

Аферентна іннервація органів шлунково-кишкового тракту

І. А. Булігін

Інститут фізіології Білоруської РСР, Мінськ

За останні сто років зібрано величезний матеріал, що стосується вивчення різноманітних інтероцептивних рефлексів, в тому числі таких, що беруть свій початок в органах шлунково-кишкового тракту. Ці рефлекси мають важливе значення як в регуляції діяльності органів травлення, так і в їх зв'язку з іншими системами організму. Вони забезпечують цілісне функціонування організму та його активну взаємодію із зовнішнім середовищем.

Проте аферентні шляхи зазначених рефлексів з органів травлення ще не стали предметом спеціальних і систематичних досліджень, хоч окремі праці давно вже з'являються в літературі і стосуються як фізіологічних аспектів (Шумовський, 1864; Гізада, 1930; Мак Суїні і співробітники, 1938; Мюльберг, 1947; Делов і співробітники, 1951; Черніговський і співробітники, 1949; Полтирев і співробітники, 1955, та ін.), так і морфологічних сторін (Лаврентьев і співробітники, 1959; Колосов і співробітники, 1958; Плечкова і співробітники, 1959, та ін.) питання, що нас цікавлять.

Свої фізіологічні дослідження аферентної іннервації органів травлення ми почали в 1946 р. Вони насамперед стосувались аферентних шляхів інтероцептивних рефлексів з шлунка (Булігін, 1943, 1953, 1955; Булігін і Кульвановський, 1957). Потім у нашій лабораторії були ґрунтовно вивчені аферентні шляхи інтероцептивних рефлексів з прямої (Кульвановський, 1959) і порожньої (Зоріна-Цікіна, 1959) кишок, а також з ілеоцекальної ділянки кишечника (Єфімова, 1960). При цьому приділяли увагу з'ясуванню ряду питань, що стосуються: 1) природи приділяти увагу з'ясуванню ряду питань, що стосуються: 1) природи вісцеральних аферентних волокон, 2) ходу цих волокон від кожного з органів, що нас цікавлять, 3) рівнів вступу волокон у центральну нервову систему, 4) особливостей аферентної іннервації у тварин різних видів.

В цьому повідомленні наведені деякі загальні підсумки цієї роботи.

Методика досліджень

Робота провадилась в умовах гострих дослідів на собаках, а також на жабах. Рефлекси викликали здебільшого механічним подразненням рецепторів шлунка і кишечника. Ефект ураховували за зміною кров'яного тиску в сонній артерії, дихання, рухів кишечника, а також за появою загальних рухів голови. Рефлекси випробовували як до, так і після виключення тих чи інших нервових стовбурів, що беруть участь в іннервації органу.

Щоб перевірити роль того чи іншого нерва, як аферентного провідника інтероцептивних імпульсів, залишали непорушеним тільки даний нерв, а всі інші нервові утворення перерізували або виключали іншим способом. Якщо рефлекси в цьому випадку зберігались, а після перерізання цього останнього провідника зникали, то це було прямим доказом наявності в ньому аферентних волокон, зв'язаних з подразнюваним інтероцептивним полем.

Нам
же стілі
показат
цьому і
ний хар
статтях
а основ
роботи

Я

М

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Б

Результати досліджень

Нами поставлено вже кілька сот гострих дослідів на собаках і майже стільки ж на жабах. Природно, що ми зараз не маємо можливості показати тут і десятої частки одержаних нами фактичних даних. Та в цьому і нема потреби, тому що багато з наших дослідів мають однотипний характер, а значна їх частина вже описана в раніше опублікованих статтях і монографії. Ми тут обмежимося лише деякими ілюстраціями, а основну увагу приділимо загальній характеристиці підсумків нашої роботи у вигляді найбільш загальних висновків.

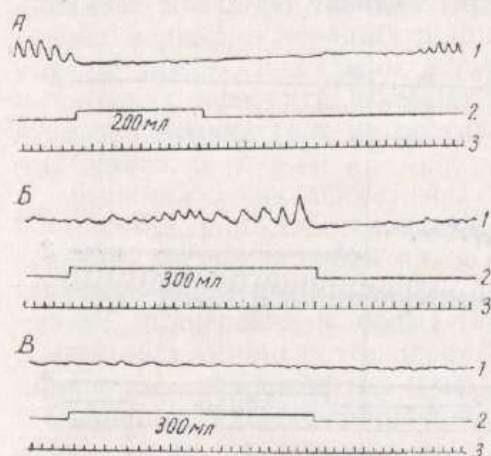


Рис. 1. Дослід від 16.IV 1959 р. Вплив розтягнення прямої кишки гумовим балоном на рухи клубової кишки.

А — у собаки з інтактною нервовою системою; Б — після порушення нервових зв'язків кишечника з центральною нервовою системою (екстрамуральні вузли і сплетення залишаються); В — після пропускання через судини задньобрижового ганглію 2 мл нікотину (1:1000). Інтрамуральні зв'язки кишечника в усіх випадках порушені перерізанням товстої кишки перед прямою.

1 — моторика клубової кишки, 2 — відмітка розтягнення прямої кишки балоном, заповненням 200—300 мл повітря, 3 — відмітка часу — 5 сек.

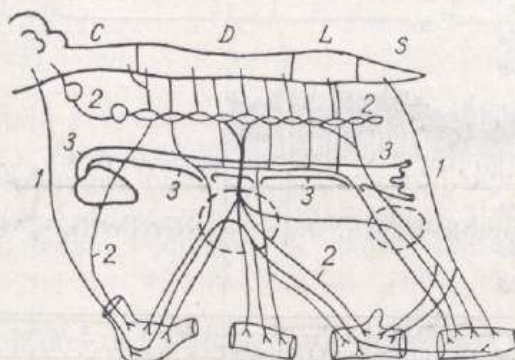


Рис. 2. Схема аферентної іннервації органів шлунково-кишкового тракту собаки. Буквами C, D, L, S позначені відповідні відділи спинного мозку; внизу (зліва направо): шлунок, частина порожньої кишки, ілеоцекальна ділянка і пряма кишка.

1 — аферентні волокна, що йдуть в складі блукаючих (зліва) і тазових (справа) нервів; 2 — аферентні волокна, що йдуть у складі симпатичних нервових стовбурів (черевних — в центрі) і підчеревних — справа в нервах, симпатичних ланцюжках та їх гілочках); 3 — аферентні волокна нервових сплетень кровоносних судин.

Перший висновок зводиться до визнання того, що шлунок і кишечник, як і інші органи, постачені аферентними волокнами двох типів — цереброспінальними (соматичними) і симпатичними, які є відростками клітин II типу Догеля. Якщо в питанні про існування аферентних волокон першого типу (цереброспінальних) після досліджень Келлікера, Ленглі, Верное, Лаврентьева і багатьох інших уже давно ні в кого нема найменшого сумніву, то щодо аферентних симпатичних нейронів і досі нема єдиної думки. Одні автори (Разенков, Синельников, Кунц, Сергієвський, Іванов, Заварзін, Колосов, Мілохін, Іванова та ін.) слідом за Соковніним, Догелем, Рамон-і-Кахалем визнають існування симпатичних аферентних нейронів, тоді як інші (Ленглі, Керер, Верное, Орбелі, Тонких та ін.), навпаки, заперечують їх наявність, а спостережувані в умовах зруйнування центральної нервової системи вісцеральні зв'язки пояснюють аксон-рефлекторним механізмом.

Експериментальні дані, які є в нашому розпорядженні, схилиють нас до точки зору Соковніна—Догеля. Так, в нашій лабораторії встановлено на собаках і жабах із зруйнованою центральною нервовою системою, що, по-перше, моторика тонкого кишечника змінюється при подразню-

ванні рецепторів як шлунка, так і прямої кишки, тільки в цьому випадку потрібне більш сильне подразнення інтероцепторів, ніж у тварин з інтактними центрами; по-друге, рефлекс з прямої кишки на клубову, які безпосередньо відділені одна від одної перерізанням кишечника і з'єднуються тільки через екстрамуральні зв'язки, зокрема за допомогою задньобрижового ганглію, зникає, якщо попередньо пропустити через судини задньобрижового ганглію гангліоблокуючі речовини — нікотин, біспіридин.

Наведу хоч би одну ілюстрацію (рис. 1). На верхній частині кімограми видно, що розтягнення прямої кишки собаки з інтактною нерво-

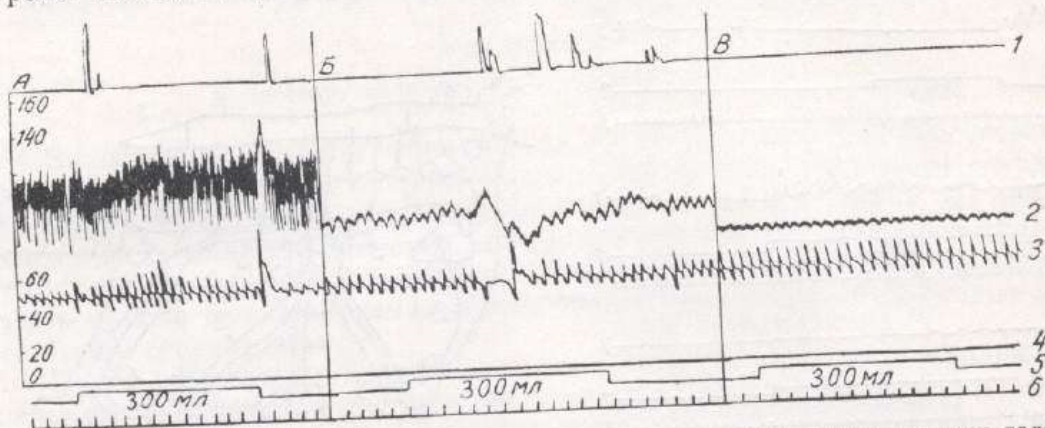


Рис. 3. Дослід від 17.X 1958 р. Вплив розтягнення прямої кишки на рухи голови собаки (1), кров'яний тиск у сонній артерії (2) і дихання (3).

А — в умовах інтактної нервової системи (контроль); Б — після одночасного перерізання спинного мозку і симпатичних ланцюжків на межі грудного і поперекового відділів, товстої кишки попередньо прямої та денервації кровоносних судин (залишаються непорушеними черевні, підчеревні, тазові нерви); В — після наступного перерізання черевних нервів. Інші позначення такі самі, як на рис. 1.

вою системою викликає швидкий розвиток добре вираженого гальмування моторики шлунка. Після порушення центральних зв'язків кишечника на виготовленому нами оригінальному препараті рефлекс кишечника зберігається, але він викликається сильнішим розтягненням прямої кишки, настає після тривалішого латентного періоду і дуже часто має викривлений характер, тобто на фоні спокою кишки з'являються її скорочення. Після пропускання через судини задньобрижового ганглію нікотину (2 мл 1:1000) ефект не реалізується, він зникає.

В нашій лабораторії є дані, які вказують на те, що зазначені симпатичні механізми вісцеральних рефлексів шлунка і кишечника пов'язані з центральною нервовою системою і що, очевидно, є два механізми їх доцентрових зв'язків — симпатичний і симпто-соматичний. Проте на їх більш детальній характеристиці я не маю можливості спинитися.

Другий наш висновок зводиться до того, що аферентні волокна всіх досліджуваних нами органів травлення, як і взагалі всіх внутрішніх органів, проходять у складі симпатичних і парасимпатичних нервових стовбурів, а також у нервових сплетеннях кровоносних судин. В цьому відношенні наші дані узгоджуються із спостереженнями інших авторів як тих, що тут згадувались, так і не згаданих. Очевидно, в кожному з цих нервових утворень проходять як соматичні, так і симпатичні аферентні волокна. Різні нервові стовбури відрізняються один від одного лише різним кількісним співвідношенням зазначених двох типів вісцеральних аферентних волокон, про що свідчать і морфологічні дані І. Ф. Іванова (1937), а також деякі електрофізіологічні дані (Талаат, 1937, та ін.).

Третій наш висновок вказує на те, що зазначені органи шлунково-кишкового тракту, як і інші досліджувані нами органи (сечовий міхур, матка, піхва), мають множинну аферентну іннервацію. Це видно із складеної нами загальної схеми аферентної іннервації шлунка і різних відділів кишечника собаки (рис. 2).

Із наведеної на рис. 2 схеми видно, що до кожного органу (шлунок і тонка кишка) підходять аферентні волокна принаймні з трьох джерел, а до прямої кишки, як, очевидно, і по всьому товстому кишечнику аж до ілеоцекальної заслінки, — з п'яти джерел, а саме: з крижової ділянки спинного мозку по тазових нервах, з поперекового відділу — по підчеревних нервах, з передніх відділів спинного мозку — по нервових сплетеннях кровоносних судин, а також по симпатичних ланцюжках і черевних нервах, аферентні волокна яких підходять до прямої кишки по підчеревних нервах (але не по тазових), з довгастого мозку — по блукаючих нервах.

Кожний з цих аферентних шляхів встановлений експериментально. Наприклад, щоб довести наявність у прямій кишці аферентних волокон черевних нервів, у собак після контрольних проб перерізували або іншим шляхом виключали всі гадані шляхи. Залишались непорушеними тільки черевні, підчеревні, а іноді і тазові нерви. Рефлекси в цьому випадку зберігались. Якщо потім перерізати черевні або підчеревні нерви, ефект зникає і не відновлюється (рис. 3).

Аналогічним способом доведено, що до прямої кишки аферентні волокна йдуть від передніх відділів симпатичного ланцюжка. Далі, щоб довести наявність у прямій кишці аферентних волокон блукаючих нервів, після контрольних проб денервували всі гадані аферентні провідники, за винятком блукаючих нервів. Ефект у цьому випадку зберігався. Якщо ж слідом за цим перерізати блукаючі нерви під діафрагмою або перерізати товсту кишку попереду прямої, то таке саме розтягнення прямої кишки не викликає ніякого ефекту.

Дальший аналіз напрямку аферентних волокон блукаючих нервів показав, що вони йдуть до прямої кишки не по стінці шлунково-кишкового каналу, а від шлунка піднімаються вгору до сонячного сплетення і від останнього по нервово-судинних пучках брижі йдуть до ілеоцекальної ділянки і лише звідси прямують до кінцевого пункту по стінці товстого кишечника.

Таким самим прийомом були перевірені всі інші нервові стовбури як провідники аферентних імпульсів від тих чи інших відділів кишечника.

Четвертим нашим положенням є те, що аферентні волокна різних вегетативних нервових стовбурів мають різну зону поширення. Як показують наші експериментальні дослідження і як це видно з наведеної схеми (рис. 2), аферентні волокна блукаючих і черевних нервів охоплюють усі розглядувані нами відділи шлунково-кишкового тракту, починаючи від шлунка і кінчаючи прямою кишкою. Тазові ж і підчеревні нерви дають аферентні волокна в обмежену ділянку, а саме — головним чином до прямої кишки і інших органів таза і почасти в інші відділи кишечника аж до ілеоцекальної ділянки. Звідси разом з тим випливає, що в товстому кишечнику аферентні волокна досліджених нами чотирьох пар великих вегетативних нервів перешаровуються. В тонкому кишечнику і шлунку такого перешаровування нема.

П'ятий висновок, який ми можемо зробити, полягає в тому, що аферентні волокна досліджених нами органів утворюють як прямі (основні), так і обхідні (додаткові) аферентні шляхи. Це підтверджується не тільки вивченням ходу аферентних шляхів кожного органу,

представленого на наведеній нами схемі, а й з'ясуванням рівнів їх вступу в центральну нервову систему.

Як відомо, це питання вивчали численні автори. При цьому встановилась думка, що аферентні волокна того чи іншого органу вступають у спинний мозок у певних його сегментах. Наприклад, вважається, що аферентні волокна шлунка собаки вступають у спинний мозок в межах D_6-D_{10} або, за даними деяких авторів, D_5-L_4 , аферентні волокна тонких кишок — D_5-7-D_{12-13} , волокна сліпої кишки — L_3-L_4 , прямої кишки — L_6-7-S_{1-3} .

Ми перевіряли тільки верхні границі вступу аферентних волокон зазначених органів у спинний мозок. При цьому встановили, що для всіх перелічених відділів шлунково-кишкового тракту ці границі значно вищі від вказаних попередніми авторами. Наприклад, перерізання спинного мозку на границі 5-го і 6-го грудних сегментів, тобто значно вищі від загальноприйнятої границі вступу аферентних волокон прямої кишки в крижово-поперековому відділі спинного мозку, а також повне видалення спинного мозку нижче від місця перерізання не виключає рефлекторної зміни кров'яного тиску, дихання і появи рухів голови у відповідь на розтягнення прямої кишки балоном. Рефлекси в цих умовах зникали тільки після додаткової денервації черевної аорти і задньої порожнистої вени поперекової ділянки, перерізання симпатичних ланцюжків у цій самій ділянці, а також черевних нервів (аферентні волокна блукаючих нервів виключали попереднім перерізанням товстої кишки попереду прямої). Таким самим способом була показана більш висока границя вступу в спинний мозок аферентних волокон шлунка, порожньої кишки та ілеоцекальної ділянки, що йдуть у складі черевних нервів і нервових сплетень кровоносних судин і піднімаються вгору по симпатичних ланцюжках і великих кровоносних судинах — аорті і задній порожнистій вені. Ці численні волокна, які вступають у спинний мозок у віддалених, попереду розташованих сегментах і утворюють обхідні аферентні шляхи досліджених нами органів. Для прямої кишки обхідними (додатковими) шляхами є й аферентні волокна блукаючих нервів.

Як показали наші досліді, основні аферентні волокна шлунка, порожньої і прямої кишок звичайно відповідають описаним попередніми авторами рівням вступу в спинний мозок. До шлунка і тонкого кишечника основні аферентні шляхи йдуть не тільки від спинного мозку (D_5-D_{13}) по черевних нервах і кровоносних судинах (до кишечника), а й від довгастого мозку по блукаючих нервах. Щодо сліпої кишки, то ми не можемо погодитись із думкою Нікітіна (1947), що її аферентні волокна вступають у спинний мозок в ділянці 3—4-го поперекових хребців. За нашими даними, тут беруть початок лише волокна, що утворюють додаткові шляхи, які йдуть до сліпої кишки по підчеревних і, можливо, тазових нервах. Основні ж аферентні шляхи цього органу йдуть по черевних і блукаючих нервах і вступають у центральну нервову систему значно вище — аж до шийних хребців і довгастого мозку. Те саме можна сказати і про аферентні волокна, що йдуть до ілеоцекальної ділянки по сплетеннях кровоносних судин — вони вступають у грудний відділ спинного мозку.

На завершення цього положення слід сказати, що загальне уявлення про обхідну аферентну іннервацію внутрішніх органів і судин виникло у клініцистів (Ферстер, 1927; Леріш, 1937; Маркелов, 1938, та ін.). Як нам здається, тепер воно дістало не тільки фізіологічне (в наших даних), а й морфологічне (Плечкова із співробітниками, Голуб із співробітниками та ін.) обґрунтування.

Шостим нашим висновком є констатація, що обхідні (додаткові)

аферентні
го в пр
тонкому
воляють
ні обхід
фізіолог
аферент
нуті, ні
на регу
жаби во

І, п

те, що
льний з
головно
тероцеп
каючих
3-го гр
зникаю
тижні, п

Ан
дженні
умовні
і стаю
спіналь
є основ

Як
більш п
решаро
ревної
можемо
це є ко
ні в тис
го регу
рішніми
Це важ
й остат

Та
гляді р
ділів ш
повна і
безумо
на осно

Пр
рених і
Парале
кон, як
них си
схему с
субстра
і кишеч
лення і
бують
рофізіо

аферентні шляхи найбільш виражені в товстому кишечнику, особливо в прямій кишці (і взагалі в органах таза) і значно менш виражені в тонкому кишечнику і шлунку. Дані, що є в нашому розпорядженні, дозволяють висловити попереднє припущення про те, що найбільш виражені обхідні шляхи органів таза, в тому числі прямої кишки, є наслідком фізіологічного розвитку нервової системи. Наприклад, у собаки обхідні аферентні шляхи прямої кишки і сечового міхура значно більш розвинуті, ніж у жаби. Якщо у собаки після перерізання спинного мозку можна регулярно спостерігати рухову реакцію передньої частини тіла, то у жаби вона відзначається в рідких, одиничних випадках.

І, нарешті, сьомим нашим загальним висновком є те, що по обхідних аферентних шляхах може здійснюватись функціональний зв'язок рецепторів шлунка і кишечника з корою великих півкуль головного мозку. Так, Б. Ф. Осипов показав, що умовні харчові інтероцептивні рефлексі з шлунка зберігаються і після перерізання блукаючих нервів під діафрагмою, а також спинного мозку на границі 2—3-го грудних хребців. Негайно після перерізання спинного мозку вони зникають, очевидно, під впливом шоківих явищ, а потім, через два-три тижні, відновлюються.

Аналогічні дані одержали Н. С. Бань, В. М. Левченко при дослідженні безумовних інтероцептивних впливів з прямої кишки на харчові умовні рефлексі у собак. Виявляється, що ці впливи зберігаються (хоч і стають трохи слабшими) після двобічного видалення міжхребцевих спінальних гангліїв крижового відділу, які, за даними деяких авторів, є основним джерелом аферентної іннервації прямої кишки.

Яке значення має обхідна аферентна іннервація і чому вона найбільш виражена в задньому відділі шлунково-кишкового тракту, де перешаровуються аферентні волокна основних вегетативних стовбурів черевної порожнини? На це з усією чіткістю ми тепер відповісти ще не можемо. В найбільш загальній формі можна висловити припущення, що це є компенсаторні механізми нервової системи. Вони особливо виражені в тих органах, які найбільш віддалені від головного мозку як головного регулятора всіх функцій організму та які в порівнянні з іншими внутрішніми органами потребують найбільшого кортикального контролю. Це важливе і не зовсім ще ясне питання необхідно додатково вивчити й остаточно розв'язати.

Такі найважливіші підсумки наших досліджень представлені у вигляді розглянутої загальної схеми аферентної іннервації вузлових відділів шлунково-кишкового тракту. Ми розуміємо, що ця схема недосить повна і досконала, що вона має ще багато недосить точних місць. До неї безумовно вноситимуть чимало доповнень і змін. Проте її принципіальна основа залишиться незмінною.

Представлена схема відображає напрям аферентних шляхів, утворених цереброспінальними або соматичними аферентними волокнами. Паралельно з ними ми припускаємо хід симпатичних аферентних волокон, які є відростками клітин II типу Догеля. Визнання таких вісцеральних симпатичних нейронів висуває необхідність доповнити наведену схему схемою так званих місцевих рефлекторних дуг як матеріального субстрату справжніх симпатичних рефлексів, зокрема рефлексів шлунка і кишечника. Одержані нами дані підтверджують давно вже існуючі уявлення про механізми справжніх симпатичних рефлексів, які ще потребують дальшого експериментального аналізу: фармакологічного, електрофізіологічного, морфологічного.