

До порівняльної фізіології кровообігу в печінці

Є. В. Колпаков

Лабораторія порівняльної і вікової фізіології Інституту
фізіології ім. О. О. Богомольця Академії наук УРСР, Київ

О. О. Богомолець надавав великого значення порівняльно-фізіологічному методу в розв'язанні важливих проблем нормальної і патологічної фізіології.

Однією з проблем, до якої О. О. Богомолець ставився з живим інтересом, була проблема особливостей регуляції кровообігу в печінці. Тісно пов'язана з актуальними питаннями діяльності печінки як органу обміну, кров'яного депо, як органу, що має важливі захисні функції, — ця проблема привертала до себе увагу визначних фізіологів і клініцистів (І. П. Павлов, Баркрофт, Дейл, М. Д. Стражеско та ін.). В основі сучасних концепцій про кровообіг у печінці лежить уявлення про відносно самостійну роль печінки в загальному кровообігу. Але шукання спеціальних периферичних механізмів, що контролюють кровострумінь через печінку, натрапляли на значні труднощі в зв'язку з неясністю уявлень про їх структуру і функціональні властивості. Найбільш поширеною до останнього часу слід вважати концепцію про м'язові сфінктери, які розташовані на різних рівнях відвідних вен печінки і контролюють відтікання крові з цього органу.

Проте величезна різноманітність в описах цих м'язових структур у різних тварин і неможливість погодити дані численних дослідників, які вивчали це питання, свідчать скоріше про те, що ми тут маємо справу з особливостями, властивими окремим видам тварин, а не із спільним для всіх хребетних тварин механізмом.

Тому останнім часом інтерес дослідників перемістився від макроскопічних структур у відносно великих судинах печінки до мікроскопічних структур у капілярному ложі — в синусоїдах і кінцевих розгалуженнях артеріол і венул. Тут виявлено механізм регуляції кровоструменя, можливо, спільний для всіх хребетних.

Якщо розглядати розвиток ворітного кровообігу печінки в еволюційному аспекті, то можна відзначити, що вперше він з'явився у ланцетника — маленької рибоподібної тварини перехідної форми від безхребетних до хребетних.

Зачаткова печінка ланцетника, що являє собою вирост травного каналу, обплітається капілярами, на які розпадається підкишкова вена, що несе кров від кишечника. З печінки кров відтікає по печінковій вені до пульсуючої аорти. Чи мають капіляри печінки ланцетника скоротливу здатність та чи здійснюють вони будь-яку регуляцію кровоструменя через печінку — невідомо.

Таким чином, уже у ланцетника є примітивна ворітна система, яка

цілком відповідає простоті його організації. У нижчих хребетних — круглоротих, які в порівнянні з ланцетником становлять наступний більш високий етап розвитку, печінка стає закритим органом, і її кровоносна система набуває цілком визначених форм дальшого еволюційного розвитку: ще більше удосконалюється ворітна система з її тонкими кінцевими розгалуженнями судин, синусоїдами, розвиваються артеріальна система кровопостачання печінки і система відвідних печінкових вен.

Під час дальшого еволюційного розвитку хребетних печінка і пов'язані з нею судинні структури зазнають ряду перетворень. Ці зміни, найбільш істотні в межах великих систематичних одиниць (класів, загонів тощо), варіюють також від виду до виду.

Видові відмінності мають важливе значення при вивченні печінкової циркуляції у ссавців і помилкове їх ігнорування, безсумнівно, є причиною багатьох суперечливих повідомлень, що стосуються нормальної і патологічної фізіології кровообігу печінки.

Особливо великі видові відмінності у тварин, що живуть в умовах водного середовища, у порівнянні із ссавцями суходолу. Найбільш виразним прикладом активної участі венозної системи в регуляції кровообігу при мінливих фізіологічних умовах зовнішнього середовища є венозна система морських і прісноводних ссавців. Своїми чудовими шлюзовими апаратами, спеціальними кров'яними депо, відсутністю або слабкою вираженістю клапанів на стінках вен вони вже давно привертали увагу спеціалістів з порівняльної анатомії і порівняльної фізіології.

Процес пристосування до водних умов існування у таких морських ссавців як ластоногі (тюлені, моржі та ін.) і китоподібні викликає утворення нових структур у внутрішніх органах і, зокрема, в кровоносній системі: це — величезні венозні синуси, артеріальні сплетення і м'язові сфінктери, які контролюють відтік крові з цих утворень.

На рис. 1 зображений препарат печінки тюленя, який був у нас під дослідом. Добре видно наддіафрагмальний сфінктер і надпечінковий венозний синус. Сфінктер складається з поперечносмугастих м'язів та іннервується гілкою діафрагмального нерва. Подібні ж сфінктери і синуси є і в інших представників ластоногих. Є вони також у бегемотів, що ведуть амфібний спосіб життя. Венозні синуси, розширення і різні сфінктери є у представників водних ссавців, які належать до різних систематичних груп: хижаків — у морської та річкової видри, амфібних гризунів — у бобрів, водосвинок, водяних шурів, комахоїдних — у хохуль.

Уже самий факт значного поширення цих особливостей кровоносної системи у різних груп тварин (ластоногих, китоподібних, хижаків, гризунів, комахоїдних) вказує на їх тісну залежність від екології, свідчить про єдність організму і середовища. Тут, очевидно, істотно відчувається явище конвергенції ознак, визначуване схожістю екологічних умов, і тому воно проявляється у найрізноманітніших тваринних груп.

Незважаючи на істотні відмінності в структурі і локалізації, описані пристосування характеризуються значною схожістю і являють собою додаткові венозні резервуари переважно в черевній порожнині, здатні утримувати частину крові при зануренні тварин у воду.

Функціональне значення цих кров'яних депо вбачають у захисті стиснутих органів грудної порожнини під час занурення тварин від надлишку крові. Тварина пірнає під воду після посиленого вдиху, діафрагма її натягнута, грудна частина порожнистої вени і серце стиснуті, вплив крові до серця зменшується і сповільнюється, а зайва кров затри-

мується в синусах. Згадане утримання крові в кров'яних депо особливо легко реалізується за допомогою м'язових шлюзів, але може відбуватися у багатьох дрібних водних ссавців і без них.

З наведених фактичних даних можна зробити той найбільш загальний висновок, що венозну систему ссавців і взагалі хребетних не можна розглядати тільки як систему трубок, які пасивно відводять кров до серця, а що вона відіграє активну роль у кровообігу, в процесі повер-

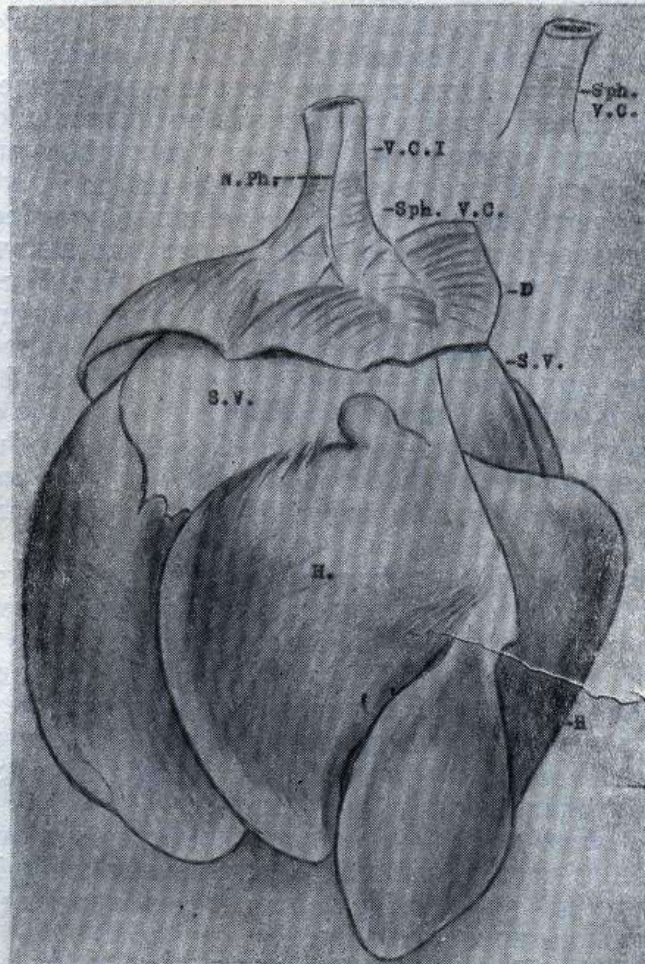


Рис. 1. Печінка тюленя (*Phoca vitulina*).
Sph — наддіафрагмальний сфінктер; D — діафрагма;
SV — венозний синус; H — печінкові частки.

нення крові до правого серця відповідно до умов мінливого середовища і вимог моменту. Здійснюється ця роль за допомогою зміни венозного тону і відповідно калібру вен, роботи шлюзових апаратів і кров'яних депо.

Другий висновок полягає в тому, що венозна система ссавців при збереженні загальної структурної основи відзначається незвичайною пластичністю, що виражається в різноманітності пристосувальних форм у тварин різних видів.

Так, у наземних ссавців умови існування в повітряному середовищі виключають необхідність у різних змінах динаміки кровообігу. Зовнішнє середовище не піддає організм суворим випробуванням, яких організм зазнає при переході під час занурення з повітряного середовища у водне. Тому в структурі і функції кровоносної системи наземних

ссавців нема такого виразного відображення впливу зовнішнього середовища. Та це ніяк не означає, що вона одноманітна і не має видових особливостей, що розвинулись в кінченому підсумку під впливом зовнішнього середовища. Але розуміння характеру впливу навколишнього середовища в цьому випадку натрапляє на великі утруднення.

Так, давно вже відомо, що у деяких типово наземних тварин, зокрема, у собак, в тонких розгалуженнях відвідних вен печінки є своєрідні скупчення гладких м'язів у вигляді кілець і спіралей, які охоплюють просвіт судин і обмежують кровострумінь у них (Бріссо і Сабурін, Жільбер і Вілларе, Франк і Галліон). Але ці анатомічні факти, до того ж не пов'язувані з будь-якою певною теорією, не привернули до себе достатньої уваги. Тільки пізніше, в зв'язку з розвитком після досліджень Павлова і Ненцького вчення про бар'єрну функцію печінки, відкриттям явищ анафілаксії, з розвитком поглядів на печінку як на один з органів, що депонують кров, і взагалі з великим прогресом у вивченні різноманітної діяльності печінки, виник інтерес і до з'ясування механізму, що регулює в ній кровострумінь (Маутнер і Пік, Еппінгер, Поппер, Черногоров і Попов, Горев). У сфінктерах відвідних печінкових вен стали вбачати шлюзові апарати, що контролюють кровострумінь через печінку. Значення цих гладком'язових кілець і спіралей явно переоцінювали. Згідно з цими уявленнями, їх закриття захищає серце від перевантаження кров'ю, їх відкриття дозволяє серцю сильніше наповнюватися кров'ю. Вважали також, що завдяки роботі шлюзів у печінці затримуються та нейтралізуються отруйні субстанції і захищаються від них серце і взагалі весь організм.

Виявлені фізіологічними методами судинні реакції печінки приписували дії цих сфінктерів. Вважали, що подразнення симпатичних нервів і введення адреналіну відкривають ці шлюзи і кров викидається з печінки; навпаки, подразнення блукаючих нервів (правда, лише деякі автори це підтверджують) їх закриває і кров затримується у печінці. Аналогічно подразненню симпатичних нервів діє також недостача кисню, тоді як гістамін, пептон, бактеріальні і глистні токсини, вуглекислий газ, анафілактичний шок їх закривають.

Як справжні шлюзові ворота вони звужуються у відповідь на сліди гістаміну, внаслідок чого в печінці затримуються значні маси крові, і відкриваються при дії фізіологічних гамма-доз адреналіну і кров викидається у загальний кровострумінь.

Біологічне значення роботи шлюзового апарата у собак вбачали в тимчасовому виключенні із загального кровообігу частини крові тварини, що перебуває в стані спокою, і в нейтралізації в крові отруйних речовин. Так, Дейл вважав, що під час травлення малі кількості гістаміну абсорбуються з кишечника і створюють опір відтіканню крові з печінки, який зумовлює нагромадження відносно великої частини крові насамперед у самій печінці і, мабуть, у деякій частині в усіх внутрішніх органах, що обмиваються кров'ю з ворітної вени. На раптовий заклик до підвищеної активності вольових м'язів під впливом симпатичних імпульсів, посилюваних викиданням в кров їх хімічного двійника — адреналіну, вени широко розкриваються і вивільнюють для потреб усього організму кров, яка перед тим, під час травлення, заповнювала місткі капіляри печінки.

Вважали, що цей, в нормальних умовах тонкий регуляторний механізм при шоку виявляє граничний ступінь своєї скоротливої здатності і, діючи спільно з явищами дилатації капілярів і порушенням їх проникності в усьому тілі й особливо в печінці, призводить до глибоких розладів кровообігу.

Наведені вище теоретичні концепції про фізіологічну роль шлюзів печінки були основані на експериментах, проведених на собаках. До порівняно недавнього часу собака була єдиною твариною, на якій фізіологічними методами в поєднанні з морфологічними було показано існування сфінктерів печінкових вен, що обмежують кровострумінь. Слід зауважити, що і в цьому випадку не було повного збігу думок.

Ще більш суперечливі дані були одержані в дослідях на інших тваринах (кішках, кроликах, мавпах та ін.). Одні автори бачили такі сфінктери в гепато-кавальних устях, інші — в місцях переходу тонких розгалужень печінкових вен у більші судини, треті знаходили їх у більш тонких розгалуженнях.

Разом з тим слід вважати незаперечним фактом здатність печінки до тонких варіацій її кровонаповнення: то затримання, то віддача нею крові в загальну циркуляцію в залежності від потреб цілого організму як в нормальних, так і в патологічних умовах. Усе це передбачає існування шлюзового механізму, який регулює кровообіг у печінці. Безсумнівно також, що думка дослідників пішла не цілком правильним шляхом, зосередившись на шуканнях особливих м'язових сфінктерів, внаслідок чого залишилася в затінку вся величезна капілярна сітка печінки з її здатністю до скоротливості і, отже, до варіацій її об'єму. Крім того, ворітна і печінкова вени з їх розгалуженнями незалежно від наявності в них особливих кільцевидних сфінктерів мають здатність змінювати свій калібр. Звичайно, не можна заперечувати, що наявність виражених сфінктерів печінкових вен у деяких видів тварин зумовлює, як це можна бачити з дослідів на собаках, особливий тип реакції печінки на введення деяких речовин і при анафілаксії, але це не повинно заважати розрізненню в реакціях печінки рис, спільних для ссавців і взагалі хребетних, від більш часткових видових особливостей.

Проблему шлюзової діяльності печінки можна вивчати як завгодно детально, але в кінцевому підсумку все ж виникає питання — що саме є її основою?

Щоб внести в це питання необхідну ясність, ми в свій час дослідили морфологічними і фізіологічними методами судинну систему печінки у 22 видів тварин. В результаті ми прийшли до висновку, що сфінктери печінкових вен в такому вигляді, в якому вони бувають у собак, властиві тільки родам родини собачих (вовкам, лисицям, шакалам та єнотовидним собакам). Це — кільцевидні або спіральні м'язові валики, розташовані в тонких розгалуженнях відвідних вен (в центральних, сублобулярних і збірних). У патологічних випадках ці сфінктери можуть повністю займати просвіт судин, призводячи до затримання в печінці великих мас крові (рис. 2, 3, 4).

Судинна система печінки цих тварин відзначається незвичайною чутливістю, реагуючи на гамма-дози гістаміну в дослідях на цілій тварині, а також в дослідях з ізольованою перфузією печінки *in situ* із збереженими нервовими зв'язками або ж *in vitro*.

Як видно з наведеної на рис. 5 кімограми, відтікання крові з печінки, записане сифонним методом, досить різко сповільнюється, а об'єм печінки збільшується. Інтероцептивні рефлекси на загальному артеріальному кровообігу ми мали можливість відзначити лише при введенні великих доз гістаміну або токсинів, наприклад глистних, і при анафілаксії (рис. 6).

Отже, представникам усіх родів родини собачих властиві ті самі морфологічні і фізіологічні особливості судинної системи печінки, що й собаці. Цікаво відзначити, що у тюленів, філогенетично близьких до собаководних, виявляються такі самі особливості будови відвідних пе-

чінкових вен. Отже, тюлені мають подвійний набір сфінктерів — поперечносмугастих наддіафрагмальних і дрібних гладком'язових сфінктерів печінкових вен.

В інших родин хижаків, близьких до родини собачих, що об'єднуються у філогенетичну групу собакоподібних (до яких належать родини собак, куніць, енотів і ведмедів), ми знайшли чітко виражені

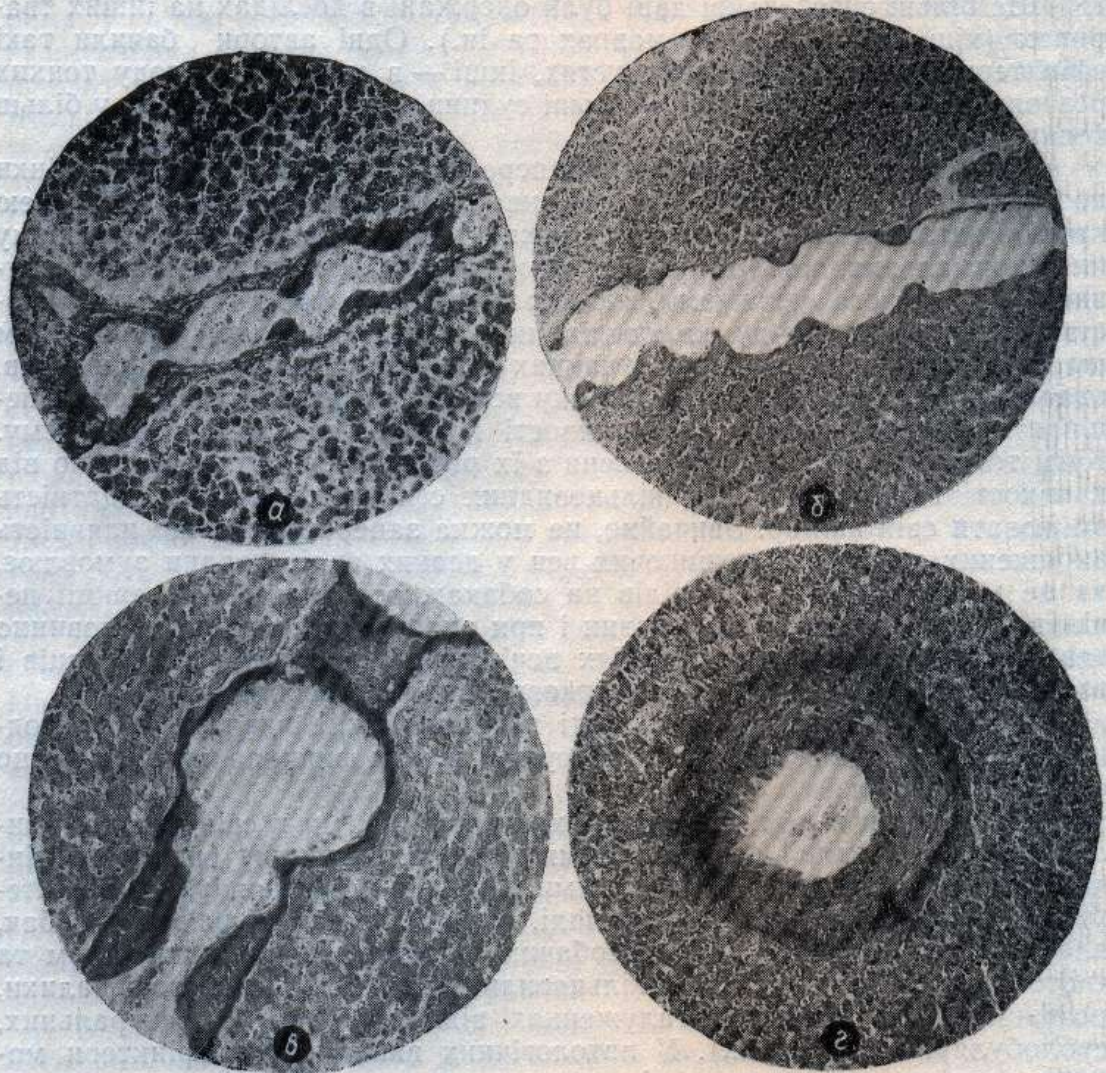


Рис. 2. Зрізи печінки:

а — лисиці — в середині поздовжньо зрізана печінкова венула, в просвіті видно м'язові валики; б — видри — поздовжній розріз венули; в — борсука — поздовжньо-косий розріз венули, вгорі видно частину м'язового кільця; г — поперечний зріз венули борсука на рівні м'язового кільця.

сфінктери печінкових вен у борсуків і видр з родини куніцеподібних, а також у справжніх або американських енотів.

На відміну від представників родини собак, у цих тварин сфінктери печінкових вен локалізуються переважно в печінкових венах середнього калібру і, незважаючи на їх більшу масивність, вони, за нашими спостереженнями, менш ефективні, ніж дрібніші сфінктери у собачих: очевидно, перекриття більш вузьких каналів шлюзами досягається легше, ніж широких судин. У протилежність цьому у кішок та інших крупніших кішкоподібних (тигрів, левів) таких структур не виявлено (у останніх лише морфологічними методами). Тому припущення, що сфінктери судин печінки є у всіх м'ясоїдних, є невірним. Ця морфо-фізіоло-

гічна ознака властива лише певним групам м'ясоїдних. Подібні сфінктери печінкових вен є також у ластоногих — цих близьких родичів собакоподібних. Це можна бачити на рис. 7.

У недавньому минулому дуже поширеним уявленням про шлюзову будову судин печінки, яке проникло в більшість зведень і посібників з фізіології і патофізіології, було уявлення Дейла і співробітників. Дейл виходив з дослідів двох патоанатомів—Еліаса і Феллера, які в результаті перфузії печінки, взятої від людських трупів, гарячим розчином формаліну виявили значне звуження устя головних печінкових вен у місцях їх впадання в нижню порожнисту вену. Встановивши, що й у собаки в цих місцях є скупчення гладких м'язів у стінці нижньої порожнистої вени, які немов охоплюють впадаючу печінкову вену, Дейл і співробітники у великій експериментальній праці показали незвичайну чутливість шлюзового механізму на боці відтікання до нервових і хімічних подразнень. Автори вирізували ці гирлові ділянки судинної стінки, чим і припиняли шлюзову дію судин печінки.

Неважко бачити, що в такій постановці питання про шлюзи набу-

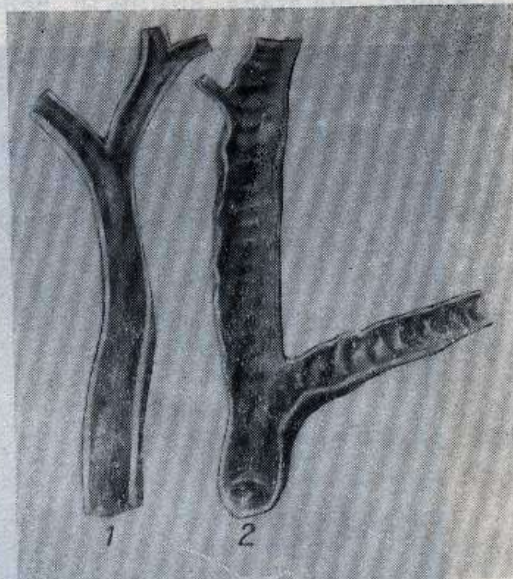


Рис. 3. Поздовжній розріз портальної внутріпечінкової гілки (1) і печінкової вени борсука (2).

Вигляд під лупою.



Рис. 4. Корозійний препарат печінкових венул собаки в стані спазму сфінктерів (за Томасом і Ессексом).

ває ширшого значення, в тому числі для фізіології і патології людини, оскільки такі скупчення м'язових волокон можна бачити і в устях пе-

чінкових вен людини. Але в цих дослідях, незважаючи на їх уявну технічну досконалість, виявилось дошкульне місце. І справді, досить було в наших дослідях виміряти венозний тиск у печінкових венах, тобто

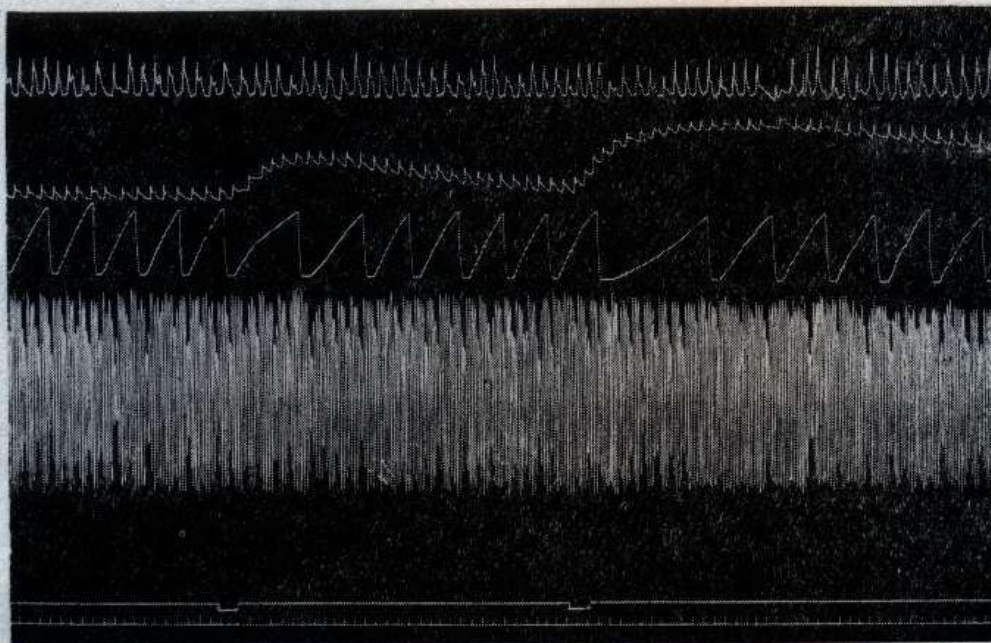


Рис. 5. Перфузія частини печінки. Позначення кривих (зверху донизу): дихання; об'єм печінки; об'єм відтікаючої рідини; тиск у стегновій артерії; сигнал; відмітка часу — 3 сек. При першому і другому сигналах введено 5 і 10 γ гістаміну.

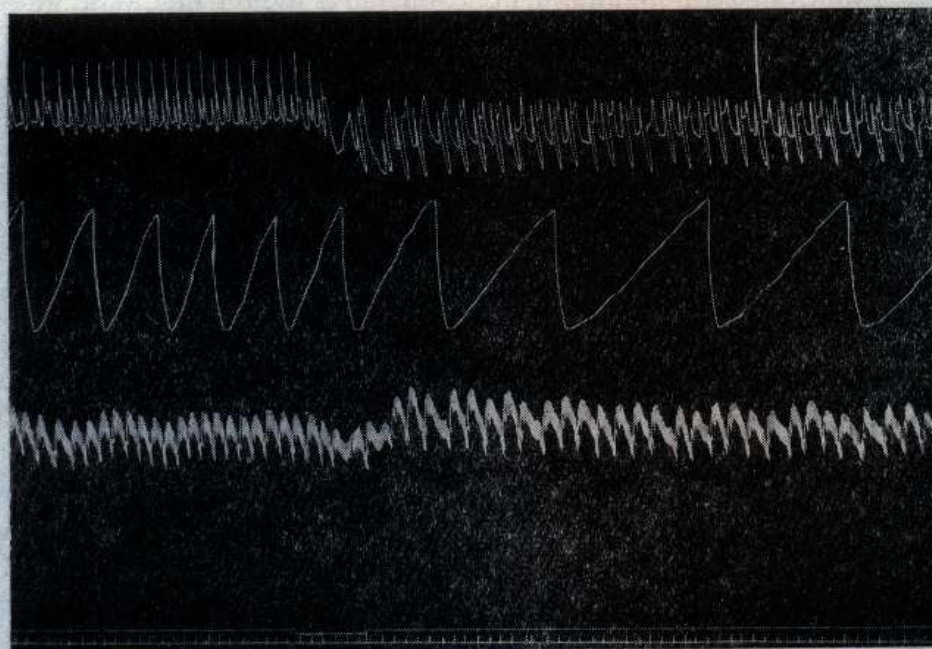


Рис. 6. Перфузія частини печінки. Позначення кривих (зверху донизу): дихання; об'єм відтікаючої рідини; тиск у лівій стегновій артерії; сигнал; відмітка часу — 3 сек. При сигналі введено 1 мл сольового аскаридного екстракту.

перед гаданими гирловими шлюзами, щоб переконатись в його падінні замість очікуваного підвищення після введення гістаміну (рис. 8). Такий самий негативний результат спостерігається і при введенні гістаміну безпосередньо у печінкові вени. І тоді, якби ці гіпотетичні гирлові

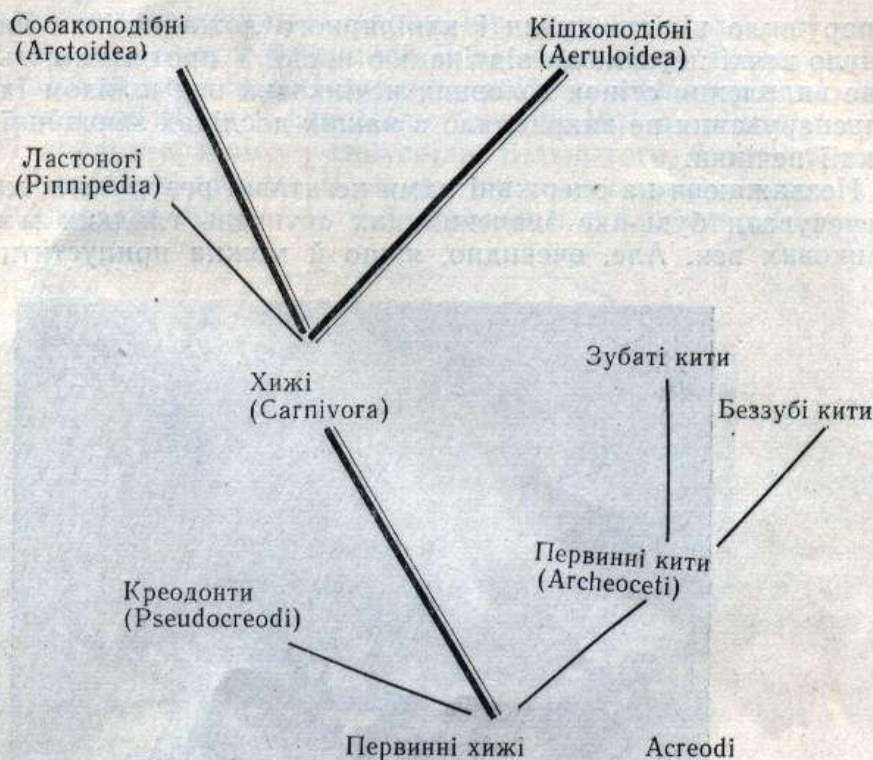


Рис. 7. Частина родовідного дерева ссавців.
Подвійними лініями позначені прогресивні вітки (И. И. Шмальгаузен.
Сравнит. анатомия, 1938).

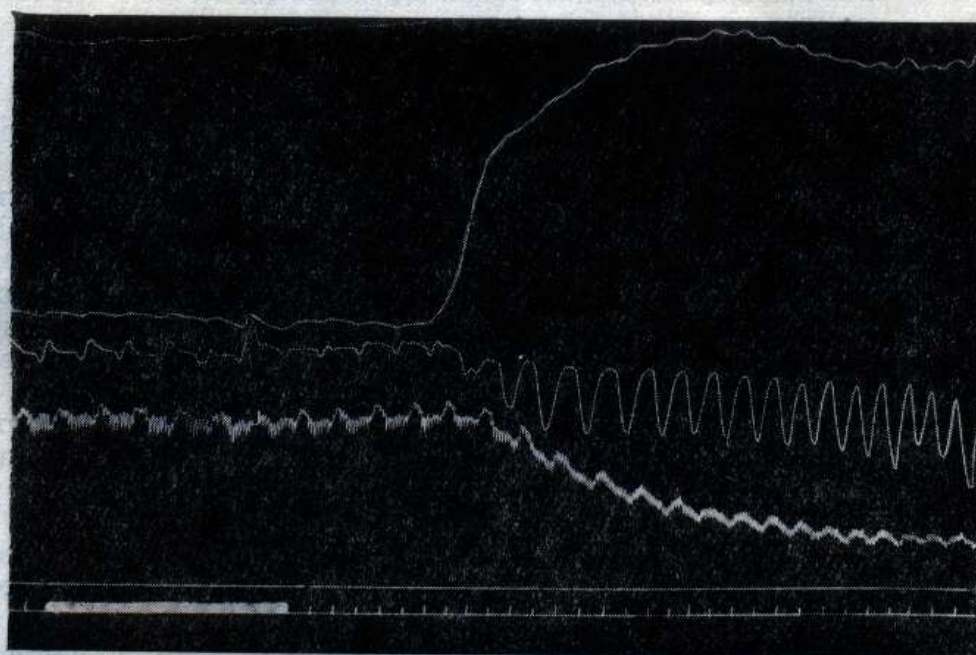


Рис. 8. Дослід на собаці. Анафілаксія. Позначення кривих (зверху донизу):
тиск у ворітній вені; тиск у головній печінковій вені перед її устям у порожнистій
вені; тиск у лівій сонній артерії; нульова лінія; відмітка часу — 3 сек.

сфінктери були досить ефективними, слід було б чекати підвищення кров'яного тиску.

Що ж до дослідів з вирізуванням стінок печінкових вен в їх устях при впадінні в порожнисту вену, то, слід гадати, що таке грубе втручан-

ня порушило цілість судин і капілярного ложа печінки настільки, що усунуло всякі перешкоди відтіканню крові. У протилежність цьому акуратне видалення стінок головних печінкових вен шляхом їх старанного відпрепарування не викривляло в наших дослідах звичайної для собаки реакції печінки.

Незважаючи на одержані нами негативні результати, ми не схильні заперечувати будь-яке значення цих скупчень гладких м'язів в устях печінкових вен. Але, очевидно, якщо й можна припустити обмеження

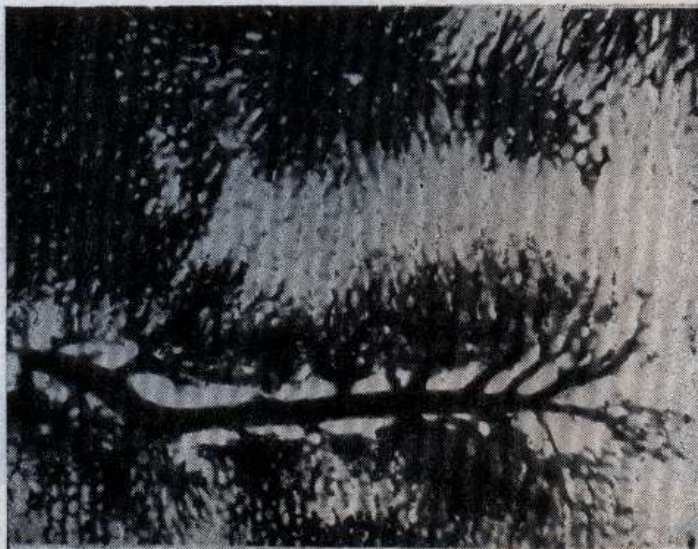


Рис. 9. Гілка ворітної вени з відхідними від неї короткими венулами, що переходять у синусоїди. В місцях переходу кінцевих гілок у синусоїди розташовані сфінктери. За Г. Еліасом.

кровоструменя через печінку внаслідок їх скорочення, то лише порівняно невелике.

Головна перешкода відтіканню крові з печінки собаки виникає в тонких і найтонших розгалуженнях печінкових вен, які у собаки відрізняються багатством скоротливих елементів. Але слід гадати, що й у собаки ці кільцевидні і спіральні м'язові пучки становлять лише своєрідний додатковий апарат до того основного шлюзового апарата, місцезнаходження якого, як і в інших тварин, має бути глибше — в капілярному ложі печінки, в її синусоїдах.

Цей додатковий м'язовий апарат і є відповідальним за ту своєрідність реакцій, якою характеризується, наприклад, печінка собаки при деяких видах шоку, а також на введення гістаміну на відміну від реакцій інших тварин.

Як було зазначено на початку цієї статті, останнім часом в зв'язку з шуканнями спільного для різних видів тварин периферичного механізму, що регулює кровострумін через печінку, увага дослідників була повернута до кінцевих розгалужень артерій і до гілок ворітної вени й особливо до синусоїдів, які відбивають своєрідну особливість структури судинного ложа печінки.

Перевагою нових досліджень (Найслі, Манн, Векім, Сеневрайт та ін.) з'явилось широке застосування прижиттєвих мікроскопічних спостережень за реакцією найтонших судин печінки на різні фізіологічні впливи. Ці прижиттєві мікроскопічні спостереження провадились за допомогою розробленої для цієї мети техніки просвічування часток печінки у дрібних тварин.

Згадані автори спостерігали динамічну картину діяльності складного судинного механізму і фіксували її на кіноплівку. Таким шляхом вдалося встановити справжнє існування входних сфінктерів в місцях переходу порталних гілок у синусоїди (рис. 9, 10), а також у місцях переходу лобулярних артеріол у синусоїди. Більш того, була встановлена наявність вихідних сфінктерів ззаду синусоїдного капілярного ложа, в місцях впадіння синусоїдів у центральні і сублобулярні вени. На

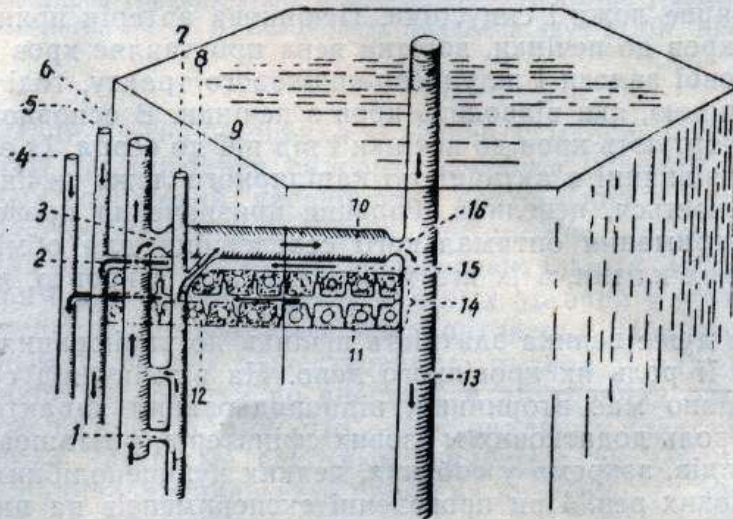


Рис. 10. Схема судинного апарата печінки (за Найслі і Блох).

1 — Артеріопортальний анастомоз; 2 — з'єднання синусоїдального простору з лімфатичною судиною; 3 — входний сфінктер; 4 — жовчний канал; 5 — лімфатична судина; 6 — портална вена; 7 — печінкова артерія; 8 — артеріальна синусна гілка; 9 — стінка синусоїди; 10 — синусоїд; 11 — печінкові клітини; 12 — жовчні каналці; 13 — центральна вена; 14 — балки печінкових клітин; 15 — перисинусоїдальний простір; 16 — вихідний сфінктер.

підставі прижиттєвих спостережень цим сфінктерам приписують здатність контролювати затримання крові у величезному синусоїдному ложі печінки або віддачу з нього. При тривалому спостереженні ці сфінктери видно на всіх фазах їх стиснення або розширення. Одні з них широко розкриті, інші відкриті лише наполовину, треті щільно стиснуті. Відповідно до цього синусоїди то наповнюються кров'ю, то порожніють. Під впливом адреналіну відбувається скорочення сфінктерів. Стимуляція симпатичної іннервації печінки викликала скорочення синусоїдів і збліднення спостережуваного поля. При стимуляції блукаючого нерва будь-якого помітного ефекту одержати не вдалося.

Сфінктери синусоїдів у прижиттєвих спостереженнях були досліджені, переважно, в печінці жаб і щурів. Сама їх наявність у тварин таких різних, далеких один від одного, класів — амбіфій і ссавців — дозволяє припустити, що тут йдеться про загальну закономірність. Тим більше, що існування сфінктерів в інтралобулярних артеріолах людини було також констатовано звичайними гістологічними методами.

Найслі, узагальнюючи результати своїх досліджень, підкреслює, що в основі активності судинного ложа печінки лежить здатність скорочуватись, в широкій мірі властива судинам різних калібрів, починаючи від капілярів. Уявлення про те, що контрактильність судин обов'язково пов'язана з наявністю в їх стінках гладких м'язових елементів, тепер можна вважати недостатнім. Як показали спостереження, здат-

ність скорочуватись властива кінцевим печінковим артеріолам, гілочкам артеріальних синусів, кінцевим порталним венулам, артеріо-портальним анастомозам, вхідним сфінктерам, внутрішній вистилці синусоїдів, вихідним сфінктерам синусоїдів, малим шлюзовим каналам, описаним Дейзахом, центральним і сублобулярним венам.

У своїй монографії, присвяченій проблемі кровообігу в печінці, Чайльд також відзначає, що, коли розглядати кровеносну систему печінки в цілому, слід визнати функціонально найбільш важливою її частиною капілярне ложе і синусоїди. Печінкова артерія приносить насичену киснем кров до печінки, ворітна вена приставляє кров від селезінки, підшлункової залози і шлунково-кишкового тракту, тоді як печінкова вена є судиною, яка відводить кров з печінки. В основному це судини, які транспортують кров до печінки і від неї до серця. Їх загальна активність, у порівнянні з активністю капілярного ложа печінки, що безперервно змінюється, невелика. Головне призначення кровопостачання печінки — підтримання оптимального середовища для обмінної діяльності печінкових клітин, в їх інтимному контакті з кров'ю, яка обмиває синусоїди.

Водночас дуже велика здатність печінки до варіювання свого об'єму зумовлює її роль як кров'яного депо. На відміну від селезінки ця роль безсумнівно має вторинний, підпорядкований характер. Вторинною є також роль додаткових м'язових сфінктерів, розташованих у тварин деяких видів, зокрема у собачих, деяких куницеподібних, на різних рівнях печінкових вен. При проведенні експериментів на цих тваринах все ж не треба забувати, що особливий тип реакції тварин різних видів на деякі фармакологічні речовини і при шоку може залежати також від локалізації великих мас гладких м'язів у деяких стратегічних пунктах, де їх скоротлива здатність, слід гадати, пов'язана з якимись спеціальними функціями, значення яких недосить ясне.

Ці особливості можуть до певної міри маскувати загальні закономірності, властиві великим тваринним групам. У цих випадках легко припустити помилку, прийнявши за загальну будь-яку часткову морфологічну ознаку.

Тому при оцінці результатів дослідів на тваринах необхідно враховувати їх видові особливості. Механічно переносити одержані на різних видах тварин дані на людину неприпустимо.

ЛІТЕРАТУРА

- Баркрофт Д., Основные черты архитектуры физиол. функций, Медгиз, 1937.
 Горев Н. Н., Архив пат. анат. и пат. физиол., 2, 1936, 28.
 Колпаков Є. В., Мед. журн. АН УРСР, т. XIX, 2, 1949, 14.
 Колпаков Є. В., Фізіол. журн. АН УРСР, т. V, 3, 1959, 322.
 Черногоров И. А., Попов В. Г., Архив биол. наук, 15, 2, 1935, 195.
 Эппингер Г., Серозное воспаление, Киев, 1937.
 Bauer W., Dale H.H., Poulsson L. T. a. Richards D. W., I. Physiol., 74, 1932, 343.
 Brissaud E. et Sabourin C., Compt. Rend. Soc. de Biol., 40, 1888, 757.
 Burne R. H., Proc. Zool. Soc. London, 1910, 385.
 Child C., The Hepatic Circulation. London—Philadelphia, 1954.
 Flias H. и Feller A., Z. ges. exp. Med., 77, 1931, 538.
 Franck F. C. et Hallion L., Arch. physiol. norm., 1896.
 Gilbert A. et Villare M., Compt. Rend. Soc. de Biol. 67, 1909, 19.
 Harrisson R. J. Tomlinson J. D. W. a. Bernstein L., Nature, 173, 1954, 86.
 Hunter J. цит. за Franklin K. I., A monograph on veins, Baltimore, 1937.
 Knisely M. H., Bloch E. H. a Warner L., Biol. Scrifter, 4, 1948, 37.
 Mauther H. u. Pick E. P., Arch. exp. Pharmak., 142, 1929, 271.
 Krogh A., Nature, 133, 1934, 635.
 Popper H. a. Schaffner F., The hepatic circulation, Philadelphia, 1957.

- Seneviratne R. D., Quart. J. Exp. Physiol., 35, 77, 1949, 110.
Thomas W. D., a. Essex H. E., Am G. of Physiol., v. 158, 1/2, 1949, 303.
Wakin K. C., Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med., 49, 1942, 307.

К сравнительной физиологии кровообращения в печени

Е. В. Колпаков

Лаборатория сравнительной и возрастной физиологии Института физиологии им. А. А. Богомольца Академии наук УССР, Киев

Резюме

При изучении кровообращения в печени у млекопитающих необходимо принимать во внимание видовые различия. Причиной множества противоречивых сообщений, касающихся нормальной и патологической физиологии кровообращения в печени, несомненно, является игнорирование этих видовых особенностей экспериментальных животных.

Ярким примером крайних форм видовых отличий в этом отношении являются морские и пресноводные млекопитающие. Процесс приспособления к водным условиям существования вызвал у них образование новых признаков и структур во внешних и внутренних органах, в том числе и в кровеносной системе. Это — артериальные сплетения, несущие запас кислорода, огромные венозные синусы в задней части тела и сфинктеры, ограничивающие отток крови из них (рис. 1). Функциональное значение последних усматривают в предохранении от излишка крови сжатых органов грудной полости при нырянии этих животных после глубокого вдоха.

Эти факты показывают, что кровеносная система млекопитающих и в частности, ее венозный отдел отличаются необычайной пластичностью при сохранении общей структурной основы, что и выражается в разнообразии приспособительных форм у разных видов.

Своеобразные отличия в венозной системе имеются и у ряда сухопутных млекопитающих.

Наши исследования, охватывающие 22 вида животных, показали, что в тонких разветвлениях печеночных вен ряда родственных между собою видов хищных имеются особые сфинктерообразные устройства из гладких мышц в виде колец и спиралей. Они свойственны родам и видам семейства собачих — волкам, лисам, шакалам, енотовидным собакам (рис. 2, 3). Эти сфинктеры при некоторых условиях могут почти полностью зажимать просвет сосудов, приводя к застою в печени больших масс крови (рис. 4).

Сосудистая система печени названных животных отличается необычайной чувствительностью, реагируя на гамма-дозы гистамина в опытах на целом животном, а также в опытах с изолированной перфузией печени *in situ* (рис. 5). При введении больших доз гистамина, а также антигенов и токсинов наблюдаются интероцептивные рефлексy на общем артериальном давлении (рис. 6).

В других семействах отряда хищных, объединяющихся в филогенетическую ветвь собакообразных (сюда принадлежат семейства собак, кунцеобразных, енотов, медведей) хорошо выраженные сфинктеры печеночных вен обнаруживаются у барсуков и выдр из семейства кунци и у американских енотов. Такие сфинктеры найдены у ластоногих — близких к хищным (рис. 7).

У представителей филогенетической ветви кошачьих таких сфинктеров не обнаружено. Таким образом, эти особенности структуры пече-

ночных вен свойственны не всем плотоядным, а лишь некоторым определенным группам родственно близких хищных.

Широко распространенное до последнего времени представление Дейла о локализации основного сфинктера в устьях главных печеночных вен при их впадении в нижнюю полую является неверным. Непосредственное измерение давления в главных печеночных венах, т. е. перед предполагаемыми сфинктерами, обнаружило его падение после введения гистамина (и антигенов) вместо ожидаемого повышения. Это показывает, что основное препятствие оттоку крови из печени находится в тонких разветвлениях печеночных вен и в капиллярном ложе печени (рис. 8). Исследования последнего времени обнаружили в капиллярном ложе печени тонкий механизм регуляции кровотока, возможно, общий для позвоночных животных (Найсли, Вежим и др.). В прижизненных микроскопических наблюдениях при помощи техники просвечивания была изучена и заснята на кинопленку динамическая картина деятельности сложного сосудистого механизма, контролирующего кровоток через печень. Было установлено существование так называемых входных сфинктеров в местах перехода порталных венул в синусоиды и выходных, расположенных в местах впадения синусоидов в отводящие кровь из долек центральные вены. В то же время способность к сокращению и изменению своего калибра в широкой мере свойственна сосудам печени, начиная от самых мелких и кончая крупными.

Самый факт обнаружения сходного механизма регуляции кровотока у животных, далеких по своему положению в системе и принадлежащих к разным классам (лягушек и крыс — земноводных и млекопитающих), позволяет думать, что здесь дело идет об общей закономерности кровообращения в печени.

Описанные видовые особенности структуры и функции печеночных вен у определенных групп хищных являются своеобразным дополнительным аппаратом к общему механизму регуляции кровообращения в печени. Эти особенности могут до известной степени маскировать деятельность основного механизма, общего с другими животными.

Можно также рассматривать особенности печеночных вен у собак и филогенетически близких к ним животных как крайнюю степень гипертрофии основного механизма регуляции кровотока в печени, когда область распространения регулирующих кровоток сфинктеров не ограничивается только капиллярным ложем печени. Поэтому при оценке результатов опытов на животных необходимо принимать во внимание видовые особенности их кровеносной системы.