

В. П. О. 2 010.00  
П 781

**ПРОБЛЕМЫ  
МИЕЛОАРХИТЕКТониКИ  
ВИСЦЕРАЛЬНЫХ  
НЕРВОВ**

**Ярославль, 1978**

011.02-018.33  
1781

**ПРОБЛЕМЫ  
МИЕЛОАРХИТЕКТониКИ  
ВИСЦЕРАЛЬНЫХ  
НЕРВОВ**

**Ярославль, 1978**

МИНИСТЕРСТВО ЗДРАВООХРАНЕНИЯ РСФСР  
ЯРОСЛАВСКИЙ МЕДИЦИНСКИЙ ИНСТИТУТ  
ВСЕРОССИЙСКОЕ НАУЧНОЕ ОБЩЕСТВО АНАТОМОВ,  
ГИСТОЛОГОВ И ЭМБРИОЛОГОВ

# ПРОБЛЕМЫ МИЕЛОАРХИТЕКТониКИ ВИСЦЕРАЛЬНЫХ НЕРВОВ

Выпуск 3

*Сборник научных работ  
кафедры нормальной анатомии*

Под редакцией проф. Г. В. СТОВИЧЕКА



Ярославль, 1978

h.w

В статьях книги получило дальнейшее развитие исследование структурной организации кондукторного звена нервных связей внутренних органов человека. Сообщаются данные о возрастной динамике изменения числа миелиновых волокон висцеральных нервов в постнатальном онтогенезе. Проводится сравнительно-анатомическое сопоставление процессов миелогенеза в аналогичных нервах людей и экспериментальных животных. Дается оценка структурно-функциональной значимости микроскопических нервов, как обязательных компонентов в системах нервных связей внутренних органов.

Для дальнейшего развития нейроморфологии представляют интерес материалы экспериментально-морфологического анализа иннервации висцеральной сферы, в частности, наблюдения о природе и форме центральных проводников в составе органных нервов. На основании большого фактического материала авторы приходят к выводу о стадийности развития иннервационных связей в постнатальном онтогенезе, о неодновременности созревания связей с различными нервными центрами. В работах широко используется статистическая обработка исходных числовых фактов, а также анализ информационных показателей проводящих путей.

Книга представляет интерес для морфологов, физиологов и клиницистов ряда специальностей.

Илл., 26, табл. 17, библи. 192. Висцеральные нервы, архитектоника, миелогенез, сравнительная анатомия.

Редакционная коллегия:

**Г. В. Стовичек** (отв. редактор), **В. М. Никулин** (отв. секретарь)  
**В. А. Кривов**

## ВОПРОСЫ МОРФОГЕНЕЗА ВИСЦЕРАЛЬНЫХ НЕРВОВ

Г. В. СТОВИЧЕК, И. Г. БАБАНОВА, Н. Н. ГОЛОВАТЮК,  
Р. И. ЗЕЛЕНКОВ, В. В. ИВАНОВ, Ю. Г. КИРДЯНОВ, В. А. КРИ-  
ВОВ, В. М. НИКУЛИН, В. В. САДИКОВ

Исследование строения человеческого тела постепенно, неизбежно поднимается на более высокие ступени по мере изобретения и применения новых методик. Обогащение анатомии происходит благодаря развитию смежных наук, приложению к трактовке фактов новых методических концепций. В полной мере это справедливо в отношении такого частного раздела анатомии, каким является учение о висцеральных нервах — нервах, которые идут к любому внутреннему органу и, казалось бы, давно изучены как в микроскопическом, так и в макро-микроскопическом поле зрения. Упорным трудом последователей И. Гиртля, В. П. Воробьева, Г. Ф. Иванова получены детальные картины нервных связей внутренних органов. Невозможно учесть огромный труд, затраченный анатомами на препарирование тонких нервов, идущих вдоль сосудов или в виде прямых ветвей от разных частей вегетативной системы. Несомненно, макро-микроскопическая методика составила эпоху в исследовании внешней структуры нервных связей. Однако, она уже исчерпала свои возможности потому, что не была в состоянии осветить внутреннее содержание связей, а также причинно-следственные отношения и взаимозависимость в системе нервный центр — коммуникации — орган.

Еще не было изобретено морфологического эксперимента, а уже возник обоснованный интерес к познанию качественных характеристик проводников висцеральных нервов.

Gaskell (1886) в статье «К структуре, расположению и функции нервов, иннервирующих висцеральную и васкулярную системы» отмечал, что у шотландской овчарки огромное число безмякотных волокон отходит от полулунного ганглия к желудку, кишечнику, почкам, печени, селезенке, среди которых встречаются отдельные крупные мякотные волокна из больших чревных нервов. И далее он писал, что изучение структуры «висцеральных» нервов показывает, что они состоят, главным образом, из безмякотных волокон, мякотные волокна все принадлежат к группе тончайших волокон, за исключением нескольких более крупных. Эти последние заинтересовали Гаскелла, он поручил их изучение Эджеворту. Edgeworth (1892) в статье «О толстых чувствительных волокнах грудных и брюшных органов» сообщает, что диаметр крупных мякотных волокон составляет 7,2—

9 мкм и называет их «крупными симпатическими волокнами». Автор нашел их в симпатической цепочке, петле Вьенсенна, больших внутренностных нервах, нервах легких, желудка, печени, яичника, надпочечника, почек. В стремлении определить природу толстых мякотных волокон автор на серийных последовательных срезах симпатических и межпозвоночных узлов проследил их отношение к нервным клеткам и пришел к выводу, что эти проводники не имеют связи с нейронами узлов. Однако, Эджеворт утверждает афферентную функцию толстых мякотных волокон в нервах внутренних органов по признакам их морфологического сходства с приводящими волокнами паччинневых телец в брыжейке у кошки. Работа Эджеворта была одной из первых попыток анализа системной принадлежности миелиновых волокон в висцеральных нервах и, хотя не привела к позитивным результатам, вызвала интерес современников и стимулировала дальнейшие изыскания. Следующий этап изучения проводящих путей висцеральной иннервации связан с применением морфологического эксперимента. Ranson (1911, 1913, 1918) удалял у кошек межпозвоночные чувствительные узлы и через 1—5 суток в пограничных симпатических стволах, а также в сердечных нервах находил мякотные волокна с признаками вторичной дегенерации. Он один из первых убедительно показал связь толстых мякотных волокон с нейронами межпозвоночных чувствительных узлов. Кроме того, было выяснено, что мякотные висцеросенсорные волокна спинальной природы могут быть более тонкими по калибру. Опыты подтвердили правомерность мнения А. С. Догеля (1908) о большом морфологическом разнообразии спинальных чувствительных волокон: от крупных ложноуниполярных клеток начинаются более толстые, от мелких клеток — более тонкие мякотные проводники. Д. М. Голуб (1949, 1953) в результате детального изучения эмбриогенеза вегетативной нервной системы подтвердил важную закономерность, что спинальные афферентные проводники используют существующие симпатические нервы для врастания к закладкам органов. Широкое применение эксперимента Б. И. Лаврентьевым (1939), Б. А. Долго-Сабуровым (1958) и их последователями на протяжении 2—3 последних десятилетий позволило советским нейроморфологам раскрыть существенные подробности в генезе и в структуре афферентной спинномозговой иннервации внутренних органов. Определены сегменты, ответственные в той или иной мере за афферентацию разных органов; детально изучены терминальные чувствительные окончания; сформирован принцип многосегментарности, перекрытия зон иннервации за счет разных сегментарных источников, перекрестной иннервации парных органов. Большое значение для познания основных источников мякотных волокон формирующих висцеральные нервы имели работы по исследованию внутриствольной архитектоники пограничных симпатических стволов и их производных (Б. А. Фавор-

ский, 1940, 1949; Foley и сотрудники, 1940, 1943; В. В. Куприянов, 1948; Ф. Б. Хейнман, 1953, 1958; А. С. Гусев, 1954; Т. Н. Калита, 1958; М. Б. Штарк, 1958; М. С. Абдуллаев, 1975; П. И. Лобко, 1976 и др.). В том же отношении важны работы Б. А. Фаворского (1937, 1946, 1951) по структуре проводящих путей днафрагмального нерва, исследования миелоархитектоники блуждающих нервов (Du Bois, Foley 1937; Foley, Du Bois 1937; De Burgh Dely, Evans 1953; Evans, Murry, 1954; Schnitzlein, Rowe, Hoffman, 1958; Hoffman, Schnitzlein, 1961; М. С. Абдуллаев, 1974; В. М. Никулин, 1975; И. И. Шапиро, 1976 и др.)<sup>1</sup>.

Характерной особенностью упомянутых выше морфологических изысканий особенно последнего времени является комплексный подход к оценке проводящих путей. Речь идет о том, что определялось стремление не только выявить, подсчитать количество волокон, формирующих нерв, а среди мягкотных волокон найти относительную долю для каждой из трех основных групп (тонкие, средние, толстые). Важно, что подобные описательные тенденции дополнялись экспериментом с целью функционально-системной паспортизации нервных проводников. Так, например, последователи Kuntz (Foley, Du Bois, Evans и др.) исследовали у кошек шейный отдел пограничного симпатического ствола в условиях разнообразных моделей опыта и показали число аксонов, идущих в краниальном, каудальном направлениях, связанных с системой блуждающего и другими нервами. Аналогичный подход был использован при изучении каналов нервных связей в блуждающих нервах.

В 1960 г. по предложению проф. В. В. Куприянова мы занялись разработкой вопросов миелоархитектоники нервов пищевода. Было естественным стремление узнать о научных предшественниках в рамках этой проблемы. Оказалось, однако, что внутривольную миелоархитектонику внеорганных нервов пищевода (и других внутренних органов) никто специально не разрабатывал. С тех пор сотрудники кафедры нормальной анатомии Ярославского медицинского института продолжают целенаправленное исследование «среднего звена» периферической иннервации. Термин «среднее звено» (по Б. А. Долго-Сабурову) в настоящее время имеет синонимы: «кондукторный отдел», «каналы связи» периферической иннервации. Содержанием всех этих названий являются те нервы, которые известны по макро-микроскопическим препаратам в качестве внеорганных, висцеральных нервов. Среднее звено по своей сути представлено комплексом нервных проводников, которые в качестве каналов связей объединяют центры иннервации с нейротканевыми контактами на периферии. Каждый раз, когда мы обращались к изучению среднего

---

<sup>1</sup> Мы не касаемся здесь многочисленных работ о внутривольной структуре спинномозговых и головных нервов, не имеющих прямого отношения к иннервации висцеральной сферы.

звена иннервации отдельных органов, приходилось убеждаться в отсутствие предшествующих разработок по этому вопросу. Наиболее полно освещены в литературе вопросы нейро-тканевых отношений в органах. Как нейроморфологи, так и физиологи успешно разрабатывают и более сложную проблему центров, ответственных за иннервацию органов. Что же касается кондукторных систем, то они до последнего времени выпадали из поля зрения морфологов, но несомненно заслуживают всестороннего изучения не только потому, что электрофизиология периферических нервов давно нуждается в углублении знаний структуры. Дело еще и в том, что проводящие пути иннервации было бы неправильно рассматривать в качестве стабильных, стационарных, неизменных. Они как и все остальные морфо-функциональные компоненты организма изменчивы в количественном и качественном отношении, являются не пассивными, но активными звеньями в цепи центр — кондуктор — орган. В этом качестве кондукторные системы не только участвуют в информационных процессах, но вносят в этот процесс нечто новое, ускоряют или замедляют, искажают или корректируют его. Конечно, методами морфологического анализа невозможно исследовать всю совокупность свойств кондукторного звена иннервации внутренних органов. Но без знания структуры проводящих путей невозможен прогресс в понимании организации нервных связей, в попытках создания частной общебиологической концепции информации и управления.

Наши исследовательские цели обеспечивались применением специальных методик. Одной из важных задач было определение динамичности миелинового компонента висцеральных нервов в процессе индивидуального развития человека и экспериментальных животных (собак). В ходе решения этой задачи определялись количественные показатели для каждого возраста по группам миелиновых волокон, находящихся во всех нервах идущих к органу. Материалом для оценки возрастной или индивидуальной изменчивости архитектоники всегда служили однотипные нервные комплексы в пределах одного вида. Сравнительно-анатомический анализ проводился на материалах, полученных от аналогичных нервов.

В большинстве частных исследований применялась методика приготовления электро-окрашенных гистотопографических серийных срезов, т. е. поперечных сечений сосудисто-нервных пучков. Таким способом сохранялись пространственные отношения между компонентами пучка, выявлялись все без исключения нервы идущие в составе сосудистых сплетений к органу (почки, яичник, печень, пищевод, тонкий кишечник или нервы, сопровождающие крупные сосудистые магистрали (бедренная артерия, общая сонная артерия, артерии мозга и др.). На препаратах (окрашенных по Вейгерту-Палю) исследовался миелиновый компонент в составе нервов. Обработка поперечных срезов по



Рэнсону открывала возможность подсчета всех аксонов. В каждом случае с помощью окулярной сетки или микрометра производились измерения диаметров всех нервов, сосудов, отдельных миелиновых волокон. Морфометрия обеспечивала возможность получения абсолютных числовых показателей, столь необходимых для объективности и обоснованности сравнительных оценок. Применение разнообразных способов биологической статистики является единственной возможностью избежать эмоциональных определений, основанных на впечатлениях, обычно мало чем обогащающих и теорию и практику.

Методика, обеспечивающая регистрацию всех без исключения нервов в перивазальной соединительно-тканной клетчатке, позволила внести новое в представление об анатомии сосудистых сплетений. В частности, изучены микроскопические нервы (менее 70 мкм в диаметре), которые ранее, будучи за пределами возможностей макро-микроскопической техники, ускользали от исследователей. По этой причине известные ныне схемы нервных связей внутренних органов, не учитывающие микронервов, не соответствуют действительно существующим. Исследование нервных сплетений в совокупности всех нервов их формирующих позволяет представить действительную картину их конструкции, т. е. решить важную задачу нейроанатомии. Оказалось, что при условии учета микроскопических нервов формы вегетативных сплетений не укладываются в рамки «типовой анатомии», которая применительно к этому разделу выглядит анахронизмом. Анализ проводников, содержащихся в микроскопических нервах показал, что эти тончайшие, но многочисленные стволики несут значительную нагрузку в обеспечении нервных связей органа, а у молодых особей нередко суммарно превосходят макро-микроскопические нервы.

Мы стремились к выяснению возрастной динамики в процессах созревания, становления иннервационных связей различных органов. Было интересно проследить изменение абсолютных числовых показателей тонких, средних и крупных мякотных волокон в процессе развития организма. Этот раздел исследования представлял нам материал для количественного анализа процессов дифференцировки иннервационных отношений. Не меньший интерес представляет попытка выяснить сроки созревания нервных связей органа с определенными центрами иннервации. Для этой цели, очевидно, недостаточно знать только количественное выражение динамики миелогенеза, а необходимо представлять системную принадлежность мякотных волокон разных калибров, входящих в состав органических нервов. Эти данные о качестве проводников получались в результате целенаправленных морфологических экспериментов, которые можно объединить в две группы в зависимости от целей опытов. Одна категория опытов обеспечивала денервацию органов со стороны тех центров, которые находились за пределами органов (спинальная деафферен-

тация, десимпатизация, ваготомия). В другой категории экспериментов преследовалась цель выявить возможность центрипетального направления аксонов интраорганных (или интрамуральных) нервных клеток, путем экстирпации самого органа (почка, фрагмент тонкой кишки, яичник) или тотальной денудации сосудистой ножки органа (печеночная, яичниковая артерии). Независимо от модификации опытов, конечная задача состояла в изыскании и подробном анализе дегенеративных и регенеративных изменений, наступивших в проводниковых системах, в идентификации нервных проводников, связанными с определенными центрами иннервации. И мы пришли к твердому убеждению, что в кондукторных системах внутренних органов многие проводники принадлежат нейронам (афферентным и эффекторным), которые расположены во внеорганных ганглиях, но, наряду с этими есть волокна, начинающиеся от клеточных тел интраорганный (интрамуральной) локализации. Эти нервные волокна устремляются в проксимальную сторону, являются афферентными (преганглионарными) звеньями в периферических рефлекторных дугах. Таким образом, проводящие пути иннервации внутренних органов модулируются в двух направлениях. Одни из них с центрами в спинном мозгу обеспечивают рефлексы с участием ЦНС, другие осуществляют внецентральную регуляцию, периферическую рефлекторную деятельность. Дефинитивная совокупность нервных проводников висцеральных нервов, следовательно, представляет собой сложную систему, состоящую из разных элементов, которые обеспечивают всю полноту информационных процессов. Для интегральной оценки проводящих путей на разных этапах онтогенеза мы использовали некоторые информационные показатели (энтропия, избыточность). Эти показатели являются дополнительными, обобщающими критериями, которые позволяют сравнивать некоторые функциональные возможности однотипных нервов индивидуумов разного возраста.

Во всех наших работах мягкотные волокна подразделяются на три группы в зависимости от диаметра: тонкие — до 3,9 мкм, средние от 4 до 6,9 мкм, крупные — свыше 7 мкм. Большинство исследователей придерживается в принципе такой же классификации (В. В. Куприянов, 1948; В. М. Годин, 1952; Л. П. Книга, 1954; А. С. Гусев, 1958; П. И. Лобко, 1976 и др.).

Это деление в какой-то мере условно, однако обосновано, в первую очередь электрофизиологическими наблюдениями. (Erlanger a. Gasser, 1930) впервые обратили внимание на различную скорость проведения импульса в нервных волокнах и по этому признаку: разделили все волокна на три группы: А, В, С. Исключительно важны наблюдения о том, что быстропроводящие А-волокна (альфа, бета и гамма подгруппы) оказались мягкотными проводниками большого и среднего калибра. (Erlanger a. Gasser, 1930; Bishop a. Heinbecker, 1930, 1932; Adrian, 1935, 1940;

Douglas a. Ritche, 1956; Downman a. Evans, 1957 и др.). С-волокна, отличающиеся медленной импульсацией, по форме являются безмякотными и тонкими мякотными волокнами, которые по А. А. Заварзину (1941) представляют наиболее филогенетически древний вид нервных проводников. Что касается В-волокон, то они занимают промежуточное положение как по величине скорости проведения импульсов, так и по морфологическим параметрам. Важно то, что физиологические константы и оттенки функционирования нервных волокон зависят от морфологической структуры, а не от направления импульсации. Афферентные и эфферентные волокна, если они имеют сходное строение, обладают и одинаковой скоростью импульсации. Таким образом, электрофизиологические методики имеют весьма ограниченные возможности для определения системной принадлежности разных проводников, имеющих сходные электрофизиологические свойства. Практически только экспериментально-морфологический анализ служит эффективным способом паспортизации нервных волокон, расшифровки их генетической связи с определенными ганглиозными центрами. Исследования физиологов важны для нас тем, что они определили зависимость между формой и функциональными характеристиками нервных волокон. Чем больше миелина в цитоплазме швановских клеток, тем выше скорость прохождения импульса по аксону или дендриту (Zatterman, 1957; Hirsch, 1939). Кроме того, по наблюдениям Pumphrey a. Young (1938), Burgows, Campbell, Howe a. Young (1965), скорость проведения импульса пропорциональна корню квадратному из величины диаметра аксона мякотного волокна (у головоногих животных). Gasser a. Grundfest (1939), а позднее Boud a. Magy Davey (1968) продемонстрировали не только прямую связь между общим диаметром мякотного волокна и скоростью биотока, но определили величину коэффициента этой зависимости на примере двигательных и чувствительных проводников соматической сферы. Перечисленные работы доказывают, что независимо от вида животных морфологически сходные нервные волокна имеют и сходные электрофизиологические показатели, а в ряде случаев и одинаковую природу. Это значит, что все толстые мякотные проводники характеризуются как быстропроводящие, а, к примеру, безмякотные — обладают медленными биотоками и т. д. Таким образом, эта существенная закономерность, отражающая корреляцию между формой и функцией, обладает общебиологическим значением, служит объективной базой для сравнительного изучения нервных связей определенных органов у разных животных. С этой точки зрения вряд ли столь убедительно мнение П. А. Лобко (1976) о том, что «Объединение волокон в одинаковые группы для всех млекопитающих необоснованно, так как мякотные волокна одного и того же калибра могут нести различные функции» (стр. 117). Заметим, что первоначальной целью морфологического иссле-

дования миелоархитектоники нервов является не выяснение функций нервных проводников, а точный учет нервных волокон всех категорий. Сравнение количественных показателей однотипных по форме нервных волокон, содержащихся в аналогичных нервах служит основой для выяснения возрастной динамики миелогенеза в рамках одного вида. Что касается их функций, а точнее — системной принадлежности, то они выясняются в результате морфологического эксперимента, разумеется однотипного у всех животных, если речь о сравнительной оценке.

Определенная условность метрических пределов диаметра мягкотных волокон в принятой нами классификации очевидна. В самом деле, почему средними надо считать волокна от 4 до 6,9 мкм, а не от 3 или 3,5 мкм до 6 мкм как это предлагают другие авторы? В пользу нашей группировки говорят данные электрофизиологических исследований. А главное заключается в том, что принятое деление мягкотных волокон на группы является не только удобной рабочей схемой, но вполне удовлетворяет требованиям сравнительно-морфологического анализа архитектоники нервных связей одинаковых органов у разных видов млекопитающих животных.

#### **ВИСЦЕРАЛЬНЫЕ НЕРВЫ.**

#### **ДИНАМИКА ВОЗРАСТНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ.**

#### **МИКРОНЕРВЫ.**

Техника тотальных срезов сосудисто-нервных комплексов обеспечивает возможность найти все макро-микроскопические и микроскопические нервы, формирующие сплетение сосуда. В тех нередких случаях, когда периартериальное сплетение органного сосуда представляет и кондукторное звено иннервации органа можно говорить о выявлении всех нервов данного органа. Изыскание по возможности всей совокупности нервов является главной задачей анатомов при изучении нервных связей. И надо с полным основанием указать на то, что элективно окрашенный поперечный срез сосудисто-нервной ножки дает исследователю наиболее полный материал об этих связях. На *рис. 1* показан образец гистограммы и отдельные микроскопические нервы, снятые при большом увеличении.

В этой главе излагаются наблюдения о строении нервных сплетений и раскрываются некоторые закономерности их миелогенеза на протяжении постнатального развития людей. Мы располагаем материалами о структуре парных и непарных нервных сплетений ряда органов, полагаем, однако, что в интересах экономии места достаточно ограничиться данными таблицы № 1, которые иллюстрируют архитектуру только правых сплетений (почечного, яичникового, печеночного, общего сонного и бедренного) у людей разного возраста. Числовые материалы таблицы

представляют собой усредненные показатели количества нервных стволиков, миелиновых проводников по материалам не менее чем 10 наблюдений в каждой возрастной группе.

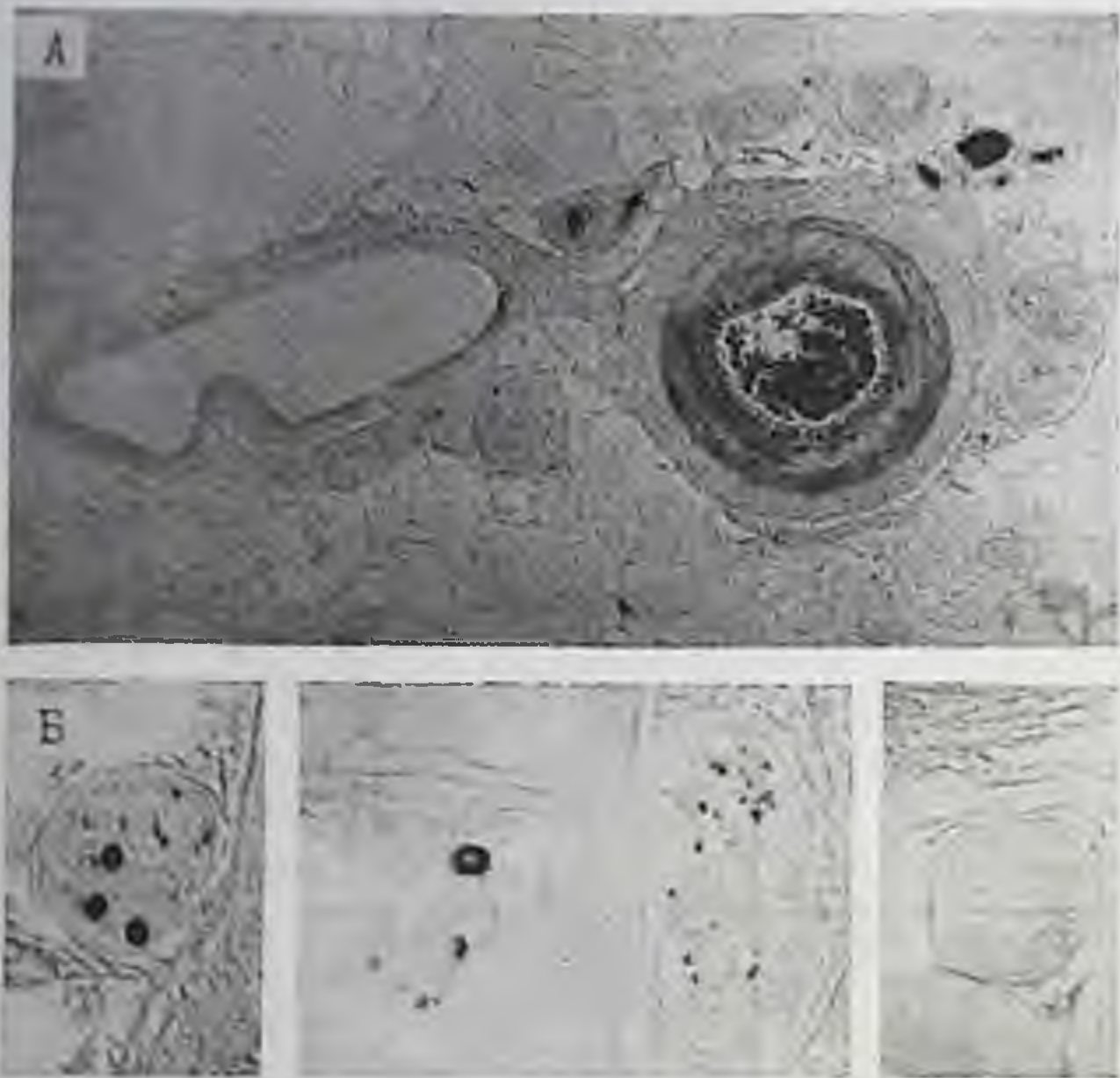
Таблица 1. Характеристика строения некоторых нервных сплетений (правых) у людей: новорожденные  
зрелый возраст  
старческий возраст

Название сплет-я	Всего нервов в спл-нии M±m	Макронервы				Микронервы			
		Всего		в них миелин. волокон		всего		в них миелин. волокон	
		M±m	%	M±m	%	M±m	%	M±m	%
Почечное	37±7	14±3	37	168±32	79	23±2	63	43±4	21
	65—6	30—5	46	429—48	80	35—3	54	107—39	20
Яичников.	12±1	3±1	36	5±1	32	8±1	64	11±5	68
	31±4	11±1	37	113±35	58	20±3	64	93±23	42
Печеночн.	12±1	4±1	35	10±4	43	8±2	65	13±4	57
	72±5	39±2	54	628±201	87	33±2	46	93±28	13
	100±5	69±3	69	1776±121	98	31±1	31	70±53	4
Общее сон-ное	94±9	71±6	75	1126±281	95	23±2	25	62±11	5
	23±2	3±0,5	12	69±15	55	20±2	88	56±10	45
	42±4	8±1	17	587±59	81	35±7	83	135±29	19
Бедренное	33±3	4±0,5	14	380±67	53	28±3	86	86±14	47
	30±1	17±1	57	6572±613	95	13±0,3	43	338±25	5
	41±1	21±1	51	9836±589	97	20±1	49	304±26	3

Как можно заметить, у новорожденных людей число нервов, формирующих каждое экстраорганическое сплетение всегда меньше, чем у людей зрелого возраста. Столь же постоянно наблюдается уменьшение числа выявляемых нервов у старых людей по сравнению со зрелыми. Такова в основных чертах анатомическая динамика изменения внешней архитектуры нервных связей органов, которая отражает ряд генетически обусловленных процессов. Среди них на этапе продуктивного развития ведущую роль играют явления специфической гистотипической дифференцировки нейронов, обеспечивающих иннервацию органа. В частности, как видно из таблицы № 1, после рождения увеличивается число миелиновых волокон, например: в печеночных нервах с  $211 \pm 36$  у новорожденных до  $536 \pm 87$  у зрелых людей; в яичниковых нервах соответственно с  $16,0 \pm 6,1$  до  $206 \pm 58$ ; в нервах общего сонного сплетения — со  $125 \pm 25$  до  $722 \pm 88$  и т. д.

Очевидно, миелинизация нервных волокон служит ведущей и важной причиной среди других факторов, обеспечивающих увеличение метрических параметров органных нервов в постнатальном онтогенезе. Нервные волокна являются структурно-

функциональными единицами периферических нервов и в этом качестве модулируют развитие других компонентов нервного ствола. Нервы характеризуются как органы, обладающие собственным гистогенезом. Как показали исследования П. Ф. Степанова (1968, 1969), мезенхимные производные в структуре нервного ствола претерпевают большие преобразования. Он считает,



*Рис. 1. А. Общий вид сосудисто-нервного пучка. Собственная печеночная артерия человека и ее сплетение. Вейгерт-Паль. Об. 8, ок. 5. Микрофото. Б. Различные типы миелиновых волокон в составе органных нервов. Вейгерт-Паль. Об. 10, ок. 40. Микрофото.*

что увеличение поперечника нерва в значительной мере связано с возрастанием количества эндо-, эпи- и периневральной соединительно-тканной клетчатки, формированием внутривольных сосудов, увеличением их бассейна, укрупнением диаметра. В процессе развития мезенхимных производных они насыщаются собственным нервным аппаратом, назначение которого состоит в регуляции и контроле жизненных процессов в проводниковом компоненте периферических нервов (Д. А. Сигалевич, 1968, 1969, 1970).

Миелинизация части нервных проводников в совокупности с развитием параневральных образований в постнатальном периоде служат причиной значительного увеличения числа органных нервов у людей зрелого возраста по сравнению с новорожденными. У людей в старческом возрасте отмечается уменьшение числа миелиновых волокон в результате естественной денерва-

ции органов (см. табл. № 1 — яичниковые нервы). Исчезновение нервных проводников ведет к резорбции и других тканевых компонентов нервных стволиков — у стариков количество нервов в органных сплетениях сокращается. Изложенные выше механизмы развития нервных стволов подтверждаются анализом количественного соотношения макро-микроскопических и микроскопических (диаметром менее 70 мкм) нервов (см. табл. № 1).

У новорожденных людей во всех исследованных нервных сплетениях от 43% до 88% составляют микроскопические стволики. У зрелых людей при условии увеличения суммарного числа нервных стволиков всех категорий в небольшой степени по сравнению с новорожденными увеличивается количество макро-микроскопических нервов. Единственно возможным исходным материалом образования более крупных стволиков служат микроскопические нервы. У зрелых людей число микроскопических нервов абсолютно больше, чем в сплетениях новорожденных. Очевидно, что на протяжении данного этапа развития наряду с увеличением метрических параметров и превращением в макро-микроскопические объекты одних микронервов, происходит дифференцировка других. У зрелых людей доля микронервов в общей массе нервов сплетения меньше, чем у новорожденных и достигает величины 31—81%. При этом их абсолютное количество больше чем у новорожденных, хотя не в такой степени как макро-микроскопических нервов. В яичниковом и общем сонном сплетениях старых людей число нервов резко сокращается по сравнению с людьми зрелого возраста за счет исчезновения как макро-микроскопических, так и микроскопических стволиков.

В печеночном сплетении уменьшение нервных стволиков незначительно, происходит в основном за счет микронервов. Причиной этих процессов, очевидно является инволюция, дегенерация нейронов в центрах иннервации внутренних органов, вторично следующая за этим гибель нервных проводников и последующая резорбция части нервных стволиков в сплетении.

У экспериментальных животных — собак в сущности сходные процессы обеспечивают создание дефинитивной анатомической конструкции нервных сплетений. Так, у новорожденных собак в почечном, яичниковом, печеночном, общем сонном, бедренном сплетениях на долю микронервов приходится от 52 до 100% суммарного количества нервных стволиков. В сплетениях взрослых животных общее число нервов в 1,3—3,7 раза больше чем у новорожденных, а доля микронервов уменьшается и составляет от 49,1 до 84,1%.

Как видно, динамика становления дефинитивной анатомической конструкции висцеральных вегетативных сплетений сходна у людей и экспериментальных животных, основана на дифференцировке микронервов и последующего преобразования части их в макро-микроскопические висцеральные нервы (диаметром более 70 мкм), которые содержат преобладающую часть мякотных

волокон всех категорий, участвующих в иннервации органов (от 57 до 97%). Именно эти и только эти нервы могли оказаться в поле видения анатомов, изучавших экстраорганные нервы по методике В. П. Воробьева. Микроскопические нервы никогда не учитывались в качестве компонентов сплетений и каналов связи органов. Только Г. Ф. Лаврова (1959) обратила внимание на то, что на один квадратный сантиметр площади клетчатки средостения приходится от 20 до 90 микроскопических нервов. По нашим данным, в составе микронервов зрелых людей содержится 4—42% миелиновых проводников от их суммы во всех нервах различных органов. Эти показатели с полной ясностью характеризуют микронервы в качестве важных элементов нервных сплетений, берущих на себя в разные периоды жизни организма то значительную, то более скромную долю иннервационных связей органа. Очевидно, представление о всей полноте нервных связей не может быть получено без исследования и учета микронервов, идущих к органу. По этой причине нас уже не могут удовлетворять известные схемы, где учитывались только те экстраорганные нервы, которые открывались анатомом в макро-микроскопическом поле видения. Исследование микронервов наряду с более крупными стволиками позволяет познать всю полноту и форму нервных сплетений, меру сложности их конструкции. Впервые появилась возможность на основании объективных числовых показателей в результате микрометрического анализа нервных стволиков сплетения судить о динамике возрастной, видовой, индивидуальной изменчивости архитектуры нервных сплетений. Микроскопические нервы являются предметом и задачей анатомического анализа, хотя выявляются только на электрокрасящих гистологических препаратах. Здесь на стыке двух технологий у нас и возникло представление о микронервах как средстве избирательной, дискретной иннервации. Дальнейшее исследование микронервов создаст объективные предпосылки для развития рациональных знаний о возрастных и видовых закономерностях формирования нервных связей, где чисто количественные признаки дают основу для понимания качественной динамики.

## **МИЕЛОГЕНЕЗ**

### **В ВИСЦЕРАЛЬНЫХ НЕРВАХ**

При возрастной классификации материала для изучения динамики изменения нервных связей внутренних органов мы пользовались в основном 5 группами: возраст новорожденных (до месяца после рождения); юношеский возраст (16—25 лет); зрелый возраст (до 55—60 лет); пожилой возраст (до 70 лет), старики (более 70 лет). В интервале от новорожденных до юношеского возраста наиболее интенсивны процессы роста. Зрелый



возраст приходится на значительную часть жизни человека — около трех десятилетий, характеризуется стабилизацией процессов формообразования в организме. В пожилом возрасте уже заметны морфологические проявления инволютивных и дегенеративных процессов, которые интенсифицируются у лиц старческого возраста. Такая периодизация оказалась удобной для исследования процессов миелогенеза и определилась в результате длительного изучения его хронологических закономерностей.

В некоторых работах (по нервным связям сердца, печени, яичников) была возможность получить для исследования препараты детей разного возраста, что позволило более детально проследить динамику возрастной изменчивости структуры висцеральных нервов. Мерой оценки явлений развития, стабилизации, инволюции нервных связей внутренних органов в настоящей работе избрана изменчивость миелиновых проводников, точнее изменение их количества и качества в динамике постнатального развития. В нашем распоряжении имеются материалы о миелогенезе в нервах тонкого кишечника (В. М. Никулин, 1969), верхних сердечных нервах (Р. И. Зеленков, 1970), почечных (В. В. Иванов, 1972), глоточных (В. А. Кривов, 1972), печеночных (Ю. Г. Кирдянов, 1974), яичниковых (Н. Н. Головатюк, 1975) нервах, нервах бедренной (В. В. Садиков, 1974), общей сонной (И. Г. Бабанова, 1977) артерий. Наблюдения охватывают основные, указанные выше, возрастные группы людей, а также проводились на экспериментальных животных — собаках (в группах новорожденных, взрослых и старых животных).

### **Органоспецифичность, асинхронность дифференцировки нервных связей**

В таблице 2 представлены данные о миелиновом компоненте некоторых висцеральных нервов людей разного возраста. Материалы таблицы не вместили всех наших наблюдений, однако раскрывают с достаточной убедительностью основные тенденции морфогенеза вегетативных нервов. Висцеральные нервы новорожденных образованы массой безмякотных волокон, образующих на поперечных срезах, окрашенных по Вейгерту-Палю, «поля просветления». В нервах яичника, безмякотные волокна нередко представляют единственную форму коммуникаций. Число мякотных волокон незначительно, они представлены тонкими проводниками, изредка выявляются единичные средние волокна. В почечных нервах новорожденных людей число тонких мякотных волокон намного больше чем в яичниковых нервах. Здесь также больше встречается средних по калибру волокон. Как в тех, так и в других нервах отсутствуют миелиновые волокна большого диаметра. В нервах более массивного органа — печени у новорожденных людей общее число мякотных волокон в 45 раз больше чем в яичниковых и в 3,5 раза больше, чем в

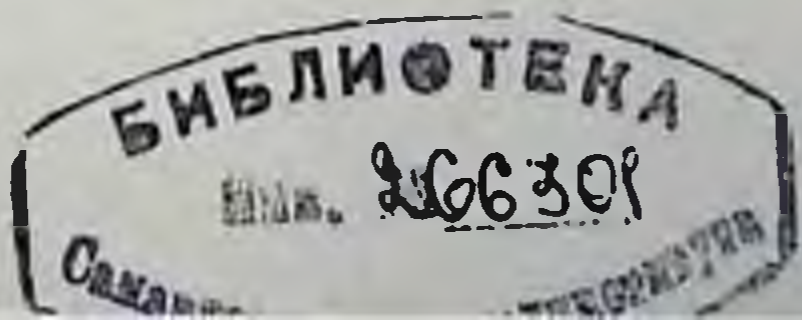
Таблица 2. Характеристика миелинового компонента в правых нервах некоторых сплетений людей: у новорожденных зрелых старых

Название сплетения	Всего мякотных волокон $M \pm m$	В том числе					
		тонкие		средние		толстые	
		$M \pm m$	%	$M \pm m$	%	$M \pm m$	%
Яичниковое	$16 \pm 3$	$14,4 \pm 2,8$	91	$1,4 \pm 0,4$	9	0	0
	$206 \pm 53$	$183 \pm 48$	89	$15 \pm 4$	7,3	$8 \pm 1,7$	3,7
Почечное	$23 \pm 5$	$22,6 \pm 5$	97	0,6	3	0	0
	$211 \pm 24$	$180 \pm 33$	85	$35 \pm 7$	15	0	0
Собственное печеночное	$959 \pm 139$	$778 \pm 124$	81,7	$137 \pm 35$	15,1	$31 \pm 7$	3,2
	$721 \pm 235$	$699 \pm 224$	96,9	$21 \pm 13$	2,8	$1,5 \pm 1$	0,3
	$1846 \pm 144$	$1702 \pm 142$	92,2	$102 \pm 8$	5,5	$41 \pm 3$	2,3
Общее сонное	$1189 \pm 336$	$1082 \pm 362$	91	$85 \pm 2$	7,1	$22 \pm 3$	1,9
	$126 \pm 13$	$102 \pm 10$	81	$18 \pm 2$	14	$6,3 \pm 0,9$	5
	$723 \pm 72$	$508 \pm 48$	70,2	$134 \pm 20$	18,5	$82 \pm 15$	11,3
Бедренное	$466 \pm 68$	$329 \pm 41$	68,5	$90 \pm 19$	19,3	$57 \pm 15$	12,3
	$7021 \pm 617$	$4179 \pm 382$	59,5	$2102 \pm 188$	29,9	$740 \pm 65$	10,6
	$10180 \pm 597$	$4942 \pm 317$	48,5	$1816 \pm 142$	17,8	$3422 \pm 76$	33,7

почечных нервах. И все же они представлены почти исключительно тонкими волокнами. Иную картину представляют проводящие системы нервов крупных артерий. В нервах сплетения правой общей сонной артерии на долю тонких мякотных волокон приходится только 81% от суммы миелиновых проводников всех типов, 14% волокон имеют средний, 5% — большой диаметр. В перивазальных нервах правой бедренной артерии новорожденных дифференцировка еще более глубокая: тонкие мякотные волокна составляют 59,5%, средние — 29,9%, толстые — 10,6%. Можно сделать вывод, что органы новорожденных по своей миелоархитектонике уже обладают определенной специфичностью. Среди паренхиматозных органов, печень новорожденных имеет наиболее сложный аппарат иннервации, хотя, как и у других органов, он обеспечивается безмякотными и тонкими мякотными волокнами, другие категории единичны и случайны, находятся не постоянно. Количественное преобладание в нервах печени тонких мякотных проводников в сравнении с нервами почек, яичников зависит от массы органа — этот фактор в данном случае определяет явление специфичности. Иначе надо расценить своеобразие миелоархитектоники нервов крупных сосудов, в сравнении с нервами паренхиматозных органов.

В этом случае специфичность определяется не только количественными показателями, а функциональными особенностями. В бассейне сонных и бедренных артерий находятся органы с поперечно-полосатой мускулатурой, которая является исполнителем не только безусловных, но также условно-рефлекторных актов. Они интенсивно развиваются после рождения, обеспечиваются быстропроводящими волокнами. Вот почему в нервах общих сонных, в особой степени, бедренных артерий значительная доля среди миелиновых проводников принадлежит средним и крупным волокнам. Итак, нервы разных органов новорожденных людей специфичны по количеству и характеру миелиновых волокон. Но вместе с тем, эти нервы обладают малодифференцированными проводниками. Процесс созревания, достижения дефинитивной зрелости проводящих путей длится многие годы после рождения, но наступает в разное время для разных органов. Если судить о сроках созревания проводящих путей по дифференцировке миелиновых волокон, то их максимум по количеству и разнообразию определяется в нервах тонкой кишки, почек, печени к 16—18 годам, а в верхнем сердечном нерве к 25—26 годам. Яичниковые нервы имеют наибольшее количество мякотных волокон к 16—18 годам, после этого срока происходит сокращение их численности и стабилизация в зрелом возрасте. Асинхронность формирования дефинитивного ансамбля проводящих путей разных органов служит новой иллюстрацией к общебиологическому закону неодновременности развития компонентов живых систем. Очевидно, на каждом этапе развития, в первую очередь, обеспечиваются те нервные связи, которые необходимы для данного уровня функционирования органа или системы органов. Первоочередные функции имеют яркий вегетативный характер, осуществляются филогенетически древними механизмами, в которых нервная регуляция охватывает, главным образом, вазомоторные акты. Вот по этой причине висцеральные нервы новорожденных образованы преимущественно безмякотными волокнами, которые являются симпатическими эфферентами, часть из них — вегетативные афферентные проводники. Как те, так и другие волокна проводят медленные и низковольтные импульсы.

У людей зрелого возраста проводниковые системы висцеральных нервов отличаются в количественном и качественном отношении от новорожденных. Миелиновый компонент приобрел законченный вид. В нервах яичника зрелых людей миелиновых волокон всех типов почти в 13 раз больше, чем у новорожденных; в почечных нервах — в 4,5 раза; в собственных нервах печени — 2,5 раза; в общих сонных нервах — почти в 6 раз, в бедренных нервах — 1,5 раза. Что касается изменений численности мякотных проводников отдельных морфологических групп, то следует заметить, что во всех случаях максимальное увеличение происходит за счет тонких миелиновых волокон. Но при этом



относительное содержание тонких проводников сокращается: в яичниковых нервах — с 91% до 81%; в почечных нервах — с 85% до 81,7%; в печеночных нервах — с 96,9% до 92,2% в общих сонных нервах — с 81% до 70,2%; в бедренных нервах — с 59,5 до 48,5%. Многократное увеличение абсолютного количества и одновременное уменьшение относительного содержания тонких миелиновых волокон связано с развитием мякотных волокон среднего и большого диаметра. У людей зрелого возраста число средних мякотных волокон в яичниковых нервах больше, чем у новорожденных почти в 10 раз, наблюдаются в нервах каждого сплетения и толстые мякотные волокна. В нервах почечного сплетения средних волокон почти в 4 раза больше, чем у новорожденных, толстые мякотные волокна наблюдаются постоянно и в значительном числе (3,2%). В 5 раз по сравнению с новорожденными увеличивается количество средних волокон, почти в 20 раз — количество толстых проводников в собственно печеночных нервах зрелых людей. Доля этих проводников возрастает соответственно от 2,8% и 0,3% у новорожденных до 5,5% и 2,3% у зрелых людей. В нервах общего сонного сплетения количество средних проводников увеличивается почти в 7 раз (с 14% до 18,5%), толстых мякотных волокон — в 11 с лишним раз (с 5% до 11,3%). В нервах бедренной артерии зрелых людей число средних волокон абсолютно меньше, чем у новорожденных (относительное содержание также снижается с 29,9% до 17,8%). При этом более чем в 4,6 раза увеличивается количество толстых проводников, доля их в массе всех мякотных волокон возрастает с 10,6% до 33,7%.

Из приведенных материалов видно, что в постнатальном развитии людей происходят весьма существенные количественные и качественные преобразования проводящих путей висцеральных нервов, основой которых служат явления миелогенеза.

Обратимся теперь к возрастным изменениям каналов связи в аналогичных нервах животных. В таблице 3 представлены средние показатели, характеризующие миелиновый компонент яичниковых, почечных, собственных печеночных, общих сонных и бедренных нервов собак. Можно заметить, что общие тенденции преобразования проводящих путей здесь совпадают с закономерностями, найденными у людей. У взрослых собак число мякотных волокон всех типов намного больше, чем у новорожденных. Абсолютное увеличение связано с максимальным ростом числа тонких проводников, доля которых у взрослых животных снижается за счет дифференцировки средних и толстых мякотных волокон. Исключение составляют опять-таки нервы бедренной артерии, в которых количество тонких волокон и их относительное содержание у взрослых животных меньше, чем у новорожденных, но при этом резко возрастает число средних и толстых проводников. Здесь, очевидно, проявляется действие определенных генетических закономерностей. Отличительной

особенностью структуры висцеральных нервов животных является полное отсутствие в них толстых мякотных проводников у новорожденных, тогда как у новорожденных людей в нервах печени, общей сонной и бедренной артерий эти высокодифференцированные проводники уже присутствуют и появляются впервые в конце утробного развития.

Анализ числовых показателей мякотных волокон разных микрометрических групп показывает их взаимозависимость в постнатальном развитии. Исходным материалом для генеза тонких мякотных волокон служат первоначально безмякотные волокна, которые по определенному генетическому коду, накапливают в цитоплазме швановских клеток миелин. Этот процесс происходит в связи со специфической гистотипической дифференцировкой отдельных групп нейронов, иннервирующих орган.

Таблица 3. Характеристика миелинового компонента в правых нервах некоторых сплетений у новорожденных (числитель) и взрослых (знаменатель) собак

Название сплетения	Всего мякотных волокон $M \pm m$	В том числе					
		тонких		средних		толстых	
		$M \pm m$	%	$M \pm m$	%	$M \pm m$	%
Яичниковое	$21 \pm 6,4$	$20 \pm 5$	94,3	$1,2 \pm 0,2$	5,7	0	0
	$95 \pm 16$	$89 \pm 15$	93,4	$6 \pm 1$	6,3	0,6	0,3
Почечное	$3 \pm 1$	$3 \pm 1$	100	0	0	0	0
	$173 \pm 27$	$143 \pm 22$	82,7	$14 \pm 5$	15	$4 \pm 1$	2,3
Собственное печеночное	$8 \pm 2$	$8 \pm 2$	100	0	0	0	0
	$547 \pm 109$	$520 \pm 100$	95,1	$22 \pm 7$	4,0	$5 \pm 2$	0,9
Общее сонное	$5,3 \pm 1,3$	$5 \pm 1$	94,3	$0,3 \pm 0,1$	5,7	0	0
	$61 \pm 8$	$50 \pm 6$	81,1	$7 \pm 2$	13,9	$2,8 \pm 0,7$	4,6
Бедренное	$791 \pm 86$	$762 \pm 83$	96,3	$29 \pm 5$	3,7	0	0
	$1722 \pm 125$	$669 \pm 74$	38,8	$443 \pm 31$	25,8	$610 \pm 45$	35,4

Многие безмиелиновые волокна остаются на этой стадии до конца, представляя постганглионарные симпатические системы (Ranson, 1912; Ranson, Foley, Alpert, 1933; Hirt, 1934; Kiss a. Zadorgy, 1941; Б. А. Фаворский, 1940; Kuntz, 1945; Mitchell, 1953; В. В. Куприянов, 1959 и др.). Большинство возникших тонких мякотных волокон в этой форме сохраняются в органных нервах у зрелых людей. По своей природе они не однородны. Часть из них являются преганглионарными вегетативными проводниками для эффекторных нейронов, расположенных в интрамуральных и интраорганных узлах. Об этом говорят наблюдения указанных выше авторов. Тонкие мякотные волокна могут быть висцеросенсорными спинальной природы (А. С. Догель, 1908). Как

показали наши исследования, некоторые тонкие проводники являются отростками интраорганных чувствительных нейронов (II типа Догеля), имеют центрипетальное направление.

Часть тонких мякотных волокон представляют промежуточную ступень в генезе более крупных проводников. С большой наглядностью этот факт иллюстрируют данные таблицы 2 и 3 в разделе изменчивости структуры бедренного сплетения. У зрелых индивидуумов абсолютное число тонких мякотных волокон оказывается меньшим, чем у новорожденных, их относительное содержание также уменьшается. Параллельно в сильной степени растет количество средних по калибру проводников, часть которых продолжает накапливать миелин и переходит в категорию крупных (более 7 мкм) мякотных волокон. Очевидно, убывание тонких и рост средних и толстых волокон — стороны одного и того же процесса — трансформации аксонов в ходе специфической дифференцировки нейронов. В сущности такие же процессы ведут к формированию дифференцированных по форме и функции проводников и в других висцеральных нервах. Следовательно, модуляция средних и крупных по диаметру миелиновых волокон происходит позднее других форм проводников, является как бы завершающим этапом формирования дефинитивной структуры каналов нервных связей.

По своей функции все средние и крупные мякотные волокна висцеральных нервов являются спинальными афферентами, что доказано в многочисленных морфологических экспериментах и эмбриологических исследованиях (Б. И. Лаврентьев, 1939; Kuntz, 1945; Д. М. Голуб, 1949—1960; Т. А. Григорьева, 1954; В. В. Куприянов, 1958; Б. А. Долго-Сабуров, 1962; Г. В. Стовичек, 1961, 1963, 1966, 1970 и др.). Наличие в висцеральных нервах толстых и средних мякотных волокон служит бесспорным свидетельством связей органа с чувствительными спинномозговыми ганглиями. Оценка интенсивности афферентной иннервации органа по количеству этих главных типов афферентных проводников является объективной. Если судить по указанным показателям очевидно, что степень дефинитивных афферентных связей со спинным мозгом различна — у разных органов. (см. табл. 2 и 3).

В этом проявляется специфичность морфо-функциональной организации нервных связей. Возможно, разница в количестве афферентных спинальных волокон зависит от неодинаковой массы органов. Но это положение не выдерживает критики по сравнению относительного содержания средних и толстых проводников ко всей массе волокон. Например, в кишечных нервах первого порядка зрелых людей суммарная их доля равна 4,6%, в нервах печени она составляет 7,8%, в нервах яичника — 11%, в нервах почек — 18,3%. Значит число спинальных афферентов не имеет прямых и явных корреляций с массой органа. Поскольку быстропроводящие мякотные волокна среднего и большого ка-

либра связывают тканевые компоненты органа с центрами спинного мозга, вернее всего им принадлежит место афферентных звеньев центральных рефлекторных дуг, осуществляющих условно-рефлекторные акты. С этих позиций понятно, что число таких волокон, их доля особенно велики в нервах крупных артериальных сосудов: в нервах общего сонного сплетения их содержание составляет 29,8%, бедренного сплетения — 40,5%. В зоне кровоснабжения артерий находятся массивные мышечные образования и другие важные рефлексогенные зоны, спинальная афферентация которых осуществляется не только признанными и давно известными путями (через спинальные и головные нервы), но также и через сплетения артериальных магистралей. Развивая эту мысль, следует признать, что по критериям численности средних и толстых волокон, внутренние органы обладают меньшими количественными возможностями структурной организации условно-рефлекторных актов. Этот вывод основан здесь на анализе объективных, взвешенных данных. Полученные материалы могут служить морфологическим обоснованием того факта, что по мнению В. Н. Черниговского (1967), общая площадь занимаемая в коре полушарий высшими органами чувств и соматосенсорной чувствительностью значительно превышает ту, которая отведена для внутренних органов. «Если перевести эти соображения на нейронные элементы, то, вероятно, следует признать, что число нейронов, «обслуживающих» афферентные висцеральные системы намного уступает количеству нейронов, обеспечивающих деятельность органов слуха и зрения и т. д. и т. п.». (В. Н. Черниговский, 1967, стр. 94). Автор забывает лишь дополнить это высказывание тем, что он имеет в виду в качестве висцеросенсорных только нейронные элементы межпозвоночных чувствительных узлов. Без такой оговорки легко впасть в ошибку при попытке сравнительной оценки количества афферентных связей в механизмах экстеро- и интероцепции. Суть заключается в том, что помимо спинальных афферентных систем висцеральная сфера насыщена местным чувствительным аппаратом, который представлен интраорганными и интрамуральными клетками II типа Догеля. Следовательно, интероцепция оснащена афферентными элементами не только спинальных ганглиев, но большим числом симпатических чувствительных клеток. Последние занимают место чувствительного звена в системах местных (внецентральных) рефлекторных дуг, которые осуществляют вегетативные функции (см. И. А. Булыгин, 1966, 1968, 1972; Г. В. Стовичек, 1970, 1974, 1975).

Ранее было указано, что созревание максимального числа средних и тонких мякотных волокон завершает процессы формирования дефинитивных ансамблей проводников вегетативных нервов. По времени это происходит не одновременно в нервах различных органов. Оптимальное число спинальных афферентных проводников в нервах печени, почек, яичника, тонкой кишки

наблюдалось у людей от 16 до 18 лет, т. е. в юношеском возрасте. К началу зрелого периода людей количество средних и толстых волокон в среднем исчислении оставалось на том же уровне или уменьшалось (яичниковые нервы). Верхний сердечный нерв дефинитивный набор волокон приобретает к 25—26 годам, к этому же сроку созревают проводящие пути общих сонных и бедренных нервов. Эти материалы убеждают нас в том, что дифференцировка афферентных связей со спинным мозгом продолжается на значительном по времени отрезке постнатального развития. М. С. Абдуллаев (1975) указывал, что к 8 годам число мякотных волокон в вегетативных нервах (большой и малый чревные, внутренний сонный нервы) «приравниваются к таковому у взрослых». Наши наблюдения показывают, что дефинитивная формация проводящих путей висцеральных нервов возникает значительно позднее.

Важно и то, что зрелая афферентная спинальная иннервация посредством средних и толстых мякотных проводников устанавливается в различные сроки у разных органов. В этом проявляется явление разновременности — гетерохронии становления нервных связей, которая определяется генетическими закономерностями.

Зрелый возраст людей характеризуется относительным постоянством числа мякотных волокон и отдельных их групп в составе висцеральных нервов. Этот период продолжается от 25—26-летнего возраста до начала старения организма. Определить точную границу, отделяющую состояние зрелости и начало старения практически невозможно: слишком велики индивидуальные и половые особенности, различия социального порядка. Во всяком случае, структура нервов у людей 55—65 лет уже иная, чем аналогичных нервов у сорокалетних. Еще большие изменения претерпевает строение нервов у людей 70 лет и старше (см. табл. 2). Как видно, у старых людей в яичниковых нервах число всех видов мякотных волокон в 9 раз меньше, чем в зрелом возрасте. Сокращение числа охватывает тонкие, средние и толстые проводники. Последние категории практически исчезают из нервов старых людей. Остается лишь небольшое число тонких мякотных волокон, почти столько же, сколько в нервах новорожденных. Яичник, как орган утративший свои главные функции у старых людей подвергается естественной денервации. Гибель гонад послужила, видимо, первопричиной дегенерации нейронов ранее иннервировавших паренхиму железы. Если это так, то модуляция нервных связей органа зависит от вызова, исходящего от его активных функциональных элементов. Как только такая стимуляция прекращается по мере исчезновения активной паренхимы, нервные волокна подвергаются дегенерации. Как показано, выше (см. табл. 1), одновременно сокращается и число нервных стволиков сплетения яичников.

В нервах собственно-печеночного сплетения старых людей



4.83-018.83 266301

17781 Фробини

мелодовархипекто-  
мики

1948 0-55


зодников на 60% меньше, чем у  
шается абсолютное количество  
кош, но в наибольшей мере —  
сокращается количество нерв-  
собственное печеночное спле-

етения у старых людей по срав-  
а сокращение суммарного числа  
ий достигает также почти 60%,  
их типы примерно в равной от-

нерв стариков содержит на 48%  
ем аналогичный нерв людей зре-  
едних и толстых волокон умень-

к приведенных примерах тенден-  
и та же: у старых людей проис-  
ных волокон висцеральных нерв-  
этого процесса различна. В нерв-  
ся количественные признаки де-  
оисходит в печеночных, верхних  
вах. Сохранение, хотя и в мень-  
ей с разнообразными нервными  
л свидетельством сохранившейся  
ени, сердца и тех органов, кото-  
ей сонной артерии. Вместе с тем,  
льные нервы любого органа ста-

очередь толстых и средних мя-  
котных волокон, представляющих афферентную спинальную  
иннервацию. Эти проводники в процессе постнатального разви-  
тия дифференцируются в последнюю очередь, но ранее всех и в  
значительной мере постепенно исчезают из висцеральных нерв-  
вов. Как наиболее филогенетически молодые (А. А. Заварзин,  
1941), они являются отростками крупных нейронов межпозво-  
ночных узлов, которые, как видно, оказываются лабильными и  
быстрее других клеток погибают.

Совокупность приведенных выше материалов обосновывает  
представление о стадийности развития нервных связей органов  
в постнатальном онтогенезе. Мы выделяем три основных пе-  
риода:

- I. этап продуктивного миелогенеза;
- II. этап стабилизации;
- III. этап энволюции нервных связей.

В период продуктивного миелогенеза происходит накопле-  
ние миелина в цитоплазме швановских клеток. Исключительно  
безмякотные висцеральные нервы плодов постепенно обогаща-  
ются тонкими мякотными волокнами. Нервы новорожденных  
людей, хотя имеют обширные «поля просветления» занимающие

почти всю площадь поперечного среза нерва, содержат и тонкие миелиновые волокна. На данном этапе нервные связи внутренних органов осуществляются в основном этими древнейшими формами проводников. Как известно, ими пользуется вегетативная (симпатическая) эффекторная и афферентная иннервация. Другие специфические связи развиваются в процессе дальнейшей миелинизации определенных групп тонких волокон в результате которой возникают и постепенно увеличивают свое количество сначала средние, а через эту форму — крупные миелиновые проводники. Так устанавливаются связи органа с центрами спинного мозга. Дефинитивный ансамбль миелиновых волокон оформляется в разное время в различных висцеральных нервах. К 16—18-летнему возрасту процессы миелогенеза в основном реализуются в таких нервах как почечные, яичниковые, печеночные, интестинальные. Верхние сердечные нервы приобретают дефинитивный набор миелиновых волокон к 25—26 годам. Асинхронность становления нервных связей зависит от разных сроков созревания и разной количественной меры специфических связей, преимущественно афферентных, со спинным мозгом.

Таблица 4. Асимметрия миелинового компонента проводящих путей висцеральных нервов

Название нервных сплетений	Зрелый человек		Взрослая собака	
	количество миелиновых волокон $M \pm m$			
	справа	слева	справа	слева
Яичниковое	206 $\pm$ 53	174 $\pm$ 32	95 $\pm$ 16	81 $\pm$ 12
Почечное	959 $\pm$ 139	537 $\pm$ 51	173 $\pm$ 27	211 $\pm$ 30
Общее сонное	723 $\pm$ 72	773 $\pm$ 87	61 $\pm$ 8	80 $\pm$ 9
Бедренное	10180 $\pm$ 597	10814 $\pm$ 769	1722 $\pm$ 125	2425 $\pm$ 299

Второй период в генезе нервных связей по времени совпадает со зрелым состоянием организма, т. е. простирается от конца юношеского возраста до начала старения. Он характеризуется относительным постоянством, стабилизацией числа мякотных волокон разных морфологических категорий, связывающих орган со специфическими центрами. Висцеральные нервы многих органов по-прежнему сформированы в основном безмякотными проводниками. Среди мякотных волокон наблюдается максимальное разнообразие форм. В этот период наиболее отчетливо определяются индивидуальные различия, по разнице в суммарном числе мякотных волокон и количестве разных их категорий. Точно также, огромной индивидуальной изменчивостью характеризуется анатомическая структура экстраорганных нервных сплетений. Постоянно выявляется асимметрия как в структуре

сплетений, так и в количественных показателях мякотных волокон в аналогичных нервах правой и левой сторон. Асимметрия существует не только у отдельных индивидуумов, она обоснована также усредненными данными по группам наблюдений. Например, в правом яичниковом сплетении наблюдалось  $31 \pm 4$ , в левом —  $27 \pm 4$ ; в правом почечном сплетении  $65 \pm 6$ , в левом —  $69 \pm 7$ ; в правом общем сонном сплетении  $42 \pm 4$ , в левом —  $43 \pm 5$  нервов. У собак в анатомической структуре нервов внутренних органов также отчетливо проявляется асимметрия. Так, например, у взрослых собак в правом яичниковом сплетении было  $13 \pm 1$ , а в левом —  $10 \pm 1$  нервов; в почечном сплетении справа —  $24 \pm 3$ , слева —  $27 \pm 2$  нервов; в правом общем сонном сплетении  $13 \pm 1$ , в левом —  $15 \pm 4$  нервов. Явления асимметрии иллюстрируются также разницей в суммарном числе мякотных волокон в нервах правого и левого органа. (см. табл. 4). Как видно, из приведенных данных, разница в количественных факторах, характеризующих меру нервных связей правых и левых органов наблюдается постоянно. В данном частном случае она подтверждена не только посредством анализа числа нервов (макро- и микроскопических), но и разницей содержания миелиновых волокон в них. По нашим материалам трудно определить приоритет право- или левосторонней иннервации по той причине, что числовые характеристики асимметрии могут перекрываться размахом индивидуальной изменчивости. Однако, в отношении нервных сплетений сосудов можно заметить, что левые общая сонная и бедренная артерии как у человека, так и у животных обладают большим числом нервов и мякотных волокон в них, чем правые сосуды.

### Информационные показатели в динамике миелогенеза

Для интегральной оценки нервных связей органов в динамике постнатального развития были рассчитаны показатели энтропии и избыточности. Эти критерии являются информационными характеристиками системы, отражают разнообразие (однообразие), упорядоченность (неупорядоченность), меру надежности, экономичности системы в целом. В таблице 5 содержатся величины энтропии (H) и избыточности (R) проводящих систем некоторых висцеральных нервов, рассчитанные по группам волокон (тонкие, средние, толстые). Как можно убедиться показатели энтропии увеличиваются у людей зрелого возраста по сравнению с новорожденными. Точно также, у взрослых собак величина энтропии всегда превосходит этот показатель у новорожденных щенков. Сравнительно низкий показатель энтропии у новорожденных есть свидетельство преобладания в проводящих системах висцеральных нервов волокон какой-то одной размерной группы. Действительно, миелиновый компонент у новорожденных людей представлен преимущественно только тонки-

Таблица 5. Показатели энтропии (H) и избыточности (R%) по группам волокон висцеральных нервов в постнатальном развитии

у людей

Название нервов (правые)		Возрастные группы			
		новорожденные	юноши	зрелые	старые
Яичниковые	H	0,2053	0,6211	0,6012	0,1739
	R%	87,1	60,9	62,1	89,1
Печеночные	H	0,2237	—	0,4767	0,4444
	R%	85,9	—	69,9	72,0
Почечные	H	0,6098	—	0,9578	—
	R%	61,6	—	39,6	—
Общие сонные	H	0,8594	—	1,1642	1,0413
	R%	45,8	—	26,5	34,3
Бедренные	H	1,3065	—	1,4783	—
	R%	17,6	—	6,8	—

У собак

Название нервов (правые)		Возрастные группы	
		новорожденные	взрослые
Яичниковые	H	0,1742	0,3684
	R%	89,7	71,8
Печеночные	H	0	0,2951
	R%	100	81,4
Общие сонные	H	0,3154	0,8431
	R%	36,9	46,8
Бедренные	H	0,2237	1,5647
	R%	85,9	1,3

ми мякотными волокнами, а в печеночных нервах собак находятся только тонкие проводники — других категорий мякотных волокон не наблюдалось совершенно. У людей зрелого возраста (так же как у взрослых собак) величины энтропии как меры разнообразия, но одновременно и степени неорганизованности системы, возрастает по той причине, что висцеральные нервы в той или иной степени обогащаются мякотными волокнами среднего и большого диаметра. Минимальное значение энтропии по сравнению с нервами других органов характеризует печеночные и яичниковые нервы зрелых людей и взрослых животных. Именно в этих нервах относительное содержание миелиновых проводников среднего и большого калибра оказалось наименьшим. Среди всех исследованных систем нервы бедренной артерии обладают наивысшим показателем энтропии потому, что содержат наряду с большим числом тонких много средних и толстых мякотных проводников. У старых людей по сравнению со зрелыми величина энтропии уменьшается как следствие естественной дегенерации в первую очередь наиболее дифференцированных волокон: доля средних и толстых проводников в общей массе миелиновых волокон сокращается, т. е. разнообразие уменьшается. Величины информационных показателей проводящих систем у старых людей приближаются к таковым новорожденных. Обратимся к интерпретации возрастных изменений показателей избыточности. Как известно, избыточность характеризует меру надежности передачи информации в системе. Чем больше величина избыточности, тем большим запасом прочности, надежности обладает система связи, тем меньше опасность искажения сообщений. Избыточность вытекает из энтропии. Как видно из таблицы 5, величина избыточности проводящих систем висцеральных нервов новорожденных больше, чем у людей зрелого возраста. Таким образом, преобладание определенных одностипных элементов (в данном случае — тонких миелиновых волокон) обеспечивает высокие значения избыточности, что, однако, не является показателем совершенства системы. Вероятнее всего большая избыточность информационных систем в данном примере характеризует их как обладателей излишнего запаса надежности, расточительной траты структуры для этой цели. Иначе говоря, этот показатель дает представление о мере недифференцированности элементов системы, о возможностях дальнейшей специализации в процессе индивидуального развития. Такой тезис подтверждается реальностью — у людей зрелого возраста (также и у взрослых животных) величина избыточности меньше, чем у новорожденных: резервы системы уменьшились, она стала значительно экономичней. Уменьшение резервов здесь не надо понимать как сокращение запасов на некоем складе, а как процесс завершения создания дефинитивного ансамбля миелиновых волокон и естественной убыли материала для дальнейшей специфической дифференцировки миелиновых

проводников. Наряду с этим увеличилась возможность искажения информации, хотя такое предположение теоретически справедливо только для таких ситуаций, когда в результате экстремальных воздействий (травма) гибнет часть высокоспециализированных проводников, а источников пополнения в системе уже нет. С этих же критических точек зрения надо расценивать повышение величины избыточности проводящих систем у старых людей. С формальных позиций этот процесс якобы отражает возросшую надежность системы — повысилась мера однородности — нервы теряют средние и толстые мякотные волокна, быстрее, чем тонкие и доля последних постепенно возрастает. В действительности изменения процентных соотношений между разными группами волокон вместе с уменьшением абсолютного их числа отражают процессы инволюции, естественной дегенерации нервных элементов и о повышении надежности, увеличении ресурсов системы не может быть речи. Таким образом, на данном примере можно убедиться в том, что трактовка информационных показателей не может идти путем формальных умозаключений, в отрыве от исходных биологических структур. Избыточность проводящих систем у новорожденных и старых людей близки по величине и на основе этого математического сходства можно было бы сделать ошибочный вывод о тождественности функциональных процессов. Ничего подобного в действительности не происходит. Природа высоких показателей избыточности у представителей этих возрастных групп различна: для новорожденных — это огромный резерв для дальнейшей дифференцировки; для старых людей — это истощение системы за счет исчезновения наиболее специализированных ее элементов и безнадёжность их пополнения.

При сравнении информационных показателей аналогичных нервов людей и собак выявляются сходные тенденции в динамике их возрастной изменчивости. Энтропия увеличивается от новорожденности к взрослому состоянию, а избыточность на этом отрезке развития соответственно уменьшается. Дальнейшие исследования покажут насколько существенна эта биологическая закономерность в механизмах становления иннервационных связей. Можно предполагать, что привлечение сравнительно-анатомических материалов послужит ее утверждению.

Мы специально уделили внимание анализу информационных показателей, характеризующих проводящие пути висцеральных нервов потому, что считаем их важными критериями для оценки этих сложных и динамических систем. В этом отношении мы полностью солидарны с В. А. Бандариным и А. С. Леонтьюком (1972), которые первые использовали информационные показатели в изучении периферических нервов. В дальнейшем, А. С. Леонтьюк, Е. В. Барковский, Б. В. Лысый (1974); А. С. Леонтьюк, Б. В. Лысый, Т. И. Островский, Е. К. Присевко (1974); П. И. Лобко, Н. Н. Скородуля (1974) в оригинальных работах

развили концепцию информационного анализа применительно к системам периферической иннервации. В. И. Дробышев и Т. В. Мочалов (1974) использовали его для сравнения миелинной архитектоники нервов плечевого сплетения, Д. А. Сигалевич, Р. Ф. Шумаков, В. А. Иванов (1976) — при анализе нормального и патологического строения седалищного и некоторых головных нервов.

Кондукторный аппарат периферических нервов обеспечивает двусторонние афферентные и эфферентные связи каждого органа с определенными центрами и, таким образом, выполняет важные задачи в процессах отражательной деятельности. Оценка проводниковых систем в качестве носителей сообщений, т. е. активных компонентов в информационных процессах наиболее существенны в первую очередь с позиций теории информации. Энтропия, избыточность — оба эти показателя являются обобщающими для системы, состоящей из ряда дискретных элементов, принадлежащих одной категории структур или явлений. Энтропия и избыточность, рассчитанные для проводников характеризуют интегральные возможности системы. Как было выяснено выше, величина этих показателей в системе однотипных нервов меняется в процессе постнатального развития, отличается у людей и животных. Отсюда следует, что нерв, как целостная функциональная система, ответственная за передачу сообщений, нестабильна, изменчива в индивидуальной жизни. Важно также, что проводниковый компонент нерва не является пассивным инструментом в информационных процессах (рефлекторной деятельности), но влияет на эти процессы, изменяет их скорость, надежность, точность; может корректировать или искажать их.

Использование информационного анализа обеспечивает эти выводы безупречной объективной базой. В этом заключается одно из его преимуществ, хотя надо подчеркнуть, что подобные же выводы делались и ранее на основе объективных числовых данных без применения информационных показателей. Мы убедились в том, что интегральные информационные показатели однотипных систем у разных групп людей и животных, собранные в один ряд служат незаменимой базой для сравнительных оценок. В методическом отношении такая возможность характеризует информационные показатели как важный инструмент исследования возрастных, сравнительно-анатомических, патологических и др. особенностей. Наряду с этим, надо иметь в виду, что сфера применения информационного анализа должна ограничиваться рамками целесообразности, трактовку его результатов надо проводить с учетом характера и особенностей исходного функционального материала. Таким образом, эту математическую методику, в целом адекватную целям морфо-функционального исследования проводящих систем, нельзя рассматривать в качестве самоцели. Информационный ана-

лиз заслуживает широкого применения для раскрытия общих особенностей целостных функциональных систем в сравнительных рядах, составленных из точных числовых показателей.

## О ПРИРОДЕ И КЛАССИФИКАЦИИ ПРОВОДНИКОВ ВИСЦЕРАЛЬНЫХ НЕРВОВ

Экспериментально-морфологическое изучение системной принадлежности нервных волокон разных морфологических типов было неотъемлемой частью наших работ по анализу нервных связей различных органов. Каждый раз ставилась задача в сериях опытов выяснить генетическую связь безмякотных или мякотных волокон с определенными центрами иннервации данного органа. Опыты проводились на собаках, соответствующие нервы которых одновременно служили для исследования миелогенеза. Сроки выдержки животных после операции колебались от 5 до 10 суток, в зависимости от характера оперативного вмешательства и цели опыта. После спинальной деафферентации животные убивались через 120 часов. Этого срока было достаточно для того, чтобы получить отчетливые картины вторичной дегенерации мякотных волокон. Учитывалась возможная резистентность безмякотных и тонких мякотных волокон, которые подвергались мумификации или зернисто-глыбчатому распаду в более поздние сроки и тогда животные убивались через 6—10 суток, что позволило в значительной мере более точно расшифровать всю совокупность иннервационных связей. Для окраски по Бильшовскому-Грос фиксировались все внеорганные нервы, которые могли быть проводниками волокон, связывающих нервный центр и орган; импрегнировались также ткани органов для выявления терминальных контактов. Таким путем идентифицировалась не только природа разных типов нервных проводников, формирующих экстраорганные нервы, но исследовался также путь коммуникаций в составе различных компонентов вегетативной нервной системы. На многочисленных препаратах была подтверждена ставшая общеизвестной связь средних и толстых мякотных волокон с нейронами межпозвоночных чувствительных узлов. Одновременно уточнялись сегменты спинного мозга, которые в наибольшей мере обеспечивают афферентацию конкретного органа. В кабельных системах внутри стенки пищевода, нервов сердца, стенки тонкой кишки наблюдались разветвления чувствительных проводников задолго до образования ими нейротканевых контактов. Как известно, подобные деления были описаны В. В. Куприяновым (1959) в составе кабельных систем нервов паренхимы легкого. Ранее Б. И. Лаврентьев (1939) наблюдал преганглионарные деления эффекторных волокон и называл этот феномен интраорганным мультипликацией.

Нами был впервые детально исследован феномен внеорганным мультипликации афферентных спинномозговых проводников



(В. М. Никулин, 1969; Г. В. Стовичек, 1970, 1971; В. В. Иванов, 1972; Ю. Г. Кирдянов, 1974). В. М. Никулин описал дихотомическое деление толстых мякотных волокон спинальной природы в нервах интестинальных артерий I порядка. Дочерние также мякотные, волокна расходятся в нервы II порядка и здесь в свою очередь могут разветвляться, посылая более тонкие мякотные проводники в нервы артерий III порядка. Было установлено, что в результате неоднократного деления исходного толстого мякотного волокна возникают сначала средние, потом тонкие миелиновые проводники, которые вступают в стенку кишки на значительном отдалении друг от друга, где, наконец, в результате очередных делений дают безмякотные терминали. По смыслу такая же картина внеорганической мультипликации наблюдалась в нервах почек (В. В. Иванов), печени (Ю. Г. Кирдянов), яичника (Н. Н. Головатюк). Морфологическим следствием экстраорганической мультипликации является уменьшение абсолютного количества толстых мякотных волокон в нервах дистальных отделов интестинальных сплетений (на 21—25% у людей и на 10—15% у собак) по сравнению с их краниальными частями. Важным результатом является также способность одного крупного чувствительного волокна обслуживать большие по протяженности и объему части органа, интегрировать их в единое афферентное поле, что в конечном итоге служит причиной диффузности, несегментированности иннервации, открывает возможности широкого перекрытия зон иннервации проводниками из разных сегментов. Понятно, что после удаления спинального ганглия в нервах и органах можно найти дегенерацию всех типов мякотных проводников. Феномен внеорганической мультипликации, как морфологическая закономерность, к сожалению, неизвестен физиологам, хотя ими описана модификация (превращение) импульсов (Iggo, 1958; Douglas a. Ritchie, 1962; И. А. Булыгин, 1966, 1972). Превращение медленной низкочастотной импульсации в быструю и высоковольтную, например, происходит по мере ее течения от заднебрыжеечного ганглия в краниальные отделы межбрыжеечного тракта. И. А. Булыгин настаивает на возможности синаптической передачи афферентных импульсов с симпатических С-афферентов на соматические волокна группы А-дельта. Эта точка зрения не выдерживает критики с позиций современной морфологии. Явление модификации нервного импульса объяснимо только на базе явления внеорганической мультипликации афферентных волокон. Повышение биопотенциала и скорости импульсации на самом деле может быть связано с тем, что в краниальном направлении нервный импульс течет по аксонам, обладающим все более мощным миелиновым покрытием: скорость импульса, как известно, находится в прямой зависимости от толщины мякотной оболочки.

Морфологические характеристики чувствительных волокон спинальной природы, проводников, происходящих из собствен-

ных ядер блуждающего нерва, от клеток симпатических ганглиев подробно описаны в наших предшествующих публикациях (1971, 1975). Независимо от их природы и структуры все указанные проводники объединяются одним признаком: их трофические центры находятся за пределами иннервируемых органов. В прямой зависимости от этого в результате спинальной деафферентации, ваготомии, десимпатизации уоллеровская дегенерация наблюдается в соответствующих нервных проводниках, расположенных дистальнее уровня денервации. Кроме этого рода проводников висцеральные нервы содержат волокна, трофические центры которых находятся в стенке или паренхиме органов. Такие проводники подвергаются вторичной дегенерации в результате удаления их клеточных тел вместе с органом или его частью. В этом случае дегенерирующие волокна наблюдаются в определенных частях вегетативной нервной системы краниальнее уровня денервации. Каковы морфологические характеристики центрипетальных волокон? Мы исследовали их структуру в связи с удалением отрезка тощей кишки, удаления почек, яичников, денудации собственной печеночной артерии у собак, в опытах с перерезкой экстраорганных нервов (яичник, тонкий кишечник). Для изыскания дегенерировавших нервных проводников изучались продольные серийные срезы различных вегетативных нервов и ганглиев. С целью определения направления роста отростков интраорганных (интрамуральных) нейронов детально исследовались периферические и центральные культы рассеченных органных нервов. Оказалось, что аксоны интраорганных нейронов — безмякотные или тонкие мякотные проводники (см. рис. 2). Это определение имеет для нас большое значение потому, что вносит новое представление о возможной природе безмякотных и тонких мякотных волокон, которые, как известно, составляют большинство в системах проводящих путей висцеральных нервов. Итак, кроме вегетативных эфферентов и претерминальных отделов спинальных чувствительных проводников форму безмякотных и тонких мякотных волокон имеют волокна, начинающиеся от интрамуральных (интраорганных) нейронов. Надо отметить, что возможность начала центростремительных проводников от клеток II типа Догеля, находящихся в органах, была известна по работам И. Ф. Иванова (1937), Kuntz a. Saccomano (1944); Т. А. Григорьевой (1949); Ross (1958); М. Б. Штарка (1959); Scheffield (1960); В. Н. Мурата, А. Г. Короткова (1962); А. П. Амвросьева (1972) и других. Однако, никто из исследователей не ставил задачи идентифицировать форму этих проводников. Этот вопрос более интересовал физиологов, изучавших электрические характеристики висцеросенсорных проводников и вынужденных самим проводить морфологические изыскания.

И. А. Булыгин и Р. А. Якимович (1965); М. П. Кульвановский (1966) указывали, что «симпатические» афферентные во-

локна в спинном мозгу, в его задних корешках, симпатическом стволе и его ветвях имеют вид безмякотных и тонких мякотных волокон. Как видно, наши материалы подтверждают такое мнение.

Ряд нейроморфологов нашли, что отростки интрамуральных чувствительных нейронов II типа Догеля за пределами органа

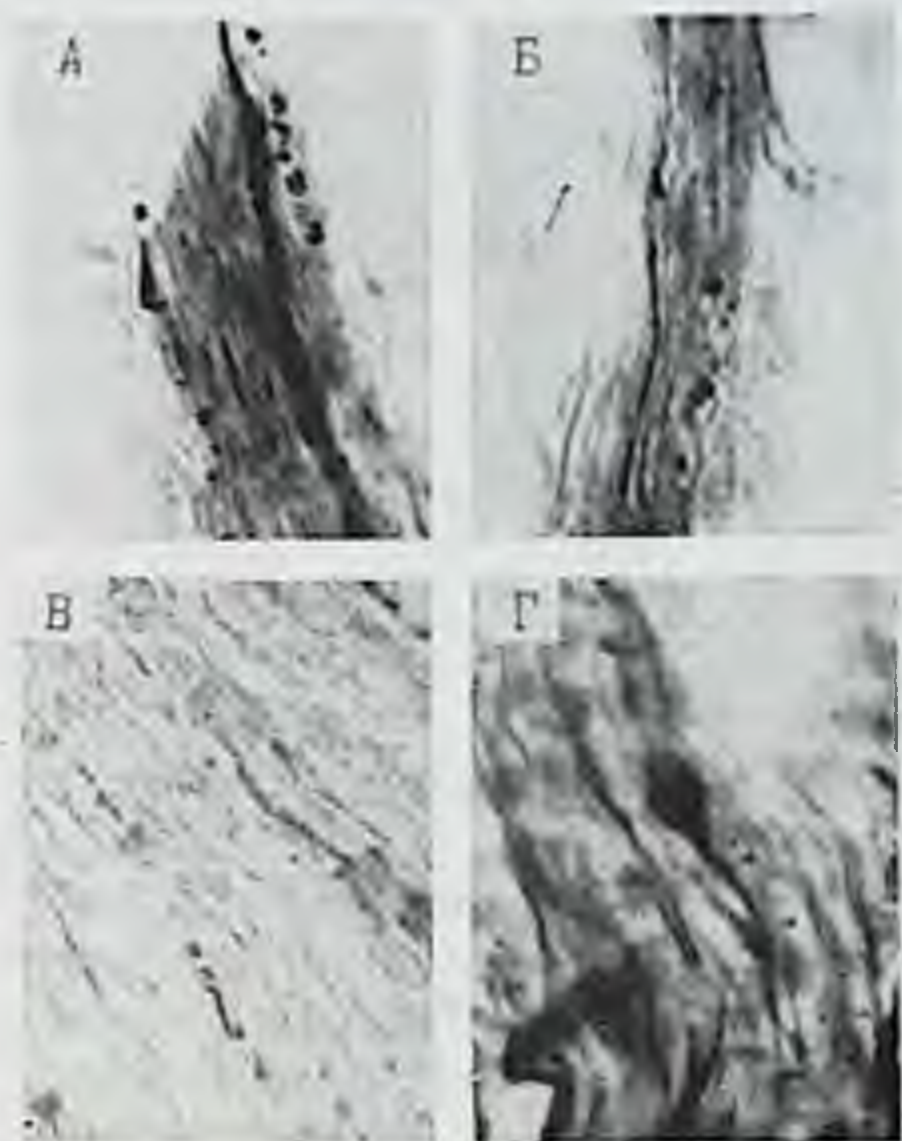


Рис. 2. Аксоны нейронов II типа Догеля в составе висцеральных нервов. 168 часов после удаления яичника (А, Б), тонкой кишки (В). Регенерация аксонов в периферической культуре нервов тонкой кишки (Г). Собака. Бильшовский-Грос. Микрофото. Об. 10, ок. 40.

могут вступать в синаптические контакты с эффекторными вегетативными нейронами. Наиболее убедительные препараты демонстрировались В. М. Никулиным (1969); В. В. Ивановым (1972); А. П. Амвросьевым (1972); Ю. Г. Кирдяновым (1974). Этому вопросу мы также уделили большое внимание и с целью проверки морфологических доказательств таких контактов, систематически изучали как предпозвоночные, так и околопозвоночные симпатические ганглии после массивных экстирпаций нейронов II типа (Г. В. Стовичек, 1974, 1975).

Центрипетальные проводники выходят из органа в составе кабельных систем его нервного сплетения. Часть отростков клеток II типа образует синаптические контакты с эффекторными клетками симпатических узлов солнечного сплетения. Другая их часть проходит транзитно через массы брюшных узлов, в составе чревных нервов вступает в грудной симпатический ствол и контактирует с нейронами его сегментарных узлов.

Таким образом, мы располагаем многочисленными морфологическими доказательствами центрипетального направления аксонов клеток II типа, подчеркиваем их значение в качестве афферентного (преганглионарного) звена в цепочках местных (пери-

ферических) рефлекторных дуг (М. В. Сергеевский, 1964; И. А. Булыгин, 1966, 1968, 1972.)

Экспериментальное исследование убеждает нас в том, что в проводниковых системах нервов внутренних органов имеется две категории волокон (см. рис. 3.) Одна из них представлена спинальными афферентами и эффекторными проводниками симпатической и парасимпатической природы. Как чувствитель-

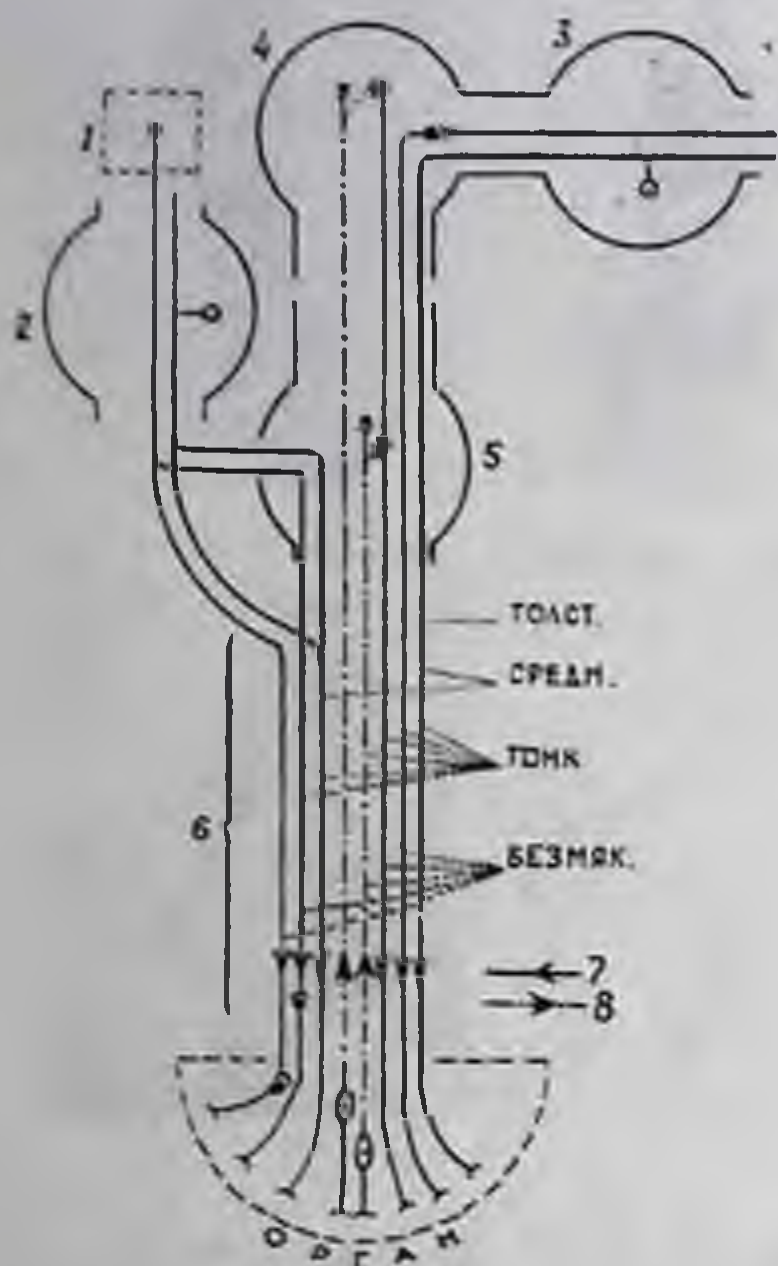


Рис. 3. Проводники внеорганичного нерва (6) по признаку локализации трофических центров: центрофугальные (7) и центропетальные (8). 1 — парасимпатический центр, 2 — чувствительный узел головного нерва, 3 — спинальный чувствительный узел, 4 — около- и 5 — предпозвоночные симпатические ганглии. Толстые, средние и тонкие миелинизированные волокна. Схема.

ная, так и эффекторная иннервация осуществляется нервными центрами, которые находятся за пределами органов, их коммуникации в онтогенезе модулируются от центра к периферии безотносительно к функциональной значимости. По признаку локализации трофических центров все указанные проводники объединяются в категорию центрофугальных.

Другая группа волокон висцеральных нервов генетически связана с интраорганными нейронами II типа. Их нейриты по направлению роста характеризуются как центропетальные. По данным Ross (1958), среди проводников нервов тонкой кишки кролика таких волокон находится до 30%.

Генетический аспект классификации проводников висцеральных нервов имеет методическое значение для исследователей структуры и функции иннервационных связей.

# СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КАНАЛОВ СВЯЗИ СИСТЕМЫ БЛУЖДАЮЩЕГО НЕРВА ЧЕЛОВЕКА

В. М. НИКУЛИН

Нервный ствол, состоящий из множества носителей сообщений — нервных волокон, обладающих различными физическими возможностями, правомерно рассматривать в качестве канала связи со всеми свойственными ему характеристиками. Процессы созревания и старения физиологического аппарата нерва, патологические процессы, эксперимент влияют на структурные элементы нервного ствола, изменяют параметры канала связи: информационную емкость, скорость и надежность передачи информации, являются причиной появления шума и т. д. Поэтому, изучение конструкции нервного ствола известными морфологическими методиками с последующим математическим описанием установленных закономерностей целесообразно сочетать с выяснением динамики информационных показателей, позволяющих глубже охарактеризовать специфические принципы функционирования сложных ансамблей нервных проводников.

Целью работы явилось исследование структурной изменчивости системы блуждающих нервов человека на всем их протяжении и оценка в этой связи величин интегральных информационных показателей. Блуждающие нервы, взятые с обеих сторон у 10 людей зрелого возраста, были разложены на серии поперечных ступенчатых срезов в области внутричерепных корешков, на протяжении шейной части, в отделах выше и ниже отхождения крупных ветвей, на уровне вентрального и дорсального блуждающих стволов. По методике Вейгерта-Паля выявлялись, а затем под микроскопом были подсчитаны три группы миелиновых волокон, после чего цифровые данные, статистически обработанные, легли в основу расчетов информационных показателей:  $Q$  — информационная емкость нерва,  $H_{гр}$  — энтропия,  $h$  — коэффициент сжатия информации,  $R_{гр}$  — избыточность.

В результате исследования архитектоники стволов блуждающих нервов людей зрелого возраста были получены следующие данные.

Внутричерепной отдел нерва насчитывал в среднем  $55,9 \pm \pm 5,0$  ( $M \pm m$ ) корешков, имеющих толщину  $247,0 \pm 12,0$  микронов. Большинство их содержали в различных пропорциях все типы миелиновых волокон: тонкие, средние и толстые (рис. 1-а). Представление о суммарном числе мякотных проводников и его изменчивости дает таблица 1. Из таблицы видно, что корешки левого и правого нервов имеют близкие показатели сумм мякот-

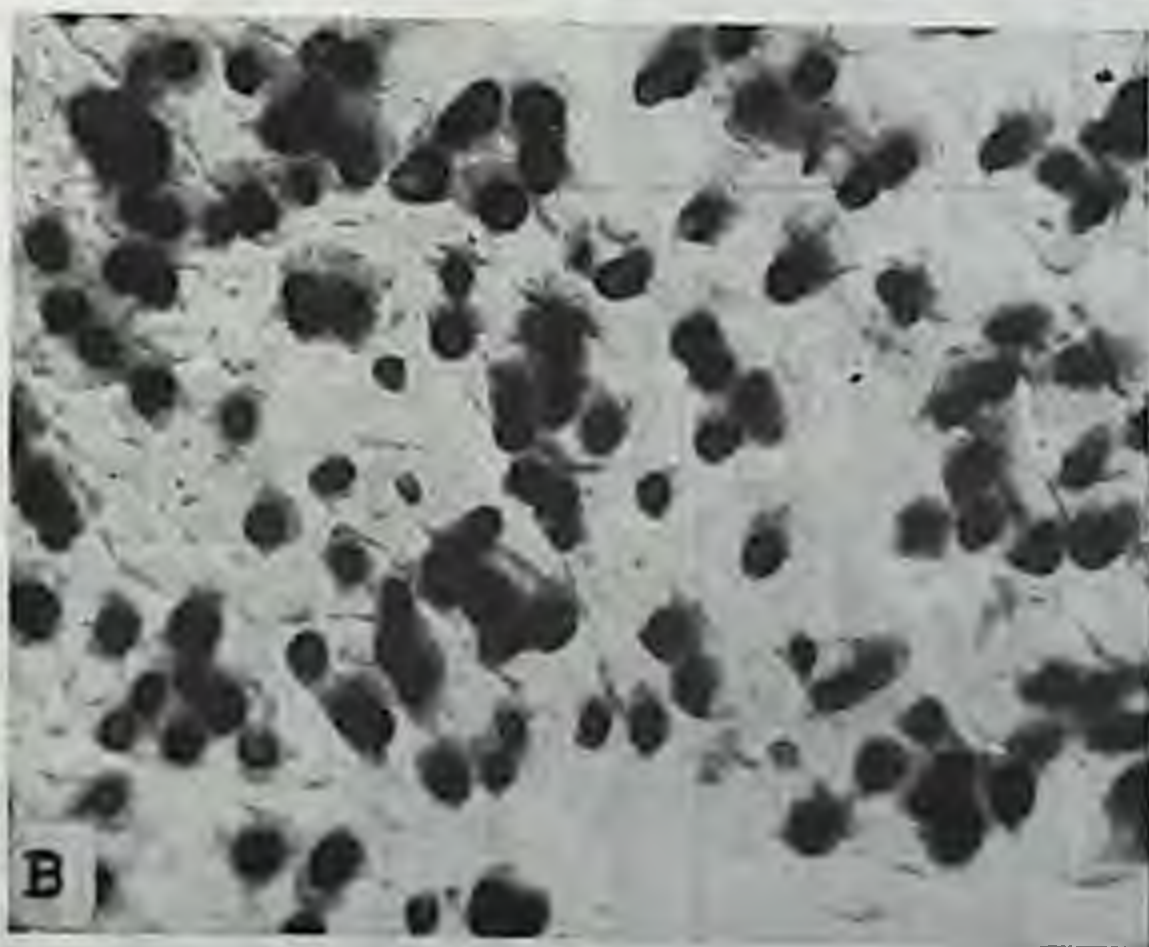
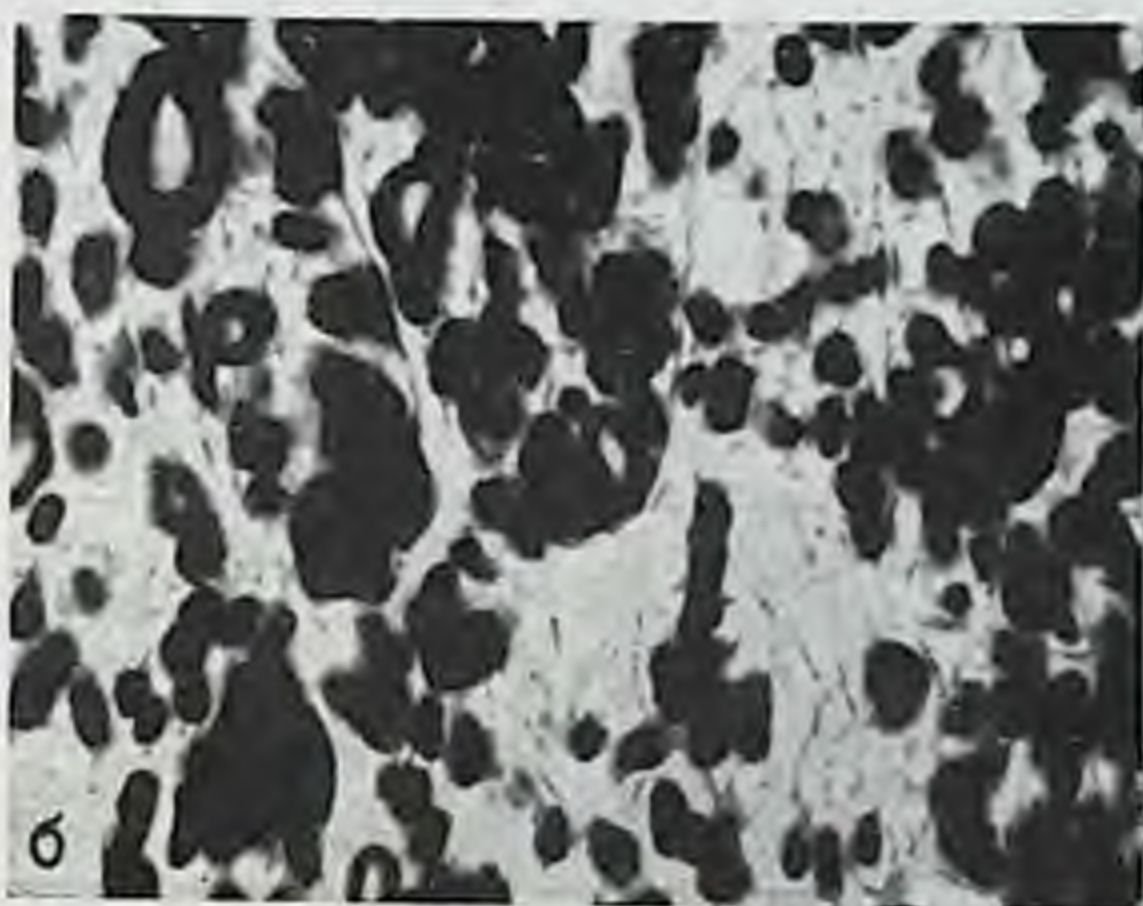
ных волокон. На фоне заметного преобладание проводников малого калибра, среднее число которых достигает  $17904,4 \pm 939,2$ , доля средних мякотных волокон составляла 19,8% ( $5682,8 \pm 255,6$ ), а толстых 18,5% ( $5292,0 \pm 286,8$ ). В составе некоторых корешков проходили пучки безмякотных волокон, образующих различные по площади участки просветления.

Межузловой отдел блуждающих нервов характеризовался компактностью нервных пучков. Совокупность отдельных скоплений нервных проводников формировала ствол толщиной  $1611,6 \pm 68,1$  микронов. На площади среза нерва миелиновые волокна распределялись равномерно, но на периферии ствола можно было заметить сгущения волокон, чаще крупного калибра. И на данном уровне большинство мякотных проводников относилось к категории тонких. В среднем их проходило  $19871,0 \pm 1054,7$ . Мякотных проводников среднего калибра было значительно меньше: 14,7%, что в абсолютных цифрах составляло  $3782,8 \pm 252,6$ . Относительное содержание толстых миелиновых волокон достигло только 12,5%, а при подсчете волокон этой категории их было в среднем  $3205,6 \pm 175,6$ .

В стволе нерва ниже пучковидного узла также трудно было выделить отдельные нервные пучки. Общая толщина нерва составляла на данном уровне  $1583 \pm 47,9$  микронов. Суммарное количество мякотных волокон в стволе нерва уменьшилось (см. таблицу 1). Изменились число и пропорция в группах миелиновых волокон различных типов. Тонких волокон здесь проходило  $21305 \pm 1313,0$ , средних насчитывалось  $1872,8 \pm 183,6$ , что составляло 7,6%. Миелиновых волокон крупного калибра было  $1514,8 \pm 149,5$  (6,1%).

Выше и ниже отхождения возвратного гортанного нерва средняя толщина нервного ствола соответственно была:  $1386,7 \pm 46,7$  и  $1317,6 \pm 48,2$  микронов. Но если на первом уровне нерв был представлен компактным стволом, то ниже отхождения возвратного гортанного нерва таковым он был только в трех случаях, а в остальных ясно различались отдельные нервные пучки, число которых достигало 18. Разница в количестве мякотных волокон этих уровней составила 2427,4 за счет уменьшения в стволе нерва числа всех типов волокон (рис. 1-б). Если выше начала возвратного гортанного нерва тонких волокон насчитывалось  $18432,7 \pm 853,8$ , средних  $1542,2 \pm 101,4$ , а толстых проводников  $1035,6 \pm 91,1$ , то ниже отхождения нерва значения были следующими: мякотных волокон малого калибра проходило  $15748,0 \pm 755,8$ , средних  $1148,6 \pm 78,3$ , крупного калибра  $720,0 \pm 48,7$ . Набор проводников разных типов сложился в таких пропорциях: при подавляющем большинстве тонких волокон на обоих уровнях средние и толстые проводники выше начала гортанного нерва составляли соответственно 8,4% и 5,6%, а после отхождения на их долю приходилось 6,1% и 3,8%.

В гистоструктуре нерва краниальнее и каудальнее отхожде-



*Рис. 1.* Структура проводящих путей на различных уровнях блуждающего нерва человека: *а* — внутричерепной, *б* — выше отхождения возвратного гортанного нерва, *в* — передний блуждающий ствол. Вейгерт-Паль. Микрофото. Об. 40, ок. 10.

## Количественные показатели содержания мякотных волокон в блуждающих нервах

Уровень нерва	Лезий					Прелий				
	M	$\pm\sigma$	$\pm m$	P	V%	M	$\pm\sigma$	$\pm m$	P	V%
Внутричерепной	28347,8	5266	1645,6	19512	18,6	28958,7	5742	1794,3	17208	19,8
Межузловой	25054,1	3162	988,1	11090	12,6	26314,3	5162	1613,1	15402	19,6
Ниже пучковидного узла	23751,3	3987	1245,9	11906	16,8	25633,9	7677	2399,0	22238	29,9
Выше возвратного гортанного нерва	20735,5	4865	1520,3	15814	23,5	21535,4	5607	1752,1	16586	26,0
Ниже возвратного гортанного нерва	17513,9	4423	1382,2	12941	25,2	19902,1	3262	1019,3	8818	16,4
Выше бронхиальных ветвей	13869,7	3072	960,0	10441	22,1	15191,4	3855	1204,0	10838	25,4
Ниже бронхиальных ветвей	3902,5	1287	402,1	3831	33,0	4147,0	1645	514,0	4319	39,7
Передний (задний) блуждающие стволы	2495,7	982	306,9	3399	39,4	2986,8	1451	455,3	4278	48,7



ния бронхиальных ветвей установлены следующие особенности. Формирование ветвей послужило причиной многопучковости нервного ствола выше их отхождения, где насчитывалось до 23 отдельных нервных стволиков. Ниже отхождения число пучков уменьшилось до 15. Суммарная толщина всех нервных стволиков составляла выше —  $1250,2 \pm 49,1$ , ниже —  $814,8 \pm 48,4$  микронов. Отхождение бронхиальных ветвей значительно уменьшило насыщенность ствола блуждающего нерва миелиновыми проводниками. Только 27,7% мякотных волокон осталось в нерве по сравнению с вышележащим отделом. По отдельным категориям волокон динамика уменьшения их числа выглядела таким образом: число волокон малого калибра с  $13022,9 \pm 709,6$  сократилось до  $3160,0 \pm 379,1$ , средних проводников с  $673,8 \pm 27,9$  до  $435,4 \pm 52,7$ , проводников крупного калибра с  $435,2 \pm 32,0$  до  $90,1 \pm 15,3$ . Что касается относительного содержания волокон, то тенденция на увеличение доли тонких миелиновых волокон сохранялась, а пропорция средних и толстых проводников составила соответственно 4,4% и 10,8% выше отхождения ветвей и 3,0% и 2,2% ниже начала бронхиальных ветвей.

Конечные отделы блуждающих нервов, называемые передним и задним блуждающими стволами, содержали до 17 нервных стволиков, имеющих в сумме поперечник равный в среднем  $663,5 \pm 27,8$  микронов. Картина поперечного среза нерва на уровне блуждающих стволов существенно отличалась от срезов на всех предыдущих уровнях (рис. 1-в). Прежде всего наметились обширные «поля просветления», состоящие из множества безмякотных проводников. Далее, среди миелиновых волокон тонкие проводники составляли до 93,8% ( $2569,9 \pm 249,1$ ). Относительное число миелиновых волокон среднего и крупного калибров достигало лишь 3,9% и 0,9% при абсолютных значениях соответственно  $107,1 \pm 16,1$  и  $23,9 \pm 2,6$ .

Итак, от внутричерепного отдела к блуждающим стволам происходит прогрессивное убывание суммарного числа мякотных волокон. Разница средних величин сумм проводников изученных соседних уровней нерва выражалась в 680—11044 единиц мякотных волокон. Статистически достоверное уменьшение числа мякотных проводников было после отхождения бронхиальных ветвей и обменной соединительной ветви ( $P > 0,05$ ). В первом случае этот факт вызван, в основном, сокращением числа тонких и средних волокон ( $P > 0,05$ ). Отхождение возвратного гортанного нерва вносит существенную коррекцию в численность волокон ствола нерва только в категории средних и толстых проводников. Эти типы волокон статистически достоверно убывают в числе в нерве на протяжении от места отхождения бронхиальных ветвей до конечных разветвлений блуждающих стволов.

Сравнение числа мякотных волокон в корешках нервов и в их конечных отделах — переднем и заднем блуждающих ство-

лах, показало, что в брюшную полость вступает только 9,6% миелиновых проводников системы блуждающих нервов. По отдельным категориям волокон здесь слагаются следующие пропорции: тонких волокон сохраняется 14,4%, средних 1,9%, толстых проводников 0,5%.

Статистически не подтверждается существенность асимметрии ни суммарного числа, ни отдельных категорий мякотных волокон между левым и правым блуждающими нервами, хотя разница в цифровых показателях достигала 2388 проводников (уровень ниже возвратного гортанного нерва). Таким образом, различия в числе мякотных волокон по существу носят черты индивидуальной изменчивости. Следует также отметить увеличение вариабельности численности миелиновых проводников в стволе нерва по мере приближения его к конечным отделам. Интересно подчеркнуть различную степень участия блуждающих нервов в формировании переднего и заднего блуждающих стволов ( $P > 0,05$ ). Если в задний ствол приходит из левого нерва до 64,1%, то правый блуждающий нерв посылает в передний ствол только 38,2% миелиновых проводников.

Переходим к материалам информационной оценки системы блуждающих нервов (таблица 2). Как видно, в системе нерва на протяжении от выхода из мозга до конечных отделов происходит упорядочение структуры следствием чего является уменьшение информационной емкости нерва. Одновременное возрастание избыточности, увеличивающей надежность, точность передачи информации, приводит к снижению скорости передачи

Таблица 2

Информационные характеристики каналов связи блуждающих нервов

Уровень нерва	Левый				Правый			
	Q	H	h	R%	Q	H	h	R%
Внутричерепной	44789	1,33	0,84	16	45754	1,35	0,86	14
Межузловой	39584	1,08	0,86	32	41576	1,10	0,69	31
Ниже пучковидного узла	37527	0,70	0,44	56	40502	0,72	0,46	54
Выше возвратного гортанного нерва	30312	0,65	0,41	59	36079	0,66	0,42	58
Ниже возвратного гортанного нерва	24223	0,56	0,36	64	31447	0,61	0,39	61
Выше бронхиальных ветвей	20655	0,41	0,26	74	24003	0,52	0,33	67
Ниже бронхиальных ветвей	5135	0,57	0,36	64	6511	0,76	0,48	52
Передний (задний) блуждающие стволы	3944	0,42	0,27	73	4591	0,20	0,13	87

информационного потока, что характеризует каудальные отделы нерва как медленнопроводящие каналы связи. Такая оценка соответствует функциональным особенностям тонких миелиновых проводников, представляющих здесь подавляющее большинство. С другой стороны, возрастание энтропии и уменьшение избыточности в краинальных отрезках нерва обусловлено накоплением высокодифференцированных быстропроводящих волокон среднего и крупного калибров.

Необходимо отметить, что ниже отхождения бронхиальных ветвей, наряду с тенденцией к упорядочению и снижению энтропии системы, наблюдается заметное увеличение количества информации, приходящейся на один элемент сообщений и сопутствующее этому повышение степени загруженности системы. В основе фактических изменений информационных показателей лежит значительное уменьшение общего числа и изменение качественного набора посетителей сообщений в нерве, вследствие ухода массы миелиновых волокон в составе бронхиальных ветвей.

В порядке итога работы можно отметить, что наши результаты в основном, совпадают с данными других исследователей (Hoffman, Kuntz, 1957; Hoffman, Schnitzlein, 1961; И. И. Шапиро, С. П. Шапиро, 1976 и др.), изучавших фрагментарно гистоструктуру блуждающих нервов у человека. Однако систематическое исследование ствола блуждающего нерва на всем протяжении оказывается более плодотворным, т. к. позволяет не только проследить динамику численности волокон, а установить функциональную специфичность различных уровней нервного ствола.

Исходя из представлений о нерве, как функционально организованной системе, очевидно, что исследование количественных характеристик информационных свойств проводящих путей с учетом электрофизиологических возможностей групп нервных волокон, является перспективной формой анализа нервных стволов, позволяющей глубже понять закономерности и свойства механизмов коммуникаций и нервного управления в организме.

# ВОЗРАСТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ МЯКОТНЫХ ВОЛОКОН В НЕРВАХ СОБСТВЕННОГО ПЕЧЕНОЧНОГО СПЛЕТЕНИЯ. СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Ю. Г. КИРДЯНОВ

В настоящем сообщении приводятся сравнительные данные о наборе миелиновых проводников во внеорганных нервах печени в постнатальном развитии человека и собаки. Ранее исследователи лишь отмечали наличие миелиновых проводников в нервах печени, но не проводили количественной оценки содержания мякотных волокон различных категорий (В. М. Годинов, 1949, К. Н. Делищева, 1955, М. Я. Сапожкова, 1965, В. Я. Карупу, 1967 и др.).

В этой работе методом Вейгерт-Паля исследовались все без исключения нервы собственного печеночного сплетения 29 людей и 18 собак различного возраста. Мякотные волокна подсчитывались на тотальных поперечных срезах, толщина волокон и нервных стволов измерялась с помощью окулярного микрометра, полученные данные обрабатывались статистически, определялись информационные показатели.

В составе внеорганных нервов печени человека и собаки проходят безмякотные волокна и миелиновые проводники (рис. 1), которые подразделялись на три категории: тонкие — диаметром до 4 микрон, средние — от 4 до 7 микрон и толстые — диаметром более 7 микрон.

У плодов человека в составе печеночного сплетения наряду с безмякотными наблюдаются тонкие миелиновые проводники (см. таблицу 1). У плодов собаки мякотные волокна в печеночном сплетении отсутствуют. У новорожденных людей количество миелиновых проводников в печеночном сплетении по сравнению с плодами увеличивается в 9—10 раз, у юношей — в 25 раз, у людей зрелого возраста — в 22 раза. Число мякотных волокон у пожилых людей в 1,5 меньше, чем у зрелых. У собак мякотные волокна появляются в печеночном сплетении новорожденных животных (см. таблицу 2), у щенков 1,5 месяца количество миелиновых проводников по сравнению с новорожденными возрастает в 17 раз, у взрослых животных — в 66 раз. Количественные изменения числа миелиновых проводников, которые наблюдаются во внеорганных нервах печени человека и собаки отражают процессы структурной перестройки проводящих путей печеночных нервов, которые характеризуют созревание и дифференцировку нейронов, обеспечивающих иннервацию органа.

Одновременно с количественными преобразованиями мягкотных волокон печеночного сплетения происходят и качественные изменения проводников. В печеночных нервах плодов человека встречаются только тонкие мягкотные волокна, средние миелиновые проводники наблюдаются в нервах новорожденного ( $20,5 \pm 13,2$ ), у юношей и зрелых людей средних миелиновых во-

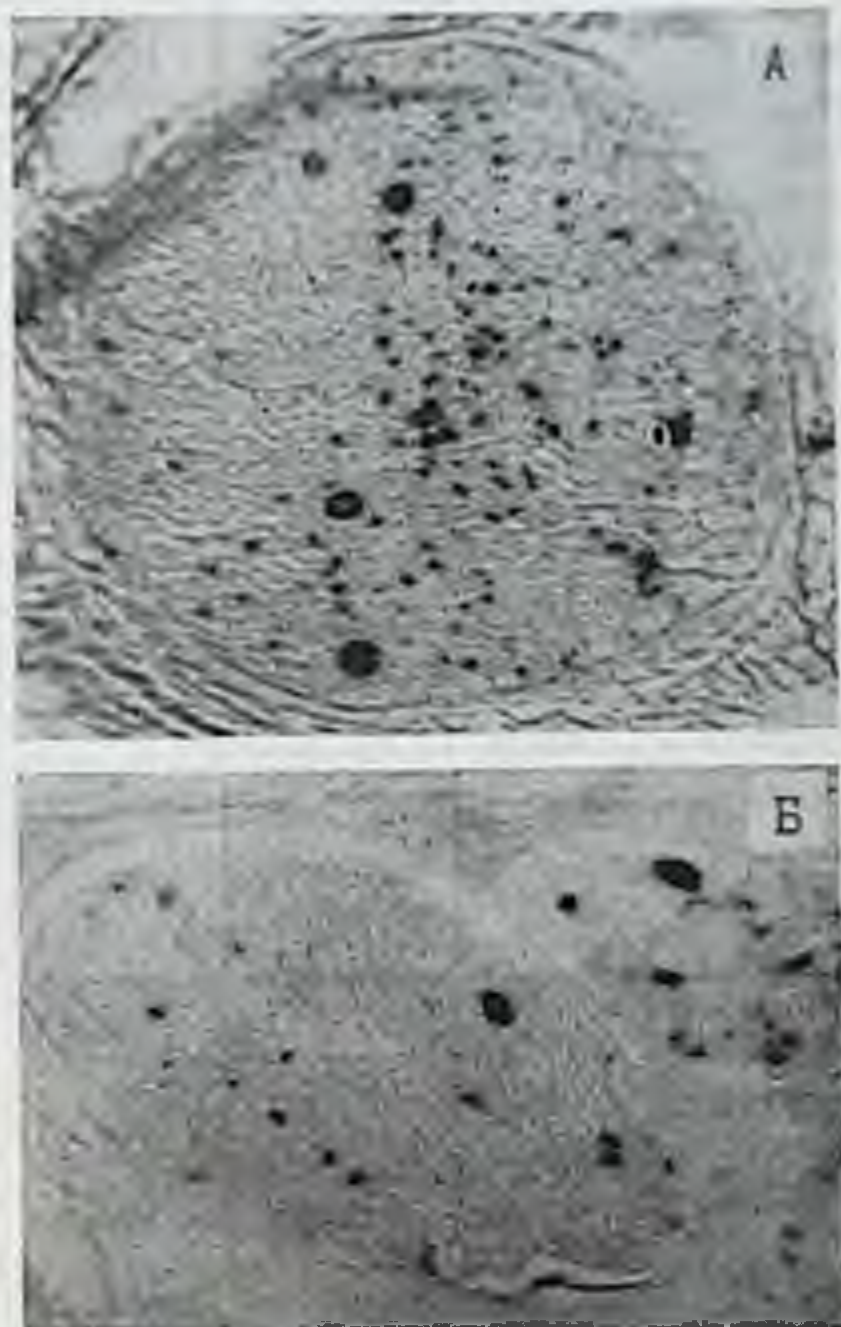


Рис. 1. Дефинитивные печеночные нервы человека (А), собаки (Б). Вейгерт-Паль, Микрофото. Об. 40, ок. 4.

локон в 5—6 раз больше чем у новорожденных. У пожилых людей число средних мягкотных волокон уменьшается до  $84,7 \pm 2,2$ . Толстые мягкотные волокна единичны в нервах печеночного сплетения новорожденных ( $1,5 \pm 0,3$ ), у юношей и зрелых людей количество толстых миелиновых проводников возрастает в 15—30 раз и достигает в отдельных случаях 93,0. У пожилых людей число толстых волокон сокращается до  $22,5 \pm 2,5$ .

У новорожденных собак в печеночном сплетении проходят только тонкие миелиновые проводники ( $8,3 \pm 2,3$ ), единичные средние волокна появляются в нервах щенков 1,5 месяца. Наибольшее количество средних и толстых мягкотных волокон насчитывается в печеночном сплетении взрослой собаки ( $21,8 \pm 6,8$ ;  $4,8 \pm 1,9$ ).

В процессе индивидуального развития возрастает роль филогенетически более молодых и высокодифференцированных миелиновых проводников. Так, если у новорожденных людей средние и толстые мягкотные волокна составляют 3,3% от числа всех миелиновых волокон, то у юношей эта доля возрастает до 10%.

Таблица 1

Количественные показатели содержания мягкотных волокон  
в печеночном сплетении человека

Возраст	Число мягкотных волокон М	Тонкие %	Средние %	Толстые %	Н	Р
Плоды	80,3	100	—	—	—	100%
Новорожд.	721,2	96,7	3,0	0,3	0,2237	85,89%
1 год	1851,0	97,9	1,9	0,2	0,1565	90,13%
3,5 года	1112,0	94,0	4,7	1,3	0,3727	76,49%
6 лет	1989,0	95,3	3,6	1,1	0,3105	80,44%
8 лет	1962,0	90,0	7,4	2,6	0,5517	65,19%
12 лет	2293,0	89,5	7,8	2,7	0,5710	63,97%
21 год	2093,0	88,6	7,7	3,7	0,6372	59,80%
Взрослые	1845,5	91,9	5,7	2,4	0,4767	69,93%
Пожилые	1189,3	92,5	6,0	1,5	0,4444	72,96%

Таблица 2

Количественные показатели содержания мягкотных волокон  
в печеночном сплетении собаки

Возраст	Число мягкотных волокон М	Тонкие %	Средние %	Толстые %	Н	Р
Плоды	—	—	—	—	—	—
Новорожд.	8,3	100	—	—	0	100%
1,5 мес.	145,8	98,7	1,3	—	0,0938	94,08%
Взрослые	546,6	95,1	4,0	0,9	0,2951	81,38%

У взрослых собак содержание средних и толстых мягкотных волокон несколько ниже, чем у зрелых людей. Но здесь надо учесть, что и вес печени взрослой собаки ( $M=399,0$  г) значительно уступает весу печени ( $M=1870,0$  г) взрослого человека.

Изменение соотношения миелиновых проводников у человека и собаки, выраженное через информационные показатели/относительную энтропию (Н) и избыточность (Р) отражают на протяжении индивидуального развития процессы становления иннервационных связей печени. Характерно увеличение степени разнообразия с 0,2237 у новорожденных до 0,6372 у юношей и с 0,0928 у щенков 1,5 месяца до 0,2951 у взрослых собак. У пожилых людей информационная емкость уменьшается до 0,4444, что указывает на уменьшение разнообразия нервных связей, связанное с резким сокращением относительного содержания средних и толстых миелиновых проводников.

Следует отметить, что при общем сходстве иннервационных связей печени человека и собаки, при тождественности тенденций развития этих связей в онтогенезе, степень разнообразия нервных связей печени у человека значительно выше чем у собаки.

## СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВНУТРИСТВОЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ НЕРВОВ ПОЧКИ

В. В. ИВАНОВ

Проблема внутривольного строения и миелоархитектоники висцеральных нервов является важным звеном в сложной цепи иннервационных связей внутренних органов. Внеорганные нервы представляют собой промежуточный отдел, соединяющий центры иннервации и нейротканевые контакты на периферии. В специальной литературе по иннервации почек (А. Е. Смирнов, 1901; Л. С. Гольдин, 1929; К. С. Филонова, 1948; В. Н. Швалев, 1956, 1965; Г. А. Поликарпова, 1958; А. А. Акулинин, 1958; В. Я. Карупу, 1960; Х. Г. Валеева, 1960, 1962, 1963, 1964; К. А. Зуфаров, 1962; Christensen, Levis, Kuntz, 1951; Disse, 1902; Dolezel, 1959 и др.). проводниковому компоненту экстраорганных нервов не уделялось внимания и только Edgeworth (1892) опубликовал материалы о наличии в почечных нервах толстых мякотных волокон, которые, по его мнению, обладают чувствительной функцией.

Важность исследования проводящих путей иннервации внутренних органов заключается в том, что они не являются пассивным инструментом, а изменяются в процессе индивидуального развития. Эти изменения имеют количественный и качественный характер. Ранее мы сообщали о возрастной изменчивости миелоархитектоники почечных нервов (В. В. Иванов, 1970, 1971).

В настоящей работе приведены материалы, характеризующие видовые отличия в структуре нервных связей почки человека и экспериментальных животных — собак. Нас интересовал сравнительный анализ количественных показателей миелиновых проводников различных морфологических категорий у здоровых индивидуумов.

Материалом для исследования служили поперечные срезы нервно-сосудистых комплексов почек обеих сторон, окрашенные по методике Вейгерта-Паля, от 5 людей зрелого возраста и 8 взрослых собак. Под микроскопом с помощью окулярного микрометра подсчитывалось число нервов, мякотных волокон по категориям (толстые, средние, тонкие). Полученные морфометрические данные обрабатывались статистически: определялись средние величины, ошибки средней, относительное содержание разных типов нервов и мякотных волокон. Кроме того, для получения интегральных характеристик проводящих систем был применен информационный анализ. Вычислялись основные информационные характеристики: энтропия (H)-логарифмическая мера разнообразия множества, определяемая как количество

информации и избыточность (R), свидетельствующая о степени ограничения разнообразия.

Сначала рассмотрим материалы о структуре нервных сплетений почечных артерий — коллекторов нервных связей органа. На уровне средней трети почечной артерии в формировании ее сплетения участвует у зрелого человека справа от 45 до 77 (в среднем  $60 \pm 3$ ), слева от 45 до 87 (в среднем  $65 \pm 7$ ) нервов различного диаметра, у собак соответственно от 17 до 32 (в среднем  $24 \pm 3$ ) и слева от 18 до 36 (в среднем  $27 \pm 2$ ). У людей среди нервов было от 18 до 48 микроскопических (диаметр менее 70 мкм.). Среднее число таких стволиков справа составило  $36 \pm 3$ , слева —  $26 \pm 4$ . Среди почечных нервов собаки справа наблюдалось в каждом сплетении  $11 \pm 3$ , слева —  $14 \pm 2$  микроскопических нервов. В целом к левым почкам и человека, и животных направлялось несколько больше нервов чем к правым. Толщина периневрия достигала у отдельных нервов людей 20 микрон, собак — 18. Наиболее крупные нервы, как правило, удалены от почечных сосудов, в то же время микроскопические стволики непосредственно прилегают к стенке преимущественно артерии. Этот факт характерен и для нервов животных. Подавляющее большинство нервных стволиков включает мякотные проводники (Рис. 1). В среднем таких нервов у человека справа  $60 \pm 3$ , слева  $65 \pm 7$ , у животных эти показатели составили  $19 \pm 2$  и  $22 \pm 2$ . Остальные нервы представлены исключительно безмякотными проводниками.

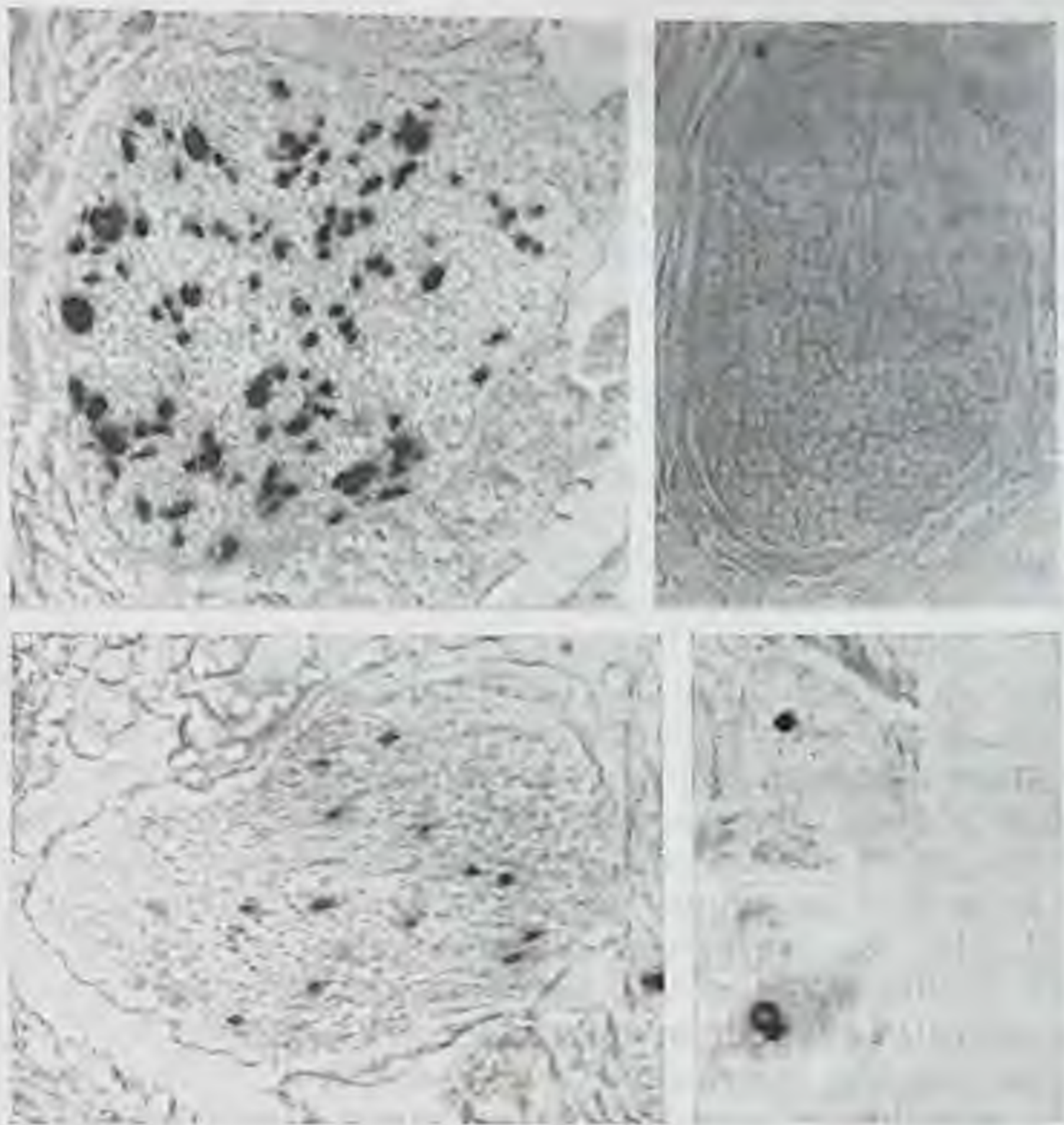
На поперечных срезах почечные нервы образованы обширными «полями просветления», занятыми безмякотными проводниками. Именно они и формируют главную массу проводящих путей. Среди мякотных волокон численное преимущество составляют проводники малого диаметра. Так при среднем количестве всех мякотных волокон у человека справа  $537 \pm 51$  и слева  $959 \pm 139$  на долю тонких приходится справа  $409 \pm 58$ , слева  $778 \pm 124$ , что составляет соответственно 76,8% и 81,7%. У собаки также громадное большинство составляют проводники малого калибра: справа их среднее количество  $143 \pm 22$ , слева  $188 \pm 31$ , что соответствует 82,7% и 89,0% от общего абсолютного числа волокон.

Средних миелиновых волокон (4—6,9 мкм.) справа было  $98 \pm 21$ , слева  $137 \pm 31$  (соответственно 18,1% и 15,1% к общей массе мякотных проводников). У животных количество средних по калибру волокон значительно меньше и составило справа  $14 \pm 4$ , слева  $26 \pm 7$  (15,0% и 8,7%).

Наконец, в качестве редко встречающейся категории следует отметить мякотные волокна крупного диаметра, свыше 7 микрон. В правом почечном сплетении людей их насчитывалось  $29 \pm 12$ , в левом —  $31 \pm 7$  (5,1% и 3,2%), у собак эти показатели соответственно составили  $4 \pm 2$  и  $5 \pm 2$  (2,3% и 2,3%).

Следует подчеркнуть, что различные типы мякотных волокон





*Рис. 1.* Макроскопические и микроскопические почечные нервы. Толстые, средние и тонкие мякотные, безмякотные проводники. Вейгерт-Паль. Микрофото. Об. 40, ок. 5.

отличаются не только диаметром, но и толщиной миелинового покрытия. Толщина волокон зависит в значительной мере от степени развития миелиновой оболочки, а не от диаметра аксона. Так, волокна крупного калибра обладают наиболее выраженной миелиновой обкладкой. Толщина миелина у волокон крупного диаметра 2,8 мкм., среднего — 1,5 мкм. и тонкого — 0,7 микрона.

Материалы исследования свидетельствуют о принципиальном сходстве морфологической организации нервов почки человека и животных. В почечных сплетениях обоих видов отмечены макро- и микроскопические нервы, нервы, содержащие наряду с безмякотными мякотные проводники, а также макромикроскопические и микроскопические нервы, состоящие исключительно из безмякотных проводников. В нервах животных отмечаются те же категории мякотных волокон, а именно, толстые, средние и тонкие. Кроме того, отмечается асимметрия, выражающаяся не только в преобладании числа нервных стволиков в левых почечных сплетениях, но и в большем содержании миелиновых волокон в нер-

вах сплетений левых почечных артерий. В строении сплетений отмечаются значительные индивидуальные колебания, которые выражаются в разном содержании нервов и различных типов мякотных проводников у отдельных людей и отдельных животных. Вместе с тем, определяется более сложная организация сплетений и внутриствольной структуры нервов у человека по сравнению с животными. Это выражается в значительном преобладании у людей числа нервов, суммарного количества мякотных волокон и, что самое главное, в превосходящем абсолютном количестве филогенетически более молодых, быстропроводящих средних и толстых миелиновых проводников.

Анализ информационных показателей, как интегральных характеристик проводящих систем нервов, выявил некоторые видовые различия. Величина энтропии, рассчитанная по группам миелиновых проводников, правого почечного сплетения людей составляет 0,9578, а левого — 0,8089. Разница показателей указывает на большее относительное разнообразие форм миелиновых волокон в нервах правого сплетения, тогда как в левом сплетении при абсолютном преобладании суммарного числа волокон всех типов, доля тонких проводников больше чем справа. У животных величина энтропии правого сплетения равна 0,7623, а левого — 0,5813. Ассиметрия объясняется теми же факторами, что у людей. Меньшая величина энтропии соответствующих сплетений у животных зависит от преобладания в нервах собак тонких мякотных волокон и меньшей доли средних и толстых проводников, т. е. меньшего разнообразия функциональных форм.

Показатель избыточности для нервов правого почечного сплетения людей составил 39,6%, а левого — 49,0%. У животных соответствующие показатели справа были 52,0%, слева 70,3%. Как видно, эти величины характеризуют сходную асимметрию у людей и животных. Вместе с тем, более разнообразный характер нервных проводников людей определяет систему нервных связей почек как более подвижную, а у животных она отличается большей надежностью передачи информации, но также и тенденцией к однородности содержания сообщений.

Принципиальное сходство в анатомической конструкции почечных сплетений, а также в характере миелинового компонента, формирующего нервы людей и собак указывает на аналогию функциональных механизмов нервной регуляции органа. Ранее нами была показана прямая коррелятивная зависимость между числом всех миелиновых волокон, числом тонких проводников и диаметром почечной артерии. Что касается мякотных волокон большого и среднего диаметра, представляющих афферентную спинальную иннервацию, то их абсолютное и относительное содержание у людей больше, чем у животных. Это существенное отличие указывает на более полные связи почки человека с ЦНС посредством высокодифференцированных быстропроводящих коммуникаций.

# СТРУКТУРНЫЙ АНАЛИЗ НЕРВНЫХ СПЛЕТЕНИЙ МОЗГОВЫХ АРТЕРИЙ ЧЕЛОВЕКА

В. В. КРОШКИН

Строение нервного аппарата артерий головного мозга давно привлекало исследователей. Работами Г. Ф. Иванова (1953), А. А. Бесстугиной (1962, 1966), И. С. Ерхова (1960), Л. И. Беленко (1962), Т. В. Довбыша (1970), В. Т. Жици (1971), В. В. Куприянова, В. Т. Жици (1975) и др., установлено, что артерии головного мозга обладают соответствующим нервным аппаратом, который состоит из нервных стволиков различной толщины, нервных пучков и одиночно идущих мягкотных и безмякотных волокон. В стенке церебральных артерий выявлены многочисленные нейро-тканевые окончания различной морфологической структуры с определённой системной принадлежностью.

Расшифровка закономерностей развития периадвентициальных сплетений, изучение внутриствольного строения нервов церебральных артерий явится важным шагом на пути к пониманию регуляции процессов внутричерепной гемодинамики.

Целью нашей работы явилось детальное изучение миелоархитектоники нервов, входящих в состав периадвентициальных сплетений артерий головного мозга человека.

Материалом послужили нервно-сосудистые комплексы передней, средней и задней мозговых артерий, взятые с обеих сторон у 10 новорождённых и 10 зрелых людей. Серии поперечных срезов комплексов окрашивались по методике Вейгерта-Паля. На гистологических препаратах производилось измерение метрических параметров сосудов и нервов, подсчитывалось количество мягкотных волокон как в нервах, так и в адвентициальном слое артерий. Числовые данные обрабатывались методиками биологической статистики.

Полученные материалы приведены в таблице 1. Числовые показатели выражены средней величиной  $\bar{X}$ .

В числителе — показатели зрелого человека; знаменателе — показатели новорожденного человека.

Диаметры передней, средней и задней мозговых артерий людей зрелого возраста более чем в 2 раза превышают размер сосудов новорожденных. Наибольшим диаметром обладают средние церебральные артерии, что говорит о более обширном бассейне кровоснабжения данной артерии как у новорожденных, так и у взрослых людей.

В сплетениях артерий головного мозга человека обнаружена многочисленная группа нервов, имеющих диаметр менее 70,0 мкм. Микроскопические нервы ранее описывались в работах Г. В. Сто-

Таблица 1

Показатели	Передняя мозговая артерия		Средняя мозговая артерия		Задняя мозговая артерия	
	справа	слева	справа	слева	справа	слева
Диаметр артерии (мкм)	1179,0	1137,0	1593,0	1822,0	1200,0	1142,0
	486,8	532,0	491,0	710,6	411,6	472,0
Количество нервов	6,2	7,2	9,1	13,9	8,5	6,7
	4,6	3,0	4,2	4,2	4,0	3,0
Диаметр нервов (мкм)	33,0	26,5	39,3	43,4	29,7	36,8
	21,4	16,8	25,9	21,9	18,9	17,6
Кол-во тонких миелиновых волокон	22,0	12,9	24,2	57,0	22,6	21,2
	5,2	6,8	5,6	10,0	6,0	5,0
Кол-во средних миелиновых волокон	1,4	0,5	2,3	3,8	2,3	0,8
	0	0	0	0	0	0
Кол-во толстых миелиновых волокон	0,5	0	0,4	0,3	0,8	0,7
	0	0	0	0	0	0
Общее количество волокон	23,9	13,4	39,1	60,0	24,6	22,7
	5,2	6,8	5,6	10,0	6,0	5,0
Кол-во миелиновых волокон в адвентици	5,3	3,8	8,5	7,7	5,3	6,1
	2,8	3,6	3,2	5,2	2,0	3,3

вичек (1962). Как видно из данных таблицы нервные стволы имели диаметр в среднем от 16,8 до 43,4 мкм т. е. основная масса нервов периадвентициальных сплетений имеет микроскопический характер (Рис. 1).

Наиболее многочисленным набором миелиновых волокон различных категорий располагают нервные сплетения средней

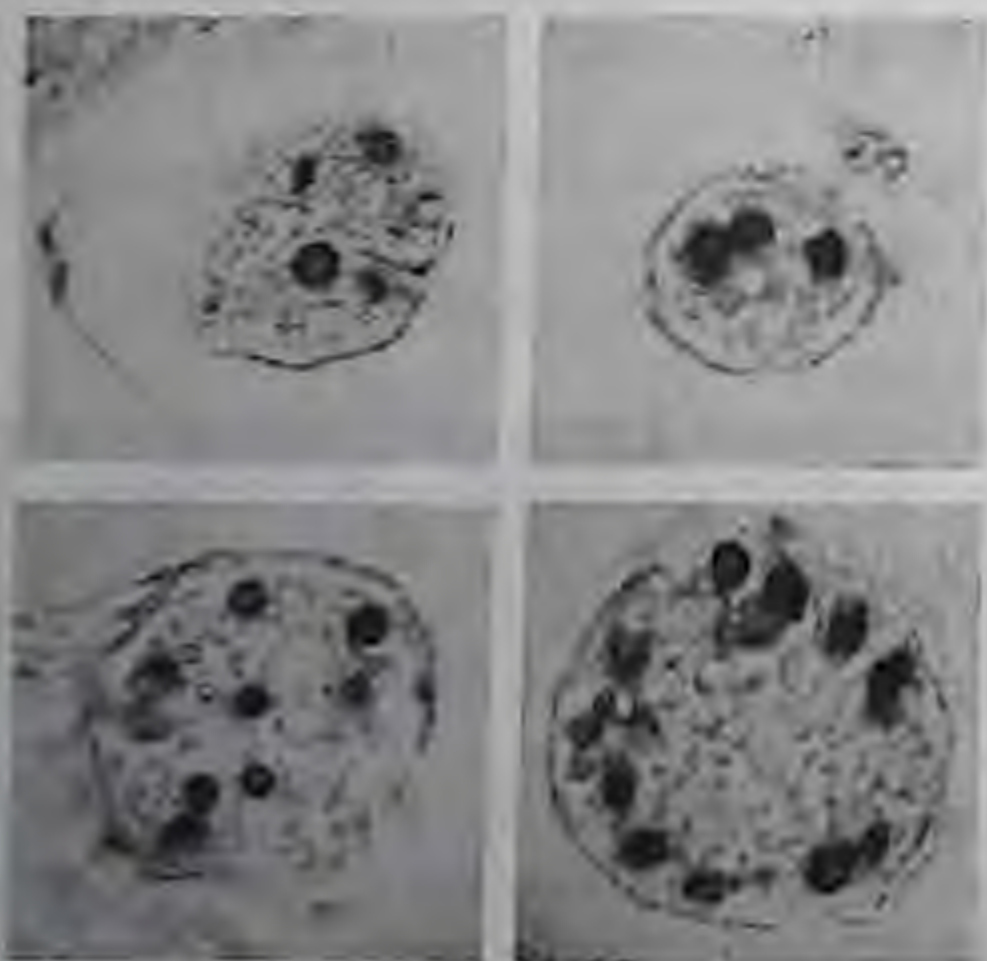


Рис. 1. Микроскопические нервы сплетений мозговых артерий. Вейгерт-Паль. Микрофото. Об. 40. Ок. 10.

мозговой артерии. В распределении нервных проводников средних церебральных артерий наблюдается преобладание числа артерий зрелого человека большее количество миелиновых проводников насчитывается справа, хотя число нервов в периадвен-людей не выявлено достоверной асимметрии в распределении нервных волокон передней и задней мозговых артерий.

У зрелых людей найдены проводники среднего и большого диаметра, которые не наблюдались у новорожденных. Число средних миелиновых волокон наибольшее в нервах средней мозговой артерии. Толстые миелиновые волокна единичны и встречаются не во всех случаях.

Выводы:

1. В постнатальном развитии наряду с увеличением диаметра мозговых артерий, число нервных стволиков их сплетений увеличивается с 3,0—4,6 у новорожденных до 6,2—13,9 у людей зрелого возраста.

2. Характерным является увеличение числа миелиновых волокон у зрелых людей их насчитывается в 1,9—6,9 раз больше, чем у новорожденных. Одновременно возрастает степень дифференцировки нервных проводников — у зрелых людей имеются средние и толстые мякотные волокна, которые не наблюдаются у новорожденных.

3. Средняя мозговая артерия обладает наиболее мощным аппаратом нервных связей.

# СРАВНИТЕЛЬНАЯ МИЕЛОАРХИТЕКТОНИКА НЕРВОВ ОБЩЕГО СОННОГО СПЛЕТЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ЛАБОРАТОРНЫХ ЖИВОТНЫХ

Л. С. СОЛОВЬЕВА

В работах Л. К. Корейши, 1923, А. Ю. Созон-Ярошевича, 1928, Н. К. Лысенкова, 1939, А. В. Вотрина, 1951, 1954, И. И. Новикова, 1958 г, Г. П. Олейник, 1964, и др. имеются материалы об анатомии перивазального нервного сплетения общих сонных артерий, полученные препарированием. Известна макро-микроскопическая структура сплетения и видимые источники его формирования. Большое внимание было уделено нейроморфологами исследованию терминального нервного аппарата в тканях сосудистой стенки. В результате подробно описаны различные виды чувствительных окончаний и в морфологическом эксперименте расшифрована их природа (F. de Castro, 1929, А. А. Смирнов, 1945, В. В. Куприянов и В. Т. Жица, 1975 и др.).

Вместе с тем, в специальной литературе отсутствуют материалы о микроструктуре нервов общего сонного сплетения, об участии в его формировании микроскопических нервов, которые, как известно, служат важным коллектором нервных проводников (Г. В. Стовичек, 1962, 1975, В. М. Никулин, 1969, В. В. Иванов, 1972, Ю. Г. Кирдянов, 1974, В. В. Садиков, 1975).

Знание детального строения как самого сплетения, так и образующих его нервных стволиков у лабораторных животных является важным условием создания моделей морфологических и физиологических экспериментов.

Задачей настоящей работы является количественный анализ компонентов общего сонного сплетения: нервных стволиков и миелиновых волокон в составе их проводящих путей у собак, кошек, кроликов, морских свинок. Материалом для работы послужили двусторонние сосудисто-нервные комплексы общей сонной артерии от 40 взрослых животных (10 животных каждого вида).

Для изучения взаимоотношений общей сонной артерии и ее нервов у лабораторных животных мы применили технику тотальных серийных поперечных срезов сосудисто-нервных комплексов. Срезы окрашивались по Вейгерту-Палю. Эта методика позволила учесть все, в том числе микроскопические нервы, а также выявить миелиновый компонент среди волокон нервных стволиков. На каждом окрашенном препарате через окуляр-микрометр производилось измерение и подсчет поперечника нервов и миелиновых волокон. Числовые данные обрабатывались методиками биологической статистики. В каждой группе животных определялись средняя арифметическая, квадратическое отклонение.

В таблице 1 приводятся результаты изучения анатомических закономерностей у разных животных.

Таблица 1

Вид животного	Сторона	Характеристика стволов в нервном сплетении			
		количество стволов в сплетении мин. — макс.	суммарное количество стволов в 10 комплекс.	суммарное ко- личество ми- кроскопич. стволов в 10 комплекс.	% содержан. микроскопич. стволов
Собака	прав.	17—27	218	186	85,9
	лев.	21—33	258	209	81,0
Кошка	прав.	12—19	153	133	86,9
	лев.	17—22	187	158	84,5
Кролик	прав.	7—11	96	78	81,3
	лев.	9—15	122	102	83,6
Морская свинка	прав.	8—10	91	79	86,8
	лев.	8—16	119	102	85,7

Как видно, общее сонное сплетение формируется значительным числом стволиков, гораздо большим чем ранее описывали в макро-микроскопическом поле видения. (А. А. Смирнов, 1951, А. Д. Христинч, 1960, Г. Ф. Мальков, 1961, В. Т. Жица, 1970 и др). Нервы образуют перивазальное сплетение, находятся в рыхлой соединительно-тканной клетчатке, иногда тесно прилегают или проходят в адвентиции. Отдельные тонкие стволики или одиночные миелиновые проводники наблюдаются в мышечном слое сосуда. В паравазальной клетчатке распределено большое число vasa vasorum, наиболее крупные из которых, в свою очередь, обладают собственным нервным аппаратом, состоящим из одиночных проводников или их групп, объединенных в тончайшие нервы. Крупные нервы сплетения сопровождаются артериальными и венозными сосудами.

Среди нервов общего сонного сплетения большинство относится к числу микроскопических. Примечательно, что при различии в абсолютной численности нервов всех метрических групп в сплетении у разных видов животных, доля микроскопических нервов у всех примерно одна и та же, что является свидетельством того, что микронервы в качестве компонентов сплетения подчинены определенным биологическим закономерностям. Из таблицы 1 видно также, что имеется асимметрия в количестве нервных стволиков правых и левых общих сонных сплетений: во всех случаях левая общая сонная артерия имеет в составе собственного сплетения больше нервных стволиков, чем правая. Выявлено, что в левых сплетениях относительно меньше микронервов, чем в правых.

Следующим разделом исследования было количественное изучение миелиновых проводников в составе как макро- так и

микроскопических нервов по трем группам волокон: тонкие (до 3,9 микрон), средние (от 4 до 6,9 микрон), толстые (свыше 7 микрон), (таблица 2).

Таблица 2

Вид животного		Собака	Кошка	Кролик	Морская свинка	
Общее число мякот. волок. у 10 животн.	пр. лев.	711 726	594 623	268 274	269 279	
	Тонкие вол.	абс. 633 $M \pm \sigma$ 60,6 ± 7,3 63,3 ± 12,1 % 85 87	пр. лев. пр. лев. пр. лев. 87	606 633 60,6 ± 7,3 63,3 ± 12,1 85 87	543 568 54,3 ± 7,5 56,8 ± 9,7 91 91	238 242 23,8 ± 8,6 24,2 ± 8,3 89 88
Средние вол.	абс.	84 72	27 28	21 21	4 4	
	$M \pm \sigma$	8,4 ± 3,3 7,2 ± 2,6	2,7 ± 1,4 2,8 ± 1,1	2,1 ± 2,3 2,1 ± 1,4	0,4 ± 0,5 0,4 ± 0,2	
Толстые вол.	абс.	21 21	24 27	9 11	— —	
	$M \pm \sigma$	2,1 ± 1,8 2,1 ± 1,6	2,4 ± 1,5 2,7 ± 1,6	0,9 ± 0,6 1,1 ± 1,1	— —	
	%	3 3	4 4	3 4	— —	

Как видно из данных таблицы, суммарное количество мякотных волокон в сплетениях убывает в ряду: собака — кошка — кролик — морская свинка. Вероятно, эта тенденция не может быть объяснена только отношением к весу животных, к массе органов бассейна общей сонной артерии, она зависит от видовых особенностей иннервации артерии. У всех животных в общих сонных нервах среди миелиновых волокон преобладают тонкие проводники, которые составляют: у собаки 85—87%, у кошки — 91%, у кролика — 88—89%, у морской свинки — 99%.

Число мякотных волокон среднего диаметра у собак составляло 10—12%, у кошек — 5%, у кролика — 8%, у морской свинки — 1%.

Проводников большого диаметра несколько больше было у кошек (4%) чем у собак (3%) и кроликов (3%). У морской свинки толстых волокон нет совершенно. Обращает на себя внимание факт преобладающего количества мякотных волокон всех типов

в первом сплетении левой общей сонной артерии по сравнению с правой. В этом проявляется асимметрия иннервационных связей.

У всех видов животных отмечаются значительные колебания в индивидуальном плане. Так, число тонких мякотных волокон

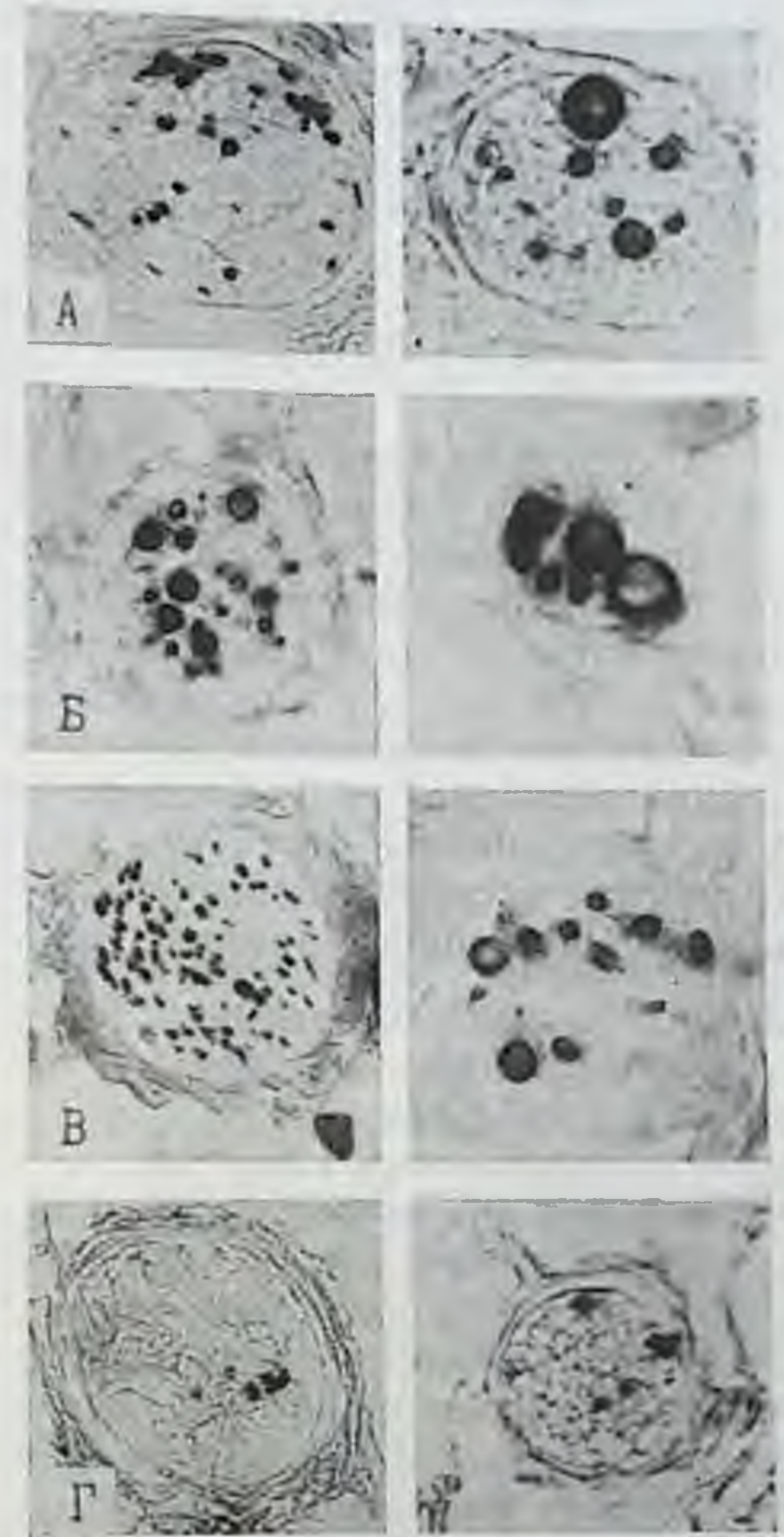


Рис. 1. Общие сонные нервы собаки (А), кошки (Б), кролика (В), морской свинки (Г). Вейгерт-Паль. Микрофото. Об. 20, ок. 7.

во всех стволиках сплетения у собак может быть от 27 до 110, у кошек — от 19 до 67, у кроликов от 11 до 42, у морских свинок — от 10 до 38.

В результате исследования определились черты видовых различий и морфологического сходства в структурной организации нервных связей общей сонной артерии.

Общей особенностью является большая сложность анатомического строения сплетения, которая зависит от наличия микроскопических нервов. В проводящих системах иннервации сосуда

преобладают безмякотные и тонкие мякотные волокна. У всех видов животных структура сплетений отличается индивидуальной изменчивостью, но характерна асимметрией, которая определяется преобладанием числа нервов и содержанием в них миелиновых волокон всех категорий в сплетениях левой артерии.

У всех животных микроскопические нервы выполняют значительную роль в обеспечении иннервационных связей сосуда. В этих нервах собак содержится 54—57% мякотных волокон всех типов от их общего числа во всех без исключения стволиках общего сонного сплетения; у кошек соответствующий показатель равен 34—36%, у кроликов — 36—38%, у морских свинок — 33—43%. Эти данные характеризуют микронервы в качестве важных каналов нервных связей, показывают необходимость их исследования для верной и всесторонней оценки механизмов иннервации органов.

Абсолютное количество миелиновых волокон в нервах сплетения различно у всех видов животных и соответствует месту последних в сравнительном ряду млекопитающих. У собак и кошек больше высокодифференцированных проводников среднего и большого калибра. У кроликов эти волокна наблюдаются в меньшем количестве, а у морских свинок толстые волокна отсутствуют. Видовые особенности структуры общих сонных нервов иллюстрирует рисунок № 1. Следующим этапом сравнительно-анатомического анализа структуры нервных связей предполагается системная паспортизация проводников, обеспечивающих нервные связи общей сонной артерии лабораторных животных.



# ДИНАМИКА ВОЗРАСТНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ АРХИТЕКТониКИ ПАРАВАЗАЛЬНЫХ НЕРВОВ ОБЩЕЙ СОННОЙ АРТЕРИИ ЧЕЛОВЕКА

И. Г. БАБАНОВА

Детальное исследование анатомического субстрата нервных связей общей сонной артерии предпринято нами в связи с тем, что материалы имеющиеся в специальной литературе, ограничены и не раскрывают во всей полноте подлинную сложность отношений. Нервное сплетение общей сонной артерии до сих пор изучалось методикой макро-микроскопического препарирования (А. В. Вотрин, 1954; Г. Ф. Мальков, 1961; Г. П. Олейник, 1964 и др.). Авторы указывают, что сплетение этого важного сосуда образовано четырьмя нервами. Примененная техника не позволила учесть микроскопических стволиков, которые, как известно (В. М. Никулин, 1969; В. В. Иванов, 1972; Ю. Г. Кирдянов, 1974; В. В. Садиков, 1975), имеют большое значение в качестве анатомического компонента сплетения и канала нервных связей органов.

Перед нами стояла задача на тотальных поперечных срезах сосудисто-нервного комплекса изучить строение и изменения сплетения общей сонной артерии у людей в процессе постнатального развития. Далее предполагалось выяснить динамику возрастной изменчивости миелинового компонента в общих сонных нервах. Материалом послужили двусторонние комплексы от новорожденных (12), детей до 1 года (12), зрелых (12) и старых (12) людей. Серийные срезы в средней трети артерии и ее нервов окрашивались по Вейгерту-Палю. На гистограммах измерялись поперечники артерий, подсчитывалось число тонких, средних, толстых мякотных волокон. Абсолютные числовые данные обрабатывались при помощи вариационно-статистических методик. Применение техники изготовления гистограмм позволило получить оригинальные материалы по всем разделам исследования.

Интересно проследить изменение с возрастом количества нервных стволов сплетения общей сонной артерии. У новорожденных число нервных стволов сплетения составляет ( $M \pm m$ )  $22,7 \pm 1,9$  ( $27,2 \pm 2,0$ )\*, у детей до 1 года этот показатель возрастает до  $23,8 \pm 1,9$  ( $27,3 \pm 3,3$ ); у зрелых людей достигает максимума —  $42,2 \pm 3,7$  ( $42,8 \pm 4,9$ ); в пожилом возрасте уменьшается —  $32,8 \pm 2,7$  ( $33,0 \pm 1,1$ ). Сплетение формируется в основном микро-нервами, имеющими в диаметре менее 70 мкм. В процессе инди-

\* Здесь и далее первыми приводятся цифровые данные правого сплетения, в скобках — левого.

видуального развития организма растет абсолютное количество микронервов — у новорожденных их насчитывается  $20,0 \pm 1,0$  ( $25,0 \pm 1,5$ ), у детей до 1 года —  $20,0 \pm 2,7$  ( $22,5 \pm 3,2$ ), у людей зрелого возраста —  $35,0 \pm 7,1$  ( $38,0 \pm 3,4$ ); у пожилых людей меньше, чем у зрелых —  $28,2 \pm 2,5$  ( $27,5 \pm 1,2$ ). Наблюдается относительное уменьшение доли микронервов в общей сумме нервов сплетения к зрелому возрасту по сравнению с новорожденными. У новорожденных микронервы в сплетении составляют 88,2% (91,9%), у детей до 1 года — 84,0% (82,7%), у зрелых людей — 82,9% (90,0%), у пожилых их доля возрастает — 86,0% (83,3%). Макро-микроскопические нервы общего сонного сплетения увеличивают свою абсолютную численность на протяжении от новорожденности до зрелого возраста людей. Одновременно их удельное содержание растет: если у новорожденных они составляют 11,8% (8,1%), всех нервов, у детей до 1 года уже 16,0% (17,3%); у зрелых людей — 17,1% (10,0%). Доля макро-микроскопических стволиков у старых людей снижается — 14,0% (16,7%). Очевидно, часть микронервов в процессе индивидуального развития увеличивает свой диаметр и переходит в категорию макро-микроскопических объектов, что отражает процессы созревания нерва, как органа. Ведущим фактором в этом превращении является морфо-функциональная дифференцировка нервных проводников.

Изучение миеоархитектоники нервов сплетения общей сонной артерии позволило получить данные, свидетельствующие о выраженных возрастных изменениях количественных показателей миелиновых волокон, наряду с преобразованием их качественного состава (рис. 1).

Таблица 1

Возрастные группы	Всего миелиновых волокон в сплет. М	В том числе					
		тонкие		средние		толстые	
		М	%	М	%	М	%
новорожденные	$\frac{126,0^*}{138,7}$	$\frac{102,0}{114,7}$	$\frac{81,0}{86,7}$	$\frac{17,7}{18,6}$	$\frac{14,0}{13,4}$	$\frac{6,3}{6,8}$	$\frac{5,0}{4,9}$
	$\frac{333,6}{344,8}$	$\frac{292,7}{305,5}$	$\frac{84,5}{86,1}$	$\frac{33,5}{35,0}$	$\frac{10,0}{10,2}$	$\frac{8,5}{12,7}$	$\frac{5,5}{3,7}$
зрелые люди	$\frac{722,5}{773,2}$	$\frac{507,7}{526,7}$	$\frac{70,2}{70,1}$	$\frac{133,7}{136,5}$	$\frac{18,5}{17,7}$	$\frac{82,0}{94,2}$	$\frac{11,3}{12,2}$
	$\frac{466,3}{486,8}$	$\frac{329,2}{368,8}$	$\frac{68,5}{75,1}$	$\frac{89,7}{79,5}$	$\frac{19,2}{16,3}$	$\frac{57,2}{41,8}$	$\frac{12,3}{8,6}$

\* В числителе показатели правого сплетения, в знаменателе — левого.

Как видно из сводных материалов таблицы 1, в индивидуальном развитии растет суммарное число миелиновых волокон, найденных во всех без исключения общих сонных нервах. У людей зрелого возраста эти величины достигают максимального значения, а у пожилых и старых заметно сокращаются. В нервах мякотным волокнам малого диаметра принадлежит большинство.

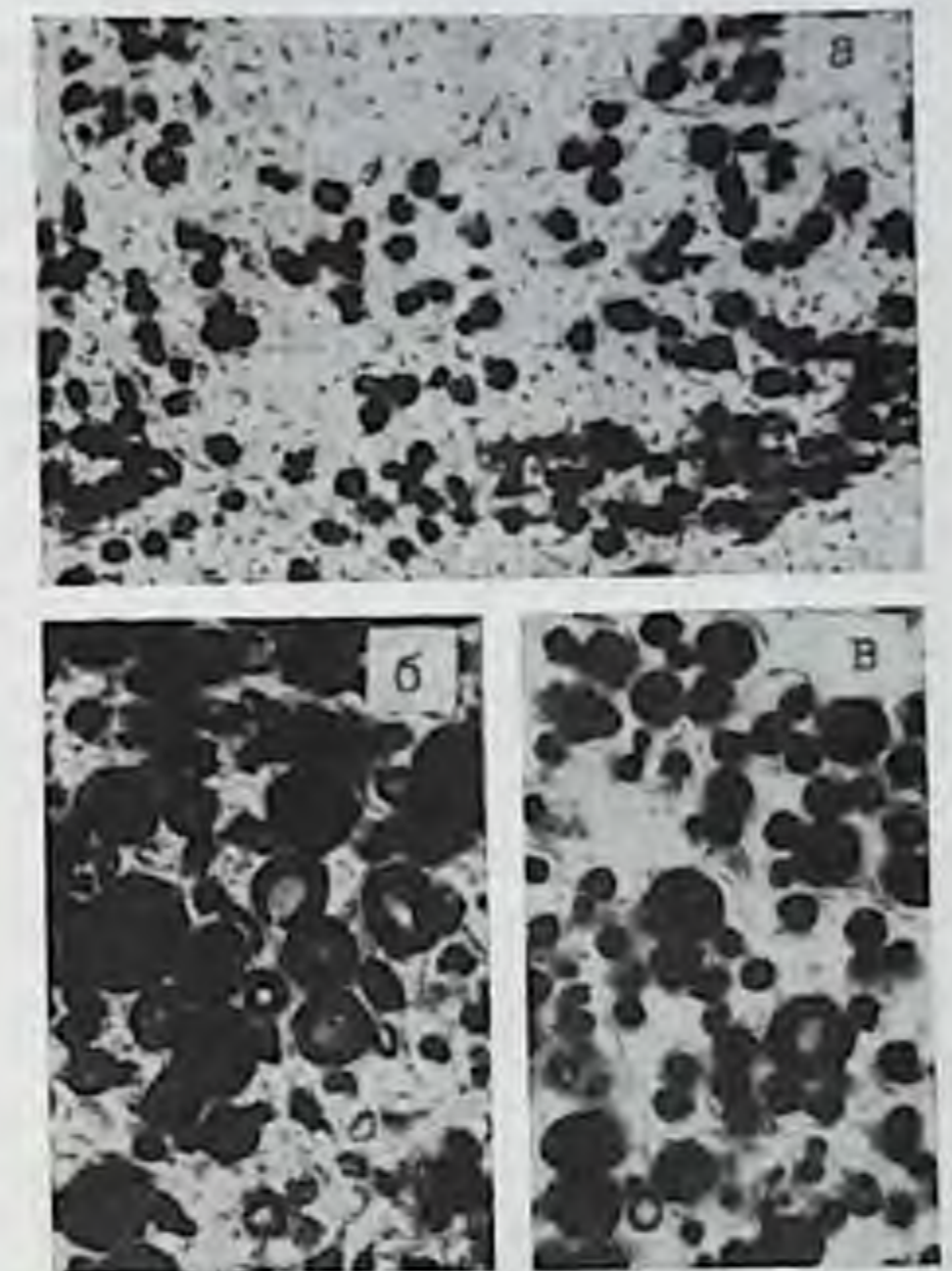


Рис. 1. Макро-микроскопические нервы сплетения общей сонной артерии новорожденного (а), зрелого (б) и пожилого (в) человека. Вейгерт-Паль. Микротофо. Об. 40, ок. 10.

Их количество у зрелых людей увеличивается почти в 5 раз по сравнению с новорожденными, а доля снижается с 81—86% до 70%. Уменьшение относительного содержания этой категории проводников связано с интенсивной дифференцировкой средних и толстых мякотных волокон, число которых к периоду зрелости человека абсолютно возрастает в десятки раз, что соответственно приводит к росту их долевого участия в нервных связях. У пожилых и старых людей при сокращении общей численности мякотных волокон более всего убывают средние и толстые проводники.

Для определения обобщенных характеристик проводниковых систем общих сонных нервов рассчитывались информационные показатели — энтропия (H) и избыточность (R%) по трем категориям волокон (тонкие, средние, толстые). Показатели энтропии дают возможность сопоставить различные системы по степени их упорядоченности. Избыточность является долей информации, содержащейся в сообщении, которая не вносит нового, а обеспечивает надежность передачи. Выявлено, что показатели энтропии к зрелому возрасту растут: у новорожденного  $H=0,8594$  (0,7801);

у зрелых людей этот показатель достигает 1,1642 (1,1718). Параллельно изменяется показатель избыточности — у новорожденных он составляет 45,8% (50,8%), у людей зрелого возраста избыточность минимальная — 26,5% (26,1%).

На основании наших материалов можно сделать вывод, что проводящие пути меняют свои функциональные характеристики, что субстрат иннервационных связей общей сонной артерии претерпевает в онтогенезе три основных этапа. На первом этапе наблюдается увеличение числа мякотных проводников, что, несомненно, отражает процессы специфической гистотипической дифференцировки нейронов в центрах, иннервирующих сосуд. Второй этап характеризуется относительной стабилизацией центров иннервации. На третьем этапе происходит инволюция нейронов, что приводит к дегенерации и рассасыванию нервных проводников, причем у лиц пожилого возраста резко уменьшается число наиболее дифференцированных волокон — большого и среднего калибра.

# НОВЫЕ ДАННЫЕ О СТРУКТУРЕ БЕДРЕННОГО НЕРВНОГО СПЛЕТЕНИЯ

В. В. САДИКОВ

Выполнение задачи исследования в значительной мере зависит от соответствия применяемых методик. В этой работе ставилась у людей и собак зрелого возраста расшифровать анатомическое строение нервного сплетения бедренной артерии с учетом всех без исключения нервов, его формирующих. Имелось в виду изучить не только макромикроскопические стволы, но также и микроскопические нервы, которые, как известно (Г. В. Стовпчек, 1962), являются неотъемлемым компонентом в структуре нервных связей.

В соответствии с указанной задачей, была избрана техника приготовления тотальных поперечных срезов бедренной артерии с паравазальной клетчаткой в области ее средней трети. Серийные срезы сосудисто-нервного комплекса окрашивались по Вейгерту-Палю.

На гистограммах сохранялись натуральные топографоанатомические отношения между сосудом и нервами, его окружающими. В каждой серии срезов при помощи окулярного микрометра МОВ-1-15 измерялись поперечники сосуда и нервов. Таким образом, представилась возможность получить количественные показатели, характеризующие определенные компоненты нервно-сосудистого комплекса. Материалом послужили 20 серий препаратов людей и 20 серий — экспериментальных животных (собак), поровну с правой и левой сторон.

У людей в сплетении бедренной артерии насчитывается в среднем 41—44 нервных стволика. По данным предшествующих авторов, использовавших технику макро-микроскопического препарирования, нервное сплетение этой крупной магистрали образовано 1—7 стволиками (М. И. Перельман, 1946; О. С. Семенова, 1946; М. С. Грачева, 1951; Б. А. Орлова, 1954; А. Ф. Блинов, 1960; Э. Я. Мироненко, 1969; О. В. Пронин и Е. И. Зайцев, 1972). Как видно, различие в оценке сложности конструкции сплетения велико. Это расхождение связано с тем, что мы имели возможность учесть не только макро-микроскопические, но также и микроскопические нервы, которые ранее не попадали в поле зрения анатомов.

На долю микроскопических нервов в сплетении бедренной артерии людей зрелого возраста приходится в среднем 39,0% справа и 38,6% слева от всей массы нервов данного сплетения. Интересно отметить, что в составе микроскопических нервов наблюдалось 3,0—3,4% мягкотных волокон от их суммы, определенной во всех нервах сплетения.

У взрослых собак сплетение составляет в среднем 8,3—7,9 нервных стволов, среди которых в среднем 37,5% справа и 25,5% слева имеют микроскопический диаметр и содержат 3,5—1,8% мягкотных волокон.

Индивидуальные колебания числа нервных стволиков сплетения у людей находятся в пределах от 37 до 53 справа и от 36 до 49 слева, у собак — от 3 до 14 справа и от 4 до 11 слева.

Наблюдается асимметрия в количестве нервов сплетения. Как правило, левое бедренное сплетение образуется несколько большим числом нервных стволов, чем правое. Общая сумма нервов, найденных в правых сплетениях на всех препаратах людей составила 413, а в левых сплетениях 435. У животных оказались обратные отношения: сумма нервов в правых сплетениях — 92, а в левых сплетениях — 79.

Учет всех без исключения нервов окружающих бедренную артерию позволил установить закономерность распределения нервов относительно поверхности сосуда (рис. 1). Можно заметить, что наибольшее число нервов концентрируется на поверхностях переднего и латерального квадрантов артерии. Число нервов заметно меньше в области медиального и заднего квадрантов. Этот факт подтверждается анализом числовых данных. Оказалось, что в области переднего квадранта левой артерии на разных препаратах наблюдалось от 10—21 ( $14,7 \pm 1,2$ ) нервов различного диаметра, а правой артерии — от 7—20 ( $14,7 \pm 1,3$ ). В области латерального квадранта слева от 8—21 ( $12,5 \pm 1,4$ ) нерва; справа от 9—10 ( $12,6 \pm 0,8$ ). Меньше нервов разного диаметра находилось на поверхности заднего квадранта: слева от 5—13 ( $8,1 \pm 0,5$ ), справа от 2—9 ( $5,2 \pm 0,7$ ) и медиального квадранта слева — 3—10 ( $6,6 \pm 0,8$ ), справа 2—13 ( $7,0 \pm 1,0$ ).

Рисунок 2 иллюстрирует обобщенные картины топографоанатомических отношений нервов и бедренных артерий, полученные на основе исследования 10 нервно-сосудистых комплексов взрослых собак.

Здесь также хорошо заметно, что концентрация нервных стволиков разного диаметра происходит преимущественно на поверхностях латерального и переднего квадрантов средней трети бедренной артерии. Числовые данные, приведенные ниже, подтверждают этот факт.

В области переднего квадранта левой бедренной артерии на разных гистотопограммах наблюдалось от 0 до 6 ( $2,4 \pm 0,5$ ) нервов различного диаметра, а правой — от 0 до 4 ( $1,3 \pm 0,3$ ). В области латерального квадранта артерии слева находилось от 1 до 5 ( $3,1 \pm 0,4$ ), справа от 2 до 7 ( $4,1 \pm 0,3$ ) нервов различного диаметра. К заднему квадранту артерии относится от 0 до 4 ( $1,6 \pm 0,3$ ) нервов слева, а справа от 0 до 2 ( $0,6 \pm 0,2$ ) нервов. К медиальному квадранту артерии слева прилежит от 0 до 2 ( $0,3 \pm 0,2$ ), а слева также от 0 до 2 ( $0,6 \pm 0,2$ ).

В сравнительно анатомическом плане приведенные материа-



Рис. 1. Схема топографо-анатомических отношений нервов макромикроскопического (незаштрихованные кружки) и микроскопического (заштрихованные кружки) диаметров с бедренной артерией. Суммарные данные 10 препаратов. Человек взрослый. 1 — левая конечность; 2 — правая конечность. а — передний квадрант; б — латеральный квадрант; в — задний квадрант; г — медиальный квадрант.

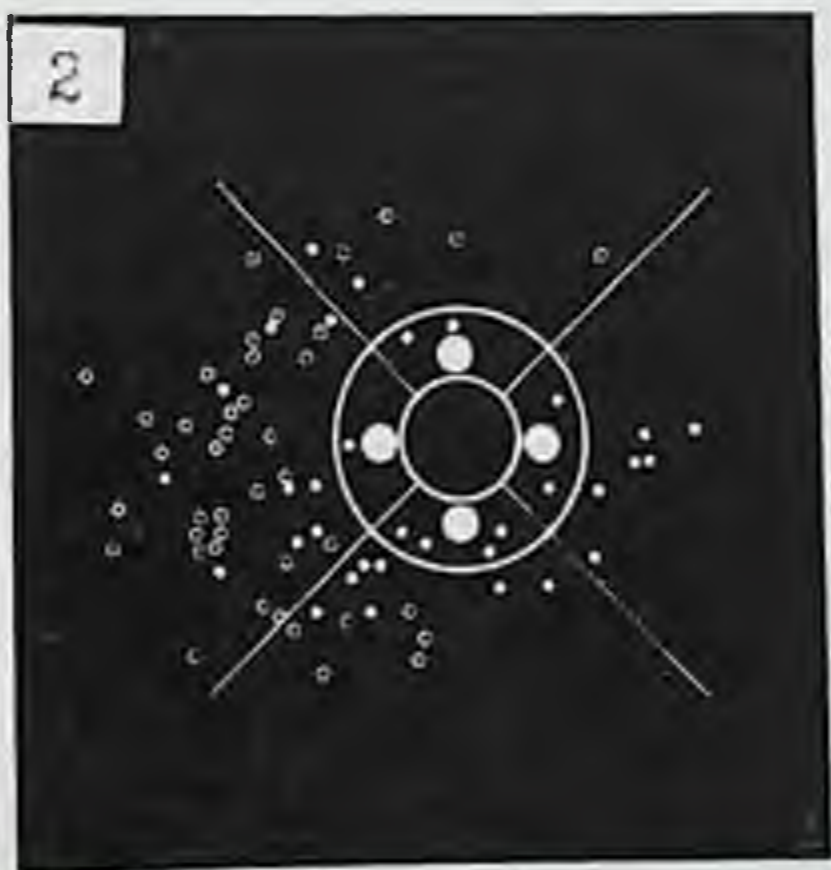


Рис. 2. Схема топографо-анатомических отношений нервов макро-микроскопического (незаштрихованные кружки) и микроскопического (заштрихованные кружки) диаметров с бедренной артерией. Суммарные данные 10 препаратов. Собака зрелая. 1 — левая конечность; 2 — правая конечность. а — передний квадрант; б — латеральный квадрант; в — задний квадрант; г — медиальный квадрант.

лы показывают, что бедренные артерии человека сопровождаются значительно большим числом нервов, чем артерии экспериментальных животных, во всем сплетении левой артерии человека может насчитываться в среднем 44 нервных стволика разного диаметра, а правого 41.

У животных левую бедренную артерию сопровождает в среднем 7 нервов различного диаметра, а правую — 9. Таким образом, число нервов бедренной артерии у человека почти в 5 раз больше, чем у животных.

Наряду с этим выявилось сходство в том, что основная масса нервных стволиков как у человека, так и у животных, концентрируется преимущественно на поверхности латерального и переднего квадрантов бедренной артерии и справа, и слева. Медиальный и задний квадранты сосуда покрываются значительно меньшим числом нервов, у животных эта особенность еще более заметна, т. к. в отдельных случаях на задней и медиальной поверхностях (изредка даже на передней поверхности) бедренной артерии не наблюдалось ни одного нервного стволика.

Указанные особенности топографоанатомических отношений нервов и бедренных артерий указывают наиболее щадящие оперативные подходы к стенке сосудов. У людей таким подходом оказывается медиально-задний доступ, у собак — медиально-задний и в меньшей мере — передний.

# ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ СПОСОБОВ ЗАБОЯ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ЖИВОТНЫХ НА СОСТОЯНИЕ МЕЖНЕЙРОНАЛЬНЫХ СИНАПСОВ

Л. В. БЕЛЯЕВ

Нейрогистологам в ряде случаев приходится исследовать в эксперименте межнейрональные синапсы — структуры, которые довольно быстро реагируют на различные раздражители, что обусловлено самими физиологическими особенностями нервной системы. При этом также быстро изменяется и морфологическая картина синапсов, отражающая характер их реактивного состояния. Следовательно, очень важно исключить из опыта факторы, оказывающиеся дополнительными нежелательными раздражителями для синаптических структур. Однако выполнить это требование удастся не всегда. Так в морфологическом эксперименте практически невозможно избежать воздействия на нервную систему способов, которые используются для забоя подопытных животных. Поэтому перед нейроморфологами встает методически очень важный вопрос о выборе такого способа забоя животных, побочные действия которого были бы минимальны или совсем отсутствовали. Специальных работ, в которых можно было бы получить необходимые сведения по этому вопросу, мы не встретили. Более того: в морфологических исследованиях иногда даже отсутствуют контрольные наблюдения, подтверждающие объективность выводов из проведенных опытов.

В настоящей работе приводятся материалы предварительных наблюдений над состоянием межнейрональных синапсов в зависимости от примененного способа забоя экспериментальных животных. Для критической оценки нами были выбраны три способа, которые оказываются достаточно доступными, простыми и гуманными: введение листенона (группа миорелаксаторов), эфир в виде наркоза и декапитация. Обязательно нужно было взять несколько разных по характеру действия на организм способов забоя животных. Только при такой взаимной проверке можно дать оценку каждого способа и определить перспективу его применения. Наблюдения проводились на взрослых собаках, в каждую группу наблюдений входило пять животных. Через 20—60 минут после смерти животного брались пара- и превертебральные симпатические ганглии. Все они раскладывались на серии срезов толщиной 60 мкм. Все срезы импрегнировались азотнокислым серебром по Бильшовскому-Грос. На препаратах подсчитывались синаптические образования, которые отличались характерной структурой. Результаты подсчета синаптических



образований в зависимости от способа забоя животного приводятся в таблице 1.

Таблица 1

Метод забоя	№ наблюдений	Вегетативные узлы					каудальный брыжеечный
		солнечное сплетение			пограничные стволы		
		кран. брыж.	чревной	добав.	прав.	левый	
Листенон	1	73	6	—			5
	2	29	12	—			17
	3	0	285	39			92
	4	11	14	9			201
	5	2	1	—			7
Эфир	1	3	2	—	0	0	0
	2	9	4	—	2	2	18
	3	0	0	0	0	1	5
	4	10	4	—	0	0	3
	5	6	0	0	0	0	0
Декапитация	1	1	0	—	0	1	7
	2	0	0	—	0	2	1
	3	2	0	—	0	0	0
	4	0	0	—	0	0	1
	5	3	0	—	0	0	11

Во всех случаях учитывались те межнейрональные синапсы, в которых преганглионарное волокно имеет на конце сильно импрегнированное шаровидное или булавовидное утолщение. При этом нервная клетка обычно аргентофобна (рис. 1). В ряде случаев в процессе импрегнации выявлялись как нейроны, так и пресинаптические формации (рис. 2). Нередко наблюдалась перифибриллярная зона на границе нейрона и окончания преганглионарного волокна. По-видимому, часть синапсов является аксодендритическими, как об этом можно судить по взаимоотношениям нервных элементов. Во всех этих наблюдениях пресинаптические структуры имели явные признаки реактивных изменений, которые проявлялись в повышенной аргентофилии, гипертрофии. Как известно, эти феномены могут возникнуть в результате раздражения. Они имеют обратимый характер, если не связаны с перерывом преганглионарного волокна (В. Н. Майоров, 1969; W. Kirsche, 1955 и др.).

Неоднозначность морфологической картины межнейрональных синапсов вегетативных узлов говорит за то, что у части их реактивные изменения вызваны воздействием того или иного способа забоя животного. Реактивные изменения другой части синапсов, видимо, явились результатом воздействия каких-то



*Рис. 1.* Каудальный брыжеечный узел (листенон, эфир, декапитация). Окончания преганглионарных волокон на фоне аргентофобных нейронов. Бильшовский-Грос. Микрофото, об. 40, ок. 7.

*Рис. 2.* Краниальный брыжеечный узел (листенон). Аксосоматический синапс. Аргентофилия нейрона и окончания преганглионарного волокна. Бильшевский-Грос. Микрофото, об. 40, ок. 7.

факторов, возникших в организме клинически здорового животного, или являются проявлением естественной инволюции нейронов. Критическое сопоставление различных способов забоя животных как раз и позволяет считать такое предположение очень вероятным. Отсюда следует вывод, что в практической действительности, т. е. в условиях опыта, это обстоятельство придется иметь в виду.

Сравнительная количественная характеристика синаптических образований, приведенная в таблице 1, показывает, что некоторые способы забоя подопытных животных вызывают быстро развивающиеся изменения большого числа наблюдаемых структур. Таким способом из трех, подвергнутых проверке в данной работе, является листенон, который воздействует на холинореактивные системы. Вместе с тем, удалось установить, что при использовании других приемов, вызывающих смерть животных, резких изменений нервных образований не происходит. Это создает благоприятную перспективу для объективного учета реактивных изменений синапсов, что очень важно, когда речь идет о количественных показателях, на основе которых будут строиться выводы.

# ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДА ОДНОФАКТОРНОГО ДИСПЕРСИОННОГО АНАЛИЗА ПРИ ИЗУЧЕНИИ ВНУТРИСТВОЛЬНОГО СТРОЕНИЯ НЕРВОВ

В. В. КРОШКИН

Дисперсионный или вариансный анализ представляет собой в настоящее время самостоятельную и важную главу биологической статистики. Он позволяет оценивать значимость влияния отдельных факторов, а также их относительную роль в общей изменчивости. Как и в других случаях статистического анализа при дисперсионном анализе следует исходить из первоначально принимаемой нулевой гипотезы, а именно: что данный фактор  $A$  не влияет. Если правильна нулевая гипотеза, дисперсия  $A$  должна быть равна нулю, т. е. вся вариация сводится только к влиянию случайных факторов.

Теоретические предпосылки и формулы расчёта способом вариационного анализа приведены в статистических справочниках (П. Ф. Рокицкий, 1973; Г. Г. Автандилов, 1973; З. Павловский, 1967 и др.).

Целью нашей работы явилось изучение возможности применения дисперсионного анализа при определении зависимости реальной внутривольной структуры перивазальных нервов от бассейнов соответствующих артерий головного мозга.

Материалом исследования послужили передняя, средняя и задняя церебральные артерии 10 новорождённых щенков. Серии поперечных срезов нервно-сосудистых комплексов окрашивались по методике Вейгерта-Паля. Подсчёт мякотных волокон в нервах и адвентициальном слое артерий производился на препаратах с использованием окулярмикрометра.

В нервных сплетениях артерий головного мозга щенков были обнаружены только тонкие мякотные проводники диаметром менее 3,9 мкм. Мы поставили перед собой задачу выяснить как влияет бассейн кровоснабжения передней, средней и задней мозговых артерий щенков на количество тонких миелиновых волокон в периадвентициальных сплетениях и какова роль случайных факторов в распределении тонких мякотных проводников. Под термином «случайные факторы» следует понимать индивидуальные особенности животного, ошибки методики исследования и т. д. На первом этапе работы составляем следующую таблицу. Где  $\bar{X}_{ij}$  — количество тонких миелиновых волокон в нервах щенков;  $T_i$  — сумма волокон по группам;  $n_i$  — число случаев;  $\bar{X}_i$  —

средние по группам;  $T_i^2$  — квадрат суммы тонких волокон в пер-  
вах по группам. Вычисляем следующие показатели:

Фактор А	$\bar{x}_{ij}$	$T_i$	$n_i$	$\bar{x}_i$	$T_i^2$
Бассейн кровоснабжения передней мозговой артерии	1, 3, 14, 6, 6, 2, 7, 8, 4, 1, 3, 3, 9, 4	72	14	5,14	5184
Бассейн кровоснабже- ния средней мозговой ар- терии	5, 5, 4, 1, 2, 2, 1, 5, 3, 3, 4, 5, 3	44	14	3,14	1936
Бассейн кровоснабжения задней мозговой артерии	8, 3, 1, 3, 1, 2, 3, 2, 1, 3, 1	28	11	2,52	784

$$T = 144 \quad N = 39 \quad \Sigma = 7904$$

$$1. \sum x_{ij}^2 = 809$$

$$2. \sum_{ij} x_{ij}^2 - \frac{T_i^2}{N} = 606,4 \text{ — общая сумма квадратов:}$$

$$3. \sum_i \frac{T_i^2}{n_i} - \frac{T^2}{N} = 337,0 \text{ — сумма квадратов для групповых средних;}$$

$$4. \sum x_{ij}^2 - \sum \frac{T_i^2}{n_i} = 229,4 \text{ — сумма квадратов случайных отклонений.}$$

Затем определяем числа степеней свободы:

$N-1 = df = 38$  — для общей дисперсии;

$a-1 = df = 2$  — для дисперсии групповых средних;

$n - a = df = 37$  — для случайной вариации вариантов внутри групп.

Тогда итоговая таблица примет следующий вид

Источники варьирования	SS	df	mS	F факт.	F табл.	
					P=0,05	P=0,01
Общее	606,4	38	—			
Фактор А	377,0	2	188,5	30,4	3,32	7,56
Случайные отклонения	229,4	37	6,2			

Где:  $SS$  — сумма квадратов;  $df$  — число степеней свободы;  $mS$  — средний квадрат;  $F$  фактическое — отношение варiances.

Величина  $F$  имеет сложную структуру, поэтому определим долю влияния фактора  $A$  по формулам:

Доля влияния фактора

$$A = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_A^2 - \sigma_e^2} \quad \text{где} \quad \sigma_A^2 = \frac{mS_1 - mS_2}{n} = 0,83$$

или 83%, на долю влияния случайных факторов приходится 17% общей вариации.  $F$  табличная находится по специально составленным таблицам (Рокицкий П. Ф., 1973).

Затем проанализируем достоверность различий между количеством мягкотных волокон в нервах передней, средней и задней мозговых артерий. Чтобы облегчить расчёты были заранее вычислены отношения разницы  $d$  и ее ошибки  $Sd$  при достоверности с уровнем значимости 0,05. При подсчёте оказалось, что достоверным является различие между количеством миелиновых проводников передней ( $\bar{X}=5,14$ ) и задней мозговых артерий ( $\bar{X}=2,54$ ). Достоверного различия в числе мягкотных волокон средней церебральной артерии по сравнению с передней и задней не выявлено.

В результате вычислений оказалось, что влияние бассейна кровоснабжения артерий головного мозга щенков на количество тонких миелиновых волокон в нервах периадвентициальных сплетений составляет 83%, на долю случайных факторов приходится лишь 17% вариации с уровнем значимости влияния фактора  $P$  менее 0,01 т. е. с вероятностью  $p$  более 0,99.

Оказалось, что бассейн кровоснабжения передней, средней и задней мозговых артерий щенков с вероятностью  $p$  более 0,99 оказывает влияние и на число тонких мягкотных волокон в адвентициальном слое артерии 63% (влияние случайных факторов 37%), а также на общее число нервных проводников сплетений 66% (случайные факторы 34%).

Нетрудно заметить, что наибольшему влиянию случайных факторов подвержены проводники адвентициального слоя артерий, что видимо связано с индивидуальными особенностями анатомической структуры иннервационного аппарата артерий головного мозга щенков. Менее вариабельным оказалось количество тонких миелиновых волокон, входящих в состав нервов сплетений.

Метод дисперсионного анализа при изучении миелоархитектоники нервов дает ценные сведения о достоверности влияния различных факторов на характеристики нервных стволов и сплетений, он позволяет выявить долю влияния случайных факторов, не поддающихся контролю в процессе эксперимента, и, наконец, определяет достоверность различий между отдельными опытами.

ми группами, что дает возможность говорить о более высокой степени функциональной значимости нервов, обладающих достоверно большим набором нервных проводников.

## Вывод

Функционально, бассейн церебральных артерий является ведущим фактором в распределении тонких мякотных волокон, он корректирует проводниковый аппарат собственных нервов.

## К МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ОЦЕНКЕ ВИСЦЕРОСЕНСОРНЫХ ПРОВОДНИКОВ ТОНКОЙ КИШКИ

В. Г. СТОВИЧЕК

*(Кафедра нормальной физиологии, зав. проф. М. Г. Заикина, кафедра нормальной анатомии, зав. проф. Г. В. Стовичек).*

Известно, что висцеросенсорная иннервация осуществляется нейронами межпозвоночных узлов и афферентными клетками, лежащими на периферии в интрамуральных ганглиях. Большие чревные нервы являются одним из тех каналов, по которым информация от интероцепторов органов брюшной полости доставляется в Ц. Н. С. Факт участия в этом процессе афферентов спинального происхождения в настоящее время общепризнан.

Установлено, что интероцептивные взаимодействия между внутренними органами могут осуществляться в пределах вегетативной нервной системы при помощи местных рефлекторных дуг. Их чувствительным звеном являются клетки II типа Догеля из интрамуральных сплетений, которые могут посылать свои пейриты за пределы органа (И. Ф. Иванов, 1937; Kuntz, 1944; Т. А. Григорьева, 1949; Г. В. Стовичек и соавт., 1969, 1974; А. П. Амвросьев, 1972).

Наряду с этим, в электрофизиологических исследованиях (И. А. Булыгин и В. В. Солтанов, 1973) установлен факт присутствия волокон группы С в периферических культях предварительно перерезанных брыжеечных и больших чревных нервов. Предполагалась их принадлежность чувствительным клеткам, лежащим в интрамуральных ганглиях.

Однако, в доступной нам литературе мы не обнаружили работ, направленных на установление присутствия С — афферентов в более высоких этажах вегетативной нервной системы тепловых: симпатическом стволе и соединительных ветвях.

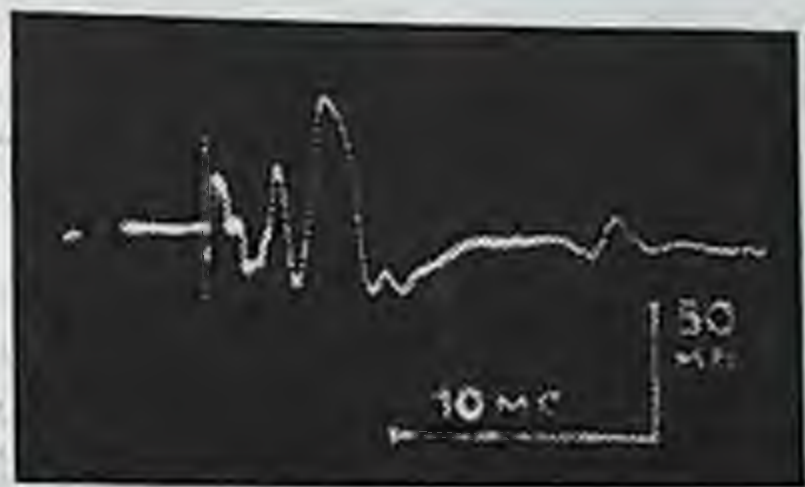
Задачей настоящего исследования было изучить электрическую активность афферентных волокон больших чревных нервов и соединительных ветвей и установить причастность к ней чувствительных клеток местных сплетений.

В острых опытах на собаках регистрировалась импульсная активность в периферических отрезках большого чревного нерва и соединительных ветвей при орошении слизистой оболочки тонкой кишки растворами соляной кислоты (0,5%), хлористого калия (0,2%) и глюкозы (5%). Нервные стволы расщеплялись на тонкие пучки диаметром в 200—300 микрон. До введения раздра-

жителей в чревном нерве преобладали низковольтные импульсы с амплитудой до 32 мкв и частотой не более 14 имп./сек. Наряду с ними отмечались вспышки высокоамплитудных спайков до 75 мкв., возникавших синхронно с пульсом. В соединительных ветвях регистрировались потенциалы до 30 мкв. и частотой не выше 18 имп./сек.

При введении растворов в просвет кишки низковольтная импульсация оживлялась, приобретала залповый характер в обоих нервах, причем в чревном достигала 40 имп./сек., а в соединительных ветвях — 52 имп./сек. Одновременно регистрировались высокоамплитудные потенциалы, независимые от сердечной деятельности.

Рис. 1. Потенциалы действия соединительной ветви интактной собаки, вызванные одиночным электрическим раздражением чревного нерва. Напряжение 10 вольт,  $S=4,5$  см.



Попутно определялась скорость проведения возбуждения по волокнам. С этой целью от периферических отрезков соединительных ветвей отводились потенциалы, вызванные одиночными электрическими стимулами чревного нерва. Анализ электрограмм показывает (рис 1), что через 1,5 мсек, 3,5 мсек и 6,0 мсек после артефакта одиночного стимула чревного нерва возникают 3 спайка. Они проводятся со скоростью 36, 16 и 9 м/сек. Согласно классификации, учитывающей скорость распространения возбуждения, данные потенциалы принадлежат волокнам групп А-гамма, А-дельта и В.

Следующая серия опытов проводилась на собаках в условиях предварительной спинальной деафферентации (за 30—100 дней) на уровне сегментов Th<sub>5</sub>—Th<sub>10</sub> включительно, что вызывало распад чувствительных волокон спинальной природы в чревных нервах и соответствующих соединительных ветвях. Необходимо было установить: сохранится ли импульсация в чревных нервах и соединительных ветвях после этой денервации? Опыты показали, что электрическая активность в периферических отрезках указанных нервов сохраняется, но претерпевает существенные изменения.

В чревных нервах при этом амплитуда фоновой активности колебалась с 10 до 30 мкв, а частота не превышала 8 имп./сек (в контроле — 14 имп./сек), а при раздражении рецепторов тощей кишки повышалась лишь до 16 имп./сек (в контроле — 40 имп./сек).

Еще более выраженные изменения произошли с электриче-



ской активностью в периферических отрезках соединительных ветвей после перерождения в них спинальных афферентов. Фоновая импульсация достигала лишь 7 *имп./сек* (в контроле — 20), а максимальная частота потенциалов, зарегистрированная при введении раствора соляной кислоты в просвет кишки не превы-

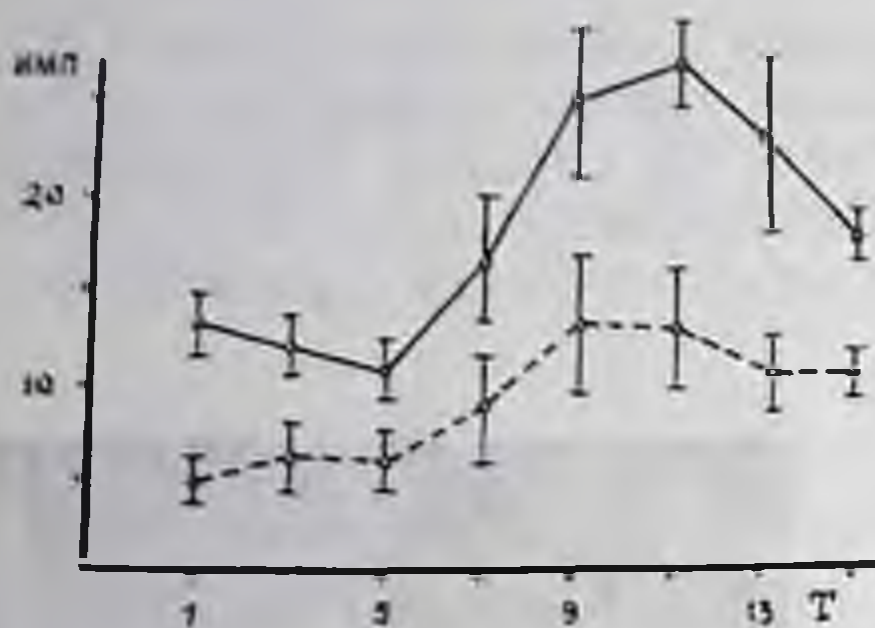


Рис. 2. Изменение частоты медленной низковольтной афферентной импульсации в соединительных ветвях при введении в тощую кишку 0,5% раствора соляной кислоты. Сплошная линия — интактные собаки, пунктир — подвергшиеся спинальной деафферентации. Стрелка — момент введения раздражителя.

шала 17 *имп./сек* (в контроле — 52 *имп./сек.*). На основании данных, полученных при регистрации импульсной активности в чревных нервах и соединительных ветвях как здоровых, так и подвергшихся спинальной деафферентации животных и после обработки материала методами биологической статистики была построена графическая зависимость частоты импульсов от вида раздражителя и продолжительности его действия. Рис. 2 иллюстрирует снижение частоты импульсации в соединительных ветвях после спинальной деафферентации на введение в кишку соляной кислоты.

Кроме того определялась скорость проведения возбуждения по волокнам, сохранившимся в чревных нервах и соединительных ветвях после перерождения в них афферентов спинномозговой природы, то есть в тех волокнах, электрическая активность которых регистрировалась при введении химических растворов в тощую кишку. На рис. 3 приведены фактические данные, свидетельствующие о появлении в периферических отрезках соединительных ветвей потенциалов, вызванных одиночным электрическим раздражением чревного нерва. Импульсы распространяют-

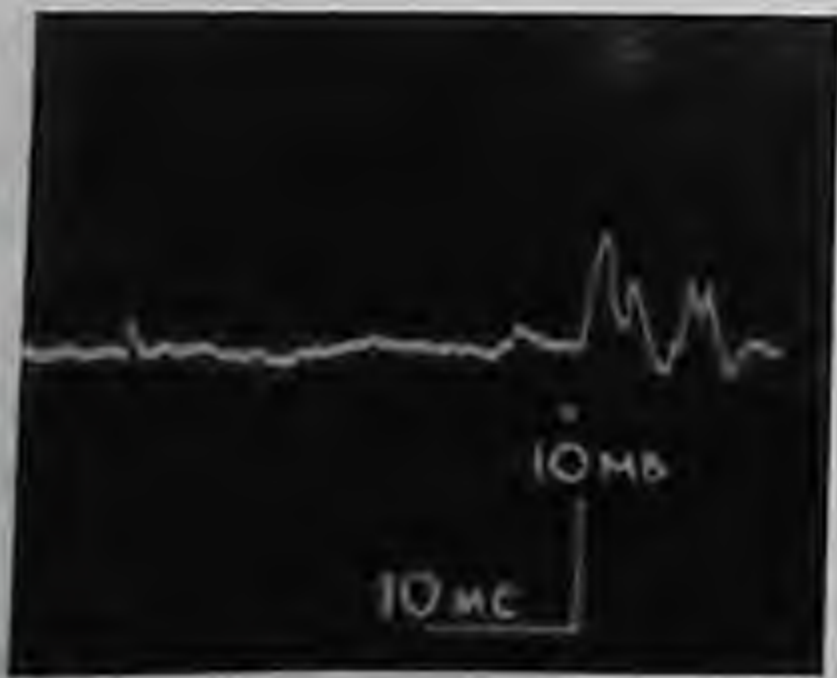
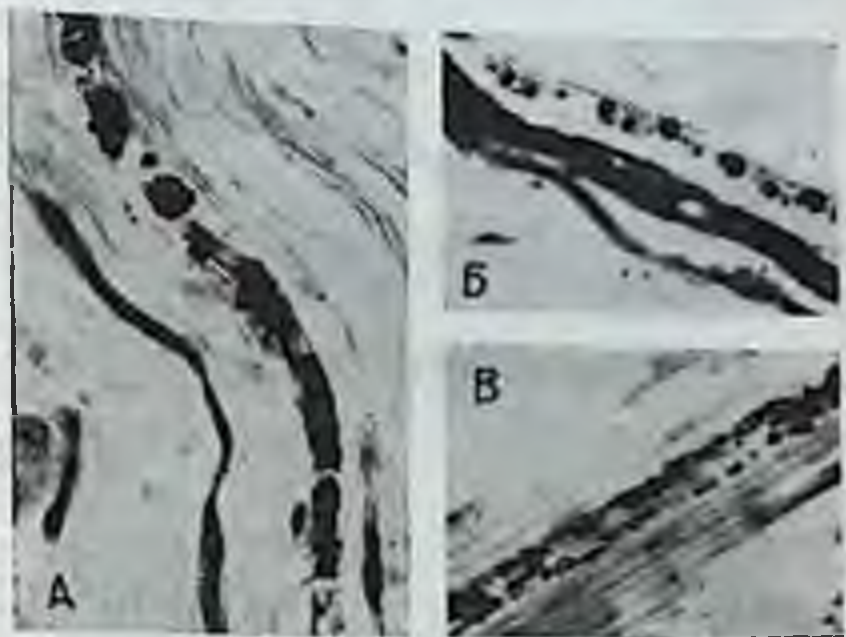


Рис. 3. Токи действия периферического отрезка соединительной ветви, вызванные одиночным электрическим раздражением чревного нерва после спинальной деафферентации. Напряжение 10 вольт,  $S=4,5$  см.

ся со скоростью 1,3 м/сек, 1,08 м/сек, 0,95 м/сек и 0,86 м/сек. Такая скорость проведения возбуждения характерна для волокон группы С.

Анализируя полученные материалы, можно заключить, что спинальная деафферентация на уровне нижнегрудных сегментов  $T_5 - T_{10}$  не приводит к исчезновению электрической активности волокон в периферических отрезках чревных нервов и соединительных ветвей в ответ на раздражение слизистой оболочки тощей кишки. Замечено лишь значительное снижение частоты низ-

Рис. 4. Уоллеровская дегенерация толстых (А), средних (Б) и тонких (В) мякотных волокон в чревных нервах. Собака. Спинальная деафферентация на уровне  $T_5 - T_{10}$ . 120 часов после операции. Бильшевский-Гросс. Микрофото. Об. 40, ок. 10.



ковольтных потенциалов и почти полное исчезновение высокоамплитудных спайков. Не удалось также выявить волокна, которые по скорости проведения возбуждения можно было бы отнести к проводникам групп А и В. В ходе опытов были установлены электрофизиологические параметры афферентных волокон, сохранившихся в чревных нервах и соединительных ветвях после перерождения в них спинальных афферентов. Их электрическая активность отличается низковольтными (до 32 мкв) потенциалами. Скорость проведения возбуждения в них колеблется от 0,68 до 1,6 м/сек. По существующей классификации такие качества присущи нервным проводникам группы С.

Какова форма этих проводников, где находятся их трофические центры?

Для ответа на эти вопросы был проведен ряд морфологических экспериментов. В первой серии опытов у 4 собак производилась спинальная деафферентация на уровне нижнегрудных сегментов с  $T_5$  по  $T_{10}$  включительно. У другой группы животных (16 собак) удалялся фрагмент тощей кишки до 40 см. Для контроля использовались 4 интактных собаки. Животные забивались через 5—10 суток после операций. Для гистологического исследования по Бильшовскому-Гросс в каждом случае извлекались грудные отделы симпатических стволов, большие чревные и брыжеечные нервы, ганглиозный комплекс солнечного сплетения, задние и передние корешки спинного мозга.

Спинальная деафферентация на уровне нижнегрудных сегментов ведет к распаду большого числа тонких, средних и толстых

мякотных волокон в периферических отделах вегетативной нервной системы: в симпатических стволах, чревных и брыжеечных нервах (рис. 4). Становится понятным исчезновение быстрых высоковольтных потенциалов в периферических отрезках чревных нервов и соединительных ветвей после спинальной деафферентации. Именно эти волокна обладают скоростью проведения возбуждения, характерной для А-гамма, А-дельта и В-проводников

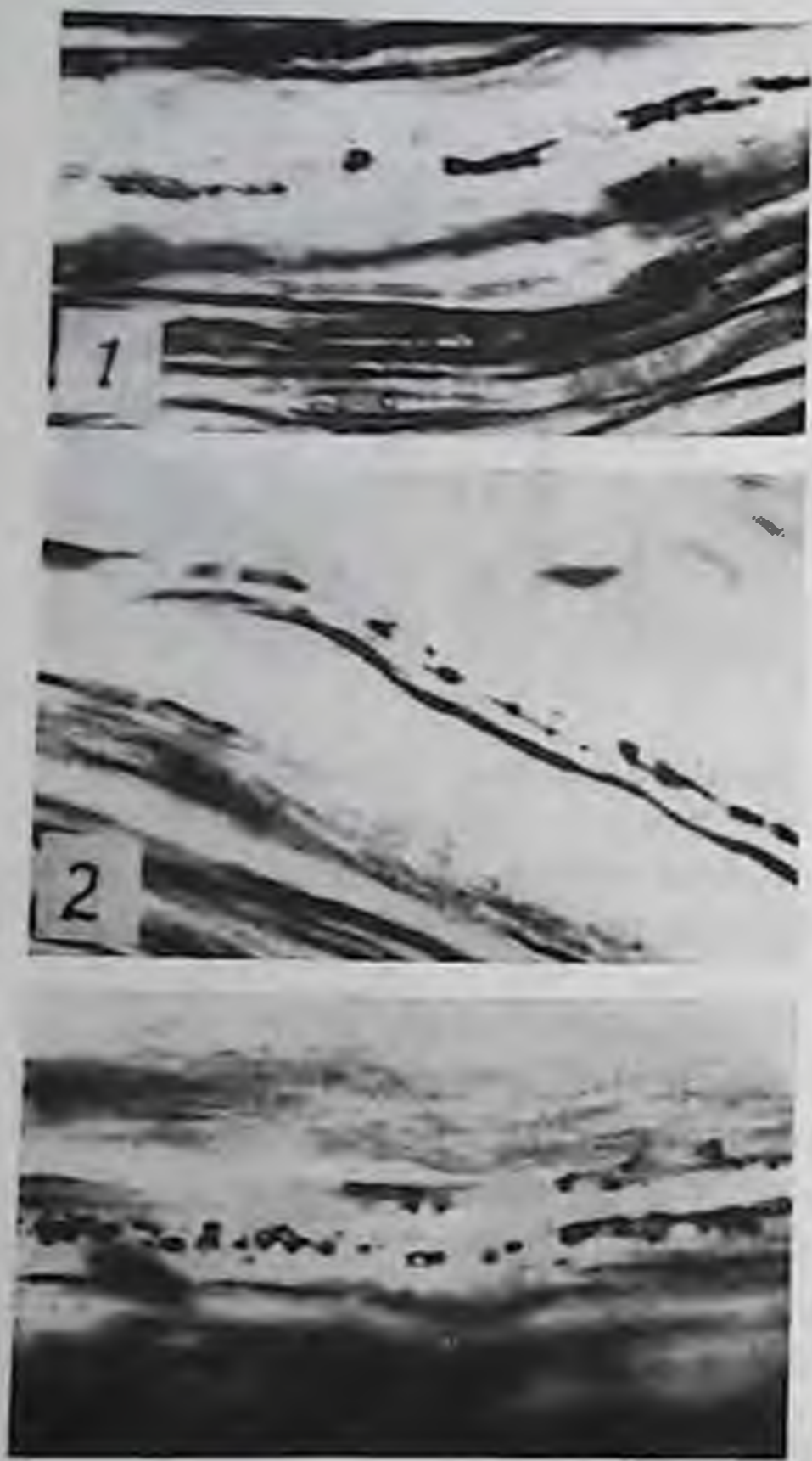


Рис. 5. Дегенерация безмякотных и тонких мякотных волокон в брыжеечных (1), в чревных (2) нервах, в корешках спинного мозга (3). Собака. Резекция кишки. 120 часов после операции. Бильшовский-Грос. Микрофото. Об. 40, ок. 10.

и определенно являются дендритами чувствительных клеток межпозвоночных ганглиев.

После резекции фрагмента кишки в центральных культях брыжеечных нервов наблюдались безмякотные и, реже, тонкие мякотные волокна в стадии зернисто — глыбчатого распада. Подобные дегенерирующие проводники находились в обоих чревных нервах, в межузловых ветвях (Th<sub>5</sub> — Th<sub>11</sub>) правого и левого симпатических стволов, в задних и передних корешках спинного мозга на уровне 5—12, но главным образом 6—10 грудных сегментов (рис. 5). Дегенерация этих волокон, очевидно, наступила в результате разобщения их с трофическими центрами — чувст-



Рис. 6. Дегенерация пресинаптических окончаний в узлах солнечного сплетения (А) и грудного отдела симпатического ствола (Б). Собака. Резекция тонкой кишки. 120 часов после операции. Бильшовский-Грос. Микрофото. Об. 40, ок. 15.

вительными нейронами интрамуральных ганглиев удаленной части кишки. Эти «симпатические» афференты (И. А. Булыгин, 1966, 1976) сохранялись в составе соединительных ветвей и чревных нервов после предварительной спинальной деафферентации и являлись морфологическим субстратом выявленной нами низковольтной импульсации. Именно эти безмякотные и тонкие миелиновые волокна по скорости проведения возбуждения относятся к проводникам группы С.

После массивной резекции тонкой кишки в ганглиях чревного сплетения и узлах грудного отдела симпатических стволов на концах безмякотных волокон были выявлены гиперимпрегнированные шаровидные утолщения, тесно прилегающие к телам нейронов (рис. 6). На отдельных препаратах концевые бутоны окружены перифибриллярным веществом. Такие шаровидные терминали определялись в большинстве случаев через 120 часов после резекции кишки. Рассмотренные выше отношения окончаний с нейронами по существующей классификации можно отнести к аксо-соматическим синапсам. Трактовка аргентофильных шаров в качестве синаптических формаций обоснована работами Kirsche (1956, 1959). По его мнению, резкое увеличение арген-

тофильных бутонов, колб и шаров происходит в условиях сильного раздражения. Согласно исследованиям В. Н. Майорова (1969), синапс на пути к дегенеративному распаду проходит несколько фаз, в том числе этап окрашенного перичеселлюлярного аппарата, наиболее выраженный через 5 суток после повреждения преганглионарного волокна. С точки зрения Kirsche, В. П. Бабминдры (1961) и В. Н. Майорова, обнаруженные в настоящей работе аргентофильные утолщения безмякотных проводников, контактирующие с нейронами симпатических узлов, являются пресинаптическими структурами на определенной стадии вторичной дегенерации. Анализ материалов показывает, что трофические центры этих проводников залегают в стенке тощей кишки. Именно резекция её фрагмента вызывает дегенеративные изменения большого числа синаптических структур в пре- и паравертебральных симпатических узлах.

Для верной оценки экспериментального материала было важно сопоставить его с контролем. Изучение солнечного сплетения, чревных нервов, узлов и межузловых ветвей симпатических стволов у интактных здоровых собак показало, что в отдельных случаях и здесь наблюдаются нервные волокна в стадии зернисто-глыбчатого распада. Это были проводники различных морфологических групп. Трижды в чревных ганглиях были обнаружены гипертрофированные аргентофильные окончания безмякотных волокон аксо-соматического типа. У интактных животных эти морфологические структуры возникают, вероятно, в процессе естественной инволюции отдельных нейронов. В количественном отношении они единичны. После резекции тощей кишки число патологических феноменов в структуре нервных элементов резко увеличивается. По этой причине описанные выше явления дегенерации безмякотных и тонких мякотных волокон, гипертрофия и резкая аргентофилия колбовидных окончаний в симпатических узлах должны рассматриваться, как последствия резекции фрагмента тощей кишки.

### Выводы:

1. Клетки II типа Догеля интрамуральных узлов тощей кишки собаки обладают отростками, которые выходят за пределы кишки в составе интестинальных нервов. Следуя в центрипетальном направлении, отростки вступают в ганглии чревного сплетения, через них — в большие внутренностные нервы, далее — в грудные отделы симпатических стволов и через соединительные ветви со спинномозговыми нервами — в задние и передние корешки спинного мозга Th<sub>5</sub>—Th<sub>10</sub>.

2. Отростки (нейриты) клеток II типа представляют собой безмякотные и, реже, тонкие мякотные волокна.

3. Часть нейронов интракишечных клеток II типа образует

синапсы на нейронах узлов чревного сплетения. Другая, вероятно меньшая, часть нейритов клеток II типа контактирует с клетками узлов грудного отдела симпатического ствола.

4. По физиологическим признакам отростки клеток II типа относятся к волокнам группы С: скорость проведения возбуждения по ним колебалась с 0,68 до 1,7 м/сек, а электрическая активность характеризовалась низковольтными (до 32 мкв) потенциалами.

5. Спинальная деафферентация на уровне грудных сегментов от 5 до 10 включительно вызывает в соединительных ветвях, симпатическом стволе и больших чревных нервах дегенерацию тонких, средних и толстых мякотных волокон, которые по электрофизиологическим параметрам относятся к проводникам групп А-гамма, А-дельта и В.

## БАРОРЕЦЕПТОРЫ И ФЕРМЕНТНАЯ АКТИВНОСТЬ АОРТЫ ЛАБОРАТОРНЫХ ЖИВОТНЫХ

В. В. ШИЛКИН

Современная нейроморфология располагает огромным фактическим материалом, который детально характеризует строение чувствительных окончаний различных органов сердечно-сосудистой системы. Это дало основание Т. А. Григорьевой уже в 1954 году писать, что «нет в сосудистой системе отрезка, нервные приборы которого не были бы предметом более или менее тщательного и подробного изучения... мы можем даже сказать, что по отношению к ряду участков кровеносных сосудов факты, давно повторяют друг друга не только в области описательной нейроморфологии, но и экспериментальной. Это в первую очередь относится к дуге аорты и к каротидному синусу ...» (Т. А. Григорьева, 1954). Однако, интерес к изучению рецепторов сосудистой системы не угас, свидетельством чему служат фундаментальные морфологические исследования по афферентной иннервации полых вен, легочного ствола и других сосудов малого круга кровообращения, дуги аорты, различных отделов сердца (Б. А. Долго-Сабуров, 1958; В. В. Куприянов, 1959; А. Я. Хабарова, 1961, 1975; Е. Б. Хайсман, 1966; Н. В. Кердиваренко, 1976). Методы гистохимии позволили получить принципиально новые данные, раскрывающие особенности химической организации чувствительных окончаний депрессорной зоны дуги аорты собаки, которые обладают выраженной активностью сукцинатдегидрогеназы, кислой и щелочной фосфатаз. При этом была установлена особенность энзимохимической организации барорецепторов аорты и их отличие от чувствительных окончаний других органов и тканей (Н. Б. Лаврентьева и Е. Б. Хайсман, 1962, 1964; Е. Б. Хайсман и Н. Б. Лаврентьева, 1963, 1964).

На кафедре анатомии человека Ярославского медицинского института получены данные, существенно дополняющие сведения по энзимохимической организации чувствительных окончаний аортальной рефлексогенной зоны. Наряду с изучением особенностей топографии активности сукцинатдегидрогеназы, кислой и щелочной фосфоэстераз, неспецифических эстераз холинэстеразы в рецепторах дуги аорты впервые была обнаружена активность цитохромоксидазы и моноаминоксидазы, в арборизациях и терминалях кустиковидных рецепторов выявлена активность холинэстеразы. Сравнение результатов исследования чувствительных окончаний дуги аорты различных животных (собака, кошка, кролик, белая крыса) позволило сделать вывод,

что активность ферментов сукциноксидазной системы характеризует чувствительные окончания всех животных. В отношении других ферментов обнаружены видовые особенности. Так в чувствительных окончаниях дуги аорты кошки не была выявлена активность моноаминоксидазы. В то же время установлено, что выявляемая в рецепторах аорты кошки и крысы активность холинэстеразы обладает выраженной субстратной и видовой специфичностью. Таким образом было показано, что одинаковые с точки зрения строения и функции чувствительные окончания дуги аорты отдельных видов лабораторных животных имеют различную энзимохимическую характеристику.

Поскольку морфологические, биохимические и физиологические объяснения этому отсутствуют, была сделана попытка анализа полученных данных с точки зрения видовых особенностей нейро-тканевых отношений, т. е. выявления особенностей иннервируемой ткани. С этой целью гистохимическими методами изучена активность некоторых ферментов в структурах стенки аорты лабораторных животных — собаки, кошки, кролика, белой крысы (всего 74). Активность сукцинатдегидрогеназы выявлялась по Нахласу, цитохромоксидазы — по Ода, моноаминоксидазы — по Гленнеру, холинэстеразы — по Келле-Гомори, а также с использованием в качестве субстрата тиоуксусной кислоты (Г. М. Николаев, 1971), неспецифических эстераз — методом азосочетания с применением различных солей нафтола АС (ОЛ, МХ, ТР) и азокрасителей (прочный синий РР, прочный гранатовый ЖБЦ). При исследовании обращалось внимание на локализацию и выраженность активности ферментов. Активность сукцинатдегидрогеназы и цитохромоксидазы изучена также биохимическим методом, что позволило охарактеризовать ее количественное выражение.

Активность ферментов сукциноксидазной системы выявлена во всех слоях стенки аорты у всех изученных животных.

В наружной оболочке гранулы диформаза, свидетельствующие о митохондриальной активности сукцинатдегидрогеназы и цитохромоксидазы (СДГ и ЦХО), локализовались в цитоплазме жировых клеток, причем большее их скопление наблюдалось на одном из полюсов — в окружности ядра. Значительная активность ферментов выявлена в жировых клетках аорты крысы, меньше — у кролика, кошки и собаки. Считаем необходимым отметить, что наряду с кристаллами формаза, что объясняется сродством его к жироподобным веществам, в жировой капле постоянно обнаруживались мелкие гранулы, сущность которых в настоящее время не установлена.

В соединительно-тканых клетках наружной оболочки сосуда и барорецепторной зоны активность ферментов сукциноксидазной системы выражена незначительно. В то же время высокая активность СДГ и ЦХО обнаруживается в мышечных клетках ваза-вазорум, проходящих в пределах наружной оболочки, при-



чем в артериальном звене регионального русла активность ферментов выражена в большей степени, чем в венозном.

В средней оболочке аорты активность ферментов сукциноксидазной системы приурочена преимущественно к митохондриям гладко-мышечных клеток, и в меньшей степени выявлялась в клеточных элементах, так называемых, «соединительно-тканых окнах» средней оболочки, особенно выраженных в аорте собаки. Здесь гранулы диформаза документировали активность в соединительно-тканых и гладкомышечных клетках ваза-вазурум.

В глубоких слоях средней оболочки аорты активность СДГ и ЦХО выражена слабее. Во внутреннем слое ферментативная активность иллюстрируется редкими гранулами диформаза.

Для объективной оценки активности ферментов сукциноксидазной системы в аорте различных лабораторных животных был применен метод биохимического определения активности сукцинатдегидрогеназы и цитохромоксидазы. Биохимические исследования показали (Табл. I), что выраженность активности СДГ и ЦХО в стенке аорты зависит от вида животного, причем количественные показатели активности СДГ находятся в обратной зависимости от веса животного и могут быть представлены следующим рядом:

крыса — кошка, кролик — собака  
 (снижение активности) →

Таблица I

**Активность ферментов сукциноксидазной системы в стенке аорты лабораторных животных**

Вид животного	Кол-во наблюдений	СДГ (мг СТ)		ЦХО (мг НТ)	
		X	I <sub>95</sub>	X	I <sub>95</sub>
крыса	15	0,93	0,17	0,059	0,005
кошка	13	0,22	0,03	0,027	0,007
кролик	12	0,21	0,08	0,016	0,003
собака	14	0,13	0,02	0,040	0,007

СТ — синий тетразолий; НТ — неотетразолий синий; X — средняя взвешенная I<sub>95</sub> — размах доверительных интервалов, рассчитанный по формуле Де Вейра.

Т. о. несмотря на сходство в топографии активности ферментов сукциноксидазной системы, в стенке аорты различных животных выявляются различия в уровне активности сукцинатдегидрогеназы и цитохромоксидазы.

При исследовании моноаминоксидазы установлено, что активность фермента (МАО) выявляется в стенке аорты не у всех животных. В аорте собаки, кролика, белой крысы активность

МАО документируется гранулами диформаза, которые обнаруживаются в структурах всех слоев сосуда. В наружной оболочке активность фермента была приурочена к митохондриям жировых клеток и в незначительной степени — соединительно-тканых клеток. Слабая ферментативная активность выявлена в митохондриях гладкомышечных клеток ваза-вазорум, преимущественно в артериальном звене регионального русла.

В средней и внутренней оболочках сосуда гранулы диформаза локализовались в митохондриях клеток гладкой мускулатуры и соединительной ткани, причем размеры гранул, их цвет и форма были сходными.

В тканях аорты кошки активность моноаминоксидазы не была выявлена, что позволяет полагать наличие видовых особенностей распределения активности данного фермента.

При выявлении активности холинэстеразы методом Келле-Гомори конечный продукт реакции в незначительном количестве обнаруживался в цитоплазме жировых клеток и клеток гладкой мускулатуры, причем при использовании в качестве субстрата бутирилтиохолинйодида в большей степени, чем при использовании ацетилтиохолинйодида. Контрольные опыты с инкубацией срезов, предварительно обработанных раствором эзерина ( $10^{-6}$ ), позволяют заключить, что этим методом определялась суммарная активность холинэстеразы.

Несколько иные результаты были получены при использовании в качестве субстрата тиоуксусной кислоты. В данном случае топография активности определяемого фермента зависела от способа обработки материала исследования и вида животного.

При изучении срезов предварительно фиксированной аорты собаки (12—16 часовая фиксация в 4% кальций или ацетат формоле при температуре  $4^{\circ}\text{C}$ ) выявлена следующая картина распределения ферментной активности.

Гранулярный осадок конечного продукта реакции образовывался в цитоплазме жировых клеток и клеток соединительной ткани, расположенных в наружной, средней и внутренней оболочках сосуда. В клетках жировой ткани высокая активность фермента была выявлена у крысы, меньшая — у кошки и кролика и незначительная — у собаки (*Рис. 1*). Соединительно-тканые клетки наружной оболочки аорты в подавляющем большинстве напоминали фибробласты. Ферментативная активность в них выявлялась как в околядерной зоне цитоплазмы, так и в отростках. Наряду с этим в наружном слое выявлялись более мелкие клетки, также обладающие ферментной активностью, отростки которых заканчивались на стенке ваза-вазорум (*Рис. 2, а*). В средней оболочке аорты клетки, обладающие активностью фермента имели размеры меньшие, чем у обнаруживаемых в наружном слое. Ядро их практически неразлично. Ферментная активность в отростках выявляется на незначительном протяжении, и в редких случаях отростки клеток прослеживаются до

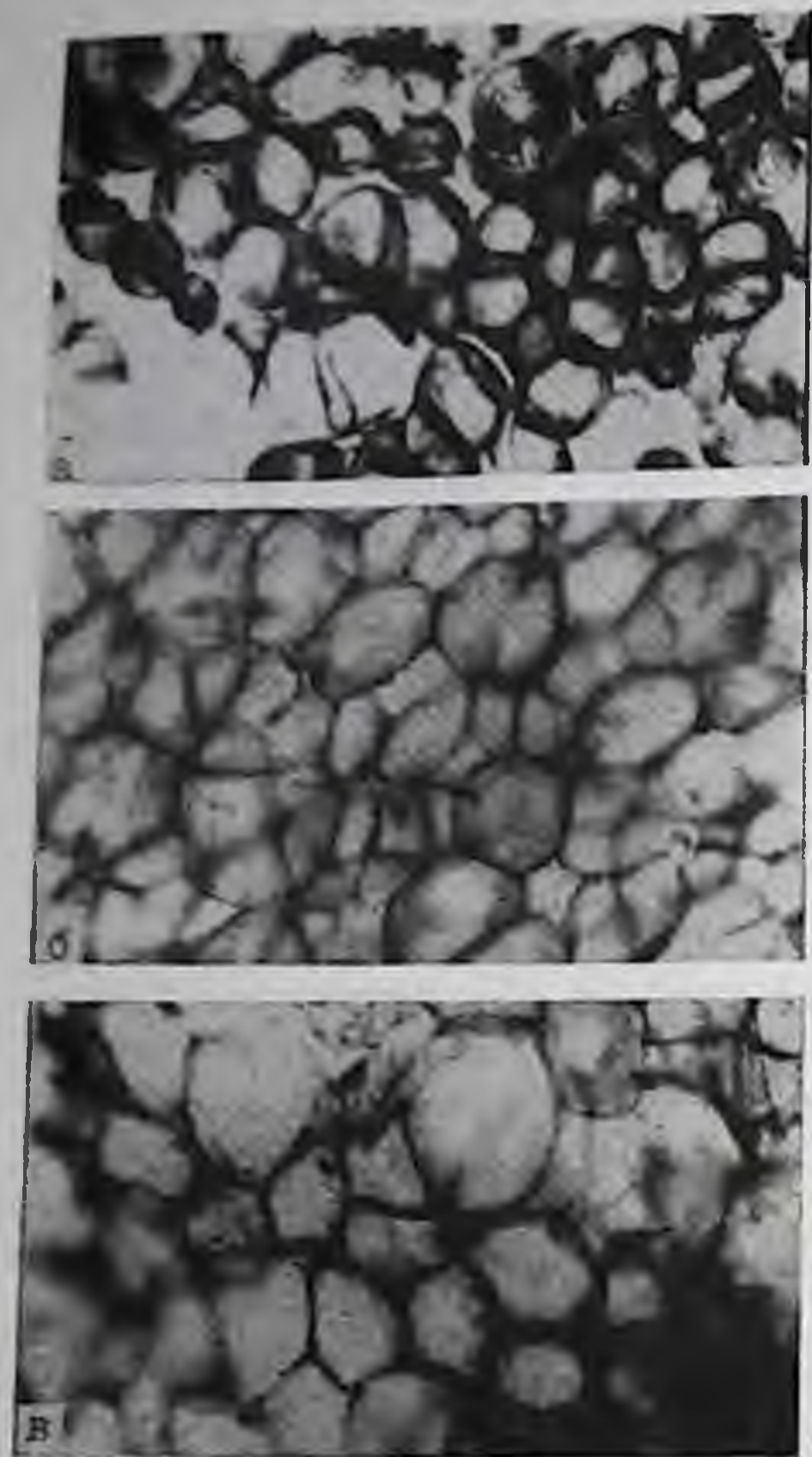


Рис. 1 (микрофото). Активность эстеразы в жировых клетках наружной оболочки аорты крысы (а), кошки (б), кролика (в). Субстрат — тиоуксусная кислота. Ув. 200

своих концевых приборов (Рис. 2, б, в). Подавляющее большинство клеток средней оболочки располагается по ходу сосудов. Во внутренней оболочке ферментная активность обнаруживается в клетках, располагающихся в субэндотелиальном слое.

Описанная топография активности фермента характерна для аорты собаки, кролика и белой крысы. В аорте кошки при соблюдении идентичных условий исследования активность фермента выявлялась в клетках жировой ткани и гладкой мускулатуры. Отмечено, что предварительная обработка срезов аорты раствором эзерина не предотвращала выявления ферментативной активности.

Иные результаты реакции были получены при использовании срезов нефиксированного органа: активность фермента в соединительно-тканых клетках была выявлена только в аорте кролика; у кошки и крысы ферментативная активность обнаружена в гладко-мышечных клетках; у собаки результаты реакции были негативны.

При использовании в качестве субстрата солей нафтола активность неспецифической эстеразы выявлена в цитоплазме

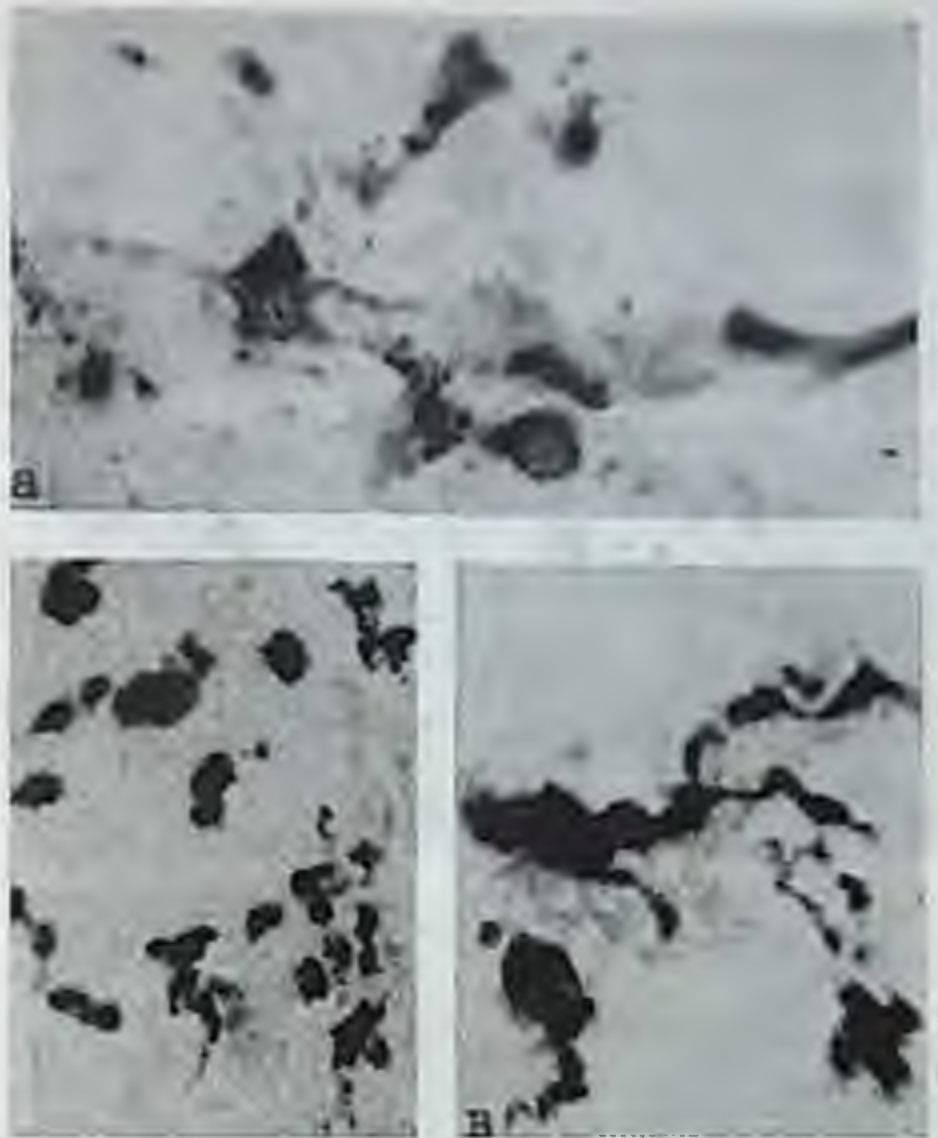


Рис. 2 (микрофото). Активность эстеразы в клеточных элементах аорты. Субстрат — тиоуксусная кислота:

а — ферментная активность в клетках наружной оболочки аорты кролика, контактирующих с капилляром. М. и. б — ферментная активность в соединительно-тканых клетках средней оболочки аорты собаки. Ув. 200  
в — ферментная активность в соединительно-тканых клетках средней оболочки.

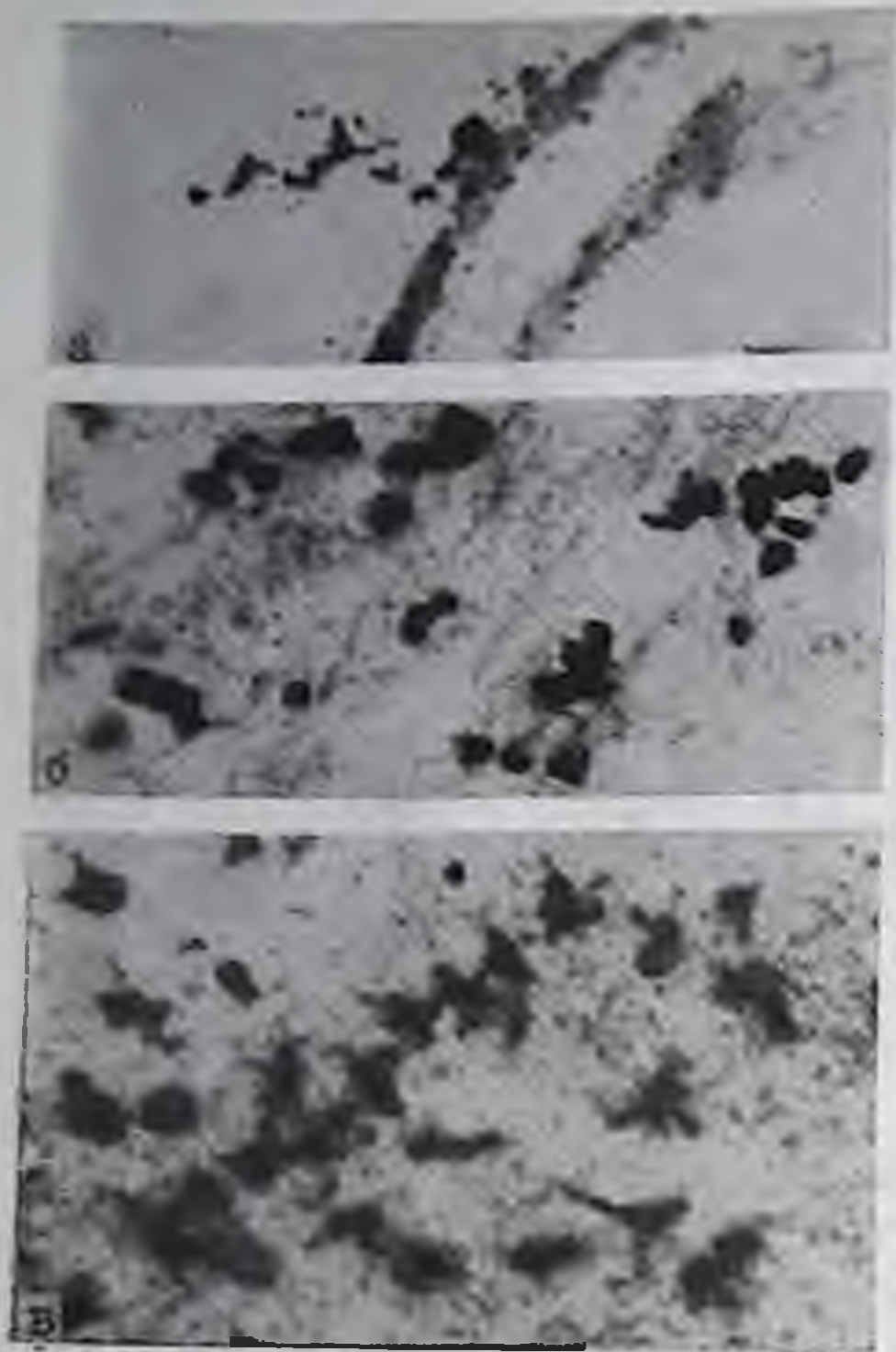
жировых клеток и соединительно-тканых клеток аорты собаки и кролика (Рис. 3, а, б, в). Сходство топографии активности фермента, выявляемой реакцией азосочетания, с локализацией активности фермента, выявляемой с помощью тиоуксусной кислоты, неэффективность предварительной обработки срезов раствором эзерина позволяют прийти к заключению, что в том и другом случае активность выявляемого фермента может быть отнесена к неспецифической эстеразе.

Таким образом, проведенное исследование позволило выявить энзимохимические особенности стенки аорты лабораторных животных, которые определяются качественными (локализация, субстратная и видовая специфичность) и количественными (уровень) показателями активности сукцинатдегидрогеназы, цитохромоксидазы, моноаминоксидазы и неспецифических эстераз:

— аорта собаки характеризуется низким уровнем активности сукцинатдегидрогеназы, высоким уровнем активности цитохромоксидазы, выраженной активностью моноаминоксидазы, активностью эстераз в соединительно-тканых клетках (субстрат — тиоуксусная кислота, соли нафтола);

— аорта кролика характеризуется низким уровнем активности цитохромоксидазы, средним уровнем активности сукцинатдегидрогеназы, выраженной активностью моноаминоксидазы, активностью эстераз в соединительно-тканых клетках (субстрат — тиоуксусная кислота, соли нафтола);

— аорта кошки характеризуется средним уровнем активности сукцинатдегидрогеназы и цитохромоксидазы, отсутствием активности моноаминоксидазы, активностью эстераз в гладко-



*Рис. 3* (микрофото). Активность эстеразы в клеточных элементах аорты. Субстрат — АС—ОЛ нафтол ацетат

*а* — ферментная активность в клетках наружной оболочки аорты собаки, контактирующих с капилляром. М. и.  
*б* — ферментная активность в соединительно-тканых клетках средней оболочки собаки. Ув. 200.  
*в* — ферментная активность в клетках субэндотелия аорты кролика. Ув. 200.

мышечных клетках (субстрат — тиоуксусная кислота, соли нафтола);

— аорта белой крысы характеризуется высоким уровнем активности сукцинатдегидрогеназы и цитохромоксидазы, выраженной активностью моноаминоксидазы, активностью эстераз в соединительно-тканых клетках (субстрат — тиоуксусная кислота) и гладко-мышечных клетках (субстрат — соли нафтола).

На основании полученных данных мы пришли к выводу, что аорта каждого из изученных животных имеет свои особенности энзимохимической характеристики. Отмечая, что активность ферментов цикла Кребса и терминальной цепи дыхания выявляется в митохондриях тканевых структур аорты всех изученных животных, нужно указать на разницу в уровне активности ферментов, что свидетельствует о видовой гетерогенности митохондрий. Это подтверждается и отсутствием активности моноаминоксидазы в тканевых структурах аорты кошки.

Изучение активности эстераз показывает, что аорта лабораторных животных существенно отличается по свойствам выявляемого фермента: у одних животных активность эстеразы выявляется в клетках соединительной ткани независимо от предшествующей обработки срезов и применяемого субстрата (кролик), у других только на срезах фиксированного органа (собака). У крысы локализация активности фермента зависит от способа

обработки срезов и субстрата гистохимической реакции; у кошки ферментативная активность независимо от условий исследования обнаруживается в гладко-мышечных клетках аорты. Т.е. при оценке исследования активности неспецифической эстеразы необходимо учитывать видовые и субстратные особенности фермента.

В опубликованных ранее работах отмечалось, что чувствительные окончания дуги аорты лабораторных животных также имеют различную энзимохимическую характеристику, что связано с видовой и субстратной специфичностью выявляемых ферментов (В. В. Шилкин, 1971, 1975). Сравнивая особенности топографии ферментативной активности в рецепторах аорты и тканевых структурах ее стенки, мы обратили внимание, что чувствительные окончания, обладающие высокой активностью сукцинатдегидрогеназы, цитохромоксидазы, моноаминоксидазы, холинэстеразы, локализуются в тканях, где уровень активности этих ферментов низок. Очевидно, градиент ферментативной активности играет определенную роль в реализации нейро-тканевых отношений. В то же время отмечено, что активность холинэстеразы в чувствительных окончаниях выявляется лишь у тех животных, у которых в соединительно-тканых клетках аорты выявляется активность неспецифических эстераз. Т.о. мы приходим к выводу, что энзимохимическая организация барорецепторов аорты тесным образом связана с особенностями ферментных систем иннервируемой ткани. В проблеме нейро-тканевых отношений это открывает возможность для оценки функциональных особенностей одинаковых с точки зрения морфологии интерорецепторов. Представляется перспективным использование наших данных и применительно к учению о трофической функции нервной системы.

По мнению В. Н. Швалева (1971), «понятие трофической функции нервной системы может быть сформулировано как свойство нервной системы регулировать определенный для данного возраста и функционального состояния уровень обмена веществ и соответствующую дифференцировку тканей, что осуществляется путем сочетанного воздействия на них как афферентного, так и эфферентного звеньев нервной системы и их медиаторов». Как известно, в осуществлении «немедиаторной» функции вегетативной нервной системы ведущее значение придается адреналину, норадреналину и ацетилхолину, которые влияют на различные стороны жизнедеятельности клеток и тем самым — на структуру тканей (В. В. Воронин, И. О. Гедеванишвили, 1955; М. Е. Райскина, 1962; Н. Н. Демин, 1966; С. В. Аничков, И. С. Заводская, 1970; О. В. Волкова, 1970; В. Н. Швалев, 1971; А. К. Рябуха, 1974; О. В. Волкова, С. Б. Тарабрин, 1975; и др.). Вопрос о механизме трофического воздействия афферентного звена на ткани остается до настоящего времени не выясненным.

Обнаружение в чувствительных окончаниях депрессорной зоны дуги аорты выраженной активности ферментов медиаторного обмена — холинэстеразы и моноаминоксидазы — правомочно приводит к вопросу о их роли в превращениях тканевых медиаторов и, тем самым, в регуляции трофики тканей. Этим с одной стороны определяется возможная роль афферентного звена в регуляции тканевого обмена, с другой — осуществляется приложение трофической функции вегетативной нервной системы не только к иннервируемой ткани, но и чувствительным окончаниям. Можно полагать, что воздействие вегетативной нервной системы, представительство которой в пределах аортальной рефлексогенной зоны установлено (Е. Б. Хайсман, Н. Б. Лаврентьева, 1964; Е. Б. Хайсман, 1974), на рецепторы не обязательно реализуется морфологическим контактом, но осуществляется опосредовано, а именно за счет выброса в ткань медиаторов, т. е. через систему эффектор — ткань — рецептор. Подтверждение этому мы находим в исследованиях М. М. Мамытова (1971), В. Н. Швалева (1971), К. Г. Таюшева (1974) и других, отмечавших морфологические изменения в чувствительных окончаниях при истощении тканевых катехоламинов. В связи с этим представляет интерес дальнейшая разработка проблемы структурных, функциональных и энзимохимических изменений рецепторов в зависимости от состояния различных отделов вегетативной нервной системы.

**МОРФОЛОГИЯ ВНУТРИОРГАННОЙ  
НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ПЕЧЕНИ  
ПРИ ЕЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМ ЦИРРОЗЕ**

**Р. В. БЕРЕЖКОВА**

*Кафедра патологической анатомии (зав. — проф.  
Н. Е. Ярыгин)*

Внеорганные макро- и микроскопические нервы печени образуют густую сеть, почти равномерно окутывающую печеночную артерию и отчасти вены (Ю. Г. Кирдянов, 1975). Внутри органа они делятся на тонкие ветви, которые, сопровождая междольковые сосуды, образуют сплетения. В междольковых сплетениях подавляющее большинство нервных стволиков и пучков состоит как из мякотных, так и безмякотных волокон. Г. В. Стовичеком (1975) установлено, что количество мякотных проводников в нервных периваскулярных сплетениях печени прямо пропорционально диаметру артериального сосуда. Из междольковой соединительной ткани часть тончайших нервных волокон проникает в печеночные дольки. Одни волокна следуют по ходу балок, другие, проникнув в паренхиму, проходят на некотором расстоянии в дольке, а затем возвращаются в междольковую соединительную ткань (рекуррентные волокна).

Нервные структуры печени проявляют выраженную морфологическую реакцию на повреждение печени, нарушения воротного кровообращения, лучевое воздействие (В. Я. Карупу, 1967). Дистрофические и некробиотические изменения нервных приборов печени наблюдаются при острых инфекционных заболеваниях, в том числе при болезни Боткина, подострой и хронической токсической дистрофии печени (Л. Г. Мамедбекова, 1970). Изучение морфологии нервной системы печени при ее заболеваниях имеет практическое значение, так как одним из методов лечения хронических гепатитов является операция десимпатизация печеночной артерии (Н. С. Ефимишин, 1964; В. В. Виноградов, 1967; А. Я. Бялик, 1971).

Основной моделью, по которой изучаются вопросы патологии гепатита, является поражение печени животных четыреххлористым углеродом. Мы использовали ее с целью проследить динамику структурных нарушений паренхимы, стромы, сосудов, и нервных приборов печени. Опыты были поставлены на 50 белых крысах, которым 3 раза в неделю вводилось в желудок 0,2 мл четыреххлористого углерода, смешанного с таким же количеством подсолнечного масла. Крысы забивались на разных этапах формирования гепатита (от 1 дня до 4-х месяцев). Выявление



нервных структур печени осуществлялось методикой Бильшовского-Грос.

Ввиду того, что нервные приборы печени тесно связаны с ее сосудистым руслом, нам казалось важным учитывать и возникающие сосудистые нарушения.

А. Рарраогі (1960) выделил структурную единицу, микроциркуляции печени, которая состоит из терминальной портальной венулы и ответвляющихся от нее синусоидов. Эта структурная единица является каркасом печеночного ацинуса. В центре ацинуса находятся терминальные и претерминальные сосуды вместе с соответствующими желчными ходами, лимфатическими сосудами и нервными волокнами.

Поступление токсических веществ в печень вызывает прежде всего дистрофические изменения и гибель гепатоцитов, находящихся на периферии ацинуса. А. Рарраогі объясняет это тем, что участки печеночной паренхимы, находящиеся дальше от центра ацинуса, хуже снабжаются артериальной кровью и в связи с этим больше подвержены вредным влияниям.

Изучение сосудистого русла печени в ранние сроки эксперимента указывает на наиболее сильную ранимость центральных вен и прилежащих к ним синусоидов. Вначале здесь появляется полнокровие, обнаруживаются стазы, кровоизлияния, лимфоидно — макро — фагальные инфильтраты, в последующем происходит расширение просветов венозных сосудов, заполнение их плазмой, а стенка начинает подвергаться лизису на отдельных участках, а позже по всей окружности. В гепатоцитах периферических отделов ацинуса наблюдаются тяжелые дистрофические изменения вплоть до их некробиоза и некроза. При значительно выраженном деструктивном процессе в этих местах определяется лишь некротический детрит и скопление большого количества плазмы. К концу первого месяца эксперимента аналогичные процессы развиваются в венозных сосудах портальной системы. Такое раннее вовлечение в патологический процесс венозных сосудов согласуется с результатами исследования микроциркуляции в других тканях и при других заболеваниях (А. И. Струков и соавторы, 1974; В. В. Куприянов и соавторы, 1975; А. М. Чернух и соавторы, 1975; Н. Е. Ярыгин и соавторы, 1978). Особенности структуры и функции веноулярного отдела микроциркуляторного русла способствует более сильному его повреждению.

Следует отметить, что нервные структуры паренхимы органа при данных экспериментальных условиях выявляются с большим трудом и далеко не полно. Поэтому окончательное суждение об их состоянии высказать трудно. Однако по тем из них, которые все же удалось выявить в центральных отделах ацинуса, главным образом по ходу артериальных сосудов, можно сказать, что часть волокон не изменена, лишь по ходу их определяется увеличенное количество варикозных вздутий (рис. 1), другие



*Рис. 1.* Варикозные вздутия по ходу нервных проводников перипортального сплетения.  
Импрегнация по Бильшовскому-Грос. 250.

нервные проводники теряют свои четкие контуры, неравномерно импрегнируются серебром. Все сохранившиеся нервные волокна являются основой для последующей регенерации нервной системы печени при развитии в ней цирротического процесса.

Со второго месяца интоксикации выявляется перестройка органа в том числе его сосудистой и нервной системы. Из сохранившихся венозных сосудов наблюдается образование коллатералей. К этому времени активно регенерируют гепатоциты, разрастается соединительная ткань, среди которой формируются ложные дольки.

Артериальные сосуды и венозные ветви портальной системы подвергаются перекалибровке с увеличением их размера. Соответственно увеличивается густота петель периадвентициальных нервных сплетений (*рис. 2*). От них отходят тонкие нервные проводники к гепатоцитам (*рис. 3*) и в соединительнотканые прослойки. Нервные волокна, постепенно истончаясь, свободно заканчиваются как в паренхиме органа, так и среди соединительнотканых элементов. В стенке вен портальной системы обнаруживаются рецепторные окончания (*рис. 4*).

Таким образом, экспериментальное повреждение печени вызывает широкое вовлечение в дистрофический и регенераторный процесс ее нервных структур. Большие потенциальные возможности нервной системы к регенерации проявляются при развитии цирроза печени и у человека (Р. В. Бережкова, 1975).

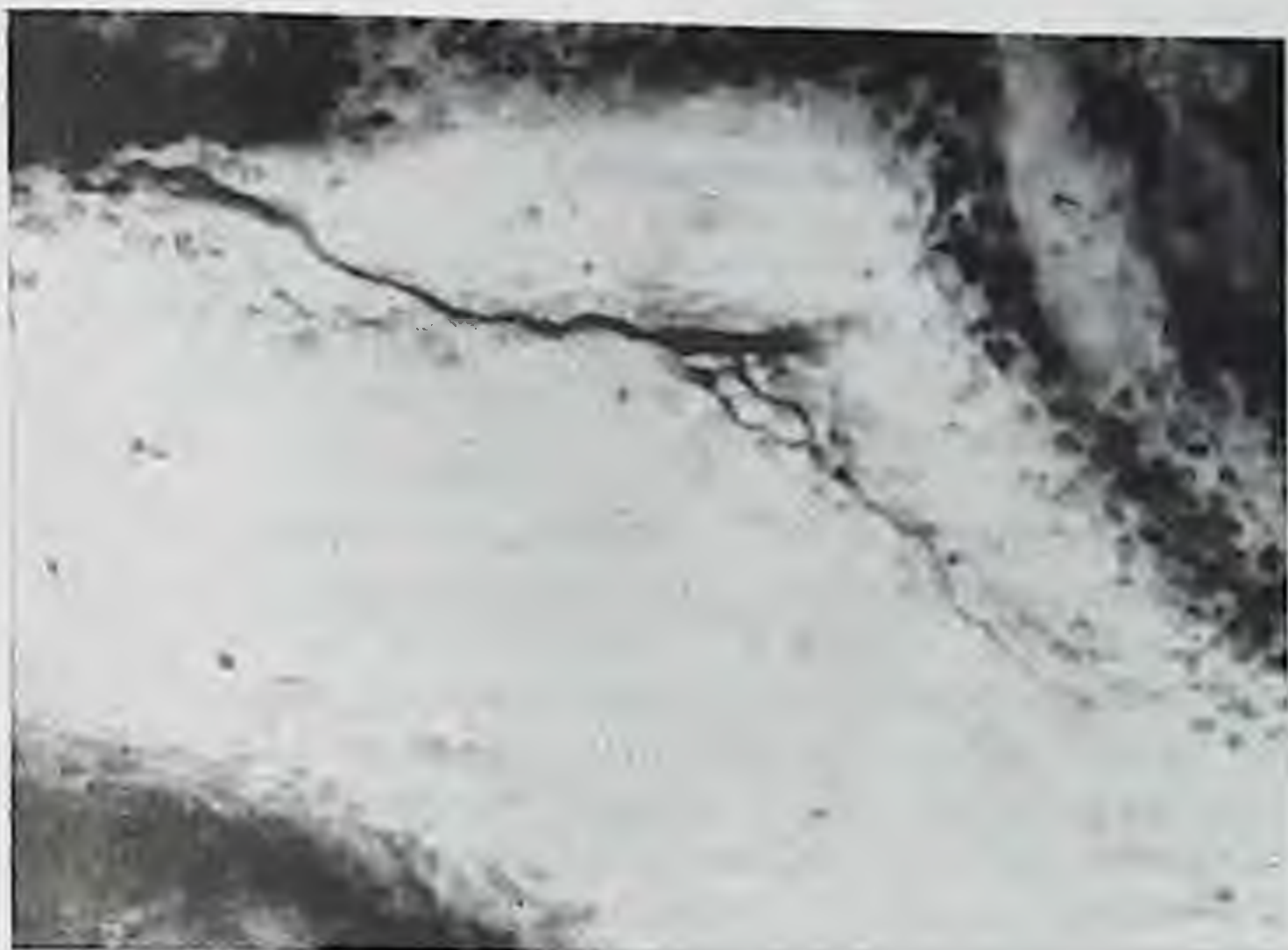
По данным В. Я. Карупу (1967), разрезы печени, удаление части органа, наложение фистулы Экк-Павлова приводит к обширным разрастаниям нервных волокон, образующих, как он



Рис. 2. Разрастание нервных проводников в периаартериальном нервном сплетении при увеличении калибра артерии.  
Импрегнация по Бильшовскому-Грос. 250.



Рис. 3. Нервные проводники в паренхиме печени среди гепатоцитов.  
Импрегнация по Бильшовскому-Грос. 500.



*Рис. 4.* Рецептор в стенке ветви воротной вены. Импрегнация по Бильшовскому-Грос. 250.

называет, «сторожевой вал» в области раны. При циррозах же печени неравномерное избыточное разрастание нервной ткани, согласно мнению Л. Г. Мамедбековой (1966), вызывает образование очага хронического раздражения. Такие формирующиеся невромы могут препятствовать нормализации деятельности этого органа и должны расцениваться как патологические, а не компенсаторные.

На основании нашего исследования, проведенного с учетом изменений паренхимы, стромы и сосудов органа, следует отметить большую зависимость состояния нервной системы от иннервируемых ею структур. Деструкция печени с последующей ее перестройкой четко отражается на строении нервных сплетений и проводников. Увеличение калибра сосудов, увеличение количества стромы приводит к появлению соответствующих нервных приборов, и это, по-видимому, является важным фактором в «попытке» выравнивания гомеостаза необходимого для органа и организма в целом.

Проведенное исследование свидетельствует о значительной стойкости нервных структур при тяжелых поражениях печени. Развивающиеся компенсаторные процессы в органе в виде регенерации паренхиматозных и стромальных элементов сопровождаются перестройкой сосудистого русла и нервной системы печени.

## К ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ НЕЙРОМОРФОЛОГИИ

(докторские диссертации, выполненные отечественными анатомами)

АЛАЕВ А. Н., КОВАЛЬСКИЙ П. А.

Изданная в 1977 году книга «Зарубежные и отечественные анатомы» (Алаев А. Н., Сперанский В. С.) систематизирует сведения о жизни и деятельности более чем пятисот анатомов, дает определенное представление об истории анатомической науки, начиная с прошлых эпох и до настоящего времени. Продолжая работу над историей развития нейроморфологии, мы предлагаем библиографию докторских диссертаций, посвященных общим вопросам нервной системы и иннервации внутренних органов, которая, по нашему мнению, дополнит историко-анатомическую литературу и может быть использована в научно-исследовательской работе морфологов.

### А. ДИССЕРТАЦИИ, ЗАЩИЩЕННЫЕ В ДОРЕВОЛЮЦИОННЫЙ ПЕРИОД

1. АШ Г. Ф. «О первой паре нервов спинного мозга». Петербург, 1750.
2. БАКИТЬКО М. Ф. «О периферической нервной системе у детей». Петербург, 1902.
3. БЕЛОУСОВ А. К. «Материалы для анатомии сосудистых нервов человека». Харьков, 1889.
4. ВЕПНБЕРГ Р. Д. «Мозговые извилины у эстонцев». Рига, 1895.
5. ВОПШВИЛО И. «Материалы к учению об отношении калибра нервов в коже и мышцах человека». Москва, 1883.
6. ВОРОБЬЕВ В. П. «Иннервация сухожилий человека». Харьков, 1908.
7. ИВАНОВ Д. И. «О происхождении межреберных нервов». Москва, 1780.
8. ИОСИФОВ Г. М. «Вопросы о нервах зубной железы у человека». Харьков, 1902.
9. КАРУЗИН П. И. «О системе волокон спинного мозга, выделенных на основании истории развития». Москва, 1894.
10. КВЯТКОВСКИЙ Н. Г. «Анатомофизиологические тезисы о флюиде нервов, об их перекресте и узлах». Киев, 1789.
11. КЛИН Я. И. «Комментарии о плечевом нерве». Выборг, 1784.

12. МАТТЕН Э.

13. НЕЛИДОВ Н. П.

14. НИКИТИН Н. Д.

15. СТИКС М. Э.

«О нервах вообще, с добавлением описания первой, второй, третьей и четвертой пары нервов с некоторыми замечаниями о диссертации знаменитого Меккеля о пятой паре нервов». Москва, 1758.

«Новое исследование Рейлева островка». Петербург, 1911.

«О нерве подзатылочном и частях в связи с ним находящихся». Москва, 1861.

«Анатомическое описание бедренного и запирающего нервов». Рига, 1782.

## Б. ДИССЕРТАЦИИ, ЗАЩИЩЕННЫЕ В СОВЕТСКИЙ ПЕРИОД

1. АБОЛТИНЬ М. Ю.

«Взаимосвязь блуждающего нерва с симпатическим стволом у человека и некоторых позвоночных». Рига, 1971.

2. АБДУЛЛАЕВ М. С. М.

«Нервы глазодвигательного аппарата». Баку, 1965.

3. БОБИН В. В. (отец)

«Нервы мочевого пузыря млекопитающих и человека». Харьков, 1945.

4. БОБИН В. В. (сын)

«Лицевой нерв у человека и некоторых животных». Харьков, 1966.

5. АМВРОСЬЕВ А. П.

«Закономерности развития и старения афферентных систем толстого кишечника». Минск, 1967.

6. БУРДЕЙ Г. Д.

«Возрастные особенности и индивидуальная изменчивость строения и топографии спинного мозга». Саратов, 1963.

7. ВАЛЕЕВА Х. Г.

«Сравнительно-морфологическое исследование нервного аппарата почки человека и представителей различных классов позвоночных животных». Казань, 1969.

8. ВОТРИН А. В.

«Иннервация места деления общей сонной артерии и внутренней яремной вены». Москва, 1951.

9. ГАБУЗОВ А. Н.

«Возрастные особенности подкорковых ядер головного мозга человека, изменения артериальной системы их ядер после повреждения различных участков коры большого мозга». Ленинград, 1959.

10. ГАДЖИЕВ Г.

«Кожные нервы верхних конечностей человека и передних конечностей некоторых позвоночных животных». Баку, 1965.

11. ГОДИНОВ В. М.

«Нервы и рецепторный аппарат вен воротной системы». Ленинград, 1948.

12. ГОЛУБ Д. М.

«Развитие надпочечных желез и их иннервация у человека и некоторых животных». Минск, 1938.

13. ГРАЧЕВА М. С.

«Иннервация гортани». Москва, 1953.

14. ДЖАВАХИШВИЛИ Н. А.

«Формы спинномозговых нервов, сплетений и симпатических стволов». Тбилиси, 1948.

15. ДЗУГАЕВА С. Б.

«Макроскопическое исследование ассоционных, комиссуральных и зрительно-бугрово-корковых путей головного мозга человека». Москва, 1949.

16. ДРОБЫШЕВ В. И. «Развитие иннервации крупных суставов конечностей в антенатальном онтогенезе человека». Воронеж, 1969.
17. ЖИЦА В. Т. «Иннервационная система сосудов мозгового круга кровообращения». Казань, 1971.
18. ЗАГРЕБИН А. М. «Организация нервного аппарата скелетной мускулатуры». Ижевск, 1971.
19. ЗАПЦЕВА Л. М. «Внутримышечный нервный аппарат верхних конечностей человека». Рязань, 1969.
20. ЗАХИДОВ Х. З. «Топографо-анатомические взаимодействия тройничного нерва в стволовой части головного мозга в возрастном аспекте». Ташкент, 1959.
21. ЗОЛИНА Е. И. «Иннервация позвоночных венозных сплетений человека и некоторых животных». Рязань, 1968.
22. ЗЯБЛОВ В. И. «Нервный аппарат оболочек спинного мозга человека». Симферополь, 1966.
23. ИВАНОВ Н. М. «Морфологический и гистохимический анализ иннервации мочевыводящих путей человека и позвоночных животных». Казань, 1973.
24. КАЛЬБЕРГ В. А. «Узлы пограничного симпатического ствола». Ленинград, 1934.
25. КОЛЕСНИКОВ Н. В. «Пахионовы грануляции паутинной оболочки головного мозга». Ленинград, 1939.
26. КОНДРАТЬЕВ Н. С. «Элективная окраска нервной ткани». Харьков, 1921.
27. КОРОТКОВ А. Г. «Парасимпатическая иннервация тонкого кишечника». Казань, 1957.
28. КОЧКИНА Л. С. «Возрастная морфология нервных элементов кишечника некоторых высших позвоночных (рептилий, птиц, млекопитающих). Рязань—Караганда, 1968.
29. КОШКИНА К. А. «Типы иннервации трахеи, пищевода и щитовидной железы человека». Саратов, 1945.
30. КУДРИН И. С. «Хирургическая анатомия четвертого желудочка головного мозга и анатомический анализ хирургических доступов к нему». Ленинград, 1950.
31. КУПРИЯНОВ В. В. «Иннервация сосудов малого круга кровообращения». Ленинград, 1954.
32. КУРДЮМОВ Н. А. «Иннервация вилочковой железы человека и в связи с ее возрастной атрофией». Махач-Кала, 1952.
33. КУРЕПИНА М. М. «Взаимоотношения структурных образований зрительного бугра в онто и филогенезе». Москва, 1944.
34. КЕРДИВАРЕНКО Н. В. «Нервный аппарат нижней полой вены, как инструмент регионарной интеграции». Кишнев, 1977.
35. ЛАВРЕНТЬЕВ А. П. «Нервы лимфатических сосудов». Свердловск, 1940.
36. ЛАВРОВ Н. Н. «Продольные нервы вентральной стенки туловища человека и животных». Рязань, 1960.

37. ЛАТЫШЕВ В. А. «Архитектоника скелетных мышц и их иннервационного аппарата». Краснодар, 1972.
38. ЛОБКО П. И. «Строение узлов солнечного сплетения и их связей у животных и человека». Минск, 1966.
39. ЛЕВ И. Д. «Строение ганглиев почечного нервного сплетения и нервного аппарата почечных кровеносных сосудов человека». Ленинград, 1971.
40. ЛЕОНТЮК А. С. «Закономерности морфогенеза грудной клетки и ее иннервации у человека и животных». Минск, 1971.
41. МАЛЕЕВ А. Г. «К вопросу о распространении, форме и протяженности коркового зрительного центра». Тбилиси, 1936.
42. МАЛЬКОВ Г. Ф. «Морфология нервных аппаратов стенок яремных вен». Ленинград, 1965.
43. МАТОЧКИН И. Н. «Экспериментально-морфологическое исследование иннервации мышц диафрагмы». Архангельск, 1945.
44. МЕЛЬМАН Е. П. «Материалы к иннервации толстой кишки у человека». Ивано-Франковск, 1953.
45. МЕЩЕРЯКОВ А. М. «Вегетативное нервное сплетение таза». Казань, 1951.
46. МУРАТ В. И. «Опыт экспериментально-морфологического анализа двигательного аппарата глаза». Казань, 1942.
47. ПЕРВУШИН В. Ю. «Иннервация поджелудочной железы». Ленинград, 1967.
48. ПЕРЛИН Б. З. «Нервный аппарат твердой оболочки головного мозга человека». Кишинев, 1968.
49. ПОПОВКИН Е. М. «Межорганные нервные сплетения грудной полости». Одесса, 1966.
50. СИГАЛЕВИЧ Д. А. «Нервный аппарат оболочек нервных стволов конечностей». Симферополь — Курск, 1964.
51. СИНЕЛЬНИКОВ Р. Д. «Нервы мочевого пузыря человека». Харьков, 1938.
52. СЛОБОДИН З. Г. «Развитие иннервации предстательной железы». Минск, 1940.
53. СМИРНОВ А. А. «Иннервация каротидной рефлексогенной зоны». Ленинград, 1943.
54. СОКОЛОВ Б. М. «Ресничные нервы человека». Пермь, 1939.
55. СОКОЛОВ П. А. «К анатомии срединного и локтевого нервов с типами соединения между ними у человека». Омск, 1941.
56. СТЕПАНОВ П. Ф. «Развитие структуры периферических нервов человека». Воронеж, 1964.
57. СТОВИЧЕК Г. В. «Морфологические закономерности афферентной спинномозговой иннервации пищевода. Ярославль, 1963.
58. СТРЕЛЬНИКОВ В. П. «Экспериментально - морфологический анализ состава нервных волокон плечевого сплетения». Воронеж, 1968.
59. СУХЕЦКАЯ М. П. «Ретикулярная формация промежуточного мозга человека». Киев, 1968.
60. РАХИШЕВ А. Р. «Строение и источник формирования тазового сплетения». Алма-Ата, 1968.



61. ТЕРНОВСКИЙ В. Н.
62. ТКАЧУК В. А.
63. ТОЛКАЧЕВ И. В.
64. ТУРЕЦКИЙ И. М.
65. ТУРКЕВИЧ Н. Г.
66. ЦВЕТКОВ А. С.
67. ЧЕБАЕВСКАЯ И. П.
68. ШАНГИНА Л. А.
69. ЭРЕЗ Б. М.

- «Анатомия вегетативной нервной системы». Казань, 1922.
- «Морфологические закономерности иннервации фасций». Одесса, 1963.
- «Нервные связи конского хвоста спинного мозга с подпаутинной оболочкой у человека и собаки». Рязань, 1968.
- «Развитие брюшно-тазовой иннервации у человека». Семипалатинск, 1960.
- «Развитие эпифизарной области у человека и некоторых млекопитающих». Минск, 1937.
- «Межкорешковые связи и корешковые узлы нервов головного мозга человека». Пермь, 1949.
- «Проводящие пути лимбической области головного мозга человека». Калинин, 1970.
- «Поверхностные нервы шейного сплетения». Смоленск, 1950.
- «Сравнительная анатомия иннервации сердца». Одесса, 1963.

## ЛИТЕРАТУРА

- Абдуллаев М. С.* В сб.: «Матер. конф. «Морфология нервной системы». Воронеж, 1971, 11.
- Абдуллаев М. С.* В сб.: «VIII съезд АГЭ» (тезисы докл.). Ташкент, 1974, 3.
- Абдуллаев М. С.* В сб.: «Матер. I Закавказской конф. морф.». Тбилиси, 1975, 8.
- Автандилов Г. Г.* Морфометрия в патологии. М., 1973.
- Амвросьев А. П.* Анатомия афферентных систем пищеварительного тракта. Минск, 1972.
- Аничков С. В.* В сб.: «Статьи посвящ. 80-летию со дня рожд. акад. Сперанского А. Д.». М., 1970, 83.
- Заводская И. С.* В сб.: «Труды Ярославского отд. ВНОАГЭ». Ярославль, 1977.
- Бабанова И. Г.* Бюлл. exper. биол. и мед. 1961, 51, 1, 102.
- Бабмидра В. П.* Архив АГЭ. 43, 1962, 12, 42.
- Беленко Л. И.* В сб.: «Труды V научн. конф. по возраст. морф., физиол. и биохим.». М., 1962.
- Бесстугина А. А.* Рецепторы оболочек и артериального круга мозга у человека и некоторых животных. Дисс. докт. М., 1966.
- Бесстугина А. А.* Нервы бедренной и подколенной артерий у человека и некоторых млекопитающих животных. Дисс. канд. Симферополь, 1960.
- Блинов А. Ф.* Замыкательная и рецепторная функция вегетативных ганглиев. Минск, 1964.
- Булыгин И. А.* Афферентные пути интероцептивных рефлексов. Минск, 1966.
- Булыгин И. А.* В сб.: «Матер. 2-й Белорусской конф. АГЭ». Минск, 1972, 20.
- Булыгин И. А.* Рефлекторная функция вегетативных ганглиев. Минск, 1976.
- Булыгин И. А., Солтанов В. В.* Электрофизиологический анализ висцеральных афферентных систем. Минск, 1973.
- Булыгин И. А., Якимович Р. А.* Докл. АН СССР. 9, 1965, 8, 565.
- Валеева Х. Г.* В сб.: «Вопр. морф. сосуд. — нерв. сист.». Казань, 1962, 5, 85.
- Валеева Х. Г.* В сб.: «Матер. Всесоюз. конф., посвящ. 90-летию ветеринарного ин-та». Казань, 1963, 85.
- Валеева Х. Г.* В сб.: «Матер. юбилейн. научн. конф. Казанского мед. ин-та». Казань, 1964, 14, 129.
- Волкова О. В.* Структура и регуляция функции яичников. М., 1970.
- Волкова О. В., Тарабрин С. Б.* Архив АГЭ. 69, 1975, 7, 5.
- Воронин В. В., Гедеванишвили И. Д.* Трофическая язва. Тбилиси. 1955.

- Вотрин А. В. В сб.: «Регуляция кровообращения. Тр. съезда СССР, отд. мед. биол. АМН СССР». Рязань, 1951, 263.
- Вотрин А. В. В сб.: «Научн. работы Ярославского мед. ин-та, посвящ. X-летию ин-та». Ярославль, 1954, 263.
- Годинов В. М. Архив АГЭ. 29, 1952, 3, 41.
- Годинов В. М. Бюлл. exper. биол. и мед. 1949, 8, 141.
- Головатюк Н. Н. В сб.: «Проблемы миелоарх. висц. нервов». Вып. 2. Ярославль, 1975, 85.
- Голуб Д. М. В сб.: «Вопр. морф. периф. нерв. сист.». Минск, 1949, 3.
- Голуб Д. М. В сб.: «Вопр. морф. периф. нерв. сист.». Вып. 4. Минск, 1958, 6.
- Голуб Д. М. В сб.: «Строение периф. нерв. сист. в эмбриоген. человека». Минск, 1962.
- Голуб Д. М. Архив АГЭ. 44, 1963, 1, 34.
- Грачева М. С. Хирургия. 1951, 5, 19.
- Григорьева Т. А. Усп. совр. биол. 28, 1949, 4, 134.
- Григорьева Т. А. Иннервация кровеносных сосудов. М., 1954.
- Гусев А. С. О строении чревных нервов. Дисс. канд. Л., 1954.
- Гусев А. С. В сб.: «Тр. ВМОЛА им. С. М. Кирова». Л., 85, 1958, 144.
- Делицьева К. Н. В сб.: «Вопр. изменч. кости. и сосуд. сист. человека». Саратов, 1955, 265.
- Демин Н. Н. Проблемы нейрохимии. М. — Л., 1966, 197.
- Довбыш Н. Н. Гистохимическая характеристика сосудистых нервов и кровеносных сосудов головного мозга. Дисс. канд. Владивосток, 1970.
- Догель А. С. Der Bau der Spinalganglien des Menschen und der Säugetiere. Jena, 1908.
- Долго-Сабуров Б. А. Архив АГЭ. 29, 1952, 4, 8.
- Долго-Сабуров Б. А. Нервы вен. Л., 1958.
- Дробышев В. И., Мочалов Т. В., Ерхов И. С. Архив АГЭ. 1976, 12, 11.
- В сб.: «Научн. тр. ин-та невропат. АМН СССР». Вып. I. М., 1960, 531.
- Ефимишин Н. С. Хирургия. 1964, 3, 20.
- Жица В. Т. В сб.: Тезисы докл. IX Международ. конгр. анат.». М., 1970, 196.
- Жица В. Т. Иннервационная система сосудов мозгового круга кровообращения. Дисс. докт. Кишинев, 1971.
- Жица В. Т. Нервный аппарат кровеносных сосудов головного мозга. Кишинев, 1975.
- Куприянов В. В., Заварзин А. А. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы. Л., 1941.
- Зеленков Р. И., Зуфаров К. А. Бюлл. exper. биол. и мед. 1970, 3, 113.
- Цитологический и гистохимический анализ изменений деафферентированной почки. Дисс. Ташкент, 1962.
- Иванов В. В. В сб.: «Тр. Ярославского отд. ВНОАГЭ». Ярославль, 1970, 31.
- Иванов В. В. В сб.: «Пробл. миелоарх. висц. нервов. Ярославль, 1971, 51.
- Иванов В. В. Миелоархитектоника и природа проводящих путей почечных нервов. Дисс. канд. Ярославль, 1972.
- Иванов И. Ф. В сб.: «Тр. Татарс. НИИ теор. и клинич. мед.». Казань, 1937, 4, 262.
- Калита Т. Н. В сб.: «Вопр. морф. периф. нерв. сист.». Вып. 4. Минск, 1958, 28.

- Каруну В. Я.  
Каруну В. Я. Физиол. журн. АН УССР. Киев, 6, 1960, 6, 795.  
Нервы печени и их реактивные свойства. Киев, 1967.
- Кердиваренко Н. В. Нервный аппарат нижней полой вены как инструмент регионарной интеграции. Дисс. докт. М. — Кишинев, 1976.
- Кирдянов Ю. Г. Миелоархитектоника и природа проводящих путей печеночных нервов. Дисс. канд. Ярославль, 1974.
- Кирдянов Ю. Г. В сб.: «Пробл. миелоарх. висц. нервов». Вып. 2. Ярославль, 1975, 51.
- Корейша Л. К.  
Кривов В. А. Новый хирург. архив. 4, 1923, 3, 397.  
Миелоархитектоника и системная принадлежность проводников в глоточных нервах. Дисс. канд. Ярославль, 1972.
- Кульвановский М. П. В сб.: «Матер. 2-го съезда Белорусс. физиол. об-ва им. И. П. Павлова. Минск, 1966, 168.
- Куприянов В. В. В сб.: «Морфолог. закономерн. периф. иннерв.». Кишинев, 1958, 4.
- Куприянов В. В. Нервный аппарат сосудов малого круга кровообращения. М., 1959.
- Куприянов В. В.  
Караганов Я. Л.,  
Козлов В. И.  
Лаврова Т. Ф.  
Лаврентьев Б. И. Микроциркуляторное русло. М., 1975.
- Лаврентьева Н. Б.,  
Хайсман Е. Б. Архив АГЭ. 34, 1954, 4, 76.
- Лаврентьева Н. Б.,  
Хайсман Е. Б. В сб.: «Морфол. автоном. нервн. сист.». М. — Л., 1939, 5.
- Леонтьук А. С.,  
Бандарин В. А. В сб.: «Тр. ин-та норм. и патол. физиол. АМН СССР». 1962, 6, 97.
- Леонтьук А. С.,  
Островская Т. И.,  
Лысый Б. В. В сб.: «Тр. ин-та норм. и патол. физиол. АМН СССР». 1964, 7, 61.
- Присевок Е. К. Архив АГЭ. 62, 1972, 2, 92.
- Лобко П. И.,  
Скородуля Н. И. В сб.: «Теория информации в медицине». Минск, 1974, 169.
- Лысенков Н. К.  
Мальков Г. Ф. В сб.: «Теория информации в медицине». Минск. 1974, 187.
- Майоров В. Н. Физиол. журн. СССР. 27, 1939, 2, 166.
- Мамедбекова Л. Г.,  
Мамедбекова Л. Г. В сб.: «Докл. к годич. науч. конф. Кемеровского отд. ВНОАГЭ». Кемерово, 1961, 58.  
Морфология реактивных состояний вегетативного межнейронального синапса. Л., 1969.
- Мамытов М. М.  
Мироненко Э. Я. Гистопатология и особенности возрастных изменений нервного аппарата печеночных вен. Автореф. дисс. Баку, 1966.  
Гистопатология нервного аппарата печеночных вен. Баку, 1970.
- Мурат В. Н.,  
Коротков А. Г.  
Невмывако Г. А. Архив АГЭ. 61, 1971, 7, 107.  
Анатомия нервов и кровеносных сосудов в пределах бедренного треугольника и приводящего канала новорожденных. Дисс. канд. Краснодар, 1969.
- Николаев Г. М.  
Никулин В. М. В сб.: «Вопр. морф. сосуд.-нерв. сист.». Казань, 1962, 5, 8.  
В сб.: «Тезисы I Белорусс. конф. АГЭ и топографоанат». «Минск, 1957, 225.  
Архив патологии. 1971, 9, 67.  
Миелоархитектоника и природа проводников в нервах тонкого кишечника. Дисс. канд. Ярославль, 1969.

- Никитин В. М.  
Новиков И. И.  
Олейник Г. П.  
Орлова Б. Л.  
Павловский З.  
Перельман М. И.  
Поликарпова Г. А.  
Пронин О. В.,  
Зайцев Е. И.  
Райскина М. Е.  
Рокицкий П. Ф.  
Рябуха А. К.  
Садиков В. В.  
Садиков В. В.  
Сапожкова М. Я.  
Семенова О. С.  
Сергиевский М. В.  
Сигалевич Д. А.  
Сигалевич Д. А.  
Сигалевич Д. А.  
Сигалевич Д. А.  
Сигалевич Д. А.,  
Шумаков Р. Ф.,  
Иванов В. А.  
Смирнов А. А.  
Смирнов А. А.  
Созон-Ярошевич А. Ю.  
Степанов П. Ф.,  
Степанов П. Ф.,  
Милосердов А. В.  
Стовичек Г. В.  
Стовичек Г. В.  
Стовичек Г. В.  
Стовичек Г. В.  
Стовичек Г. В.
- В сб.: «Пробл. миелоарх. висц. нервов». Вып. 2. Ярославль, 1975, 24.  
В сб.: «Вопр. морф. периф. нерв. сист.». Минск, Вып. 4, 1958, 159.  
В сб.: «Тр. Харьковского мед. ин-та». Вып. 62, 1964, 84.  
Иннервация бедренной артерии человека. Дисс. канд. Минск, 1954.  
Введение в математическую статистику. М., 1967.  
Клинические и анатомические материалы к операции Лериша на бедренной артерии. Дисс. канд. Ярославль, 1946.  
В сб.: «Вопр. морф. чувств. иннервации». Казань, 1958, 5, 100.  
В сб.: «Матер. науч. конф. посв. 100-летию со дня рожд. В. Н. Шевкуненко «Крайние формы изменчивости органов и систем тела человека и их значение для практики». Л., 1972, 104.  
Биохимия нервной регуляции сердца. М., 1962.  
Биологическая статистика. М., 1973.  
Реактивное торможение клеточного деления и его зависимость от нейро-гуморальных влияний. Автореф. дисс. Л., 1974.  
В сб.: «Пробл. миелоарх. висц. нервов». Вып. 2. Ярославль, 1975, 40.  
Архитектоника нервов бедренной артерии. Возрастные и видовые особенности. Дисс. канд., Ярославль, 1975.  
Архив АГЭ. 49, 1965, 12, 65.  
Об источниках иннервации сосудов нижней конечности. Дисс. канд. М., 1946.  
Периферические и местные рефлексy. М., 1964.  
В сб.: «Программ. матер. конф. по вопр. иннерв.» Курск, 1968, 112.  
В сб.: «Некоторые вопр. морфол. человека и животных». Воронеж, 1969, 29.  
В сб.: «Тр. VII Всесоюзного съезда АГЭ». Тбилиси, 1969, 1086.  
В сб.: «Конф. по пробл. «Общие закономер. морфоген. и регенер.». Курск, 1970, 78.  
В сб.: «Матер. к макро-микроск. анат.». Харьков. 1976, 11, 42.  
Каротидная рефлексогенная зона. Л., 1945.  
В сб.: «Тр. объедин. сессии отд. МБН АМН СССР». Рязань. 1951, 265.  
Новая хирургия. 3, 1928, 5, 763.  
В сб.: «Тр. VII Всесоюзн. съезда АГЭ». Тбилиси. 1969, 425.  
В сб.: «Программ. матер. конф. по вопр. иннерв.» Курск, 1968, 131.  
Морфологические закономерности афферентной спинномозговой иннервации пищевода. Дисс. докт. Ярославль, 1962.  
Архив АГЭ. 50, 1966, 2, 7.  
Бюлл. exper. биол. и мед. 1970, 3, 113.  
В сб.: «Пробл. миелоарх. висц. нервов». Ярославль, 1971, 5.  
В сб.: «Тезисы VIII Всесоюзн. съезда АГЭ». Ташкент. 1974, 357.

- Стовичек Г. В.  
 Стовичек Г. В.
- Стовичек Г. В.,  
 Иванов В. В.,  
 Кирдянов Ю. Г.,  
 Никулин В. М.  
 Стовичек Г. В.,  
 Никулин В. М.  
 Струков А. И.,  
 Симакова Р. А.  
 Хлебникова Т. Г.  
 Таюшев К. Г.  
 Фаворский Б. А.  
 Фаворский Б. А.
- Фаворский Б. А.  
 Фаворский Б. А.  
 Фаворский Б. А.  
 Хабарова А. Я.  
 Хабарова А. Я.
- Хейнман Ф. Б.
- Хейнман Ф. Б.
- Хайсман Е. Б.  
 Хайсман Е. Б.  
 Хайсман Е. Б.,  
 Лаврентьева Н. Б.  
 Хайсман Е. Б.,  
 Лаврентьева Н. Б.  
 Чернух А. М.,  
 Александров П. Н.  
 Черниговский В. Н.
- Шапиро И. И.
- Шапиро И. И.,  
 Шапиро С. П.
- Швалев В. Н.
- Швалев В. Н.  
 Швалев В. Н.  
 Шилкин В. В.
- Шилкин В. В.  
 Шилкин В. В.  
 Штарк М. Б.
- Ярыгин Н. Е.,  
 Алексеев В. И.,  
 Панченко С. В.  
 Adrian E. D.  
 Adrian E. D.  
 Bischof G. H.,
- Архив АГЭ. 67, 1974, 7, 36.  
 В сб.: «Пробл. миелоарх. висцер. нервов». Вып. 2.  
 Ярославль, 1975.  
 Архив АГЭ. 67, 1974, 7, 36.
- Архив АГЭ. 56, 1969, 1, 57.
- Арх. патол. 1974, 5, 22.
- Архив АГЭ. 66, 1974, 3, 45.  
 Бюлл. ВИЭМ. 1935., 9.  
 Морфологические и экспериментальные данные по  
 вопросу об архитектонике периферических нервов.  
 Дисс. Л., 1937.
- Архив АГЭ. 23, 1940, 3, 291.  
 В сб.: «Тр. ВММА». 5, 1946, 2, 56.  
 Невропатология и психиатрия. 20, 1951, 6, 65.  
 Аfferентная иннервация сердца. М. — Л., 1961.  
 Иннервация сердца и коронарных сосудов. Л.,  
 1975.
- Строение брюшноаортального сплетения у челове-  
 ка. Дисс. Минск, 1952.
- В сб.: «Вопр. морф. периф. нерв. сист.». Вып. 4.  
 Минск, 1958.
- Аортальные барорецепторы. М., 1966.  
 Бюлл. exper. биол. и мед. 78, 1974, 7, 109.  
 Архив АГЭ. 44, 1963, 1, 62.
- Докл. АН СССР. 157, 1964, 3, 674.
- Микроциркуляция. М. 1975.
- Нейрофизиологический анализ кортиковисцераль-  
 ной рефлекторной дуги. Л., 1967.
- В сб.: «Матер. к макро-микроск. анат.». Харьков.  
 11, 1976, 34.
- В сб.: «Тез. докл. VII Украинской респ. конф.  
 АГЭ, посвящ. 100-летию со дня рождения акад.  
 В. Н. Воробьева». Харьков. 1976, 119.
- Экспериментально-морфологическое исследование  
 рецепторной иннервации почечной лоханки и неко-  
 торых отделов почки. Дисс. Казань. 1956.
- Иннервация почек. М. — Л. 1965.
- Архив АГЭ. 41, 1971, 8, 7.
- В сб.: «Пробл. миелоарх. висц. нервов». Ярос-  
 лавль, 1971, 92.
- В сб.: «Пробл. миелоарх. висц. нервов». Вып. 2.  
 Ярославль, 1975, 105.
- Архив АГЭ. 69, 1975, 7, 72.
- Аfferентные системы чревных нервов. Дисс.  
 Пермь. 1969.
- Арх. патол. 1978, 1, 14.
- J. Physiol. 79, 1933, 332.  
 J. Physiol. 98, 1940, 16.  
 Amer. J. Physiol. 94, 1930, 170.

- Heinbecker F.  
 Bishop G. H.,  
 Heinbecker F.  
 Boud I. A.,  
 Mary R. Davey  
 Burrows T. M. O.,  
 Campbell I. A.,  
 Howe E. J.,  
 Young J. Z.  
 Castro de F.  
 Christensen K.,  
 Lewis E.,  
 Kuntz A.  
 Daly M. B.,  
 Evans D. H. L.  
 Disse J.  
 Dolezel S.
- Douglas W. W.,  
 Ritche J. M.  
 Douglas W. W.,  
 Ritche J. M.  
 Downman C. B.,  
 Evans M. N.  
 Hoffman H. H.,  
 Kuntz A.  
 Hoffman H. H.,  
 Schnitzlein H. N.  
 Hirt A.  
 Hursch J. B.  
 Iggo A.  
 Dubois F. S.,  
 Folcy J. O.  
 Edgeworth F. N.  
 Evans D. H. L.,  
 Murray J. G.  
 Erlanger J.,  
 Gasser H. S.  
 Foley J. O.,  
 Dubois F. S.  
 Foley J. O.,  
 Foley J. O.,  
 Gaskell W. N.  
 Gasser H. S.,  
 Grundfest H.  
 Kirche W.  
 Kirsche W.  
 Kiss F.,  
 Zadory E.  
 Kuntz A.  
 Kuntz A.,  
 Saccomano G.  
 Mitchel G. A.
- Pumphrey R. J.,  
 Young J. Z.  
 Ranson S. W.  
 Ranson S. W.
- Amer. J. Physiol. 100, 1932, 128.  
 Composition of Peripheral Nerves. Edinburg a. Lon-  
 don. 1968.  
 J. Physiol. 179, 1965, 39.  
 Zschr. Anat. u. Entwickl. 89, 1929, 250.  
 The J. of comparative neurol. 95, 1951, 3, 373.  
 J. Physiol. 120, 1953, 579.  
 Handbuch der Anatomie den Menschen. 1902, 7, 1.  
 Nierenfunction und Nervensystem. Herausg. von  
 H. Dutz. Veb Verlag "Volk und Gesundheit". Ber-  
 lin. 1959, 45.  
 J. Physiol. 131, 1956, 35.  
 Physiol. Rev. 42, 1962, 297.  
 J. Physiol. 137, 1957, 66.  
 Anat. Rec. 127, 1957, 3, 551.  
 Anat. Rec. 139, 1961, 429.  
 Handbuch vergl. Anat. d. Virbelt. 2, 1934, 1, 685.  
 Amer. J. Physiol. 127, 1939, 131.  
 J. Physiol. 142, 1958, 1, 110.  
 J. Comp. Neurol. 67, 1937, 1, 69.  
 J. Physiol. 1892, 13, 260.  
 J. Anat. 1954, 88, 320.  
 Amer. J. Physiol. 92, 1930, 43.  
 J. Comp. Neurol. 67, 1937, 49.  
 Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med. 52, 1943, 212.  
 J. Comp. Neurol. 82, 1945, 77.  
 J. Physiol. 7, 1886, 1.  
 Amer. J. Physiol. 127, 1939, 393.  
 Psychiatrie. 8, 1956, 101.  
 Zschr. micr. — anat. Forsch. 64, 1959, 707.  
 Anat. Anz. 91, 1941, 14/15, 209.  
 Autonomic nervous system. Phyladelphia. 1945.  
 J. Neurophysiol. 7, 1944, 163.  
 Anat. of the Autonomic Nervous System. E. a.  
 S., Livingstone Ltd., Edinburg a. London. Chap.  
 XII, 1953, 160.  
 J. exp. Biol. 15, 1938, 453.  
 Amer. J. Anat. 12, 1911, 67.  
 J. Comp. Neurol. 22, 1912, 2, 154.

Ranson S. W.  
Ranson S. W.  
Ranson S. W.,  
Foley J. O.,  
Alpert C. D.  
Rappaport A. M.  
Ross G.  
Scheffield G. C.  
Schnitzlein H. N.,  
Rowe L. C.,  
Hoffman H. H.,  
Zotterman Y.

J. Comp. Neurol. 1913, 23, 259.  
J. Comp. Neurol. 29, 1918, 298.  
Amer. J. Anat. 53, 1933, 289.

Klin. Wochen. 38, 1960, 12, 561.  
J. Anat. 92, 1958, 2, 189.  
Brain. 83, 1960, 3, 480.  
Anat. Rec. 131, 1958, 4, 649.

Skand. Arch. Physiol. 77, 1937, 123.



# ОГЛАВЛЕНИЕ

	стр.
<i>Стовичек Г. В., Бабанова И. Г., Головатюк Н. Н., Зеленков Р. И., Иванов В. В., Кирдянов Ю. Г., Кривов В. А., Никулин В. М., Сади-ков В. В.</i> Вопросы морфогенеза висцеральных нервов . . . . .	3
<i>Никулин В. М.</i> Структурно-функциональная характеристика ка-налов связи системы блуждающего нерва человека . . . . .	35
<i>Кирдянов Ю. Г.</i> Возрастные особенности мягкотных волокон в нервах собственного печеночного сплетения . . . . .	42
<i>Иванов В. В.</i> Сравнительно-анатомическая характеристика вну-триствольной структуры нервов почки . . . . .	45
<i>Крошкин В. В.</i> Структурный анализ нервных сплетений мозго-вых артерий человека . . . . .	49
<i>Соловьева Л. С.</i> Сравнительная миеоархитектоника нервов об-щего сонного сплетения некоторых лабораторных животных . . . . .	52
<i>Бабанова И. Г.</i> Динамика возрастной изменчивости архитекто-ники паравазальных нервов общей сонной артерии человека . . . . .	57
<i>Садииков В. В.</i> Новые данные о структуре бедренного нервного сплетения . . . . .	61
<i>Беляев Л. В.</i> Влияние различных способов забоя эксперимен-тальных животных на состояние межнейрональных синапсов . . . . .	65
<i>Крошкин В. В.</i> Применение метода однофакторного дисперсион-ного анализа при изучении внутриствольного строения нервов . . . . .	68
<i>Стовичек В. Г.</i> К морфофизиологической оценке висцеросенсор-ных проводников тонкой кишки . . . . .	72
<i>Шилкин В. В.</i> Барорецепторы и ферментативная активность аор-ты лабораторных животных . . . . .	80
<i>Бережкова Р. В.</i> Морфология внутриорганной нервной системы печени при ее экспериментальном циррозе . . . . .	89
<i>Алаев А. Н., Ковальский П. А.</i> К истории развития нейроморфо-логии (докторские диссертации, выполненные отечественными ана-томами) . . . . .	94

**ПРОБЛЕМЫ  
МИЕЛОАРХИТЕКТониКИ  
ВИСЦЕРАЛЬНЫХ  
НЕРВОВ**

Сдано в набор 26 июня 1978 г. Подписано в печать  
7 сентября 1978 г. АК 07628. Формат 60×90<sup>1/16</sup>. Бумага  
типографская № 1. Усл. п. л. 7. Уч.-изд. л. 7,3. Заказ 502.  
Тираж 1000 экз. Цена 55 коп.

Ярославский полиграфкомбинат Союзполиграфпрома  
при Государственном комитете СССР по делам изда-  
тельств, полиграфии и книжной торговли.  
150014, Ярославль, ул. Свободы, 97.

УДК 611.839—013 : 611—018.834

Вопросы морфогенеза висцеральных нервов. Стовичек Г. В., Бабанова И. Г., Головатюк Н. Н., Зеленков Р. И., Иванов В. В., Кирдянов Ю. Г., Кривов В. А., Никулин В. М., Садиков В. В. «Проблемы миелоархитектоники висцеральных нервов». Сб. науч. работ Ярославского медицинского института. Ярославль, 1978, вып. 3, стр. 3.

В работе даны количественные характеристики анатомического строения внеорганных нервов печени, почек, яичников, тонкой кишки, сердца, бедренной, сонных артерий и содержания в них разных групп миелиновых волокон в динамике постнатального онтогенеза людей и экспериментальных животных. На основе анализа числовых данных определены общие закономерности и хронологическая последовательность специфической дифференцировки иннервации органов со стороны разных нервных центров. Установлено, что дефинитивные ансамбли нервных проводников развиваются как специфические каналы связей, характерные для каждого органа в отдельности. Даны обоснования явлений асинхронности, стадийности созревания, инволюции миелинового компонента нервных связей. На основе экспериментально-морфологического опыта приведена генетическая классификация проводников висцеральных нервов. Определены индивидуальные, сравнительно-анатомические особенности развития нервных коммуникаций внутренних органов.

Илл. 3, табл. 5. Висцеральные нервы, миелоархитектоника, изменчивость, сравнительно-анатомические особенности.

УДК 611.839.6 : 611—0.18.517.

Структурно-функциональная характеристика каналов связи системы блуждающего нерва человека. Никулин В. М. «Проблемы миелоархитектоники висцеральных нервов». Сб. науч. работ Ярославского медицинского института. Ярославль, 1978, вып. 3, стр. 35.

На серийных поперечных срезах, окрашенных по методике Вейгерта-Паля, изучены особенности миелоархитектоники ствола блуждающего нерва на разных уровнях от выхода из мозга до конечных отделов. Установлено, что подавляющее большинство миелиновых волокон является проводниками малого калибра, относительная доля которых возрастает в кранио-каудальном направлении нерва. Изменчивость насыщенности нерва миелиновыми волокнами обусловлена отхождением ветвей, морфо-функциональными специфическими особенностями разных отделов нервного ствола, индивидуальными отличиями.

Использование информационных показателей дало возможность проанализировать изменчивость проводникового аппарата блуждающего нерва в качестве каналов связи внутренних органов человека.

Илл. 1, табл. 2. Блуждающий нерв, изменчивость миелоархитектоники, информационный анализ.

УДК 611.136.41 : 611.839 : 611—018.83—611—019

Возрастные особенности мягкотных волокон в нервах собственного печеночного сплетения. Сравнительно-анатомическая характе-

ристика. Кирдянов Ю. Г. «Проблемы миелоархитектоники висцеральных нервов». Сб. науч. работ Ярославского мединститута. Ярославль, 1978, вып. 3, стр.

Исследована возрастная изменчивость количества мякотных волокон в нервах собственного печеночного сплетения у людей и собак. В динамике постнатального онтогенеза в результате структурно-функциональной дифференцировки нейронов определенных центров происходят изменения количества и качества миелиновых волокон, что подтверждается анализом информационных показателей. Описаны черты сходства и различия нервных связей печени в сравнительно-анатомическом плане.

Илл. 1, табл. 2. Печеночное сплетение, миелоархитектоника, возрастная и сравнительно-анатомическая изменчивость.

УДК 611.83 : 611.611—019.

Сравнительно-анатомическая характеристика внутривольной структуры нервов почки. Иванов В. В. «Проблемы миелоархитектоники висцеральных нервов». Сб. науч. трудов Ярославского мединститута. Ярославль, 1978, вып. 3, стр. 45.

Изучались поперечные срезы нервно-сосудистых комплексов почек обеих сторон зрелых людей и взрослых собак, окрашенные по методике Вейгерта-Паля. В работе получены материалы, характеризующие видовые отличия в структуре нервных связей почек человека и экспериментальных животных, а также дан сравнительный анализ количественных показателей миелиновых проводников различных морфологических типов. Для получения интегральных характеристик каналов связи почек был применен информационный анализ.

Илл. 1. Почечное сплетение, миелоархитектоника, сравнительно-анатомические особенности.

УДК (611.133+611.33) : 577.95.611—019+616—092.9

Структурный анализ нервных сплетений мозговых артерий человека. Крошкин В. В. «Проблемы миелоархитектоники висцеральных нервов». Сб. науч. работ Ярославского мединститута. Ярославль, 1978, вып. 3, стр. 49.

По методике Вейгерта-Паля окрашивались поперечные срезы сосудисто-нервных комплексов передней, средней и задней мозговых артерий новорожденных и зрелых людей. С учетом микроскопических нервов получены новые данные о строении периадвентициальных нервных сплетений. Наиболее мощным аппаратом нервных связей обладает средняя мозговая артерия. Выявлена зависимость сложности структуры нервного сплетения и количества миелиновых волокон от диаметра артерии и возраста объекта.

Илл. 1, табл. 1. Артерии мозга, нервы, миелоархитектоника.

УДК 611.133+611.83+611—019

Сравнительная миелоархитектоника нервов общего сонного сплетения некоторых лабораторных животных. Соловьева Л. С. «Проблемы миелоархитектоники висцеральных нервов». Сб. науч. работ Ярославского мединститута. Ярославль, 1978, вып. 3, стр. 52.

Изучались окрашенные по методике Вейгерта-Паля тотальные поперечные срезы сосудисто-нервных комплексов общих сонных артерий взрослых животных (собака, кошка, кролик, морская свинка). Получены новые данные о видовых особенностях компонентов сон-

ного сплетения. У исследованных животных суммарное количество мягкотных волокон в сплетении и численность высокодифференцированных проводников среднего и крупного калибров убывает в ряду: собака-кошка-кролик-морская свинка. Структура сонного сплетения у всех животных отличается большой индивидуальной изменчивостью.

Илл. 1, табл. 2. Общая сонная артерия, миелоархитектоника, сравнительно-анатомические особенности нервов.

УДК 611.133+611.83+611—019

Динамика возрастной изменчивости архитектоники паравазальных нервов общей сонной артерии человека. Бабанова И. Г. «Проблемы миелоархитектоники висцеральных нервов». Сб. науч. работ Ярославского медицинского института. Ярославль, 1978, вып. 3, стр. 57.

Изучалось внутриствольное строение нервного сплетения на уровне средней трети общей сонной артерии человека в возрастном аспекте. Материал обрабатывался по методике Вейгерта-Паля. Получены данные о четко выраженных возрастных изменениях количественных показателей миелиновых волокон, а также преобразовании их качественного состава. Период зрелости у человека характеризуется наибольшей численностью и высокой дифференцировкой миелиновых волокон.

В онтогенезе нервных связей артерии определены три этапа: интенсивного миелогенеза, относительной стабилизации, инволюции коммуникаций нервного сплетения сосуда. Для характеристики каналов связей общей сонной артерии использованы информационные показатели.

Илл. 1, табл. 1. Общая сонная артерия, нервы, миелогенез.

УДК 611.137.83 : 611.832+611—018.834

Новые данные о структуре бедренного нервного сплетения. Садиков В. В. «Проблемы миелоархитектоники висцеральных нервов». Сб. науч. работ Ярославского медицинского института. Ярославль, 1978, вып. 3, стр. 61.

На поперечных срезах сосудисто-нервного бедренного сплетения, взятого вместе с паравазальной клетчаткой в области средней трети бедренной артерии человека и собаки с помощью методики окраски по Вейгерту-Палю изучена структура нервного сплетения.

Установлено, что основная масса нервных стволиков концентрируется преимущественно на латеральной и передней поверхностях бедренной артерии. Медиальная и задняя поверхности сосуда располагают значительно меньшим числом нервов. Получены новые данные о конструкции сплетения, в котором обнаружено большое количество микроскопических нервных стволиков. Показано наличие асимметрии в численности нервов сплетений правой и левой артерии.

Илл. 2. Бедренная артерия, нервное сплетение, структура.

УДК 611—08

Влияние различных способов забоя экспериментальных животных на состояние межнейрональных синапсов. Беляев Л. В. «Проблемы миелоархитектоники висцеральных нервов». Сб. науч. работ Ярославского медицинского института. Ярославль, 1978, вып. 3, стр. 65.

Изучена возможность воздействия различных способов забоя экспериментальных животных на состояние межнейрональных синап-

сов вегетативных ганглиев. В работе показана определенная зависимость характера морфологической картины, отражающей функциональное состояние синаптических структур, от способа забоя животных. Это обстоятельство необходимо учитывать при оценке результатов соответствующих экспериментально-морфологических исследований. Наиболее перспективным следует считать способ забоя подопытных животных с помощью декапитации.

Илл. 2, табл. 1. Межнейрональный синапс, забой животных, влияние.

УДК 611.133.517

Применение метода однофакторного дисперсионного анализа при изучении внутривольного строения нервов. Крошкин В. В. «Проблемы миелоархитектоники висцеральных нервов». Сб. науч. работ Ярославского медицинского института. Ярославль, 1978, вып. 3, стр. 68.

По абсолютным числовым значениям миелиновых волокон в нервах периадвентрициальных сплетений передней, задней и средней мозговых артерий шенков изучалась возможность определения ведущего фактора в распределении миелиновых волокон. Установлено, что ведущим причинным фактором разного числа миелиновых волокон в сплетениях является бассейн кровоснабжения артерий головного мозга. Выявлена доля влияния случайных факторов, определена степень достоверности численности мягкотных проводников. Опыт показал продуктивность использования однофакторного дисперсионного анализа для оценки морфологических критериев.

Табл. 2. Мозговые артерии, миелоархитектоника нервов, дисперсионный анализ.

УДК 591.48+591.882 : 612.05+611.34+612.33

К морфофизиологической оценке висцеросенсорных проводников тонкой кишки. Стовичек В. Г. «Проблемы миелоархитектоники висцеральных нервов». Сб. науч. работ Ярославского мединститута. Ярославль, 1978, вып. 3, стр. 72.

В острых опытах на интактных и подвергшихся предварительной спинальной деафферентации собаках регистрировалась электрическая активность в периферических отрезках соединительных ветвей и чревных нервов при раздражении слизистой оболочки тощей кишки адекватными агентами. Спинальная деафферентация приводит к уменьшению частоты импульсов в периферических отрезках соединительных ветвей и чревных нервов, что связано с исчезновением в них афферентов А-гамма, А-дельта и В групп. Сохранившиеся после операции проводники по скорости проведения возбуждения (0,68—1,7 м/с) относятся к группе С.

В морфологическом эксперименте установлено, что эти симпатические афференты являются безмякотными и тонкими мягкотными проводниками; их трофические центры залегают в интрамуральных ганглиях тонкой кишки. Часть этих проводников образуют синапсы с нейронами пред- и околопозвоночных симпатических узлов.

Илл. 6. Тонкая кишка, висцеросенсорные волокна.

УДК 611—018.866 : 612—014.1

Барорецепторы и ферментативная активность аорты лабораторных животных. Шилкин В. В. «Проблемы миелоархитектоники вис-

церальных нервов». Сб. науч. работ Ярославского медицинского института. Ярославль, 1978, вып. 3, стр. 80.

В работе анализируются особенности топографии и степени активности сукцинатдегидрогеназы, цитохромоксидазы, моноаминоксидазы, неспецифических эстераз, выявленной гистохимическими методами у собаки, кошки, кролика, белой крысы. Полученные данные сопоставляются с особенностями энзимохимической организации чувствительных окончаний аортальной рефлексогенной зоны тех же животных.

Илл. 3. Аорта, цитохимия, ферменты чувствительных окончаний.

УДК 611.8—091—004 : 612—084

Морфология внутриорганной нервной системы печени при ее экспериментальном циррозе. Бережкова Р. В. «Проблемы миеоархитектоники висцеральных нервов». Сб. науч. работ Ярославского медицинского института. Ярославль, 1978, вып. 3, стр. 89.

У белых крыс с циррозом печени, вызванном четыреххлористым углеродом, изучалось с помощью импрегнационной методики состояние нервной системы органа. Установлена значительная стойкость нервных приборов при тяжелых поражениях печени и зависимость их регенерации от происходящей перестройки паренхимы, стромы и сосудов, характерной для цирротического процесса.

Илл. 4. Нервы, печень, экспериментальный цирроз.

УДК 611.8(091)

К истории развития нейроморфологии. Алаев А. Н., Ковальский П. А. «Проблемы миеоархитектоники висцеральных нервов». Сб. науч. работ Ярославского медицинского института. Ярославль, 1978, вып. 3, стр. 94.

В работе приводится библиография 84 докторских диссертаций, посвященных исследованию общих вопросов периферической нервной системы и иннервации внутренних органов, выполненных отечественными анатомами. Библиография дополняет известную историко-анатомическую литературу и может быть использована в научно-исследовательской работе морфологов.

Анатомия, история, библиография.

55 коп.