадии действия раздражения, кончающиеся деструкцией рецептора, прежде всего выявляются именно в афферентной части рефлекторной дуги, принимающей на себя действие раздражителя. Только так можно понимать происхождение структурных изменений в рецепторных волокнах и их окончаниях, которые служат и «входными» воротами импульса и пусковыми механизмами реакции организма в целом, согласно рефлекторной теории нервной деятельности.

Было бы невероятным считать, что всякий раз, когда в организме наступают какие-либо изменения в обмене веществ под влиянием различных факторов, не кончающиеся смертью, и появляются необычные раздражители, — происходит гибель чувствительных нейронов, а вслед за этим и вторично наступающее перерождение окончаний их волокон.

Нет ничего удивительного, если тела некоторых чувствительных нейронов у подопытных животных иногда и показывали такие реактивные изменения или даже необратимые явления, ведущие к гибели эти клетки. В литературе имеется много данных, свидетельствующих о том, что и в здоровом организме нервная система может содержать в себе патологически измененные нервные клетки (Б. С. Дойников, Ю. М. Жаботинский и др.). Детальный анализ этих явлений В. В. Астаховой, применившей сопоставляющий подсчет таких нейронов у подопытных и контрольных животных в опытах с экспериментальной лихорадкой, не оставляет теперь никаких сомнений в этих вопросах.

Из работ С. В. Аничкова (1947, 1952) и его сотрудников известно, что непосредственной причиной возникновения рефлексов с interoцепторов является нарушение энергетического баланса тканей. Связать эти и подобные им исследования физиологов и фармакологов с обязательным анализом морфологических изменений в рецепторах различных областей организма. — значит восполнить тот пробел в фармакологии, о котором не раз говорил И. П. Павлов. Морфологам следует принять на себя решение и этих задач, так как для раскрытия истинного существа свойств рецепторов одних только физиологических, химических и даже фармакологических исследований, нам кажется, недостаточно.

Представленные нами в настоящей главе факты, как кажется, убедительно свидетельствуют о реакции чувствительных нейронов, выражающейся в резких структурных изменениях их протоплазматических отростков, как самых реактивных частей нервной клетки. Трудно представить, чтобы морфологические изменения периферического конца анализатора оставались безразличными для функции всего анализатора в целом, т. е. рефлекторной деятельности организма.

Как видно, экспериментально-морфологический метод дает возможность исследовать динамику изменений рецепторного аппарата сосудов под влиянием действия различных веществ. Мы располагаем наблюдениями реактивного состояния единичных рецепторов и у нормальных животных. Подобные находки отмечают и другие. Было бы удивительным, имея в распоряжении богатый материал, не видеть подобных явлений. Однако надо заметить, что весь тот огромный опыт изучения чувствительных нервных окончаний у различных животных в их обычном, так сказать «нормальном», состоянии, который накоплен трудами А. С. Догеля, А. Е. Смирнова, С. Е. Михайлова, А. Н. Миславского, Б. И. Лаврентьева, Н. Г. Колосова, Е. К. Плечковой, Т. А. Григорьевой, Г. Ф. Иванова, И. Ф. Иванова и их сотрудниками, исследованиями нашей лаборатории, а также зарубежными авторами, не говорит о наличии реактивных изменений рецепторных аппаратов у здоровых животных в широких пределах. Как на материале подопытных животных возможно обнаружить единичные интактные чувствительные нервные окончания, являющиеся наиболее устойчивыми (хотя в отношении спинальных рецепторов это является почти правилом), так и у контрольных животных встречаются реактивно измененные структуры. Все это зависит от степени реактивности чувствительных нейронов у того или иного животного в данный момент.

Надо все же подчеркнуть, что находки «патологически» измененных рецепторов у нормальных животных весьма редки. Наличие таких картин может также объясняться и особым физиологическим состоянием животных. Теперь имеются многочисленные наблюдения, свидетельствующие об изменении рецепторных аппаратов стенки полых и легочных вен у кошек в периоде беременности (см. главу VI). Недаром ныне авторы, изучающие состояние нервной системы животных в различных экспериментальных условиях, предпочитают пользоваться самцами. Необходимо учитывать также и наличие различных интоксикаций в организме так называемых здоровых животных (глистные инвазии и др.).

Изучение реактивности рецепторных аппаратов показало, как одни из них, филогенетически более древние, образованные нейронами спинальных ганглиев, так называемые диффузные разветвления или рецепторы спинального типа, оказываются менее реактивными. В то же время при одинаковом воздействии другие рецепторы, филогенетически более молодые, образованные нейронами узлов блуждающего нерва, представляющие кустики или клубочки

с ограниченной площадью разветвления, рецепторы бульбарного типа оказываются более реактивными. Так, рецепторы полых и легочных вен, весьма реактивные, отличаются от рецепторов стенки воротной вены, реактивные изменения которых не удавалось заметить ни в одной из описанных нами выше серий экспериментов.

Таким образом, многочисленными опытами теперь уже не только в области центральной нервной системы, как было ранее, но и в ее периферических отделах показано, что из всех частей нейрона наиболее уязвимыми и более ранимыми являются концевые разветвления дендритов, т. е. рецепторы. Как оказывается, реакция нейрона на действие различных раздражителей выражается прежде всего на его концах. Такое объяснение вполне соответствует действительности и должно, с моей точки зрения, убедить инициаторов бесплодных споров о том, что является первичным или вторичным в реакции нейрона, тело его или отростки. На любое воздействие нейрон реагирует всеми своими частями как единое целое. Однако видимые, внешние изменения мы прежде всего обнаруживаем в рецепторных аппаратах как наиболее чувствительных частях нейрона. Думаю, что огромный фактический материал, которым располагает наука в настоящее время, отвечает совершенно ясно на эти вопросы.

Интересное объяснение этому явлению приводит Н. И. Зазыбин. Он рассматривает рецепторные аппараты как своего рода сторожевые посты, реактивные изменения которых, наступающие под влиянием различных адекватных раздражителей, приобретают значение охранительных механизмов. Патологические импульсы, вредно действующие на нейрон, ограничиваются охранительной реакцией дендрита, которая может привести последний к деструкции и далее к аутоневротомии («ауторецепторотомии», по В. В. Астаховой) как к защитному явлению, предупреждающему дальнейшие изменения всего нейрона в целом. «Отпадение» нервного окончания прекращает функцию рецепторного аппарата, ибо остается только «культя» деформированного волокна в миелиновом футляре. Тем самым прекращается и дальнейшее поступление импульса к телу чувствительного нейрона и далее в центральную нервную систему. Как видно, тело нейрона сохраняется, «жертвуя» дендритом. А далее наступает регенерация, что вполне возможно, так как тело нервной клетки остается сохранным. В этом феномене, по Н. И. Зазыбину, заключается барьерная функция концевых нервных аппаратов. Весь процесс реактивных изменений с последующей деструкцией чувствительных нервных окончаний в случаях действия адекватного раздражителя следует рассматривать как явление биологически оправданное.

С. М. Миленков (1952), изучая патогенез изменений печени при гелиотропном токсикозе у домашних животных, считает, что патологический процесс, обусловленный действием гелиотропа (токсина), начинается с поражения рецепторов сосудов печеночной доли.

В чувствительных нервных окончаниях возникают, по его наблюдениям, «парабнотические изменения самой различной степени». Образное выражение А. Д. Сперанского: «нервная система иннервирует периферию только потому, что периферия иннервирует нервную систему», — имеет глубокий смысл.

Всякие новые факты, полученные на пути разрешения поставленных нами вопросов в области, которую И. П. Павлов считал «бесконечно великой и плодоносной», не только будут способствовать наибольшему раскрытию механизмов, объясняющих паразитические приспособления живого организма, но и открывают перспективы направленных влияний на них нашей медицинской практики.

---

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вряд ли можно ожидать, что вопросы нервной регуляции функций сердечно-сосудистой системы когда-либо перестанут быть актуальными и задачи разрешения их потеряют научное значение.

Процессы обмена веществ, обеспечивающие жизнь организма, всегда заслуживают особого внимания. Функции органов кровообращения и лимфооттока могут быть поняты в полной мере только при непрерывном развитии наших знаний, лишь при постоянном стремлении все шире и шире познать сущность явлений, связывая динамику с конструкцией. Как показывают работы последнего времени, в механизме тканевого обмена играет существенную роль проницаемость сосудов. Наука пока еще не располагает конкретными сведениями о путях нервной регуляции этой функции. Роль сосудов, как видно, не ограничивается только «сосудистой подвижностью» или «сосудистой чувствительностью», как некоторые считают, — она гораздо разнообразней. От проницаемости стенки капилляров, как известно, зависит выполнение последними их основной роли в организме, — обмена веществ.

До недавнего времени состояние морфологических знаний об иннервации сосудов было на недостаточно высоком уровне. Проблема рассматривалась односторонне, наибольшее внимание уделялось изучению нервов сердца и крупных артерий. О нервных механизмах венозного русла имелись лишь отрывочные сведения; об иннервации лимфатической системы знания были весьма примитивны. Интересы касались преимущественно эфферентных нервов. Сейчас положение резко изменилось. Научкой накоплены значительные материалы, свидетельствующие о наличии в стенке сердца и кровеносных сосудов не только артерий, но теперь уже и вен, огромной массы нервной ткани в виде сплетений нервных волокон и образованных ими чувствительных и двигательных нервных окончаний — рецепторов и эффекторов. Стенка крупных кровеносных сосудов богата также нейронами вегетативной нервной системы с окружающими их перичеселлюлярными аппаратами. Вопрос о наличии нервных клеток в стенке крупных сосудов сейчас не подлежит сомнению.

Теперь все чаще и чаще обращается специальное внимание на иннервацию *vasa vasorum* (*nervi vasorum vasorum*), посредством

которой осуществляется нервная регуляция снабжения кровью (и ее оттока) тканей самой сосудистой стенки. Современное учение об афферентной иннервации сосудистого русла в целом, расширяющее наши представления о рефлексогенных зонах в организме, дающее основание утверждать положение о второй, афферентной, функции сосудов, помимо основной, трофической (В. Н. Черниговский), обязано в значительной степени трудам отечественных ученых, во многом опередивших достижения зарубежной науки в этой области.

Фактический морфологический материал, который сейчас накоплен в результате исследований иннервации сосудов, не только позволяет ясно представлять многие физиологические процессы сердечно-сосудистой деятельности, но и дает возможность прийти к теоретическим обобщениям по целому ряду вопросов современной науки о строении нервной системы. Например, сложный состав нервных сплетений в стенке сосудов, содержащих в себе компоненты как соматической, так и вегетативной нервной системы, еще раз подчеркивает неразделимое единство, общность их, что выражается в неразрывности явлений афферентной и эфферентной иннервации, в целостности рефлекторных дуг, принимающих и передающих раздражение в сосудистой системе.

В перицеллюлярных сплетениях, образованных окончаниями преганглионарных вегетативных волокон на телах или дендритах нервных клеток стенки сосудов, мы узнаем те же механизмы межнейронных отношений, те же синаптические структуры, которые теперь хорошо изучены в различных частях вегетативной нервной системы. Нейронная теория получила новые фактические доказательства, бесспорно свидетельствующие о наличии синапсов также и в области нервно-сосудистых рефлекторных отношений. Однако наиболее интересные по своей новизне результаты показали те исследования, которые были посвящены выяснению пластичности нервных аппаратов стенки сосудов, выяснению динамики их и изменчивости в различных условиях существования организма, включая и патологию. Эти вопросы в отношении вен ранее не служили предметом изучения ни у нас, ни за рубежом.

Особого внимания заслуживают исследования, посвященные изучению эмбриональных особенностей рецепторной иннервации вен и ее изменений после рождения. Различия в строении чувствительных нервных аппаратов стенки сосудов в разные периоды жизни полностью соответствуют возрастным функциональным особенностям сердечно-сосудистой деятельности. В этих исследованиях подтвердились предположения о том, что чувствительные нервные окончания в ранних стадиях развития мало дифференцированы; афферентные волокна, ветвясь, переплетаются между собой, — индивидуализация рецепторов наступает позже.

Изучение иннервации вен привело не только к расширению и углублению прежних знаний об иннервации кровеносных сосудов вообще, но и к открытию новых фактов, расширяющих

прежние представления. Пользуясь методом разрушения отдельных звеньев рефлекторной дуги путем перерезки и иссечения различных нервов и узлов и изучением наступающего вслед за этим перерождения волокон и их окончаний, удалось точно установить источники происхождения афферентной иннервации полых, легочной, воротной и яремных вен и таким образом определить топографию путей рефлекса с различных рецепторных зон венозной системы.

Понятие «зональности» не следует принимать упрощенно. Открытие рецепторов во все новых и новых областях сосудистого русла отнюдь не снимает различия их качеств в различных «зонах» и «полях», их специфику. Нельзя, например, считать одинаковыми, с одной стороны, устьевые отделы полых или легочных вен, насыщенные рецепторными аппаратами, и, с другой стороны, прочие участки этих сосудов, где чувствительные нервные окончания располагаются не так густо. Специфика функций определяет и особенности строения иннервационных аппаратов той или иной части сосудистого русла. Разнообразие их форм и топографические особенности распределения функционально и исторически обусловлены. Однако многое еще остается непонятным. Например, чувствительные нервные окончания (интерстициальные и мышечные рецепторы) стенки полых и легочных вен в области впадения их в предсердия мало чем отличаются между собой по строению. Между тем, функция этих вен глубоко различна, одни несут венозную кровь, другие — артериальную; различно и происхождение этих сосудов. Некоторой особенностью является наличие в стенке полых вен, не только в их устьевых отделах, но и на протяжении, а также в стенке вен воротной системы и других инкапсулированных нервных окончаний типа фатер-пачиниевых телец и колб Краузе. В области легочных вен этих образований не обнаруживается.

Экспериментальные подходы в изучении иннервации вен позволили выявить двойную чувствительную иннервацию полых и легочных вен («бульбарную» и «спинальную») и одиночную («спинальную») воротной вены. Морфологические критерии каждого из этих типов афферентной иннервации определяются совершенно отчетливо. Это особенно утвердилось теперь в связи с изучением чувствительной иннервации вен конечностей.

Действительно, откуда, как не из нейронов спинальных ганглиев могут брать свое начало афферентные нервные волокна стенки этих сосудов, образующих в них примитивно устроенные окончания диффузного типа с распространенным ветвлением, волокна которых в виде тончайших «усиков» распределяются на большой площади стенки сосуда? Волокна, образующие подобного типа рецепторы, «приходят» к венам конечностей не иначе, как из расположенных по соседству с ними спинальных нервов.

Принципиально новым явилось обнаружение в стенке некоторых вен образований типа гломусов (полые, воротная, почечные вены). Можно согласиться с тем, что хеморецепция — процесс распространенный, что аппаратами ее служат так называемые сосудисто-ткане-

вые рецепторы капиллярного русла, сигнализирующие об обменных процессах в тканях. Но принятие такого положения вовсе не исключает возможности наличия в организме специальных хеморецепторов типа гломусов, хотя бы и построенных из элементов хромаффинной ткани, расположенных в определенных участках организма и относимых некоторыми авторами к параганглиям. Теперь это найдено еще и в венозной системе.

Важные результаты в практическом отношении, дающие рефлекторной теории новые факты и доказательства, получены при изучении реактивности нервной ткани сосудистого русла.

Организм и среда составляют единство. Изменение среды неизбежно вызывает реакцию организма. Рецепторный аппарат всех тканей в физиологических условиях, когда действует обычная мера адекватного раздражения, не показывает каких-либо заметных структурных изменений. Последние наступают, когда организму ставится чрезмерная задача, при которой нервной системе предъявляется необычная нагрузка, когда действующие на нее факторы являются чрезвычайными раздражителями.

В последнее время, в связи со стремлением как можно шире распространить идеи нервизма в различные области теоретической и практической медицины, стали вести многочисленные исследования, направленные к выяснению действия на нервную систему различных веществ. Меньше всего до сих пор это касалось периферических окончаний центростремительных нервов — рецепторов. Центральная нервная система уже многократно служила предметом изучения ее изменений в условиях действия на организм различных вредно действующих факторов. Попутно исследовались и некоторые периферические отделы, узлы, нервы.

Б. И. Лаврентьевым и его учениками в свое время было сделано весьма важное наблюдение. Оказалось, что патологические процессы, протекающие в тех или иных органах, вызывают реакцию раздражения со стороны различных нервных элементов и притом не только данного органа, но и в отдаленных от него участках тела. Обнаруживаемые при этом картины «перерождения» нервных волокон весьма своеобразны и резко отличаются от вторичной уоллеровской дегенерации. Б. И. Лаврентьев называл эти явления реактивными.

Воспроизводя экспериментально патологические процессы в организме подопытных животных (экспериментально-биологические модели), создавая такие условия, когда в него начинают поступать inadequate раздражения, мы всякий раз с постоянной закономерностью наблюдали типичные реактивные явления в чувствительных нервных окончаниях стенки вен с признаками первичного раздражения. Реактивно измененные структуры нередко подвергались деструкции с последующей регенерацией.

Реактивные изменения, обнаруживаемые нами в рецепторах стенки полых и легочных вен, оказываются наиболее выраженными в чувствительных нервных окончаниях, образованных афферент-



ными волокнами бульбарного происхождения как более филогенетически молодыми и, по-видимому, менее устойчивыми. Рецепторы спинального происхождения далеко не столь реактивны.

Наши наблюдения заставляют категорически отрицать мнение о том, что реакции всех типов рецепторов отличаются однообразием, что обнаруживаемые в них структурные изменения наступают в результате якобы гибели тел чувствительных нейронов, являясь, таким образом, «вторичными». Результаты экспериментально-морфологических исследований с достаточной убедительностью свидетельствуют как раз об обратном. Работы последних лет, посвященные изучению рецепторной иннервации крупных вен, принесли много новых доказательств справедливости предположения о биологическом значении чувствительных нервных окончаний как своеобразных защитных механизмов (Н. И. Зазыбин, В. Н. Черниговский), стоящих на страже организма, защищающих его от действия чрезвычайного раздражителя, преграждающих распространение последнего к высшим этажам анализатора.

В начале настоящей книги нами уже подчеркивалось важное значение для познания структур сочетания исторического и экспериментального подходов в исследованиях. Что же дало нам применение таких методов для наибольшего приближения проблемы афферентной иннервации венозного русла к задачам современной физиологии и клиники?

Как теперь известно, многочисленные рецепторные аппараты типа свободных окончаний в стенке различных вен у человека и некоторых животных во взрослом состоянии отличаются большим полиморфизмом. Среди них различаются окончания двух родов. Одни — с ограниченной площадью разветвления, в виде густых кустиков, иногда образующих клубочки, представляют аппараты очень сложного строения. Другие, устроенные просто, образованы ветвлениями тончайших волоконцев, распространяются на значительной территории, иногда напоминая собой длинные нитевидные усики.

Экспериментальные исследования с применением метода дегенерации показали, что сложно устроенные окончания принадлежат афферентным проводникам блуждающего нерва. Аппараты более простого строения относятся к афферентным проводникам спинальных нервов.

У эмбрионов человека и кошки рецепторы венозной системы, в отличие от взрослых особей, характеризуются однообразием форм строения. На ранних стадиях развития они сходны между собой, напоминая в общем чувствительные окончания спинального типа. И только позже, с изменением условий существования, с переходом от эмбрионального периода развития к постнатальному, с изменением функций венозного русла и кровообращения в целом, происходит соответствующая дифференцировка рецепторов с усложнением строения некоторых из них, в связи с новыми функциями, приводящими к образованию указанных выше двух типов оконча-

ний. Смена функций обуславливает и смену морфологических особенностей системы рецепторов (Б. А. Долго-Сабуров, 1949). Все это установлено с помощью исторического, эволюционного подхода в исследованиях.

И, наконец, изучение реакции рецепторов в ответ на воздействия различных факторов внутренней и внешней среды организма, их изменений, как наиболее легко реагирующих его частей показало следующее. Один тип рецепторов, филогенетически более древний, образованных окончаниями чувствительных проводников спинальных нервов, оказывается более устойчивым, менее реагирующим, в то время как другой тип в тех же условиях опыта, филогенетически более молодой, представленный окончаниями чувствительных проводников блуждающего нерва, оказывается менее устойчивым, более чувствительным к различного рода воздействиям. Последние опыты, как видно, уже относятся к области экспериментальной патологии. Способствуя созданию экспериментально-биологических моделей, воспроизводящих различные патологические состояния организма, они, несомненно, приближают нас к клинике.

Таким образом, только сочетание экспериментальных исследований с эмбриологическими помогло правильно подойти к оценке той разницы в реакциях, которая наблюдается со стороны обоих установленных нами типов рецепторных аппаратов. Конечно, расширение эмбриологических исследований, привлечение данных сравнительной морфологии будут еще более способствовать биологическому освещению патологических влияний, а следовательно, и большему сближению теории с практикой.

Изучение иннервации вен вносит существенную добавку к прежним знаниям о нервной регуляции кровообращения. Это особенно важно потому, что результаты исследований касаются венозной системы, представляющей по емкости наибольшую часть сосудистого русла, во много раз превышающую артерии. Вены играют в организме не только функцию транспорта крови, но и роль мощных депо, рефлексy с них отражаются на отправлениях других систем организма.

Детальный анализ полученных нами данных показывает и те пути, по которым должны решаться дальнейшие задачи исследований в этой области. Они должны быть направлены не только к расширению уже начатой работы и открытию дополнительных фактов, но и к постановке принципиально новых вопросов. Этого давно ждет теоретическая и практическая медицина для полного овладения всеми средствами борьбы с расстройствами деятельности сердечно-сосудистой системы, все еще представляющими высокий удельный вес в патологии человека.

---

## ЛИТЕРАТУРА

- А б р и к о с о в А. И. Патологическая анатомия симпатических ганглиев. Архив клинической и экспериментальной медицины, № 4—6, 1922.
- А г а - З а д е Ш. М. К патоморфологии нервного аппарата нижней полой вены при гипертонической болезни. Автореферат канд. дисс., Баку, 1953.
- А й р а п е т ь я н ц Э. Ш. О сигнализации с аппарата половой сферы. Проблемы кортико-висцеральной патологии, Л., 1949.
- А й р а п е т ь я н ц Э. Ш. К морфологии внутренних анализаторов. Труды 15-го совещания по проблемам высшей нервной деятельности, посвященного 50-летию учения акад. И. П. Павлова об условных рефлексах, М. — Л., 1952.
- А й р а п е т ь я н ц Э. Ш. Высшая нервная деятельность и рецепторы внутренних органов. М. — Л., 1952.
- А й р а п е т ь я н ц Э. Ш. и К р ы ж а н о в с к а я Е. Ф. К физиологии инteroцепции матки. Хеморецепция. Сб. научных трудов Института акушерства и гинекологии, 10, 1947.
- А к и л о в а А. Т. Источники кровоснабжения поверхностных вен верхней конечности. Канд. дисс., 1947.
- А к и л о в а А. Т. Околососудистое русло в области вен воротной системы в норме, в эксперименте и при гипертонической болезни. Докт. дисс., Л., 1958.
- А к и м о в Г. А. Морфологические изменения в нервной системе человека при общих острых нарушениях кровообращения. Канд. дисс., Л., 1950.
- А л е к с а н д р о в с к а я О. В. Морфологические изменения нервной системы в период беременности, в различные сроки послеродового периода, а также при введении гормональных веществ. Тезисы научной конференции по анатомии и гистологии животных Московской ветеринарной академии, М., 1955.
- А л е к с е е в Г. И. О состоянии рецепторного аппарата стенки некоторых крупных сосудов после рентгеновского облучения. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1958.
- А л ь б о в П. А. Проблема легочной нервной рецепции в эксперименте и в клинике. Сб.: Теория и практика клинич. медицины, вып. 2, М., 1951.
- А л ь т ш у л ь А. С. К вопросу о морфологии чувствительных нервных окончаний кишечника млекопитающих. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. X, вып. 1—2, № 7—8, 1940.
- А л ь т ш у л ь А. С. Морфология чувствительных нервных окончаний кишечника млекопитающих. Сб.: Морфология чувствительной иннервации внутренних органов, М., 1948.
- А н и с и м о в а В. В. Реактивные изменения моторных нервных окончаний скелетной мышцы при экспериментальной ишемии. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. XIX, вып. 3, 1945.
- А н и с и м о в а - А л е к с а н д р о в а В. В. Морфология афферентной иннервации венозных синусов твердой мозговой оболочки. Тезисы докладов I Белорусской конференции анатомов, гистологов, эмбриологов и топографоанатомов, Минск, 1957.

- Аничков С. В. Действие кураре на каротидные клубочки, Физиологический журнал СССР, 33, 1947.
- Аничков С. В. Новое в области фармакологии нервной регуляции кровообращения и дыхания. Сб.: Нервная регуляция кровообращения и дыхания, изд. Академии медицинских наук СССР, 1952.
- Анохина А. П. Структурные изменения рецепторных аппаратов дуги аорты при различных их функциональных состояниях. Сообщение I. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, № 4, 1950.
- Анохина А. П. Изменения структур рецепторных аппаратов дуги аорты при различной их деятельности. Сообщение II. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, № 5, 1951.
- Аршавский И. А. Нервная регуляция деятельности сердечно-сосудистой системы в онтогенезе. М. — Л., 1936.
- Асратян Э. А. Компенсаторные приспособления центральной нервной системы. Сб.: Учение И. П. Павлова в теоретической и практической медицине, М., 1951.
- Астахова В. В. К вопросу о взаимоотношении телец Фатер-Пачини с кровеносным руслом. Труды Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова, т. 50, Л., 1953.
- Астахова В. В. О морфологических показателях лихорадочной реакции со стороны некоторых рефлексогенных зон кровеносной системы. Аннотации научных работ Академии медицинских наук СССР за 1954 г.
- Астахова В. В. Некоторые морфологические показатели изменений нервной системы в стенках крупных вен у кошек при лихорадочной реакции. Сб.: Физиологические механизмы лихорадочных реакций, Медгиз, 1957.
- Астахова В. В. О состоянии нервных аппаратов стенки крупных вен у кошек при экспериментальной лихорадке. Канд. диссертация, Л., 1957.
- Астахова В. В. Изменения периферической нервной системы при экспериментальной лихорадке. Бюлл. эксп. биол. и мед., № 2, 1957.
- Бабаскин А. В. Иннервация сосудов стенки дуги аорты. Вопросы физиологии Академии наук УССР, 7, 1954.
- Баккал Т. П. К вопросу о строении рецепторов матки беременных кошек. Сб.: Рефлекторные реакции во взаимоотношениях материнского организма и плода, под редакцией Н. Л. Гармашевой, Л., 1954.
- Бакшт Г. А. Цит. по Оноприенко Н. В., 1955.
- Басс Я. М. и Черкасский М. А. Венозное давление в разных сосудах здоровых животных. Сб.: Венозное давление, под редакцией В. А. Вальдмана, вып. II и III, Л., 1939.
- Басс Я. М. и Черкасский М. А. Влияние физических факторов — перемены положения тела, кровопускания, трансфузии и искусственной плеторы на уровень венозного давления в разных сосудах у собак. Сб.: Венозное давление, под редакцией В. А. Вальдмана, вып. II и III, Л., 1939.
- Белянский В. А. Новые данные о кровоснабжении вен верхней конечности. Труды V съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, Л., 1951.
- Белянский В. А. Новые данные о кровоснабжении вен верхней конечности человека. Труды Куйбышевского медицинского института, т. 4, 1951.
- Белянский В. А. Об архитектуре кровеносных сосудов в стенках вен воротной системы печени у человека. 14-я научная сессия Куйбышевского медицинского института, 1953.
- Белянский В. А. О внутривеночной васкуляризации почечных вен у человека. 15-я научная сессия Куйбышевского медицинского института, 1954.
- Белянский В. А. О кровоснабжении некоторых вен головного мозга. Труды Куйбышевского медицинского института, т. 5, 1954.
- Белянский В. А. О внутривеночной васкуляризации нижней полой вены. Труды Куйбышевского медицинского института, т. 6, 1956.

- Б е л я и с к и й В. А. Кровоснабжение почечных вен человека. Сборник научных работ Куйбышевского общества патологоанатомов с секцией патофизиологов, 1957.
- Б е л я и с к и й В. А. Новое о кровоснабжении стенок вен человеческого тела. Материалы к докладам Поволжской конференции физиологов, биохимиков и фармакологов с участием морфологов и клиницистов, Куйбышев, 1957.
- Б е х т е р е в В. М. и М и с л а в с к и й Н. А. О влиянии мозговой коры и центральных областей мозга на давление крови и деятельности сердца. Архив психиатрии, 1886.
- Б и б и к о в а А. Ф. Состояние некоторых иннервационных приборов сердечно-сосудистой системы при экспериментальной гипертензии. Журнал невропатологии и психиатрии им. С. С. Корсакова, т. LII, в. 9, М., 1952.
- Б и р ю к о в Д. А. Существует ли рефлекс Бейбриджа? Тезисы докладов на научной сессии, посвященной 25-летию Государственного медицинского института в Ростове н/Дону, 1940.
- Б и р ю к о в Д. А. Материалы к вопросу о рефлекторной регуляции сердечно-сосудистой системы. Воронеж, 1946.
- Б о д р о в а Н. В. Материалы по иннервации сердца *Cyprinus carpio* и лягушки (*Rana esculenta*). Медицинский журнал Академии наук УССР, т. 7, в. 3, 1937.
- Б о д р о в а Н. В. К сравнительной микроморфологии периферической нервной системы. Вопросы физиологии, № 2, 1952.
- Б о д р о в а Н. В. Морфологические и функциональные связи в нервной системе. Проблемы межнейронных и нейротканевых отношений, АН УССР, Киев, 1953.
- Б о г д а н о в а Т. И. Нервы подколенной артерии и подколенной вены. Труды Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова, т. 38, 1947.
- Б о р о в с к а я А. Я. Опыты изучения иннервации кровеносных сосудов методом дегенерации постганглионарных волокон автономной нервной системы. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, т. XIV, № 3, 1935.
- Б у х т и я р о в А. Г. Воздействие на интероцепцию как средство изменения реактивности. Первая Всесоюзная конференция патофизиологов в Казани. Тезисы докладов, М., 1950.
- Б у х т и я р о в А. Г. О реакциях организма на введение раздражителей в кровь. Докт. дисс., Л., 1955.
- Б ы к о в К. М. К вопросу о влиянии коры мозга на деятельность внутренних органов и тканей (итоги и перспективы). Архив биологических наук, 48, 1937.
- Б ы к о в К. М. Интерорецепторы. Архив биологических наук, т. 61, в. 1, 1941.
- Б ы к о в К. М. Новые пути в изучении деятельности внутренних органов. Физиологический журнал СССР, № 1, 1946.
- Б ы к о в К. М. О клинико-физиологических исследованиях. Проблемы клинической и экспериментальной хирургии, М., 1951.
- Б ы к о в К. М. Учение И. П. Павлова и современное естествознание. М., 1952.
- Б ы к о в К. М. Кора головного мозга и внутренние органы. 3 изд., Избранные произведения, т. II, 1954.
- Б ы к о в К. М. Дальнейшее развитие проблемы физиологии и патологии кортико-висцеральных взаимоотношений. Тезисы докладов на VIII Всесоюзном съезде физиологов, биохимиков, фармакологов, Киев, 1955.
- Б ы к о в К. М. и К у р ц и н И. Т. Кортико-висцеральная теория язвенной болезни. Академия медицинских наук СССР, М., 1949.
- Б ы к о в Н. М. Иннервация аортальной рефлексогенной зоны у человека. Труды V Всесоюзного съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, 1951.
- Б ы к о в Н. М. Нервный аппарат аортальной рефлексогенной зоны у плодов и у новорожденных человека. Диссертация, Л., 1953.

- Вайль С. С. О поражениях вегетативной нервной системы при туберкулезе кишечника. Сб.: Борьба с туберкулезом, № 1, 1935.
- Вайль С. С. Вегетативная нервная система и местные поражения тканей. Биомедгиз, Л., 1935.
- Вайль С. С. Изменения интрамурального нервного аппарата кишечника при нарушениях кровообращения в нем и повреждении солнечного сплетения. Архив патологической анатомии и патологической физиологии, т. III, в. 1, 1937.
- Вайль С. С. О поражениях вегетативной нервной системы при гематогенных (генерализованных) формах туберкулеза. Архив патологии, № 1, 1947.
- Валедиский И. А. Материалы к вопросу о присутствии и месторасположении нервных узлов сердца некоторых млекопитающих и человека. Диссертация, Томск, 1910.
- Вальдман В. А. Венозное давление и венозный тонус. Медгиз, 1947.
- Валькер Ф. И. К хирургической анатомии системы воротной вены. Диссертация. 1920.
- Валькер Ф. И. К вопросу об окольных путях системы воротной вены. Журнал научной медицины, № 4—5, 1949.
- Василенко Ф. Д. Рефлексы с рецепторов вен. Сб.: Вопросы физиологии интерорецепторов, 1, 1952.
- Василенко Ф. Д. Рефлексы с рецепторов вен. Тезисы докладов VIII Всесоюзного съезда физиологов, биохимиков, фармакологов, Киев, 1955.
- Василенко Ф. Д. Рефлексы с рецепторов вен. Автореф. докт. дисс., Л., 1956.
- Венский. О распространении ложного эпителия в организме позвоночных животных. Диссертация, СПб., 1868.
- Верзильов Н. М. К учению о сосудодвигательной функции задних корешков спинного мозга. Диссертация, М., 1898; Zur Frage über die vasomotorische Function der hinteren Wurzeln. Zbl. f. Phys., v. X, 1896.
- Веселкин Н. В. и Гордон Б. Г. Кислотно-щелочные соотношения и некоторые стороны азотистого обмена у собак с экк-павловским свищом. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, № 6, 33, 1952.
- Веселкин Н. В. и Гордон Б. Г. Нарушение азотистого обмена и кислотно-щелочных отношений у собак с экк-павловским свищом. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, № 4, 1953.
- Веселкин Н. В. и Гордон Б. Г. Аммиачная интоксикация центральной нервной системы при нарушении деятельности печени и пути ее устранения. Вопросы медицинской химии, т. 1, в. 6, Медгиз, М., 1955.
- Веселкин П. Н. О теплорегуляции при лихорадке и перегревании. Физиологический журнал СССР им. Сеченова, т. 26, в. 6, 1939.
- Веселкин П. Н. Современное состояние вопроса о лихорадке. Архив патологии, № 4, 1952.
- Винников Я. А. Опыт филогенетической классификации рецепторов (органов чувств) позвоночных. Журнал общей биологии, 7, 5, 1946.
- Вишневский А. А. и Лаврентьев Б. И. Опыт изучения реактивного состояния нервов. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. 8, вып. 6, 1939.
- Войнер Р. А. Источники кровоснабжения стенки полых вен человека. Труды Военно-морской медицинской академии, т. 11, 1948.
- Володько Н. С. К иннервации передней полой вены у собаки и кошки. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, т. XXXI., № 3, 1954.
- Волынский Ф. А. Die Herznerven des Kalbes. Z. f. Anat. u. Entw., Bd. 86, H. 5/6, 1928.
- Волынский Ф. А. Innervation des Herzkammer und Vorhofseptums des Kalbes. Ztschr. f. Anat. u. Entwicklgesch., Bd. 86, H. 5/6, 1928.
- Воробьев В. П. Über die Nerven des Herzens. Mediz. klinik, N 24, 1926.
- Вотрин А. В. Иннервация места деления общей сонной артерии и внутренней яремной вены. Автореф. докт. дисс., Рязань, 1950.

- Вотрин А. В. Иннервация сонной рефлексогенной зоны и внутренней яремной вены. Сб.: Нервная регуляция кровообращения и дыхания, изд. Академии медицинских наук СССР, 1952.
- Выропаев Д. Н. О нервных регуляторных аппаратах сердца и их изменениях при туберкулезе легких у человека. Архив биологических наук, 57, 1, 1940.
- Выропаев Д. Н. Нервные регуляторные аппараты сердца человека и их изменения при туберкулезе легких. Сб.: Морфология чувствительной иннервации внутренних органов, под редакцией Е. К. Плечковой, 1948.
- Галкин В. С. О значении рецепторных аппаратов для работы высших отделов нервной системы. Архив биологических наук, т. 33, вып. 1—2, 1933.
- Галкин В. С. Механизмы патологических реакций. Сб. под редакцией В. С. Галкина, Медгиз, Л., 1955.
- Гамбашидзе С. К. Материалы к интерорецепции генитальной сферы. Диссертация, Л., 1948.
- Гамбашидзе С. К. Материалы к физиологии интерорецепторов половой сферы. Тбилиси, 1952.
- Гандельман Г. Я. К вопросу о внутривольном строении бедренного нерва. Советская психоневрология, № 5, 1932.
- Гармашева Н. Л. Значение рефлексов с рецепторов матки при физиологии и патологии женского организма. Сб.: Рефлекторные реакции женского организма, Медгиз, 1952.
- Гейер Т. И. Материалы к вопросу о форме и развитии протоплазматических отростков нервных клеток спинного мозга. Диссертация, 1904.
- Герке П. Я. Развитие иннервации легких человека. Сб. работ сектора морфологии Института экспериментальной физиологии НКЗ БССР, Минск, 1939.
- Геселевич А. М. Об иннервации артерий верхней конечности. Архив медицинских наук, 1928.
- Гинецинский А. Г. и Лебединский А. В. Основы физиологии человека и животных, Медгиз, 1956.
- Гинзбург В. В. К афферентной иннервации лимфатических узлов. Труды Института экспериментальной морфологии АН Грузинской ССР, т. 6, 1957.
- Годинов В. М. Внутривольное распределение и строение нервно-клеточного аппарата блуждающего нерва у некоторых рептилий. Архив анатомии, гистологии, эмбриологии, 20, 1939.
- Годинов В. М. К афферентной иннервации вен воротной системы. Тезисы докладов первой научной сессии Института нормальной и патологической морфологии Академии медицинских наук СССР, 1947.
- Годинов В. М. К морфологии интерорецепторов легких. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 24, 3, 1947.
- Годинов В. М. Иннервация вен воротной системы. Сборник, посвященный 50-летию деятельности В. Н. Тонкова. Труды Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова, т. XXXVIII, 1947.
- Годинов В. М. О чувствительных нервных окончаниях в интимах вен. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. 23, в. 2, 1947.
- Годинов В. М. Нервы и рецепторный аппарат вен воротной системы. Докт. дисс., Л., 1947.
- Годинов В. М. О рецепторном аппарате брыжеечных артерий кошки. Труды Военно-морской медицинской академии, т. XI, 1948.
- Годинов В. М. Портальная рефлексогенная зона. Труды Военно-морской медицинской академии, т. XVII, 1949.
- Годинов В. М. К морфологии рецепторного аппарата вен воротной системы человека. Сб.: Вопросы морфологии Института нормальной и патологической морфологии АМН СССР, под редакцией В. Н. Терновского, изд. Академии медицинских наук, М., 1949.

- Г о д и н о в В. М. Об источниках нервного снабжения вен воротной системы. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, № 8, 1949.
- Г о д и н о в В. М. О рецепторном аппарате некоторых внутренних органов (поджелудочная железа, лимфатические узлы). Труды III научной сессии Военно-морской медицинской академии, т. XXIV, Л., 1950.
- Г о д и н о в В. М. О нервах печени и желчных путей у человека. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 29, 3, 1952.
- Г о д и н о в В. М. Экспериментально-морфологический анализ нервного аппарата вен воротной системы. Труды Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова, т. 50, 1953.
- Г о д и н о в В. М. К генезу рецепторного аппарата вен воротной системы человека. Труды Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова, т. 50, 1953.
- Г о л о в и н с к и й А. И. Источники кровоснабжения стенки поверхностных вен нижней конечности. Диссертация, Л., 1947.
- Г о л о в и н с к и й А. И. Источники кровоснабжения основных стволов подкожных вен нижних конечностей. Труды Военно-морской медицинской академии, Л., т. XI, 1948.
- Г о л у б Д. М. Изменения строения симпатической иннервации в период ее развития. 1949. Труды V Всесоюзного съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, 1951.
- Г о л у б Д. М. Роль симпатической нервной системы в окольной иннервации органов и тканей. Сб.: Вопросы морфологии периферической нервной системы. Изд. Академии наук БССР, Минск, 1949.
- Г о л у б Д. М. К развитию нервных стволов конечностей человека. Сб.: Вопросы морфологии периферической нервной системы, изд. Академии наук БССР, Минск, 1949.
- Г о л у б Д. М. К морфологии афферентных путей внутренних органов брюшной и тазовой полостей. Сб.: Вопросы морфологии периферической нервной системы, изд. АН БССР, Минск, 1953.
- Г о л у б Д. М. Перекрестные нервные связи брюшно-аортального и тазового сплетений человека. Сб.: Вопросы морфологии периферической нервной системы, изд. АН БССР, Минск, 1953.
- Г о р б а ц е в и ч Л. И. Экспериментальные данные к вопросу о роли нервной системы в патогенезе лихорадки. Диссертация, Л., 1950.
- Г о р д о н Б. Г. и Ш е п е л е в М. В. О содержании аммиака и глутамина в крови кошек при различного вида анастомозах, развивающихся после перевязки воротной вены. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, № 11, 1956.
- Г о р д о н Д. С. Гистология периферической нервной системы язычных миндалин. Канд. дисс., 1954.
- Г о р д о н О. Л. Клиническое значение нарушений нервно-гуморальной регуляции при некоторых патологических состояниях желудка. Изд. АМН СССР, 1948.
- Г о р о в и ц Л. М. К учению о биологическом значении лучей радия. СПб., 1906.
- Г р а ф о в а Г. Я. Реактивные изменения элементов системы спинного мозга при повреждении. Канд. дисс., 1956.
- Г р а щ е н к о в (Проппер). Н. И. Отчет о научно-исследовательской работе клиники нервных болезней. Всесоюзный институт экспериментальной медицины, М., 1940—1943.
- Г р а щ е н к о в Н. И. Значение физиологии рецепторов для физиологии высшей нервной деятельности. Архив биологических наук, № 7—8, 1941.
- Г р и г о р ь е в а Т. А. Рецепторы аорты. Сб.: Морфология чувствительной иннервации внутренних органов, М., 1948.
- Г р и г о р ь е в а Т. А. О чувствительной иннервации внутренних органов. Успехи современной биологии, т. XXVIII, № 4, 1949.
- Г р и г о р ь е в а Т. А. Иннервация кровеносных сосудов, 1949. Труды съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, 1951.



- Г р и г о р ь е в а Т. А. Иннервационные отношения в области капиллярного русла. Ученые записки 2-го Московского государственного медицинского института им. И. В. Сталина, т. 2, 1951.
- Г р и г о р ь е в а Т. А. О причине трофических расстройств в лишенных чувствительности участках организма. Доклады Академии наук СССР, т. LXXVIII, № 2, 1951.
- Г р и г о р ь е в а Т. А. Иннервация кровеносных сосудов. Докт. дисс., М., 1952.
- Г р и г о р ь е в а Т. А. О значении чувствительного нейрона для тканевых реакций. Тезисы докладов совещания по нейроморфологии, АН СССР, июнь 1952.
- Г р и г о р ь е в а Т. А. Иннервация кровеносных сосудов, М., 1954.
- Г р и г о р ь е в а Т. А. О строении безмякотных волокон. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, в. 1, 1957.
- Г р и г о р ь е в а Т. А. О морфологической основе цепного развертывания патологических процессов нейрогенного происхождения. Тезисы докладов I Белорусской конференции анатомов, гистологов, эмбриологов и топографоанатомов, Минск, 1957.
- Г р и г о р о в и ч К. А. Сосудисто-нервное снабжение поверхностных слоев голени и кожная пластика. Канд. дисс., 1937.
- Г р и н ш т е й н А. М. Пути и центры нервной системы. Медгиз, 1946.
- Г у с е в А. С. Морфология чревных нервов. Диссертация, Л., 1954.
- Г у с е в А. С. К функциональной характеристике мякотных волокон чревных нервов. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, № 1, 1957.
- Г у с е в А. С. К вопросу о дендрит-капиллярных взаимоотношениях в коре больших полушарий у кошки. Тезисы докладов I Белорусской конференции анатомов, гистологов, эмбриологов и топографоанатомов, Минск, 1957.
- Г у с е й н о в Д. Ю. К патоморфологии межнейронального синаптического аппарата вегетативной нервной системы при острых и хронических заболеваниях. Архив патологии, № 2, 1953.
- Г у с е й н о в Д. Ю. К патоморфологии межнейрональных связей (синапсов) нервной системы. Тезисы докладов совещаний по проблеме межнейрональных связей. АН СССР, 1955.
- Д а в ы д о в М. Д. Материалы к изучению развития периферической нервной системы телец Пачини, Гербста и Грандри. Диссертация, М., 1903.
- Д а в ы д о в с к и й И. В. Вопросы локализации и органопатологии в свете учения Сеченова, Павлова, Введенского. Медгиз, 1954.
- Д а н и а х и й М. А. Беременность и кроветворение, Ташкент, 1938.
- Д а н и л е в с к и й В. Я. Исследования по физиологии головного мозга. Сообщения медицинской секции Общества опытных наук Харьковского университета, 1874.
- Д а н и л о в Н. В. Рефлексы с вен, далеко расположенных от сердца, и изменение сердечно-сосудистых рефлексов с вен и каротидной зоны при высокой температуре окружающей среды. Диссертация, Ташкент, 1941.
- Д а н и л о в Н. В. Выступление в прениях на конференции, посвященной нервной регуляции кровообращения и дыхания. Сб.: Нервная регуляция кровообращения и дыхания, изд. АМН СССР, 1952.
- Д е д ь о л и н Я. А. Влияние перерезки продолговатого и спинного мозга лягушки на артерии конечностей, Медицинский вестник, 10, 1865.
- Д е д ь о л и н Я. А. К физиологии сосудодвигательных нервов. Диссертация, СПб., 1868.
- Д е л и ц и н е в а К. Н. К иннервации почечных вен у их устья. Труды кафедры нормальной анатомии Саратовского государственного медицинского института, вып. 1, 1955.
- Д з у г а е в а С. Б. Макроскопическое исследование некоторых ассоциационных, комиссуральных и зрительно-бугрово-корковых путей головного мозга человека. Автореф. докт. дисс. М., 1949.

- Дзугаева С. Б. Проводящие пути мозга в возрастном аспекте. Тезисы докладов на Всесоюзном совещании по нейроморфологии, Л., 1952.
- Дзугаева С. Б. К анатомии проводящих путей мозга. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1, 1953.
- Дзугаева С. Б. Анатомия ассоциационных путей и их роль в деятельности больших полушарий мозга. Тезисы докладов I Белорусской конференции анатомов, гистологов, эмбриологов и топографоанатомов, Минск, 1957.
- Догель А. С. Zwei Arten sympathischen Nervenzellen. Anat. Anz., Bd. II, 1896.
- Догель А. С. Окончания чувствительных нервов в сердце и кровеносных сосудах млекопитающих. Труды общества русских врачей в СПб., март 1897 и обозрение психиатрии, № 8, 1897.
- Догель А. С. Нервы лимфатических сосудов. Записки Императорской Академии наук, VIII серия, V, 4, СПб., 1897.
- Догель А. С. Die Nerven der Lymphgefäße. Arch. f. mikrosk. Anatom. u. Entwickl., Bd. 49, 1897.
- Догель А. С. Die sensiblen Nervenendigungen im Herzen und in den Blutgefäßen der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LII, 1898.
- Догель А. С. Nervenendigungen in der Pleura des Menschen und der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anatom. Entwickl. Bd. 62, 1903.
- Догель А. С. Фибриллярное строение нервных аппаратов в коже человека и теория нервов. Записки Академии наук, т. 17, № 2, 1905.
- Дойников Б. С. Гистологические и гистопатологические исследования над периферическими нервами. Диссертация, Пгд., 1922.
- Дойников Б. С. О сравнительно-анатомическом строении нервных стволов конечностей в связи с вопросами дегенерации и регенерации. Сб.: 8-я сессия нейрохирургического совета (1947), изд. АМН СССР, 1948.
- Дойников Б. С. Общая гистология и гистопатология периферической соматической нервной системы. Избранные труды по нейроморфологии и невропатологии, 1955.
- Долго-Сабуров Б. А. Die potentiellen Eigenschaften der Arterien d. vorderen Extremität beim Tieren unter den Bedingungen des Experiments u. s. w. Z. f. Anatomie Entwickl., Bd. 96, H. 2, 1931.
- Долго-Сабуров Б. А. Новые экспериментальные данные к морфологии блуждающего нерва. Бюллетень Всесоюзного института экспериментальной медицины, в. 6—7, 1934.
- Долго-Сабуров Б. А. О нервно-клеточном аппарате блуждающего нерва. Бюллетень Всесоюзного института экспериментальной медицины, № 3, 1935.
- Долго-Сабуров Б. А. Zur Lehre von Aufbau des Vagussystems. I. Mitteilung. Über die Nervenzellen in den Stämmen des N. Vagus. Ztschr. f. Anat. Entwicklgesch., Bd. 105, H. 1, 1935.
- Долго-Сабуров Б. А. Иннервация кровеносных сосудов. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, т. XV, вып. 1, 1936.
- Долго-Сабуров Б. А. Les ganglions nerveux sur le cours des vaisseaux sanguins. Ann. d'anat. path. et norm. med. chir., 13, 1936.
- Долго-Сабуров Б. А. Zur Lehre vom Aufbau des Vagussystems. II. Mitteilung. Über die pericellulären in den Stämmen des N. Vagus. Ztschr. f. Anatomie u. Entwickl., Bd. 106, H. 5, 1936.
- Долго-Сабуров Б. А. К учению о строении блуждающего нерва. Сообщение III. О восходящих центробежных волокнах в брюшном отделе блуждающих нервов. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, т. XVIII, № 1, 1938.
- Долго-Сабуров Б. А. Некоторые вопросы морфологии сосудистых и нервных связей. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, т. XXIV, вып. 1, 1940.
- Долго-Сабуров Б. А. Коллатеральное кровообращение в условиях экспериментальной травмы сосудов. Труды Военно-морской медицинской академии, т. III, ч. 2, 1944.

- Долго-Сабуров Б. А. О рецепторах в стенке вен. Тезисы докладов 1-й научной сессии Института нормальной и патологической морфологии АМН СССР, М., 1947.
- Долго-Сабуров Б. А. Нервы вен. Тезисы докладов 1-й Украинской конференции анатомов, гистологов и эмбриологов памяти В. П. Воробьева, 1948.
- Долго-Сабуров Б. А. Новое в морфологии венозной системы. Труды научной сессии Военно-морской медицинской академии, Л., 1948.
- Долго-Сабуров Б. А. Элементы веноmotorной иннервации. Труды Военно-морской медицинской академии, т. XI, ч. II, 1948.
- Долго-Сабуров Б. А. К учению о рефлексогенных зонах в венозной системе. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. 25, вып. 1, 1948.
- Долго-Сабуров Б. А. О природе рецепторов в устьях полых вен. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 8, 1949.
- Долго-Сабуров Б. А. Об афферентной иннервации вен. Сб.: Вопросы морфологии, вып. 1, М., 1949.
- Долго-Сабуров Б. А. О рецепторах в стенках вен. Труды Академии медицинских наук СССР, т. 3, 1949.
- Долго-Сабуров Б. А. Нервный аппарат рефлексогенной зоны полых вен. Труды Военно-морской медицинской академии, т. 17, Л., 1949.
- Долго-Сабуров Б. А. О реакции рецепторов стенки вен в измененных условиях существования организма. Врачебное дело, № 10, 1950.
- Долго-Сабуров Б. А. Новое в учении об интероцепции сосудов. Труды Военно-морской медицинской академии, т. XXIV, Л., 1950.
- Долго-Сабуров Б. А. Проблема нейро-гуморальной регуляции в свете новых морфологических данных. Труды V Всесоюзного съезда анатомов, гистологов и эмбриологов. Медгиз, 1951.
- Долго-Сабуров Б. А. Рецепторные аппараты кровеносной системы. Сб.: Нервная регуляция кровообращения и дыхания, изд. АМН СССР, М., 1952.
- Долго-Сабуров Б. А. Некоторые задачи современной морфологии афферентной иннервации. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, № 4, 1952.
- Долго-Сабуров Б. А. Проблемы чувствительной иннервации сосудов. Тезисы докладов научной конференции по проблеме нервно-сосудистых взаимоотношений в свете физиологического учения И. П. Павлова, Военно-медицинская академия им. С. М. Кирова, Л., 1952.
- Долго-Сабуров Б. А. Некоторые итоги и задачи исследований афферентной иннервации вен. Труды Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова, т. 50, 1953.
- Долго-Сабуров Б. А. О добавочном окольном русле в кровеносной системе. Труды Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова, т. 50, 1953.
- Долго-Сабуров Б. А. Новое в учении о межнейронных отношениях в мозгу. Журнал высшей нервной деятельности, вып. IV, 1954.
- Долго-Сабуров Б. А. О дальнейшем развитии нейронной теории. Доклады АН СССР, вып. 3, т. 103, 1955.
- Долго-Сабуров Б. А. Реактивные изменения интерорецепторов некоторых кровеносных сосудов в условиях эксперимента, 1954. Труды Всесоюзной конференции патологоанатомов, Л., 1956.
- Долго-Сабуров Б. А. По поводу книги Т. А. Григорьевой «Иннервация кровеносных сосудов». Изд. 1954 г. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1, 1956.
- Долго-Сабуров Б. А. Феномен мультипликации и поливалентности в области межнейронных отношений. Тезисы докладов I Белорусской конференции анатомов, гистологов, эмбриологов и топографоанатомов, Минск, 1957.

- Долго-Сабуров Б. А., Астахова В. В., Лев И. Д. и Шенелев М. В. О реактивности межнейронных и нейротканевых синапсов в различных условиях существования. Научная конференция отделения клинической медицины и медико-биологических наук АМН СССР, посвященная проблемам физиологии и патологии нервной системы. Тезисы докладов, М., 1956.
- Долго-Сабуров Б. А. и Черниговский В. П. О физиологических изменениях мышц в условиях окольного и редуцированного кровообращения. Труды Военно-медицинской академии имени С. М. Кирова, т. 38, 1947.
- Дурмишьян М. Г. Рефлекторная саморегуляция кровообращения. Природа, № 12, 1939.
- Дурмишьян М. Г. О рефлекторном принципе в патологии. Сб.: Учение И. П. Павлова в теоретической и практической медицине, М., 1951.
- Егорова М. Е. Вены лимфонных образований кишечника шимпанзе и некоторых других животных. Материалы к докладам Поволжской конференции физиологов, биохимиков и фармакологов с участием морфологов и клиницистов, 2—6 июня 1957, Куйбышев.
- Жаботинский Ю. М. Изменения в периферических нервах при временной анемии. Советская психоневрология, № 6, 1938.
- Жаботинский Ю. М. О ретроградных изменениях в нервных клетках чувствительных ганглиев. Доклады АН СССР, т. LXXX, № 1, 1951.
- Жаботинский Ю. М. Задачи нейроморфологии в разработке проблем патологии и клиники. Доклад на заседании Лен. общества анатомов, гистологов и эмбриологов, 5/III 1952.
- Жаботинский Ю. М. Нормальная и патологическая морфология вегетативных ганглиев. Изд. АМН СССР, М., 1953.
- Жданов Д. А. и Павлицкая С. С. К иннервации стенки грудного протока. Труды Лен. санитарно-гигиенического медицинского института, т. II, Сб.: Вопросы теоретической медицины, 1949.
- Забусов Г. И. К вопросу о чувствительной иннервации легочных вен. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. XII, в. 3—4, 1941.
- Забусов Г. И. Опыт экспериментально-морфологического анализа иннервации легких млекопитающих. Труды Казанского государственного университета, вып. 11, 1945.
- Забусов Г. И. и Сусликов А. Ф. Опыт экспериментально-морфологического анализа автономной иннервации желчного пузыря млекопитающих. Труды Татарского научно-исследовательского института теоретической и клинической медицины, вып. 4, Казань, 1937.
- Зазыбин Н. И. Эмбриогенез периферической нервной системы. Иваново, 1936.
- Зазыбин Н. И. Реакция периферической нервной системы на инородные тела. Труды Ивановского медицинского института, 1945.
- Зазыбин Н. И. Участие периферической нервной системы в тканевых реакциях на inadequate раздражитель. Труды АМН СССР т. 3, 1949.
- Зазыбин Н. И. Иннервация не клеточных веществ. Успехи современной биологии, т. XXXI, вып. 3, 1951.
- Зазыбин Н. И. Значение реактивных свойств периферической нервной системы в ее формировании, строении и перестройке. Труды V Всесоюзного съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, 1951.
- Зазыбин Н. И. Приспособительные реакции концевых отделов периферической нервной системы. Тезисы докладов Всесоюзного совещания по нейроморфологии, Л., 1952.
- Зазыбин Н. И. Экспериментальная нейрогистология рецепторного поля. Сб.: Проблема межнейронных и межтканевых отношений, изд. АН УССР, 1953.
- Зазыбин Н. И. Приспособительные и защитные реакции периферической нервной системы. Сб.: Физиология нервных процессов, Киев, 1955.

- З а з ы б и н П. И. Экспериментальный анализ некоторых реактивных свойств периферической нервной системы. Тезисы докладов II Украинской конференции морфологов, Харьков, 1956.
- З а л к и н д М. М. Нервы верхней полой вены. Труды V Всесоюзного съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, Медгиз, 1951.
- З е м ц о в Г. М. Иннервация вен верхних конечностей. Диссертация, М., 1944.
- З л а т и ц к а я Н. Н. Артериальное кровоснабжение стенки верхней полой вены, ее притоков и яремных вен. Диссертация, Л., 1953.
- З л а т и ц к а я Н. Н. Кровоснабжение стенки верхней полой вены, ее ветвей и некоторых вен шеи. Труды Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова, т. 50, 1953.
- З ы к и н а Е. С. К вопросу о пусковом механизме развития лихорадочной реакции. Диссертация, Л., 1951.
- З ы к и н а Е. С. О развитии лихорадки при введении пирогенных веществ в нормальную и деафферентированную конечность. Физиологический журнал СССР, XXXVII, № 2, 1951.
- З у р а б а ш в и л и А. Д. К вопросу о ранних изменениях ганглиозных клеток. Советская невропатология, психиатрия и психогигиена, т. IV, вып. 5, 1935.
- З у р а б а ш в и л и А. Д. Синапсы. Введение в синапсоархитектонику. Тбилиси, 1947.
- З у р а б а ш в и л и А. Д. Синапсы и обратимые изменения нервных клеток. Изд. АМН СССР, 1951.
- З у р а б а ш в и л и А. Д. Об основных вопросах синапсоархитектоники коры больших полушарий. Тезисы докладов совещания по проблеме межневрональных связей, АН СССР, 1955.
- З у р а б а ш в и л и А. Д. и Н а н е й ш в и л и Б. Р. Материалы по патоархитектонике лучевого поражения, Тбилиси, 1956.
- И в а н о в А. И. Иннервация передней, задней и общей лицевых вен. Сб.: Проблемы морфологии нервной системы, Медгиз, 1956.
- И в а н о в В. А. Рефлексы на кровообращение с брыжеечно-кишечных сосудов. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, XVI, вып. 6, 1943.
- И в а н о в В. В. О нервных окончаниях в соединительнотканых оболочках у млекопитающих. Диссертация, Казань, 1893.
- И в а н о в Г. Ф. Потенциальные свойства артерий тазовой конечности. Русский архив анатомии, гистологии и эмбриологии, т. VII, вып. 1, 1928.
- И в а н о в Г. Ф. Органы рецепции стенки кровеносных сосудов и крови. Успехи современной биологии, т. XVII, вып. 2, 1944.
- И в а н о в Г. Ф. Нервы и рефлексогенные механизмы сосудов. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, № 12, 1944.
- И в а н о в Г. Ф. Нервы и органы чувств сердечно-сосудистой системы, Л., 1945.
- И в а н о в Г. Ф. К морфологии интратрецепторов. Тезисы докладов I научной сессии Института нормальной и патологической морфологии АМН СССР, М., 1947.
- И в а н о в Г. Ф. Органы чувств кровеносных сосудов. Труды I Московского ордена Ленина медицинского института, М., 1947.
- И в а н о в Г. Ф. К морфологии и классификации некоторых форм интратрецепторов. Сб.: Проблемы кортико-висцеральной патологии, 1949.
- И в а н о в Г. Ф. О морфологических изменениях нервных волокон под влиянием некоторых раздражений. Сб.: Современные вопросы общей патологии и медицины, М., 1950.
- И в а н о в Г. Ф. К чувствительной иннервации кровеносных сосудов. Сб.: Тромбозы и эмболии, М., 1951.
- И в а н о в Г. Ф. Морфологическое развитие павловского учения о механизмах кровообращения. Тезисы докладов Всесоюзного совещания по нейроморфологии, Л., 1952.

- И в а н о в И. Ф. Die sympathische Innervation des Verdauungstrakte einige Vogelraten. Ztschr. mikr.-anat.-Forsch., Bd. 22, 1930.
- И в а н о в И. Ф. О рецепторных элементах вегетативной нервной системы кишечника. Труды Татарского научно-исследовательского института теоретической и клинической медицины, т. 4, 1937.
- И в а н о в И. Ф. О некоторых закономерностях валлеровской дегенерации. Труды гистологической конференции (1947), изд. АМН СССР, 1949.
- И в а н о в И. Ф. О путях изучения вегетативного отдела нервной системы. Тезисы докладов совещания по проблеме межнейрональных связей АМН СССР, 1955.
- И в а н о в И. Ф. Перспективы использования методов определения активности фосфатаз и свинцовой импрегнации в нейроморфологических исследованиях. Тезисы докладов II Украинской конференции морфологов, Харьков, 1956.
- И в а н о в И. Ф. и Р а д о с т и н а Т. Н. К вопросу о симпатической иннервации тонкого отдела кишечника. Труды Татарского научно-исследовательского института теоретической и клинической медицины, т. 2, 1935.
- И л ь и н а В. И. Симпатическая иннервация желудка. Сб.: Морфология автономной нервной системы, под ред. Б. И. Лаврентьева, 1946.
- И л ь и н а В. И. Чувствительная иннервация мозгового вещества надпочечника. Сб.: Морфология чувствительной иннервации внутренних органов, под ред. Е. К. Плечковой, 1948.
- И н а с а р и д з е Г. З. Крайние типы формы изменчивости вен мочевого пузыря. Диссертация, 1939.
- И с т а м а н о в а Т. С. Патологическая гистология нервных элементов стенки кровеносных сосудов при некоторых инфекциях. Архив биологических наук, 10, 60, 1940.
- К а р а п е т я н К. А. Эмбриогенез нервной системы языка человека. Канд. дисс., 1954.
- К и р и л л о в Е. А. Реакция периферической и центральной нервной системы на введение в ткани некоторых иммунных препаратов (1949). Труды V Всесоюзного съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, 1951.
- К и с е л е в а А. Ф. Состояние рецепторного аппарата сердца при гипертонической болезни. Архив патологии, № 4, 1953.
- К и с е л е в а А. Ф. и Л а у э р Н. В. Изменения нервных элементов у кошек при гипоксии. Медицинский журнал, оснований О. О. Богомольцем, т. XXIV, вып. 5, Київ, 1954.
- К о б л о в Г. А. Микроморфология ганглиев солнечного сплетения. Докт. дисс., Саратов, 1950.
- К о б л о в Г. А. О строении перицеллюлярных аппаратов вегетативной нервной системы. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 3, 1952.
- К о б л о в Г. А. Нейроны некоторых экстрамуральных ганглиев и их синаптические связи. Сб.: Проблемы морфологии нервной системы, Медгиз, 1956.
- К о л о с о в Н. Г. Материалы по автономной иннервации пищеварительного тракта некоторых позвоночных. Диссертация, Казань, 1935.
- К о л о с о в Н. Г. К морфологии двойной иннервации некоторых органов. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, т. XXVIII, № 1, 1948.
- К о л о с о в Н. Г. Некоторые главы по морфологии автономной нервной системы. Саратов, 1948.
- К о л о с о в Н. Г. О перицеллюлярных аппаратах. Сборник, посвященный памяти А. В. Леонтовича, Киев, 1948.
- К о л о с о в Н. Г. К вопросу о морфологии ганглиев вегетативной иннервации (1949). Труды V Всесоюзного съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, Медгиз, 1951.
- К о л о с о в Н. Г. Рецепторы ганглиев вегетативной нервной системы. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, т. XXIX, № 1, 1952.

- К о л о с о в Н. Г. Рецепторы внутренних органов и сердечно-сосудистой системы. Вопросы морфологии (нервная система). Сб. 2, под ред. В. Н. Терновского, М., 1953.
- К о л о с о в Н. Г. Морфология рецепторов внутренних органов. В сб.: Вопросы морфологии рецепторов внутренних органов и сердечно-сосудистой системы, изд. АМН СССР, 1953.
- К о л о с о в Н. Г. Иннервация внутренних органов и сердечно-сосудистой системы, Изд. АН СССР, 1954.
- К о л о с о в Н. Г. Иннервация кишечника человека. Вестник Ленинградского университета, — 9, 1956.
- К о л о с о в Н. Г. Нервный аппарат пищевода человека. Вестник Ленинградского университета, № 15, вып. 3, 1956.
- К о л о с о в Н. Г., З а б у с о в Г. И. и И в а н о в И. Ф. Zur Innervation des Verdauungskanals der Vögel. Ztschr. f. mikrosk. Anatom. Forsch., Bd. 30, 1930.
- К о л о с о в Н. Г. и П о л и к а р п о в а Г. А. О некоторых афферентных волокнах в задних корешках. Труды Татарского научно-исследовательского института теоретической и клинической медицины, 2, 12, 1935.
- К о л о с о в Н. Г. и П о л и к а р п о в а Г. А. Экспериментально-морфологические исследования автономной иннервации прямой кишки. Там же.
- К о л о с о в а С. И. Возрастная морфология нервного аппарата пищеварительного тракта человека. Труды АМН СССР, вып. 1, 1952.
- К о л о с о в а С. И. Возрастная морфология нервного аппарата пищеварительного тракта человека. Вопросы морфологии (нервная система). Сб. 2, изд. АМН СССР, 1953.
- К о н д р а т ь е в Н. С. К учению об иннервации органов грудной полости. Труды 1-го съезда терапевтов Одесской губернии, 2—5 сентября, 1925.
- К о н о в а л о в П. Ф. Рефлекторные влияния сердечно-сосудистых средств с венозных рецепторов. Вопросы нервной регуляции функций животного и человеческого организма в условиях нормы и патологии, Сборник Медицинского общества г. Читы, Чита, 1956.
- К о н р а д и Г. П. О центральных и периферических механизмах иннервации сосудов, Диссертация, М., 1943.
- К о п ы л о в А. И. Некоторые данные по нормальной и патологической гистологии периферической нервной системы. Бюллетень Всесоюзного института экспериментальной медицины, 8, 1935.
- К о р е й ш а Л. А. О взаимоотношениях коры, подкорковых узлов и гипоталамической области в регуляции функций сердечно-сосудистой системы человека. Сб.: Нервная регуляция кровообращения и дыхания, изд. АМН СССР, 1952.
- К о р н е в и ц Ш. В. О теплорегуляции при лихорадке и перегревании. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, XVI, 1—2, 1943.
- К о р о т к о в А. Г. Об участии блуждающих нервов в иннервации стенки кишечника. Сб.: Вопросы морфологии, изд. АМН СССР, 1949.
- К о с т е н е ц к и й А. С. Изменения в периферических нервах конечностей при остро развившейся их ишемии. Докт. дисс., Л., 1947.
- К о ш т о я н ц Х. С. Основы сравнительной физиологии, М., 1940.
- К р е с т и н с к а я Т. В. К вопросу об иннервации молочной железы. Канд. дисс., Л., 1952.
- К р ж и ш к о в с к и й К. П. Die Veränderungen in der Funktion der oberen Abschnitte Nervensystems bei der Hunden während der Brunst. Zbl. f. Physiologie, Bd. XXIV, N 11, 1910.
- К у л ь ч и ц к и й К. И. Элементы иннервации стенки венечного синуса. Тезисы докладов I Белорусской конференции анатомов, гистологов, эмбриологов и топографоанатомов, Минск, 1957.
- К у п р и я н о в В. В. Хеморецепторы легочной артерии. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, № 12, 1950.
- К у п р и я н о в В. В. О влиянии кислородного голодания на рецепторы легочных вен. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, № 10, 1950.

- Куприянов В. В. Морфологические данные о венопульмональной рефлексогенной зоне. Труды Военно-морской медицинской академии, т. XXIV, 1950.
- Куприянов В. В. Об иннервации сосудов малого круга кровообращения на некоторых стадиях внутриутробного развития. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, № 3, 1952.
- Куприянов В. В. О морфологических изменениях рецепторов в эксперименте. Тезисы докладов Всесоюзного совещания по нейроморфологии, Л., 1952.
- Куприянов В. В. О развитии рецепторного аппарата сосудов малого круга кровообращения. Труды Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова, т. 50, 1953.
- Куприянов В. В. Иннервация легочной артерии. Труды Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова, т. 50, 1953.
- Куприянов В. В. Интероцепторы при кислородной недостаточности. Архив патологии, № 2, 1953.
- Куприянов В. В. К афферентной иннервации легочных вен человека. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, № 8, 1953.
- Куприянов В. В. Иннервация сосудов малого круга кровообращения. Доктор. дисс., Л., 1953.
- Куприянов В. В. Структурные изменения перичеселлюлярных аппаратов при общем рентгеновском облучении. Доклады Академии наук СССР, т. 106, № 5, 1956.
- Курдина Э. И. Висцеральные нарушения при очаговых поражениях коры головного мозга. Диссертация, М., 1949.
- Курковский В. П. Beiträge zur Architektonik der peripherischen Nerven. Ztschr. f. Anatomie u. Entwickl., Bd. 104, H. 4, 1935.
- Курковский В. П. О последствиях расстройств кровообращения головного мозга у экспериментальных животных. Советская невропсихиатрия, Ленинградские сборники, т. 3, 1940.
- Курковский В. П. Морфологические исследования головного мозга при остром кислородном голодании. Сб. трудов, посвященный Н. Н. Аничкову, Л., 1946.
- Куршаков Н. А. Кровообращение нормальное и патологическое. II изд., Медгиз, 1947.
- Кучерова В. П. Интраорганные вены костей кисти человека. Материалы к докладам Поволжской конференции физиологов, биохимиков и фармакологов с участием морфологов и клиницистов, 2—6 июня 1957 г., Куйбышев.
- Лавдовский М. Д. К эмбриологии нервных окончаний. СПб., 1873.
- Лавренко В. В. К вопросу об участии симпатических нервных волокон в строении чувствительных нервных окончаний. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. V, вып. 1, 1938.
- Лаврентьев А. П. Zur Topographie der Vater-Pacinischen Körperchen im Mesenterium des Dünn- und Dickdarmes bei der Katze. Anat. Anz., 60, 1925.
- Лаврентьев А. П. Нервы лимфатических сосудов. Диссертация, Свердловск, 1940.
- Лаврентьев Б. И. Гистофизиология иннервационных механизмов. Физиологический журнал, т. XXI, вып. 5—6, 1936.
- Лаврентьев Б. И. Чувствительная иннервация внутренних органов. Журнал общей биологии, т. IV, № 4, 1942.
- Лаврентьев Б. И. Иннервация сердца и кровеносных сосудов. Успехи современной биологии, т. 18, вып. 3, 1944.
- Лаврентьев Б. И. Морфология антагонистической иннервации в автономной нервной системе и методы ее исследования. Сб.: Морфология автономной нервной системы, под ред. Е. К. Плечковой, 1946.
- Лаврентьев Б. И. Методика окраски нервных элементов по Бильшовскому в модификации Грос (с видоизменениями, принятыми в лаборатории проф. Б. И. Лаврентьева). Сб.: Морфология автономной нервной системы, под редакцией Е. К. Плечковой, М., 1946.



- Лаврентьев Б. И. К вопросу о строении безмякотных нервных волокон и периферических нервных сплетений. Сб.: Морфология автономной нервной системы, под ред. Е. К. Плечковой, 1946.
- Лаврентьев Б. И. Чувствительная иннервация внутренних органов. Сб. Морфология чувствительной иннервации внутренних органов, М., 1948.
- Лаврентьев Б. И. Чувствительные нервные аппараты сердца. Сб.: Морфология чувствительной иннервации внутренних органов, М., 1948.
- Лаврентьев Б. И. и Лазовский Ю. М. Über die Reizerscheinungen im autonomen Nervensystem. Die Natur der sog. «Kugelphänomens». Ztschr. f. d. Neurologie u. Psychiatrie, 131, Bd. 4 u. 5, Berlin, 1931.
- Лаврентьев Б. И. и Лавренко В. В. Les fibres sympathiques; participantelles à la structure des appareils sensitifs périphériques (De la nature de l'appareil de Timofejew). Trav. Labor. Recher. Biol., Madrid, 28, 1933.
- Лаврентьев В. Н. К вопросу о проводящих путях затылочных долей полушарий головного мозга. Материалы к докладам Поволжской конференции физиологов, биохимиков и фармакологов с участием морфологов и клиницистов, 2—6 июня 1957 г., Куйбышев.
- Лавров К. А. Концевые отделы периферической нервной системы. Рост-медиздат, 1941.
- Лавров К. А. Истинная асинопсия. Проблемы советской физиологии, биохимии и фармакологии, М., 1949.
- Лашков В. Ф. Патологическая гистология нервных элементов надгортанника при туберкулезе, пневмонии и раке желудка. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. V, вып. 1, 1938.
- Лашков В. Ф. О строении периневральных влагалищ периферической нервной системы. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, том V, вып. 1, 1938.
- Лашков В. Ф. Нервные элементы надгортанника в норме и патологии. Сб.: Морфология чувствительной иннервации внутренних органов, под ред. Е. К. Плечковой, М., 1948.
- Лашков В. Ф. Чувствительная иннервация легких. Сб.: Нервная регуляция кровообращения и дыхания, изд. АМН СССР, М., 1952.
- Лев И. Д. Анатомия коллатералей тазовой конечности собаки и влияние деафферентации на их развитие. Канд. дисс., Л., 1949.
- Лев И. Д. Инкапсулированные рецепторы лимфатических узлов человека. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, № 11, 1955.
- Лев И. Д. О чувствительной иннервации почечных вен человека. Урология, № 4, 1955.
- Лев И. Д. К патоморфологии межнейронных синапсов в вегетативных узлах почечного сплетения человека. Архив патологии, № 5, 1956.
- Лев И. Д. Афферентная иннервация почечных вен. Тезисы докладов II Украинской конференции морфологов, 18—23 июня 1956 г. в Харькове, Харьков, 1956.
- Лев И. Д. О межнейронных связях в вегетативных ганглиях. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, № 2, 1956.
- Лев И. Д. К вопросу о структуре синаптических образований в вегетативных ганглиях. Тр. Ин-та эксп. морф. АН Груз. ССР. VI, 1957.
- Лев И. Д. О некоторых формах межнейробных связей в вегетативных ганглиях. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, № 4, 1957.
- Лев И. Д. О состоянии синаптических структур на нервных клетках спинного мозга облученных крыс. Тезисы докладов I Белорусской конференции анатомов, гистологов, эмбриологов и топографоанатомов, Минск, 1957; Бюлл. эксп. биол. и мед., № 11, 1957.
- Леонтович А. В. К вопросу об иннервации кровеносных сосудов (главным образом артерий). Медико-биологический журнал, вып. 5, 1927.

- Леонович А. В. Zur Frage über die Nervenendkörperchen im Herzen des Frosches. Z. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., Bd. 9, H. 2, 1929.
- Леонович А. В. Über die Ganglienzellen der Blutgefäße. Z. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., Bd. XI, 1930.
- Леонович Т. А. Невронное строение стрио-паллидума у некоторых млекопитающих. Диссертация, М., 1952.
- Ломонос П. И. Изменение условнорефлекторной деятельности собак при рентгеновском облучении. Вестник рентгенологии и радиологии, 4, 1954.
- Лубоцкий Д. Н. К методике исследования сосудистых нервных волокон. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии т. 1, 1929.
- Лубоцкий Д. Н. К методике исследования сосудистых нервных стволов. Архив медицинских наук, 1, 1939.
- Мавринская Л. Ф. Моторно-нервные окончания у позвоночных животных (1949). Труды V Всесоюзного съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, Медгиз, 1951.
- Мавринская Л. Ф. Сравнительно-морфологическое исследование двигательных нервных окончаний в скелетной мускулатуре позвоночных животных. Автореф. дисс., Куйбышев, 1953.
- Максимов А. А. Основы гистологии. Часть II, Учение о тканях, 1915.
- Максименков А. Н. Венозное давление и его зависимость от артериального. Труды Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова. Сборник, посвященный В. Н. Шевкуненко, 11, 1937.
- Максименков А. Н. Крайние типы изменчивости системы нижней полой вены и их прикладное значение. Диссертация, Л., 1937.
- Малов Г. А. Тонус вен и его значение. Труды Астраханского медицинского института, 1, 3, Астрахань, 1933.
- Мальков Г. Ф. К иннервации яремных вен. Труды Военно-морской медицинской академии, т. XI, 1948.
- Мальков Г. Ф. К вопросу о рецепторах в яремных венах человека. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, № 6, 1949.
- Мальков Г. Ф. К вопросу об источниках рецепторной иннервации яремных вен. Труды Военно-морской медицинской академии, т. XXIV, 1950.
- Мальков Г. Ф. К афферентной иннервации яремных вен. Труды V Всесоюзного съезда анатомов, гистологов и эмбриологов. Медгиз, 1951.
- Мальков Г. Ф. К афферентной иннервации некоторых элементов периферической нервной системы. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, № 4, 1952.
- Мальков Г. Ф. К иннервации яремных вен. Труды Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова, т. 50, 1953.
- Маргорин Е. М. Источники нервного снабжения глубоких сосудов верхних конечностей. Диссертация, 1939.
- Маргорин Е. М. Вены нервов верхней конечности и практические замечания. Вестник хирургии и пограничных областей, т. 61, 1, 1941.
- Маркизов Ф. П. Вены костей человека. Вестник хирургии им. И. И. Грекова, № 9, 1956.
- Маркизов Ф. П. Особенности устройства венозного русла в различных тканях и органах человеческого тела. Материалы к докладам Поволжской конференции физиологов, биохимиков и фармакологов с участием морфологов и клиницистов, 2--6 июня 1957 г., Куйбышев.
- Маслов А. П. Морфология рецепторной иннервации кровеносных сосудов эректильных органов млекопитающих. Канд. дисс., Казань, 1950.
- Маслов А. П. Морфология рецепторной иннервации кровеносных сосудов наружных мужских половых органов. Тезисы докладов научных заседаний Татарского общества анатомов, гистологов и эмбриологов, 1956.
- Мейсель М. Н. Über die Wirkung der Röntgen- und Radiumstrahlen auf das Nervengewebe. I. Reaktion der Hautnerven bei Röntgen- und Radiumbestrahlung. Virch. Arch., Bd. 276, H. 1, 1930.

- М и л е н к о в С. М. Некоторые особенности строения рецептора солнечного сплетения человека и его взаимоотношение с кровеносными сосудами. Доклады АН УзССР, № 12, 1949.
- М и л е н к о в С. М. К патоморфологическим изменениям некоторых рецепторов кожи при лепре. Доклады АН УзССР, № 8, 1950.
- М и л е н к о в С. М. К морфологии рецепторных аппаратов (1949). Труды V Всесоюзного съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, Л., 1951.
- М и л е н к о в С. М. Гистологические исследования нервных рецепторов отдаленных вен. Труды III Узбекстанской конференции физиологов, биохимиков и фармакологов, 1951.
- М и л е н к о в С. М. К патогенезу изменений печени при гелiotропном токсикозе. Сб.: Токсический гепатит с асцитом, Ташкент, 1952.
- М и л о х и н А. А. Аfferентная иннервация пищеварительного тракта у некоторых низших позвоночных. Канд. дисс., Л., 1956.
- М и л ь ч е н к о И. Т. Изменения периферической нервной системы брюшной стенки во время беременности. Акушерство и гинекология, № 6, 1949.
- М и н а е в П. Ф. Влияние лучей на функции различных отделов центральной нервной системы. Доклады АН СССР, т. 95, 1954.
- М и н у т - С о р о х т и н а О. П. Интероцептивная функция венозной системы. Труды Хабаровского медицинского института, Хабаровск, 1952.
- М и х а й л о в С. Е. К вопросу о строении внутрисердечной нервной системы млекопитающих. Труды Общества русских врачей в СПб., 74, 1907.
- М и х а й л о в С. Е. Zur Frage über die Innervation d. Blutgefäße. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., 72, 1908.
- М и х а й л о в С. Е. Die Nerven des Endocardiums. Anat. Anz., 38, 1908.
- М и х а й л о в С. Е. Zur Frage über den feineren Bau des intracardialen Nervensystems der Säugetiere. Intrnat. Monatsschrift Anat. und Physiol., 25, 44, 1908.
- М и х а й л о в С. Е. Innervation d. Herzens. Ztschr. Wissenschaft Zool., Bd. 99, 1911.
- М и х а й л о в С. Е. Die Nerven f. Myocardiums und. exp. Untersuchungen an Vagotomier. Tiere. Folia neurobiol., Bd. 5, 1911.
- М и х а й л о в С. Е. Морфология нервного аппарата сердца. Неврологический вестник, т. XIX, 1912.
- М о л ч а н о в И. А. (1896). Цит. по В. М. Нолле, 1955.
- М о г и л ь н и ц к и й Б. Н. Введение в патологическую анатомию и патологию вегетативной нервной системы. Медгиз, Киев, 1941.
- М о г и л ь н и ц к и й Б. Н. К вопросу о роли проницаемости в патологии. Тезисы докладов I научной сессии Института нормальной и патологической морфологии АМН СССР, 1947.
- М у р а в ь е в Г. М. О физиологических механизмах лихорадочной реакции. Диссертация, Л., 1953.
- М я с н и к о в А. Л. Гипертоническая болезнь. Медгиз, М., 1954.
- Н е д з в е ц к и й В. К. - Материалы для исследования кровообращения в воротной вене. Диссертация, М., 1894.
- Н е м е н о в М. И. Рентгенотерапия через воздействие на нервную систему. Медгиз, 1950.
- Н е м и л о в А. В. К вопросу о нервах кишечника амфибий. Труды С.-Петербургского общества естествоиспытателей секции зоологии и физиологии, т. 32, вып. 4, 1902.
- Н и к и т и н а И. П. О рецептивной функции почек. Вестник Лен. университета, № 4, 1948.
- Н и к о л а е в А. П. Нервно-гуморальные факторы в регуляции родовой деятельности женщины. (Клинико-экспериментальные исследования.) Сталино, 1940.
- Н и к о л а е в А. П. Некоторые итоги внедрения учения И. П. Павлова в научное и практическое акушерство. Акушерство и гинекология, № 4, 1951.

- Н о л л е В. М. К вопросу об иннервации вен бедра человека. Сб.: Вопросы морфологии и физиологии. Изд. АН Латв. ССР, Рига, 1955.
- О д н о р а л о в Н. И. К вопросу о внутриствольной структуре некоторых нервов. Тезисы докладов II Украинской конференции морфологов, Харьков, 1956.
- О д н о р а л о в Н. И. К вопросу о соединениях нервов, или так называемых анастомозах. Тезисы докладов I Белорусской конференции анатомов, гистологов, эмбриологов и топографоанатомов, Минск, 1957.
- О н о п р и е н к о Н. В. Состояние нервного аппарата влагалища и матки кошки в различные физиологические периоды и после введения эстрогенов (эксп.-морфол. исследование). Канд. дисс., Саратов, 1955.
- О р б е л и Л. А. О взаимодействии афферентных систем. Физиологический журнал СССР, т. 17, вып. 6, 1934.
- О р б е л и Л. А. Об эволюционном принципе в физиологии. Доклад на VII Всесоюзном съезде физиологов, биохимиков и фармакологов, 1947.
- П а в л и ц к а я С. С. Интрамуральная иннервация грудного протока собаки. Диссертация, Томск, 1949.
- П а в л и ц к а я С. С. Иннервационные аппараты в стенке грудного лимфатического протока. Труды 2-й Павловской конференции Томского медич. института, 1952.
- П а в л о в И. П. Экспериментальные данные к вопросам об аккомодационном механизме сосудов (1877). Полное собрание сочинений, т. 1, 1951.
- П а в л о в И. П. К учению об иннервации кровяного русла. Предварит. сообщение (1879). Полное собрание сочинений, т. 1, 1951.
- П а в л о в И. П. О нормальных колебаниях кровяного давления у собаки (1879). Полное собрание сочинений, т. 1, 1951.
- П а в л о в И. П. Материалы к иннервации кровеносной системы. Предварит. сообщение (1882). Полное собрание сочинений, т. 1, 1951.
- П а в л о в И. П. Блуждающий нерв как регулятор общего кровяного давления (1883). Полное собрание сочинений, т. 1, 1951.
- П а в л о в И. П. Центробежные нервы сердца (1883). Полное собрание сочинений, т. 1, 1951.
- П а в л о в И. П. О неполноте современного физиологического анализа действия лекарств (1894). Полное собрание сочинений, т. 1, 1951.
- П а в л о в И. П. Выступление в прениях по докладу А. С. Догеля «Окончания чувствительных нервов в сердце и кровеносных сосудах млекопитающих» (1897). Полное собрание сочинений, т. 1, 1951.
- П а в л о в И. П. Современное объединение в эксперименте главнейших сторон медицины на примере пищеварения (1900). Полное собрание сочинений, т. II, кн. 2, 1951.
- П а в л о в И. П. Выступление в прениях по докладу С. Михайлова: «К вопросу о строении внутрисердечной нервной системы млекопитающих» (1907). Полное собрание сочинений, т. VI, 1952.
- П а в л о в И. П. Естествознание и мозг (1909). Полное собрание сочинений, т. III, кн. 1, 1951.
- П а в л о в И. П. Лекции по физиологии. 1912—1913 гг.
- П а в л о в И. П. О трофической иннервации (1922). Полное собрание сочинений, т. I, 1951.
- П а в л о в И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. Условные рефлексы (1923). Полное собрание сочинений, т. III, кн. 1, 1951.
- П а в л о в И. П. Ответ физиолога психологам (1932). Полное собрание сочинений, т. III, кн. 2, 1951.
- П е р в у ш и н В. Ю. О сосудистых и нервных связях пояснично-крестцового отдела спинного мозга кролика. Диссертация, Л., 1953.
- П е р в у ш и н В. Ю. О составе корешков спинномозговых нервов. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, № 2, 1955.
- П е р с я н и н о в Б. К. Клинические наблюдения над соотношением между стазом и венозным давлением. Диссертация, СПб., 1912.

- Петров И. Р. О роли нервной системы при кислородном голодании. Медгиз, 1952.
- Пискун А. И. О нервах небных миндалин и их рецепторных образований. Вестник оториноларингологии, № 6, 1952.
- Плечкова Е. К. Рецепторы коронарных сосудов и миокарда. Бюллетень Всесоюзного института экспериментальной медицины, № 5, 1936.
- Плечкова Е. К. Новые данные об антагонистической иннервации сердца. Бюллетень Всесоюзного института экспериментальной медицины, № 5, 1936.
- Плечкова Е. К. Рецепторы коронарных сосудов и миокарда у млекопитающих. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1, 1936.
- Плечкова Е. К. Иннервация сердца. Клиническая медицина, 19, 1941.
- Плечкова Е. К. Рецепторы миокарда и коронарных сосудов. Известия Академии наук СССР, серия биологическая, № 5, 1944.
- Плечкова Е. К. Чувствительная иннервация периферических сосудов. Тезисы докладов 1-й научной сессии Института нормальной и патологической морфологии АМН СССР, изд. АМН М., 1947.
- Плечкова Е. К. Чувствительная иннервация периферических сосудов. Известия Академии наук СССР, серия биологическая, № 6, 1948.
- Плечкова Е. К. Рецепторы миокарда и сосудов. Сб.: Морфология чувствительной иннервации внутренних органов, М., 1948.
- Плечкова Е. К. К вопросу о проводящих путях чувствительной иннервации внутренних органов. Доклад в Ленинградском обществе анатомов, гистологов и эмбриологов, 1952.
- Плечкова Е. К. К вопросу о морфологии периферической иннервации кровеносных сосудов. Сб.: Нервная регуляция кровообращения и дыхания, изд. АМН СССР, 1952.
- Плечкова Е. К. К вопросу о реактивности чувствительных нейронов. Всесоюзное совещание по нейроморфологии, Тезисы докладов, Л., 1952.
- Плечкова Е. К. Пути развития нейрогистологических методов исследования. Пленум правления Всесоюзного научного общества анатомов, гистологов и эмбриологов. Тезисы докладов, 1, 1953.
- Плошко А. К. О нервных окончаниях в гортани и дыхательном горле млекопитающих. Диссертация, Казань, 1896.
- Поляков Г. И. О тонких особенностях структуры коры головного мозга человека и функциональных взаимодействиях между нейронами. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, т. XXX, № 5, 1953.
- Поляков Г. И. О соотношениях основных типов нейронов в коре мозга человека. Тезисы докладов совещания по проблеме межнейрональных связей АМН СССР, 1955.
- Пономарева В. Н. Развитие иннервации сонного клубка человека. Доклады АН СССР, Новая серия, т. 14, 1948.
- Попов А. П. Крайние типы изменчивости и возрастные особенности вен верхней конечности и их прикладное значение. Диссертация, 1938.
- Попов В. О расширении вен нижних конечностей. Диссертация, 1861.
- Португалов В. В. Строение безмякотных нервных волокон периферических нервов. Сб.: Морфология автономной нервной системы, под ред. Е. К. Плечковой, 1946.
- Португалов В. В. Опыт изучения гистофизиологии инкапсулированных нервных окончаний гистохимическим методом. Труды V Всесоюзного съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, 1949, М.—Л., 1951.
- Португалов В. В. Гистофизиология концевых нервных аппаратов. Всесоюзное совещание по нейроморфологии, Тезисы докладов, Л., 1952.
- Португалов В. В. Очерки гистофизиологии нервных окончаний. М., 1955.
- Португалов В. В. и Яковлев В. А. Локализация холинэстеразы в поперечнополосатых мышцах. Доклады АН СССР, т. LXXVIII, в. 5, 1951.

- Пржездецкая И. К. Венозная система губчатых костей стопы. Материалы к докладам Поволжской конференции физиологов, биохимиков и фармакологов с участием морфологов и клиницистов, 2—6 июня 1957 г., Куйбышев.
- Привес М. Г. Влияние нервной системы на сосудистую систему. Тезисы Всесоюзной конференции по нейроморфологии, Л., 1952.
- Привес М. Г. Влияния нарушения целостности коры лобной доли головного мозга на коллатеральное кровообращение. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, № 12, 1955.
- ✓ Пузик В. И. Современные задачи возрастной морфологии. Труды Второй научной конференции по возрастной морфологии и физиологии. Изд. Академии педагогических наук, М., 1955.
- Пузик В. И. и Харьков А. А. Возрастная морфология сердечно-сосудистой системы. М. — Л., 1948.
- Пшоник А. Т. Экспериментальные данные о корковой регуляции сосудистых реакций. Сб.: Нервная регуляция кровообращения и дыхания, изд. АМН СССР, 1952.
- Пшоник А. Т. Кора головного мозга и рецепторная функция организма. Медгиз, 1952.
- ~Рахманов А. В. К вопросу об окончании нервов в сосудах. Труды Имп. С.-П. об-ва естествоиспытателей, 32, 1901.
- Рахманов А. В. Zur Frage die Nervenendigungen in d. Gefäßen. Anatom. Anz., Bd. 19, 1901.
- Рахматуллин З. Х. Реактивные свойства нервного волокна и нервного окончания. Ташкент, 1937.
- Рахматуллин З. Х. Реактивные свойства нервных волокон автономной нервной системы. Сб.: Морфология автономной нервной системы, М., 1946.
- ✓Репкин Б. И. Нервы артерий и вен легкого. Диссертация, М., 1949.
- ✓Репкин Б. И. Нервы крупных артерий и вен легких. Вопросы грудной хирургии, IV, 1952.
- Рогов А. А. Исследование сосудистых условных рефлексов человека. Диссертация, Л., 1947.
- Рогов А. А. О сосудистых рефлексах человека. Труды Военно-морской медицинской академии, т. 17, 1949.
- Рогов А. А. О сосудистых условных и безусловных рефлексах человека. М., 1951.
- Розовский Н. В. Опыты патогенетического лечения облитерирующего эндартериита внутриартериальным введением крови. Докт. дисс., Л., 1955.
- Рыбаков Ф. Е. К патологии нервной клетки и ее отростков. Русский архив патологии, клинической медицины и бактериологии, 1899.
- Сайкова В. В. Клинические данные о функциональном состоянии сердечно-сосудистой системы беременных. Сб.: Внутренняя патология и беременность. Киев, 1955.
- Саквич Л. В. Иннервация пупочной вены. Тезисы докладов II Украинской конференции морфологов, Харьков, 1956.
- Саркисов С. А. Проблема локализации функций в коре большого мозга в свете некоторых новых данных о межнейрональных связях. Невропатология и психиатрия, № 4, 1948.
- Саркисов С. А. Некоторые особенности нейронных структур и межнейронных связей в центральной нервной системе и их физиологическое значение. Тезисы докладов совещания по проблеме межнейрональных связей, АН СССР, 1955.
- Саркисов С. А. и Филимонов И. Н. О соотношении функций и морфологических структур коры большого мозга. Невропатология и психиатрия, VI, 10, 1937.
- Саркисов С. А., Филимонов И. Н. и Преображенская Н. С. Цитоархитектоника коры большого мозга человека. Сб. под редакцией С. А. Саркисова, Медгиз, 1949.

- Свердлов Д. Г. Изменения нервных элементов склеры и роговицы при абсолютной глаукоме. Сб.: Морфология чувствительной иннервации внутренних органов, под ред. Е. К. Плечковой, М., 1948.
- Семенов С. П. Развитие рецепторов предсердия кошки в постэмбриональном периоде. Тезисы докладов II Украинской конференции морфологов, Харьков, 1956.
- Семенов С. П. Возрастные изменения чувствительного нервного аппарата эндокарда предсердий кошки. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, № 2, 1957.
- Семенова-Тян-Шанская В. В. О морфологических изменениях в периферических нервах в старческом возрасте и при артериосклерозе. Канд. дисс., Л., 1938.
- Семенова-Тян-Шанская В. В. Изменения в периферических нервах, зависящие от атеросклероза периферических сосудов. Архив биологических наук, т. 57, 2—3, 1939.
- Серапова А. И. Исследование о нормальном строении нервных элементов артериальной стенки и об их изменениях при атеросклерозе. Диссертация, 1952.
- Сергиевский М. В. О местных сосудистых рецепторных зонах. Труды VII Всесоюзного съезда физиологов, биохимиков и фармакологов, 1947; Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, № 3, 1947.
- Сергиевский М. В. О возможности периферических рефлексов. Труды Куйбышевского государственного медицинского института, 4, 1951.
- Сергиевский М. В. Дыхательный центр млекопитающих животных, М., 1950.
- Сергиевский М. В. Периферические рефлексы. Тезисы докладов совещания по проблеме межневрональных связей, Л., 1955.
- Сеченов И. М. Рефлексы головного мозга. СПб., 1866.
- Сеченов И. М. Физиология нервной системы. СПб., 1866.
- Сеченов И. М. Физиология органов чувств. 1867.
- Сеченов И. М. Элементы мысли. 1903.
- Симановский Н. П. К вопросу о влиянии раздражений чувствительных нервов на отправление и питание сердца. Диссертация, СПб., 1881.
- Синельников Р. Д. Das intramuralen Nervensystem des Vogelherzens. Ztschr. f. Anatom. Entwickl., Bd. 86, H. 5/6, 1928.
- Синельников Р. Д. Die Herznerven der Vogel. Z. f. Anatom. u. Entwickl., Bd. 86, H. 5/6, 1928.
- Скуцкий М. С. Строение и реактивные свойства периферической нервной системы. Сб.: Проблемы межнейронных и нейротканевых отношений, Киев, 1953.
- Слепков Ю. И. Чувствительная иннервация vasa vasorum грудной аорты человека. Доклады Академии наук СССР, т. LXXXV, № 5, 1952.
- Слепков Ю. И. Нервный аппарат нисходящей аорты в норме и при гипертонической болезни. Диссертация, Институт физиологии им. акад. И. П. Павлова, Л., 1953.
- Смирнов А. А. К вопросу о развитии рецепторного аппарата в области деления а. carotis communis. Сб.: Нейро-гуморальная регуляция в деятельности органов и тканей. Под ред. К. М. Быкова, Л., 1941.
- Смирнов А. А. Некоторые сравнительно анатомические данные к иннервации каротидной и аортальной рефлексогенных зон. Сб.: Нервная регуляция кровообращения и дыхания, изд. АМН СССР, 1952.
- Смирнов А. Е. О чувствительных нервных окончаниях в сердце амфибий и млекопитающих. Неврологический вестник, т. 3, вып. 2, 1895.
- Смирнов А. Е. Ueber die Nervenendigungen in den Nieren der Säugetiere. Anat. Anz., Bd. 19, 1901.
- Смирнова Н. Г. Иннервация каротидного гломуса и каротидного синуса у человека. Сб.: Морфология чувствительной иннервации внутренних органов, М., 1948.
- Смирнова Н. Г. Иннервация рефлексогенных зон сосудов и гломусов при гипертонической болезни. Терапевтический архив, № 3, 1949.

- Солдатов И. Б. О нервном аппарате небных миндалин. Вестник оториноларингологии, № 6, 1953.
- Солдатов И. Б. Нервный аппарат миндалин человека в утробном периоде. Сборник трудов клиники болезней уха, горла, носа Тбилисского государственного медицинского института, т. I, 1957.
- Сперанский А. Д. Нервная трофика в теории и практике медицины. Сборник трудов, под редакцией А. Д. Сперанского, 1936.
- Сперанский А. Д. Элементы построения теории медицины. 1937.
- Сперанский А. Д. О некоторых взаимоотношениях современной физиологии и медицины. Архив биологических наук, т. 48, 1—2, 1937.
- Сперанский А. Д. Введение к сборнику «Заболевание, лечение и выздоровление». Труды АМН СССР, 1952.
- Сресели М. А. Крайние формы изменчивости вен лица и их прикладное значение. Диссертация, 1942.
- Стефановская М. Об аппендиксах на дендритах. Bull. sc. med. et natur. de Bruxelles, 15, 1897.
- Стефановская М. О способе образования расширений в отростках нервных клеток. Ann. Soc. sc. med. et natur. de Bruxelles, 1900.
- Стефановская М. О грушевидных аппендиксах нервных клеток. Commun. in Congrès intern. psychol. de Paris, année 1900.
- Стефановская М. Действие эфира на мозговые клетки. Journ. de Neurologie, Bruxelles, 1900.
- Стефановская М. Теория нейронов за последнее десятилетие (1896—1906). Journ. de Neurologie, Bruxelles, 1906.
- Стрельцов В. В. Влияние кислородного голодания на центральную нервную систему. Под знаменем марксизма, № 10, 1940.
- Студенцова Т. Л. Реакция нервных элементов половых органов собаки на введение синэстрола. Тезисы докладов на заседаниях Татарского филиала Всесоюзного научного общества анатомов, гистологов и эмбриологов. Казань, 1956.
- Судзиловский Ф. В. Об окольном кровообращении в системе полых вен кошки. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, т. XXXIII, вып. 3, Л., 1956.
- Суханов С. А. К учению об изменениях дендритов нервных клеток под влиянием наркотиков. Les Cellule, XIV, fasc., 2, 1898.
- Суханов С. А. Патологическая анатомия нервной клетки коры головного мозга при варикозной атрофии ее дендритов. Les Cellule, XIV, fasc. 2, 1898.
- Суханов С. А. К патологии нервной клетки. Дневник VII Пироговского съезда, № 1, 6, IV, 1899.
- Суханов С. А. Материалы к вопросу о четкообразном состоянии протоплазматических отростков нервных клеток мозговой коры. Диссертация, 1899.
- Суханов С. А. Краткий очерк современного учения о тончайшем строении нервной клетки. Журнал невропатологии и психиатрии имени С. С. Корсакова, 1, 1901.
- Суханов С. А. Contribution à l'Etude des Appendices sur le corps cellulaire des éléments nerveux. Nevrahe, vol. IV, f. I, 1902.
- Суханов С. А. К учению об аппендиксах на теле нервной клетки мозговой коры. Le Nevrahe, IV, 1903.
- Суханов С. А. О тончайшем строении нервной клетки. Обзор литературы за 1901—1903 гг. Журнал невропатологии и психиатрии имени С. С. Корсакова, 1—2, 1904.
- Суханов С. и Чернецкий Ф. Sur l'aspect externe de prolongements protoplasmiques des cellules nerveuses de la moelle épiniere chez l'homme adulte. Journ. de Neurologie Bruxelles, N 16, 1902.
- Суханов С. и Чернецкий Ф. Sur l'état des prolongements protoplasmiques des cellules nerveuses de la moelle épiniere chez les vertebree sup. Nevrahe, vol. IV, f. 1, 1902.



- Султанов А. С. О коллатеральном кровообращении в системе полых вен. Докт. дисс., Л., 1940.
- Тальянцев А. И. Einige Beobachtungen am Blutkreislaufsapparate. Zentralblatt A. d. med. Wissenschaft, N 23, 1883.
- Тарханов И. Р. Опыты над действием рентгеновых X-лучей на животных. Известия СПб. биологической лаборатории, вып. 3, 1896.
- Тарханов И. Р. О физиологическом действии рентгеновых лучей на центральную нервную систему. Больничная газета Боткина, СПб., № 33, 34, 1896.
- Татаринов В. Г. Иннервация кровеносных сосудов языка человека (1949). Труды V Всесоюзного съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, 1951.
- Тер-Каспарова М. П. К патоморфологии чувствительных нервных аппаратов почечных вен при гипертонической болезни. Сб.: Проблемы морфологии нервной системы. Медгиз, 1956.
- Тимофеев Д. А. Об окончаниях нервов в мужских половых органах. Диссертация, Казань, 1896.
- Тонков В. Н. Die Blutgefäße der Lymphdrüsen. Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. XV, N 9, 1898.
- Трумфов А. В. Ueber den inneren Bau des Nerves Medianus. Ztschr. f. Neurologie, Bd. 126, 1930.
- Фаворский Б. А. Ein Modification des silberimpregnations-verfahrens Ramon y Cajal's für das peripherischen Nervensystems. Anatom. Anz., Bd. 70, N. 18/19, 1930.
- Фаворский Б. А. Экспериментальные данные к вопросу об архитектонике периферических нервов. Невропатология и психиатрия, т. VII, 2, 1937.
- Фаворский Б. А. К вопросу о распределении безмякотных волокон в стволе и периферических нервах. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, т. XXIV, 3, 1940.
- Фалин Л. И. О дегенерации постганглионарных волокон симпатической нервной системы. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, т. 14, № 2, 1935.
- Фалин Л. И. Об изменениях нервных окончаний при экспериментальной атрофии поперечнополосатой мышцы. Сообщение I. Архив биологических наук, т. 49, 2, 1938; Сообщение II. Архив биологических наук, т. 49, 3, 1938.
- Фалин Л. И. Изменения нервных элементов кожи и некоторых других органов при сыпном тифе. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. XIX, 3, 1945.
- Фалин Л. И. Об изменениях нервных элементов glomus caroticum u. sinus caroticus при туберкулезе и сыпном тифе. Сб.: Морфология чувствительной иннервации внутренних органов, под ред. Е. К. Плечковой, М., 1948.
- Фалин Л. И. Об изменениях двигательных нервных окончаний скелетных мышц при хронической сердечной недостаточности. Архив патологии, № 1, 1950.
- Фалин Л. И. Реактивные изменения двигательных нервных окончаний скелетных мышц при расстройствах кровообращения. Труды V Всесоюзного съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, Л., 1951.
- Фалин Л. И. Об изменениях моторных нервных окончаний скелетных мышц при экспериментальном отравлении триортокрезилфосфатом. Труды Смоленского медицинского института, т. IV, 1952.
- Фалин Л. И. О некоторых закономерностях дегенерации и регенерации нерва и моторных нервных окончаний скелетных мышц на основании опытов с перерезкой и замораживанием нервных стволов. Всесоюзное совещание по нейроморфологии. Тезисы докладов, Л., 1952.
- Филатова А. Г. и Лаврентьев Б. И. Патологическая гистология нервных окончаний при туберкулезе. Бюллетень Всесоюзного института экспериментальной медицины, 10, Л., 1934.

- Филатова Н. Д. Вены складок синовиальной оболочки и круглой связки тазобедренного сустава человека. Материалы к докладам Поволжской конференции физиологов, биохимиков и фармакологов с участием морфологов и клиницистов, 2—6 июня 1957 г., Куйбышев.
- Филонова К. С. Нервы почек человека. Сб.: Материалы к макро-микроскопии вегетативной нервной системы человека. Медгиз, 1948.
- Фурсиков Д. С. Влияние беременности на условные рефлексы. Доклад на 3-й физиологической беседе в 1920 г., Рефераты, Русский физиологический журнал, т. 3, 1921.
- Фурсиков Д. С. Влияние беременности на условные рефлексы. Архив биологических наук, т. XXI, 3—5, 1922.
- Фролова М. П. Значение интернейрональных связей для поддержания структуры нейрона на примере мотонейрона спинного мозга. Канд. дисс., 1955.
- Хабарова А. Я. О чувствительной иннервации сердца человека и некоторых млекопитающих. Труды Института физиологии АН СССР, т. 1, 1952.
- Хабарова А. Я. Аfferентная иннервация эпикарда желудочков сердца. Доклады Академии наук, т. 105, № 1, 1955.
- Холоденко М. И. К учению о рефлексах с вен и мозговых оболочек. Физиологический журнал СССР, XXXVIII, № 1, 1952.
- Хлопин Н. Г. Общебиологические и экспериментальные основы гистологии. 1946.
- Хундадзе Г. Р. Крайние типы изменчивости вен нижних конечностей и их прикладное значение. Диссертация, Л., 1937.
- Цагарейшвили И. В. Иннервация поверхностных вен верхних конечностей и ее клиническое значение. Сб. трудов памяти проф. В. И. Добротворского, 1938.
- Цагарейшвили И. В. Источники иннервации поверхностных вен верхних конечностей. Диссертация, Л., 1939.
- Цагарейшвили И. В. Различие во внешнем строении *v. lienalis*. Диссертация, Л., 1948.
- Цион И. Ф. Курс лекций. СПб., т. 1, 1873.
- Цион И. и Людвиг К. Die Reflexe eines der sensiblen Nerven des Herzens auf die motorischen der Blutgefäße. Ber Könige Sachs. Ges. Wiss. math. phys. Klass., 1866.
- Червова И. А. Иннервация правого предсердия. Диссертация, М., 1950.
- Черниговский В. Н. Действие углекислоты и недостатка кислорода на рецепторы селезенки и кишечника. Физиологический журнал СССР, т. 29, № 1—2, 1940.
- Черниговский В. Н. Исследование рецепторов некоторых внутренних органов. Сообщения I, II, III, Физиологический журнал СССР, т. 29, 1940.
- Черниговский В. Н. Исследование рецепторов некоторых внутренних органов. Сообщение IV. Сб.: Нейрогуморальные регуляции в деятельности органов и тканей, под редакцией К. М. Быкова, Л., 1941.
- Черниговский В. Н. Исследование рецепторов некоторых внутренних органов. Сообщение V. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1942.
- Черниговский В. Н. Исследование рецепторов некоторых внутренних органов. Сообщение VI. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1942.
- Черниговский В. Н. Исследование рецепторов внутренних органов. Докт. дисс., Л., 1941.
- Черниговский В. Н. Рецепторы сердечно-сосудистой системы. Успехи современной биологии, XXIII, вып. 2, 1947.
- Черниговский В. Н. Интероцепторы. Труды Военно-морской медицинской академии, т. XVII, 1949.

- Черниговский В. Н. К физиологии интероцепторов. Проблемы кортико-висцеральной патологии, М., 1949.
- Черниговский В. Н. Роль интероцепции в генезе некоторых патологических процессов. Труды Военно-морской медицинской академии, т. XXIV, 1950.
- Черниговский В. Н. Работы И. П. Павлова по физиологии кровообращения и их значение для клинической медицины, Л., 1951.
- Черниговский В. Н. Физиология кровообращения в свете учения И. П. Павлова. Сб.: Учение И. П. Павлова в теоретической и практической медицине, М., 1951.
- Черняховский А. Г. Note sur le développement du système nerveux du coeur, le terminaison du nerf depressor et l'innervation du sinus carotidien. Trav. labor. rech. biol. Univ. Madrid, 26, 1929.
- Черняховский А. Г. О развитии и окончании n. depressoris (n. aortici) и о развитии иннервации околосердечных параганглиев. Медицинский журнал АН УССР, 8, 1938.
- Чешин И. Zur Lehre der tierschen Wärme. Archiv f. Anatom. Physiol. u. Wiss. Mediz., 1866.
- Шабдаш А. Л. Гистохимия гликогена нормальной нервной системы. М., 1949.
- Шварц А. Л. К учению о дегенеративных и регенеративных изменениях в центральной нервной системе, СПб., 1906.
- Шевкуненко В. Н. Современные задачи в исследовании венозной системы. Юбилейный сборник, посвященный 50-летию Государственного института для усовершенствования врачей, изд. АН СССР, Л., 1935.
- Шевкуненко В. Н. и Максименков А. Н. Крайние типы изменчивости венозной системы и их генез. Новый хирургический архив, т. 36, кн. 3—4, 1936.
- Шеметкин Цит. по А. С. Догелю, 1898.
- Шенгелля Ш. Г. Цит. по А. Ф. Бибиковой, 1952.
- Шепелев М. В. Об окольном кровообращении в системе воротной вены кошки. Канд. дисс., Л., 1952.
- Шепелев М. В. Экспериментальный стеноз воротной вены. Труды Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова, т. 50, 1953.
- Шепелев М. В. Изменения внутриоргана венозного русла желудочно-кишечного тракта при экспериментальных нарушениях кровотока в системе воротной вены. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, т. XXXI, № 3, 1954.
- Шепелев М. В. Об окольном кровообращении в системе воротной вены. Вестник хирургии им. И. И. Грекова, № 4, 1956.
- Шепелев М. В. К функциональной характеристике окольных путей, развивающихся после нарушения кровотока в системе воротной вены. Тезисы докладов II Всеукраинской конференции морфологов, Харьков, 1956.
- Шепелев М. В. К вопросу об изменениях нервных клеток ауэрбахового и мейснерового сплетений тонкой кишки при нарушении кровотока по воротной вене. Тезисы докладов I Белорусской конференции анатомов, гистологов, эмбриологов и топографоанатомов, Минск, 1957.
- Школьник-Ярос Е. Г. Некоторые разновидности аксодендритических контактов в коре мозга животных. Сб.: Проблемы морфологии нервной системы, Медгиз, 1956.
- Шубин А. С. Об иннервации артерио-венозных анастомозов. Канд. дисс., М., 1950.
- Шубин А. С. Иннервация артерио-венозных анастомозов. (Экспериментально-морфологическое исследование.) АМН СССР, 1952.
- Штакельберг Н. А. К вопросу о механизме лихорадки (развитие лихорадочной реакции у животных при различной локализации введения пирогенных веществ). Диссертация, Л., 1950.

- Штакельберг Н. А. Развитие лихорадочной реакции у животных при различной локализации введения пирогенных веществ. Физиологический журнал СССР, т. 37, № 2, 1951.
- Элькинд Л. А. Изменения нервных окончаний в аорте при гемолитическом токсикозе. Сб.: Токсический гепатит с асцитом, Ташкент, 1952.
- Эрез Б. М. К учению об интракардиальной иннервации у собаки. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, т. XX, № 1, 1932.
- Эрез Б. М. Нервы сердца человека и некоторых млекопитающих. Диссертация, Одесса — Харьков, 1950.
- Эрез Б. М. Нервы сердца человека и некоторых позвоночных животных. Докт. дисс., Сталинабад, 1955.
- Эрез Б. М. Сравнительная анатомия иннервации сердца. Сталинабад, 1957.
- Юрьева Е. Т. О природе второго тонкого волокна, подходящего к инкапсулированным чувствительным аппаратам. Русский архив анатомии, т. 6, вып. 2, 1927.
- Янковская Ц. Л. О развитии прессо-депрессорных рефлексов у новорожденных животных. Труды XV международного физиологического конгресса, 1935.
- Янковская Ц. Л. О развитии прессо-депрессорных рефлексов у новорожденных животных. Физиологический журнал СССР, т. 21, № 5/6, 1936.
- Янковская Ц. Л. Развитие прессорецепторных рефлексов с каротидного синуса. Известия Научного института им. П. Ф. Лесгафта, т. XXI, вып. 1—2, 1938.
- Ярошевский А. Я., Черниговский В. И. Вопросы нервной регуляции системы крови. Медгиз, 1953.

- 
- Bainbridge F. A. The influence of venous filling upon the rate of the heart. J. Physiol., 50, 1915.
- Bakay L. (jr.) Über die Nerven der Aorta ascendens. Ztschr. Anatom., III, 4, 1942.
- Bancroft F. W. The venomotor nerves of the hind limb. Amer. J. Physiol., 1, 1898.
- Bayliss W. M. The vaso-motor system. London, 1923.
- Bayliss W. M. Principles of general physiology, 1931.
- Benninghoff A. Herz und Gefäße. Hand. d. mikr. Anat., 6, 1, 1930.
- Бернар Клод. Общее кровообращение и кровообращения частные. Московская медицинская газета, № 49 и 52, 1860.
- Bernard Cl. Leçons de pathologie expérimentale. Paris, 1871.
- Boeke J. Penfield's cytology and cellular pathology of the nervous system. Section VI. Nerve endings, motor and sensory, New York, 1932.
- Bonivento E. e Morin F. Ricerche anatomiche e sperimentali sull'innervazione delle vene cave. Ztschr. Zellforsch., 31, 1941.
- Brodie D. G. a. Dixon W. E. Contribution to the physiology of the lungs. J. Physiol., 30, 1904.
- Busch E. Studies on the nerves of the blood vessels. Acta Path. Scand., Kopenh., Suppl. 2, 1, 1929.
- Castro de F. Sur la structure et l'innervation de la glande intercarotidienne (glomus caroticum) de l'homme et des mammifères. Trav. lab. Rech. Biol., Madrid, 24, 1926.
- Castro de F. Sur la structure et l'innervation de la glande intercarotidienne. Trav. Lab. Biol. Univ., Madrid, 24, 1926.
- Castro de F. Sur la structure et l'innervation du sinus carotidien. Trav. Lab. Biol. Univ., Madrid, 25, 1927—28.
- Castro de F. Über die Struktur und Innervation des Glomus caroticum beim Menschen und bei den Säugetieren. Ztschr. f. Anat. Entw., 89, 1—2, 1929.

- Cajal y Ramon. Degeneration a. regeneration of the nervous system. Oxford, 1928.
- Christensen K., Lewis E. a. Kuntz A. Innervation of the renal blood vessels in the cat. *J. Compar. Neurologie*, 95, 3, 1951.
- Clark G. The development of blood pressure reactions. *J. Physiol.*, 83, 229, 1935.
- Clark W. E. The tissues of the body. An Introduction to the Study of Anatomy, 1952.
- Cleland J. a. Tait I. Nervous connections of the mammalian spleen, including an account of certain visceromotor and abdominal reflex. *Quart. J. Exp. Physiol.*, 17, 1927.
- Daly i. de Burgh, Ludany G., Todd A. a. Verney E. B. Sensory receptors in the pulmonary vascular bed. *Quart. J. Exp. Physiol.*, 27, 1937.
- Donegan J. F. The physiology of the veins. *J. Physiol.*, 55, 1921.
- Donnet V., Zwirn P. et Ardisson J. Sur la baro-sensibilité des artères pulmonaires chez le chien. *C. R. Soc. Biol.*, 145, 9—10, 1951.
- Ebner V. «Gfässsystem» in Koelliker's Handbuch d. Gewebelehre d. Menschen. 6 Ed., 3, 1902.
- Eich H. Vorkommen von Vater-Pacinischen Körperchen in der Wand der Pfortader eines Neugeborenen. *Diss. med. Bonn*, 1914.
- Elftman A. G. Afferent and parasympathetic innervation of lungs and trachea of dog. *Am. J. Anat.*, 42, 1, 1943.
- Elisher J. 1869, Цит. по Забусову Г. И., 1945.
- Eppinger H. Die Bedeutung der Blutdepots für die Pathologie. *Klin. Wochenschr.*, 12, 1933.
- Franklin K. The differential pharmacology of the inferior vena cava of certain mammals. *J. Physiol.*, 77, 1933.
- Franklin K. Observations of the venae cavae of certain mammals. *J. Anat.*, Lond., 67, 1933.
- Franklin K. The influence of certain factors upon the volume of the intrathoracic venae cavae. *J. Physiol.*, 79, 1933.
- Franklin K. A monograph on veins. USA, Baltimore, 1937.
- Franklin K. I. a. McLachlin A. D. The constrictor response of the inferior vena cava to stimulation of the splanchnic nerve. *J. Physiol.*, 86, 1936.
- Gasser H. S. Properties of dorsal root unmyelinated fibres on two sides of the ganglion. *J. Gen. Physiol.*, 38, 5, 1955.
- Giroud A. et Delmas A. VI Congrès Federatif international d'Anatomie. *La Presse Médicale*, 63 année, 81, 1955.
- Glaser W. Die Nerven in den Blutgefässen des Menschen. *Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt.*, 1. 1914.
- Glaser W. Über die Nervenverzweigung innerhalb der Gefässwand. *Dtsch. Zschr. Nervenheilk.*, 50, 1914.
- Gollwitzer-Meier Kl. Rythmische venöse Blutdruckwellen zentralen Ursprungs. *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, 222, 1929.
- Gollwitzer-Meier Kl. Untersuchungen über die Veränderung des venösen Rückflusses durch Adrenalin. *Z. ges. exp. Med.*, 69, 1930.
- Gollwitzer-Meier Kl. Venöse Rückflussregulierung und Venomotorenfunktion unter dem Einfluss der Kohlensäure. *Z. ges. exp. Med.*, 69, 1930.
- Gollwitzer-Meier Kl. Venensystem und arterieller Hochdruck. *Verh. deutsch. Ges. inn. Med.*, 1931.
- Gollwitzer-Meier Kl. Venensystem und Kreislaufregulation. *Klin. Wochenschr.*, 10, 1931.
- Gollwitzer-Meier Kl. Venensystem und Kreislaufregulierung. *Ergebn. Physiol.*, 34, 1932.
- Gollwitzer-Meier Kl. u. Schulte H. Der Einfluss der Sinusnerven auf Venensystem und Herzminutenvolumen. *Pflüger's Arch. ges. Physiol.*, 229, 1931.
- Goltz F. Über den Tonus der Gefässe und seine Bedeutung für die Blutbewegung. *Virchov's Archiv.* 29, 1864.

- Goltz F. Über gefässerweiterenden Nerven. Pflüg. Arch. ges. Physiol., 1871.
- Goormaghtigh N. et Pannier R. Les paraganglions du coeur et des zones vaso-sensibles carotidiennes et cardio-aortiques chez le chat adulte. Arch. biol., 50, 4, 1939.
- Gubler. Contractilité des veins. C. R. Soc. Biol., Paris, 1, 1850.
- Guild S. R. A hitherto unrecognized structure, the glomus jugularis of the man. Anat Rec. Suppl., 2, 1941.
- Hare K. a. Hinsey I. C. The autonomic nervous system. Ann. Review Physiol., IV, 1942.
- Harrison T., Harrison W. a. Marsh. Reflex stimulation of respiration from increase in venous pressure. Am. J. Physiol., 100, 1932.
- Henle u. Kölliker. Über die Pacinischen Körperchen an den Nerven des Menschen und der Säugetiere. Zürich, 1884.
- Hering H. E. Die Carotissinusreflexe auf Herz und Gefässe. 1927.
- Hess A. The fine structure and morphological organization of non-myelinated nerve fibres. Proc. Roy. Soc., 144, 1956.
- Hess A. a. Lansing A. I. The fine structure of peripheral nerve fibers. Anat. Record, 117, 2, 1953.
- Heymans C. Le sinus carotidien et la zone homologue cardio-aortique. 1933.
- Heymans C., Bouckaert J., Regniers P. Le sinus carotidien et la zone homologue cardio-aortique: physiologie, pharmacologie, pathologie, clinique. Paris, 1933.
- Heymans C. et Bouckaert J. Réflexes vasomoteurs médullaires d'origine baro-sensible. C. R. Soc. Biol., 123, 1936.
- His W. Über die Endigungen der Gefässnerven. Virch. Archiv, 28, 1863.
- Hochrein M., Singer B. J. (цит. по К. Franklin, 1937), 1927.
- Hochrein M., Keller C. J. Blutdepot. Klin. Wochenschr., II, 1932.
- Hooker D. R. The venopressor mechanism. Amer. J. Phys. 46. 1918.
- Hunter J. Of the vascular system in the works of John Hunter, F. R. S., with notes, edited by J. F. Palmer, vol. 3, Longman, Rees, Orme, Brown, Green and Longman, London, 1837.
- Jarisch A. u. Ludwig W. Ueber das Pfortadergebiet als Blutreservoir. Arch. exp. Path. Pharm., 124, 1927.
- Jarisch A. a. Richter H. Die afferenten Bahnen d. Veratrin in d. Herznerven. Arch. f. exp. Path. u. Pharmak., 193, 1939.
- Keith A. An account of the structures concerned in the production of the jugular pulse. J. Anat., 42, 1907.
- Key u. Retzius. Studien in der Anatomie d. Nervensystems. Stockholm, 1875—1876.
- Kirsche W. Synaptische Endigungen im Ganglion coeliacum des Menschen. Ztschr. f. mikrosk. anatom. Forsch. Bd. 61, H. 4, 1955.
- Kirsche W. Phasenkontrastuntersuchungen über die Brauchbarkeit der Formalinfixierung für Silberimpregnationsmethoden am Nervengewebe. Ztschr. für mikroskop. anatomische Forschung. 61, 2, 1955.
- Kirsche W. Zur Frage funktionell bedingter Veränderungen der synaptischen Formation des Ganglion stellare des Menschen. Psychiatrie, Neurolog. u. medizinische Psychologie, 5, 1956.
- Kiss Fr. Die sympathische Elemente der kranialen und spinalen Ganglien. Acta Litt. Soc. Univ. Hung. Franz Joseph, 6, 1932.
- Knoll Ph. Über Wechselbeziehungen zwischen dem grossen und kleinen Kreislaufe. Sitzg. d. Anat. u. Wiss., Wien, 99, 1890.
- Koch E. u. Nordmann M. Mikroskopische Kreislaufbeobachtungen im Splanchniksgebiet des Kaninchens mit gleichzeitiger Blutdruckverzeichnung. Ztschr. Kreislaufforsch., 20, 1928.
- Krogh A. The anatomy and physiology of capillaries, 1922.
- Krogh A. Die Kapillarnerven und ihre reflektorische Tätigkeit. Klin. Wochenschr., 6, 1927.
- Kure K. Physiologische und pathologische Bedeutung d. parasympathischen Fasern in hinteren Rückenmarkswurzeln. Klin. Woch., 8, 1929.

- Kur é K. a. Kaji yama M. Confirmation of the existence of the parasympathetic fibers in the dorsal roots of the spinal cord. *Quart. J. Exp. Physiol.*, 25, 1935.
- Kur é K., Saegusa G., Kawaguchi K. a. Shiraichi K. On the parasympathetic (spinal parasympathetic) fibers in the dorsal roots and their cells of origin in the spinal cord. *Quart. J. Exp. Physiol.* 20, 1930.
- Kur é K., Saito S. u. Okinaka S. Physiologischer Nachweis der Spinalparasympathischen Vasodilatatorischen Fasern. *Arch. ges. Phys.* 238, 1936.
- Lambertini G. Considerazioni e raffronti su la espansioni sensitive somatiche e su quelle viscerale. *Rendiconto ed Atti dell' Accadèmia di Scienze Med. e Chir. della Soc. Naz. di Lettere ed Arto in Napoli. Ann. CIX*, 1955.
- Livingston W. K. Pain mechanismus. New York, 1944.
- Ludwig E. et Klinger J. Preparation macroscopique des cerveaux humains. VI Congres Fèdèratif International d'Anatomie. 1955.
- Mall F. P. Die motorischen Nerven der Portalvene. *Arch. Anat. Physiol. (physiol. Abt.) Suppl.*, 1890.
- Mall F. P. Der Einfluss des Systems d. Vena portae uaf die Vertheilung d. Blutes. *Arch. Anat. Phys. (phys. Abt.)*, I—II, 1892.
- McDowall R. A vago-pressor reflex. *J. Physiol.*, 59, 41, 1924—1925.
- McDowall R. A cardio-pressor nerve. *J. Physiol.*, 83, 37, 1935.
- Mehnert E. 1888. Цит. по К. Franklin, 1937.
- Meijling A. H. Bau und innervation von Glomus caroticum und sinus caroticus. *Acta neurol. morphol.*, 36 Abt. 1938.
- Michelazzi A. M. Sulla innervazione della vene. Nota I. Le vene cave con particolare riggardo alla cave ascendente. *Cuore e circol* 17, 1933.
- Michelazzi A. M. Sull'innervazione della vene. Nota II. Le vene degli organi. *Fisiol. e Med.*, 4, 1933.
- Michelazzi A. M. Fisiopatologia e clinica della circolazione venosa. Torino, 1938.
- Mitchell G. The nerve supply of the kidneys. *Acta anat.*, X, 1—2, 1950.
- Moniz E., Carvalho L. a. Lima A. Sur la sensibilité des veines du cou et de l'oreillette droite. *C. R. Soc. Biol., Paris*, 107, 1931.
- Moniz E., Carvalho L. a. Lima A. La circulation veineuse du cou et la décharge veineuse de l'encéphale. *C. R. Soc. Biol., Paris*, 107, 1931.
- Morrison A. On the innervation of intracranial vessels. *Edinburg, Med. J. N. S.*, 1898; *Lancet*, 5, 2, 1899.
- Müller R. Lebensnerven und Lebenstreibe. Berlin, 1931.
- Muron. Vaisseaux capillaires dans la tunique musculaire des veines. *C. R. Soc. Biol., Paris*, 58, 2, 1870.
- Muylder de Ch. Terminaisons nerveuses intraveineuses dans le rein du foetus humain. *Bull. d'hystol. appliq. et de techn. microsc.*, 25, 1948.
- Nageotte. Syncytium de Schwann etc. *C. R. Soc. Biol.* 70, 1911.
- Nageotte. Le réseau syncytiale et la gaine de Schwann dans les fibres de Remak etc. *C. R. Soc. Biol.*, 70, 1911.
- Naito. 1913. Цитир. по К. Franklin, 1937.
- Nettleship W. A. Afferent innervation of cat's heart. *J. Comp. Neurol.* 64, 1—3, 1936.
- Nettleship W. A. Anderson. Experimental studies on the afferent innervation of the cat's heart. *J. Comp. Neurol.*, 64, 1, 1936.
- Nonidez J. F. The aortic (depressor) nerve and its associated epithelioid body, the glomus aorticum. *Am. J. Anat.* 57, 2, 1935.
- Nonidez J. F. The presence of depressor nerve in the aorta and carotid of the birds. *Anat. Rec.* 62, 1935.
- Nonidez J. F. Observation on the blood supply and the innervation of the aortic paraganglion of the cat. *J. Anat.* 70, 2, 1935.
- Nonidez J. F. Identification of the receptor areas in the venae cavae and pulmonary veins wich initiate reflex cardiac acceleration (Bainbridge's reflex). *Am. J. Anat.*, 61, 2, 1937.

- Nonidez J. F. Distribution of the aortic nerve fibres and the epithelioid bodies (supracardial paraganglion) in the dog. *Anat. Rec.*, 69, 3, 1937.
- Nonidez J. F. The nervous terminal reticulum. A critique. I *Anat. Anz.* 82; II 84; III 84, 1937.
- Nonidez J. F. Studies on the innervation of the heart. I Distribution of the cardiac nerves, with special reference to the identification of the sympathetic and parasympathetic postganglionics. *Am. J. Anat.*, 65, 3, 1939.
- Nonidez J. F. Studies on the innervation of the heart. II. Afferent nerve endings in the large arteries and veins. *Am. J. Anat.*, 68, 2, 1941.
- Nonidez J. F. A third pressoreceptor area of the body afferent nerve endings in the coeliac and superior mesenteric arteries. *Anat. Record* vol. 97, 1947.
- Nonidez J. F. a. Hare K. Differences in the argyrophilia of sympathetic postganglionics and of other nerve fibers. *Anat. Rec.*, 76, 1940.
- Pagano G. Sur la sensibilité du coeur et des vaisseaux sanguins. *Arch. Ital. Biol.*, 33, 1900.
- Pannier R. Contribution à l'étude de l'innervation presso-et chemo-sensible des oreillettes et des vaisseaux de la base du coeur. *Arch. Inter. Pharmacodyn. et de Therapie*, 64, 4, 1940.
- Penitschka W. Paraganglion aorticum supracardiale. *Ztschr. Mikr. anat. Forschung*, 24, 1931.
- Pick E. u. Baehr G. Beiträge zur Pharmakologie d. Lungengefäße. *Arch. f. exper. Pathol. u. Pharm.*, 74, 1913.
- Pirro A. Fr. Il plesso nervoso della tonsilla palatina dell'uomo. *Arch. ital. di lar.* Anno LXIII, Fasc. V, 1955.
- Pirro A. Fr. Le espansioni sensitive della tonsilla palatina dell'uomo. *Quaderni di Anatomia pratica. Serie X*, 3—4, 1955.
- Reiser K. *Ztschr. für mikroskop. Anatomie*, 15, 1932, 17, 1933, 22, 1935.
- Rynders H. Innervation des sinus caroticus, *Nederl. Tijdschr., Geneesk.*, 1933.
- Rynders H. Over de Innervatie van de Halsslagadern. *Diss.*, Amsterdam, 1933.
- Sassa K. a. Miyasaki H. The influence of venous pressure upon the heart rate. *J. Physiol.*, 54, 1920—21.
- Schwiegk A. Der Lungenentlastungsreflex. *Ztschr. d. Physiol.*, 236, 1935.
- Sheehah D. The afferent nerve supply of the mesentery and its significance in the causation of abdominal pain. *J. Anat.*, 67, 1933.
- Sherrington C. S. Experiments in examination of the peripheral distribution on the fibers of the posterior roots of some spinal nerves. *Philos. Trans. Ser.*, 190, 1898.
- Schiefferdecker. Beiträge zur Kenntnis des Baues d. Nervenfasern, *Arch. f. mikr. Anat.*, 30, 1887.
- Schiefferdecker. Über das Verhalten der Fibrillen d. Axenzylindres etc., *Arch. f. mikr. Anat.*, 67, 1906.
- Singer B. Цитир. по К. Franklin, 1937.
- Stieda L. 1877, Цитир. по Забусову Г. И., 1945.
- Stilling B. Physiologische, pathologische und medizinisch practische Untersuchungen über der Spinal-Irritation, Leipzig, 1840.
- Stöhr Ph. (jr) Mikroskopischer Beitrag zur Innervation der Blutkapillaren beim Menschen. *Z. f. Zell. u. mikr. Anatom.*, 3, 3, 1926.
- Stöhr Ph. (jr.) Zur Nervenversorgung d. Blutgefäße. *Deutsch. med. Wochenschr.*, 59, 1933.
- Stöhr Ph. (jr.) Mikroskopische Anatomie d. Gefässnerven. *Verh. deutsch. ges. Kreislaufforsch.*, 1933.
- Stöhr Ph. (jr.) Mikroskopische Beobachtungen über die Nerven der Blutgefäße. *Forsch. Med.*, 51, 1933.
- Stöhr Ph. (jr) Die mikroskopische Innervation d. Blutgefäße. *Erg. d. Anatomie u. Entwickl.*, 32, 1938.
- Strong a. Elwy. *Human neuro-anatomy*. Baltimore, Mary-Land, 1943.



- 1249-B
- S u n d e r-P l a s s m a n P. Untersuchungen über den Bulbus carotides bei Mensch und Tier im Hinblick auf die «Sinusreflexe» nach H. E. Hering; ein Vergleich mit anderen Gefässstrecken; die Histopathologie des Bulbus carotidis; das Glomus caroticum. Ztschr. Anat., 93, 1930.
- S u n d e r-P l a s s m a n P. Über neurovegetative Rezeptorenfelder im Kreislaufregulationsmechanismus und durch deren Ausschaltung experimentell erzeugte, morphologisch fassbare Veränderungen im symp. Nervensystem. Ztschr. f. d. ges. Neurol. u. Psych., 147, 3—4, 1933.
- S u y a m a J. Histopathologische Studien über die peripheren Nerven der Pfortader I. Mitt. Normale Struktur der Pfortader. Mitteil. mediz. Akad. Kioto, 28, 1940.
- T a k i n o M. Ueber die Innervation der Lungengefässwand, besonders über das Vorkommen der Ganglienzellen an der Gefässwand der Venae pulmonales und die Verbreitungszustände der Lungenblutgefässnerven bei der Fledermaus, 1932—1933.
- T a k i n o M. Über die Nerven d. Lunge des Foetus besonders über die Lungenblutgefässnerven. Berichte Physiol., 107, 3—4, 1938.
- T a k i n o M. u. E z a k i. Über die Besonderheiten d. Arteriae und Venae pulmonales bei verschiedenen Tieren, besonders beim Menschen. Acta Schol. med. Uniy., Kioto, 17, 1934—35.
- T h o m p s o n I. M. Venae cavae superiores dextra et sinistra of equal size in an adult. J. Anat., Lond., 1929.
- T i i t s o M. Über die Bedingungen des Zustanden kommens des chronotropen Effekts der Dehnung d. rechten Vorhofes beim Hunde. Pflüger's Arch., 242, 1939.
- T o u r n a d e A. Le sinus carotidien chez le chien nouveau-né. C. R. Soc. Biol. 110, 1932.
- T o u r n a d e A. a. M a l m é j a c J. Diversité des actions réflexes que déclenche l'excitation du sinus carotidien et de son nerf. C. R. Soc. Biol., Paris, 1929.
- T r u e x, R a y m o n d C. Sensory nerve terminations associated with peripheral blood vessels. Proc. of Soc. Exp. Biol. Med. 34, 3, 1936.
- V a l e n t i n G. 1839, Цитир. по Franklin, 1937.
- V u l p i a n A. Leçons sur l'appareil vaso-moteur. Paris, 1875.
- W a l l P. D. a D a v i s G. D. Three cerebral cortical systems affecting autonomic function. J. Neurophysiol., 14, 1951.
- W a l l e r A. Sur la reproduction de nerf et sur la structure et les fonctions des ganglions spinaux. Arch. f. Anat. Physiol. u. Wissenschaft Medizin, Berlin, 1852.
- W h i t e E. G. Die Struktur des Glomus caroticum seine Pathologie und Physiologie und seine Beziehung zum Nervensystem. Beitr. pathol. Anat. u. allg. Path., 96, 1. 1935.
- W o o l l a r d H. H. The innervation of the bloods vessel. Heart, 13, 1926.
-

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие . . . . .	3
Введение . . . . .	7
<i>Глава I.</i> Некоторые вопросы нервной регуляции функций кровеносных сосудов . . . . .	15
О нервных центрах сердечно-сосудистой регуляции . . . . .	—
Эфферентная, вазомоторная иннервация. . . . .	20
О вазодилататорах . . . . .	22
<i>Глава II.</i> Роль вен в кровообращении. Общие литературные данные об их иннервации . . . . .	26
<i>Глава III.</i> Постановка проблемы, материал, методы и методики исследований . . . . .	38
<i>Глава IV.</i> Микроскопическая анатомия нервного аппарата различных вен человека и некоторых животных. Источники их иннервации. Аfferентные пути рефлекса с полых, легочных, воротной и яремных вен . . . . .	46
Нервные сплетения в стенке вен . . . . .	—
Элементы веноmotorной иннервации. О нервных клетках в составе стенки вен . . . . .	51
Аfferентная иннервация сосудов. Рецепторный аппарат венозного русла. Классификация рецепторов . . . . .	61
Нервы сосудов стенки вен ( <i>pervi vasorum venarum</i> ) . . . . .	80
Иннервация полых вен у человека и кошки . . . . .	85
✓ Иннервация легочных вен у человека и животных . . . . .	121
Иннервация вен воротной системы у человека и кошки . . . . .	138
Некоторые материалы по иннервации яремных, почечных и других вен . . . . .	156
<i>Глава V.</i> К генезу рецепторов вен (эмбриональные и постэмбриональные черты аfferентного аппарата полых, легочных и воротной вен у человека и кошки) . . . . .	183
<i>Глава VI.</i> Состояние нервного аппарата стенки полых, легочных и воротной вен в периоде беременности и после родов у кошки	211

<i>Глава VII. Реактивность рецепторных аппаратов полых и легочных вен в различных экспериментальных условиях. Некоторые данные патологии рецепторов стенки вен у человека. . . . .</i>	<i>226</i>
Опыты с деэферентацией . . . . .	230
Состояние рецепторного аппарата в стенке полых, легочных и воротной вен при нарушении газового обмена в тканях (гипо- и гипероксии) . . . . .	236
Нарушение портального кровообращения . . . . .	242
Экспериментальная лихорадка . . . . .	246
Действие проникающей радиации (рентгеновское облучение кошек и собак) . . . . .	255
Заключение . . . . .	269
Литература . . . . .	275

---

Долго-Сабуров Борис Алексеевич  
Иннервация вен  
(экспериментально-морфологическое исследование)

Редактор *И. Д. ЛЕВ*

Техн. редактор *М. С. Рулева*  
Корректор *А. И. Мелузов*  
Переплет художника *Х. Г. Сайботалова*

---

Сдано в набор 27/XII 1957 г. Подписано к печати 28/III 1958 г.  
Тираж 4250 экз. Формат бум. 60×92<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. 9,62 бум. лист. 19,25 печ.  
лист. 21,23 учетно-издат. лист. Заказ № 1148. М-09276.  
Цена 10 руб. 60 коп. + 2 руб. переплет.

---

Ленинградский совет народного хозяйства. Управление поли-  
графической промышленности. Типография № 1 «Печатный Двор»  
имени А. М. Горького. Ленинград, Гатчинская, 26.

107 60 1