

В.М. Петренко

НОВЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ АКТИВНОГО ЛИМФООТТОКА

Кафедра анатомии человека (зав. — проф. В.М. Петренко) Санкт-Петербургской медицинской академии им. И.И. Мечникова

В статье рассмотрены история и современное состояние вопроса о структурных основах активного лимфооттока из органов у человека и млекопитающих животных, сопоставлены две концепции строения лимфангиона — клапанного и межклапанного сегментов лимфатического сосуда как организаторов активного лимфооттока.

Ключевые слова: лимфатический сосуд, клапан, сегмент, лимфангион.

Знания о строении и функциях лимфатической системы используются в современной медицине для лечения и профилактики различных заболеваний, в том числе — лимфедемы [1, 2, 9, 11, 14, 15, 27]. Лимфатические сосуды (ЛС) осуществляют дополнительное, окольное по отношению к венам дренирование всех органов у человека и млекопитающих животных. С периферической лимфой они транспортируют липопротеины, токсины, микробы, опухолевые клетки. В этой связи идея управления лимфотоком приобрела широкое распространение в клинике [8, 12, 23, 24].

Морфологические основы транспорта лимфы исследуются на протяжении 4 столетий. Недавно на страницах журнала «Морфология» проф. А.В. Борисов [4] изложил свои представления по данной проблеме в новом виде, но без сопоставления с собственной «теорией конструкции лимфангиона» [3]. Автор не видит различий между двумя своими сообщениями, однако несомненно считает, что именно его теория решает проблему. Так ли это?

История вопроса. В 1949 г. E.Horstmann [30, 31] впервые предложил выделять функциональную единицу ЛС — *клапанный сегмент: участок между двумя соседними клапанами, дистальный из которых относится к данному сегменту, проксимальный — к следующему сегменту*. В клапанном сегменте E.Horstmann [30] выделял 3 части с разным содержанием гладких миоцитов: проксимальный и дистальный участки, переходящие на основания клапанов, бедны миоцитами, а промежуточный — содержит мышечные пучки постоянно и в наибольшем количестве (мышечная манжетка). Следовательно, ЛС состоит из мышечных трубок, разделенных бедными миоцитами или безмышечными участками, которые соответствуют основаниям клапанов. По мнению E.Horstmann, неравномерное по протяжению строение ЛС определяет сегментарный, толчкообразный характер лимфотока в нем. H.Mislin [34] на основе проведенных экспериментов подтвердил эту мысль и предложил новое название автономной единицы ЛС — «лимфангион».

В 1983 г. H.Mislin [35] подвел итоги собственных и других исследований [28, 29, 31, 32, 36, 42, 43] по проблеме лимфангиона за 30 лет на страницах «Lymphangiology». Его статья «Lymphangion» начинается так: «Известно, что ... ЛС ... состоят из ... обособленных коротких трубок, клапанных сегментов, или лимфангионов. Лимфангион — это сегмент с центральной мышечной полоской, или «муфтой», и безмышечным клапаном...» [35, стр. 19]. H.Mislin и другие исследователи не выделяли в составе лимфангиона клапанный синус, известный еще по работам J.L.Testut [44]. Упрощенное описание лимфангиона (область клапана и мышечная манжетка) объясняется, вероятно, практическими соображениями. Визуальные прижизненные наблюдения сократительной актив-

ности ЛС позволяют идентифицировать только участки «перехватов» (места прикрепления клапанов) и «вздутий» (области мышечных манжеток). Поэтому к выводам, сделанным на основе результатов подобных наблюдений, интерполяциям на конкретные морфологические субстраты, особенно микроскопических размеров, следует относиться очень осторожно.

В 1982 г. А.В.Борисов впервые выступил с публичным сообщением о лимфангионе на Всесоюзной научной конференции. В 1983 г. вышла книга Р.С.Орлова, А.В.Борисова и Р.П.Борисовой «Лимфатические сосуды. Структура и механизмы сократительной активности» [16], в которой преобладали результаты анализа литературы и физиологических наблюдений. В последующие два десятилетия постепенно накапливались данные по функциональной морфологии лимфангионов человека и млекопитающих животных. Обобщив собственные результаты и данные других исследователей, А.В.Борисов сформулировал «теорию конструкции лимфангиона», в которой определил лимфангион как «участок ЛС между двумя клапанами: периферический клапан принадлежит одному лимфангиону, а центральный — следующему» [3, стр. 8], что совпадает с определением клапанного сегмента E.Horstmann [30, 31]. В клапане А.В.Борисов различал две части: пристеночное утолщение — клапанный валик, истонченная в просвете часть — створка. В створке миоциты отсутствуют, она движется пассивно, по градиенту лимфотока [30]. В клапанных валиках крупных экстраорганных ЛС миоциты формируют мышцу-напрягатель лимфатического клапана.

А.В.Борисов предлагал выделять межстворчатый участок стенки на проксимальном конце лимфангиона с почти полным отсутствием миоцитов. Термин неудачный: между створками клапана находится полость ЛС — узкий межстворчатый канал. Проксимальный конец лимфангиона внедряется в промежутки между клапанными валиками — это межваликовые стенки аксиального синуса, по моему определению. Дистальный конец лимфангиона оказывается над клапанными створками — стенки клапанных синусов. Боковые стенки аксиального и клапанных синусов экранированы клапанами, испытывают меньшее давление лимфы, поэтому тоньше и содержат меньше миоцитов, чем манжетка [19, 20].

Согласно схеме строения лимфангиона по А.В.Борисову, мышечная манжетка лимфангиона связана мышечными пучками только с его входным (дистальным) клапаном. Таким образом демонстрируется механизм координации активных движений основных компонентов лимфангиона как клапанного сегмента ЛС. Ученики А.В.Борисова [5, 6] провели исследования анатомических основ функциональной взаимосвязи соседних лимфангионов. В результате было обнаружено, что мышечные пучки из стенки периферического лимфангиона формируют «чужой» клапанный валик, принадлежащий уже следующему

лимфангиону. Об этом ранее писали и другие авторы [35]. Следовательно, теория конструкции лимфангиона содержит утверждение, противоречащее ее основному постулату: пограничный клапан целиком принадлежит одному из соседних лимфангионов (проксимальному), но, как оказалось, формируется структурами дистального лимфангиона.

В 2005 г. А.В.Борисов сообщает: «...трудно предположить, что проксимальный клапан функционально относится к следующему лимфангиону и не принимает участие в функционировании периферического лимфангиона... Поэтому определение лимфангиона по Е.Horstmann... нельзя считать структурно-функциональной единицей ЛС...» [4, стр. 19]. Таким образом, А.В.Борисов отказывается от своего определения лимфангиона как клапанного сегмента, рассматриваемого в качестве структурно-функциональной единицы ЛС, которого он придерживался примерно 30 лет [3].

В 2005 г. А.В.Борисов пишет: «Лимфангион состоит из отдела ЛС между двумя клапанами (его стенка) и двух клапанов (дистального и проксимального). Каждый клапан принадлежит двум соседним лимфангионам и обеспечивает их функционирование» [4, стр. 19], т. е. повторяет в усеченном виде определение, представленное в этой статье на 2 абзаца раньше: «...В.М.Петренко... сделал попытку обосновать лимфангион как межклапанный сегмент ЛС с гладкими миоцитами в стенке. В состав такого лимфангиона входят оба пограничных клапана. Клапан принадлежит обоим смежным лимфангионам». Фактически признав несостоятельность понятия лимфангиона как клапанного сегмента ЛС, А.В.Борисов порождает новую проблему, отрицая структурную дифференциацию секторов клапана: «По моему мнению, клапан, анатомически располагаясь на границе двух лимфангионов, принадлежит им обоим и функционирует как единое целое. Поэтому нет оснований искать границу между аксиальным и париетальным секторами клапана». Но гипотеза «третьего пути» не объясняет, как такой клапан обеспечивает раздельное сокращение смежных лимфангионов. Более того, А.В.Борисов [4] различает в стенке лимфангиона, как и прежде [3], три части — мышечную манжетку, стенку клапанного синуса и область прикрепления клапана, т. е. лимфангион в его «новой» версии сохраняет конструкцию клапанного сегмента.

Итак, концепция «лимфангион — клапанный сегмент ЛС» была сформулирована Е.Horstmann и Н.Mislin, получила свое дальнейшее развитие в работах целого ряда зарубежных исследователей, а также А.В.Борисова и его учеников в 80–90-е годы. Концепция рассматривает лимфангион как функциональную систему ключевых структур ЛС: 1) клапана — ограничителя обратного лимфотока; 2) мышечной манжетки — насоса, активно поддерживающего лимфоток. Они соединены последовательно: клапан предшествует мышечной манжетке. Такая модель позволяет объяснить механизм ограничения обратного лимфотока, но не организации активного лимфооттока из органов. Е.Horstmann и Н.Mislin не указали на анатомическую границу между лимфангионами (функциональная единица ЛС): действительно, клапан никогда не прерывает сосудистую стенку, а только локально усложняет ее строение путем деформации внутренних слоев с образованием окружной складки. А.В.Борисов превратил лимфангион как клапанный сегмент в структурно-функциональную единицу ЛС и вместе с учениками вел поиск анатомических основ взаимосвязи таких лимфангионов.

По-моему мнению, концепция имеет существенные недостатки: 1) граница между лимфангионами проводится перед входным клапаном очередного (проксимального) сегмента ЛС, поскольку в основании входного клапана лимфангиона миоциты отсутствуют или малочисленны [16, 35], т. е. отсутствует морфологическая предпосылка для раздельного сокращения соседних лимфангионов (их раздельных мышечных манжеток). Волна мышечного возбуждения лимфангиона возникает в области входного клапана, но не в дистальной, а в проксимальной части клапана, в стенке клапанного синуса

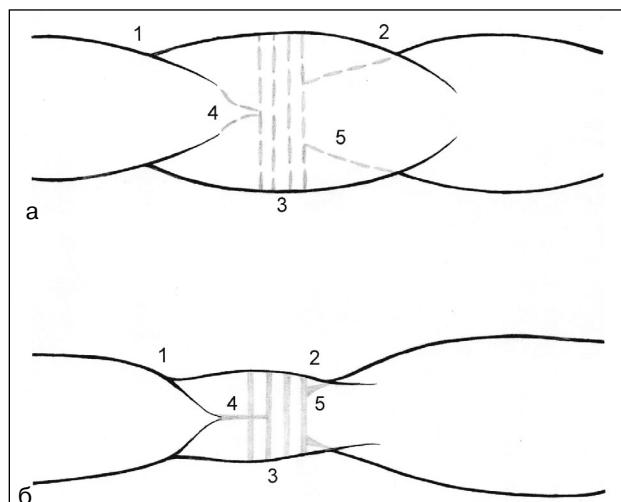


Рис. 1. Структурная организация активного лимфооттока в лимфангионе (схема).

а — фаза покоя; б — фаза сокращения. 1, 2 — входной и выходной клапаны; 3 — мышечная манжетка; 4, 5 — комиссуральные и клапанные пучки миоцитов.

[13]. Более того, лимфангион может сократиться без предварительного сокращения предшествующего лимфангиона [30, 31, 35, 46]. Соседние лимфангионы могут сокращаться и одновременно, а в клапанных валиках лимфатических коллекторов миоцитов может быть больше, чем в мышечной манжетке лимфангиона. Эти проблемы пытаются решить путем идентификации пейсмекера в области входного клапана лимфангиона с учетом других механизмов регуляции [10, 13, 16, 33, 35, 37, 41, 45, 47]; 2) но *главное* — еще до работ Е.Horstmann и Н.Mislin было известно, что сегменты ЛС и в целом организме, и в биоптатах ЛС сокращаются только при наличии обоих пограничных клапанов сегмента — дистального, входного и проксимального, выходного [16, 46]. Поэтому лимфангион как клапанный сегмент (с одним входным клапаном) на практике не состоятелен и не может рассматриваться как структурно-функциональная единица ЛС, как реальный организатор лимфооттока из органов.

Лимфангион — это межклапанный сегмент ЛС с гладкими миоцитами в стенке. В состав лимфангиона, с моей точки зрения, входят оба его пограничных клапана, но частично: входной (дистальный) клапан — париетальный сектор, выходной (проксимальный) клапан — аксиальный сектор. Между клапанами находится мышечная манжетка лимфангиона, которая связана с ними мышечными пучками (рис. 1). Клапан принадлежит обоим смежным лимфангионам, что детерминирует единство противоположных функций клапанной части ЛС: основание клапана объединяет их стенки, а створки могут при смыкании разделять их полости. Функциональная автономия смежных лимфангионов в составе морфологически единого ЛС достигается путем структурной дифференциации и функциональной специализации секторов пограничного клапана. Положение клапанной створки определяется не только градиентом лимфотока, но и ее структурными, в том числе мышечными связями со стенкой ЛС, причем не только в основании клапана, но и с мышечными манжетками смежных лимфангионов: интима дистального лимфангиона продолжается в аксиальный сектор клапанной створки, а ее париетальный сектор — в интиму проксимального лимфангиона (рис. 2). Основание пограничного клапана объединяет наружную и среднюю оболочки соседних лимфангионов.

Генетическое обоснование концепции «лимфангион — межклапанный сегмент ЛС»: 1) стенка ЛС непрерывна на всем его протяжении. Первые лимфатические клапаны появляются и в эволюции позвоночных животных, и в онтогенезе человека, когда ЛС уже сформировался как сплош-

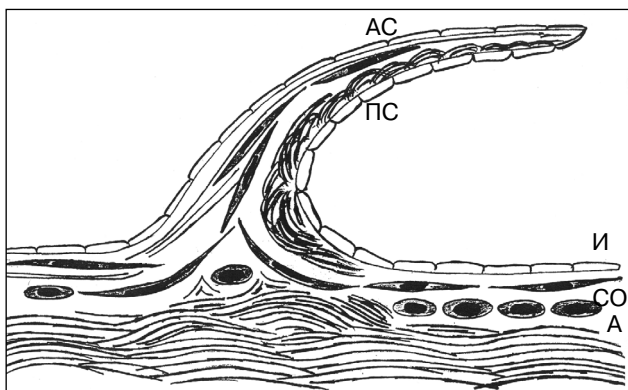


Рис. 2. Строение клапана лимфатического сосуда (схема).

АС, ПС — аксиальный и парietальный секторы; И, СО, А — интима, средняя оболочка и адвентиция.

ная эндотелиальная трубка [17, 21, 32]; 2) клапаны образуются как окружные складки интимы при возможном участии средней оболочки. Первые лимфатические клапаны у зародышей человека (8–9 нед) образованы 1–2 клетками, выступающими в просвет ЛС из сплошного эндотелиального пласта. Позднее к нему присоединяются другие слои сосудистой стенки [17, 21]; 3) центральная пластинка клапана образована соединительной тканью. Ее клеточными элементами могут быть гладкие миоциты, источником их развития служат фибробласты [25]. В интима крупных ЛС определяются миоциты, их пучки могут непосредственно продолжаться в клапанную створку. Круговая мышца клапанного валика представляет собой уплотнение средней оболочки, образующей выступ в сторону полости ЛС.

В литературе доминирует точка зрения, согласно которой в эмбриогенезе человека и млекопитающих животных ЛС образуются путем слияния мезенхимных щелей неясного происхождения [15]. А.А.Сушко [26] высказал предположение, что лимфатические клапаны возникают в местах соединения мезенхимных щелей. Но даже основоположник «мезенхимной» концепции О.Кампмеиер [32] отмечал: первые клапаны грудного протока появляются, когда он сформировался как непрерывная эндотелиальная трубка.

Лимфангионы млекопитающих животных издавна называют лимфатическими сердцами [39,40]. Истинные лимфатические сердца характерны для амфибий и рептилий. Они представляют собой конечные отрезки лимфатических путей, в их состав всегда входят 2 клапана, входной и выходной, собственная, внутривенная мускулатура. Такие сегменты перекачивают лимфу в вены и обладают автоматией сокращений [24, 32].

Морфологическое обоснование концепции «лимфангион — межклапанный сегмент ЛС» состоит в определении границы между соседними лимфангионами: 1) клапан имеет асимметричное строение, полукруглую форму (различную конфигурацию противоположных сторон) и неоднородную гистоструктуру в толще заслонки; 2) граница между аксиальным и парietальными секторами клапана проходит от основания клапана к его свободному краю, через центральную пластинку. Аксиальный (внутренний) сектор клапана — выпуклый, в нем преобладают продольные структуры, начиная с эндотелиоцитов, выше содержание эластических волокон. Парietальный (наружный) сектор клапана — вогнутый, с преобладанием поперечных структур; утолщенный эндотелиальный пласт содержит укороченные, относительно широкие клетки; толстые пучки коллагеновых волокон образуют складки. Такая структурная дифференциация клапана соответствует локальным особенностям лимфодинамики в области клапана: в устье дистального лимфангиона (аксиальный синус) продольные удары прямого лимфотока обуславливают продольное выпячивание аксиального сектора клапана, мышечно-эластиче-

ский комплекс смягчает удары прямого лимфотока по выходному клапану лимфангиона; вихревой обратный лимфоток заполняет клапанные синусы проксимального лимфангиона, вызывает их расширение и растяжение парietального сектора входного клапана с расправлением запасных складок в пучках коллагеновых волокон. В основании клапана пересекаются и переплетаются мышечные пучки и другие структуры из стенок соседних лимфангионов, что увеличивает прочность узловой точки ЛС. Центральная пластинка сужается, истончается от основания клапана к свободному краю, последними объединяются эндотелиальные пласты.

Физиологическая целесообразность структурной организации лимфангиона как межклапанного сегмента ЛС: 1) последовательно сопряженные клапаны разделяют полость ЛС на отсеки с ограниченной емкостью (компартиментализация), что индетерминирует активный прямой лимфоток. В основе индукции мышечного сокращения лимфангиона лежит механическая деформация плазмолеммы гладких миоцитов, которая возникает при определенном уровне трансмурального давления [13, 16]. Прогрессивное увеличение числа последовательно расположенных клапанов обуславливает ускорение заполнения межклапанных сегментов лимфой и растяжения их стенок, достижения критического уровня трансмурального давления; 2) волна мышечного сокращения лимфангиона обычно возникает в парietальных секторах его дистального клапана — тонкие стенки клапанных синусов под влиянием обратного лимфотока растягиваются быстрее всего. Расширение аксиального синуса сдерживается массивными валиками выходного клапана лимфангиона, что стимулирует обратный лимфоток; 3) разнородно дифференцированные секторы соседних клапанов, соединенные последовательно посредством мышечной манжетки одного лимфангиона, могут осуществлять однонаправленный лимфоток — при сокращении мышечной манжетки лимфа одновременно устремляется в обоих направлениях из данного лимфангиона, что приводит к: а) расширению клапанных синусов, закрытию дистального клапана и прекращению обратного лимфотока (в предшествующий лимфангион); б) расширению аксиального синуса, раскрытию проксимального клапана и прямому лимфотoku (в следующий лимфангион).

Длина лимфангиона, наряду с его объемом, предопределяет форму сократительной активности лимфангиона: скорость распространения волны мышечного возбуждения в стенке ЛС лимитирована и составляет примерно 2 мм/с [16]. Поэтому короткие лимфангионы сокращаются быстро и ритмично, а длинные лимфангионы — медленно, перистальтически. Лимфангионы не всегда сокращаются друг за другом, описаны одновременные сокращения соседних и удаленных друг от друга лимфангионов [7, 31, 46]. Волна мышечного возбуждения может переходить с дистального лимфангиона на проксимальный различными путями: 1) по градиенту лимфотока — обратный лимфоток наполняет клапанные синусы и растягивает их стенки, что индуцирует мышечное сокращение лимфангиона; 2) по надклапанному мышечным пучкам; 3) по нервным волокнам. Значимость этих механизмов различна и зависит от степени развития мышечных и нервных структур в стенке ЛС, особенно в области клапанов, от интенсивности лимфотока и влияния окружения ЛС.

Полилимфангионная организация лимфооттока. У человека и млекопитающих животных лимфа из органов течет по ЛС. ЛС состоят из последовательно расположенных и регулярно чередующихся частей, клапанных и бесклапанных. Их комбинирование приводит к образованию структурно-функциональных единиц ЛС — межклапанных сегментов (лимфангионов). Лимфангионы объединяются в непрерывную цепь в области общих (пограничных) клапанов. Лимфангион как межклапанный сегмент является мономером, клапан — узловой структурой в полимерной цепи ЛС [18, 20]. Сегментарное строение ЛС проявляется в четкой видной форме ЛС и складчатости его внутренней оболочки (клапаны), в неодинаковом строении всех оболочек ЛС на

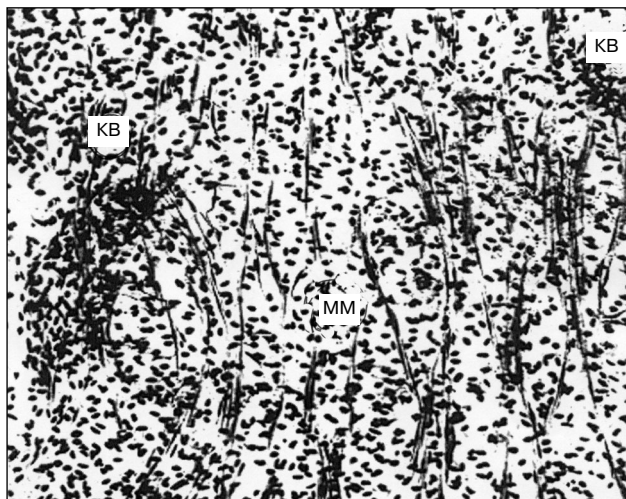


Рис. 3. Сеть мышечных пучков в стенке лимфатического сосуда широкой связки матки белой крысы.

ММ — мышечная манжетка лимфангиона; КВ — клапанный валик, который «повешен» к мышечной сети. Тотальный препарат. Галлоцианин. Об. 40, ок. 10.

его протяжении. Так, мышечная оболочка и стенка ЛС в целом разделяются соответственно неравномерному количественному и топологическому распределению гладких миоцитов на мышечные манжетки лимфангионов и мышцы их пограничных клапанов; кроме того, стенка ЛС может быть условно подразделена на сегментарный аппарат (внутренняя и средняя оболочки) и надсегментарный футляр (главным образом наружная оболочка), объединяющий межклапанные сегменты в полимерную цепь [18–20].

Лимфангион организует лимфоотток из дистального лимфатического русла в двух режимах: 1) пассивный лимфоотток происходит благодаря действию экстравазальных факторов, в том числе лимфообразованию в корнях лимфатического русла и механическому давлению окружающих тканей и органов («наружная манжетка»); 2) активный лимфоотток происходит в результате собственной сократительной активности ЛС.

Мышечная манжетка лимфангиона — основная, средняя часть стенки лимфатического сердца, место постоянного и наибольшего содержания миоцитов на протяжении межклапанного сегмента ЛС (рис. 3). В состав манжетки входят все три оболочки ЛС, причем миоциты постоянно размещаются в средней оболочке, где образуют 1–3 мышечных слоя, глубокий слой — основной, с наибольшими концентрацией миоцитов и крутизной их пучков (рис. 4).

Клапаны ограничивают обратный лимфоток и тем самым способствуют центростремительному лимфотoku, благодаря полулунной конфигурации и проксимальному сближению клапанных заслонок. Латеральные концы их свободных краев сращены между собой и со стенками. В результате клапан приобретает форму воронки, сужающейся проксимально, что детерминирует ускорение прямого лимфотока в устье лимфангиона (аксиальный синус). Основание лимфангиона имеет форму свода — парное углубление (клапанный синус) между заслонкой клапана и стенкой ЛС. Обратный лимфоток заполняет клапанные синусы, они расширяются, а клапанные заслонки смыкаются с прекращением обратного лимфотока в предшествующий лимфангион. Таким образом, клапанная часть ЛС представляет собой систему трех синусов, разделенных двумя заслонками клапана, и может функционировать подобно шлюзу, по градиенту колеблющегося лимфотока [18, 19].

ЛС являются системой сообщающихся сосудов разного диаметра: узкие трубки — межстворчатые каналы аксиальных синусов (клапанные части), широкие трубки — манжеточные каналы (бесклапанные части). Согласно закона со-

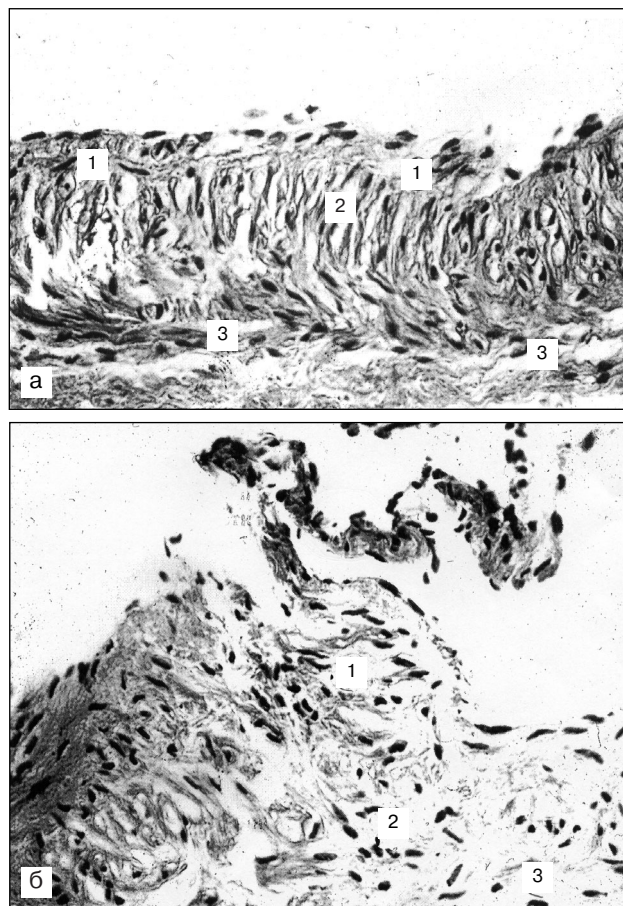


Рис. 4. Распределение гладких миоцитов в стенке лимфатического сосуда из брыжейки тонкой кишки быка, продольные срезы в области мышечной манжетки лимфангиона (а) и клапана (б).

1 — продольный мышечный пучок в интима; 2 — циркулярный мышечный слой в средней оболочке; 3 — субадвентициальный продольный мышечный слой. Пикрофуксин. Об. 20, ок. 15.

общающихся сосудов (Бернулли), в широких трубках происходит замедление лимфотока с увеличением бокового лимфатического давления на стенку бесклапанной части ЛС. Так можно объяснить постоянное и наибольшее содержание гладких миоцитов в этом участке стенки (мышечная манжетка), а также их преимущественно поперечную или косопоперечную ориентацию. Манжетка компенсирует энергопотери лимфотока на протяжении лимфатического русла, вызванные клапанами и другими причинами.

Вторым участком сосредоточения миоцитов в стенках крупных ЛС становятся клапанные валики. Клапан находится на пути лимфотока (и прямого, и обратного). Превалирующий прямой лимфоток «вытягивает» клапанные заслонки в проксимальном направлении. Тонкие, подвижные створки клапана адаптируются к ударам в первую очередь искривлением и смещением, малоподвижные пристеночные части — путем утолщения клапанного валика, накопления и переплетения в нем различных структур, в том числе — мышечных. В крупных ЛС они формируют мышцу клапана, которая внедряется в его створку и регулирует ее положение [19, 20, 22, 38].

Мышечные манжетки и клапаны связаны между собой мышечными пучками разной длины, проходящими в интима и средней оболочке. Межлимфангионные пучки миоцитов проходят в глубоком слое наружной оболочки или в субадвентиции, над основаниями клапанов и соединяют мышечные манжетки соседних лимфангионов. Такие мышечные пучки составляют структурную основу для группового сокра-

щения 2–4 соседних лимфангионов в крупных, толстостенных ЛС. Данный тип сокращений лимфангионов описан в ЛС конечностей, грудном протоке, где надклапанные пучки миоцитов выражены даже у мелких грызунов, а как дополнительный — в брыжеечных ЛС крупных животных [7].

Мышечные пучки лимфангиона можно разделить на манжеточные, комиссуральные и клапанные. Комиссуральные пучки определяются даже в мелких ЛС. Они выходят из спаек дистальных клапанных заслонок и соединяют их с мышечной манжеткой данного лимфангиона, в крупных ЛС могут достигать основания проксимального клапана и продолжаться в стенки следующего лимфангиона. При сокращении лимфангиона комиссуральные пучки растягивают заслонки и тем способствуют закрытию входного клапана с ограничением обратного лимфотока.

Клапанные мышечные пучки соединяют пограничный клапан смежных лимфангионов с их мышечными манжетками. Эти пучки выходят из внутренних оболочек клапанных синусов дистального и проксимального лимфангионов, пересекаются в пограничном клапанном валике. При совместном сокращении дистального (прямого) и проксимального (возвратного) клапанных пучков должно происходить натяжение клапана (мышца-напрягатель), при сокращении (прямого) клапанного пучка — укорочение и расхождение заслонок, раскрытие клапана в устье периферического лимфангиона, а при сокращении возвратного клапанного пучка — закрытие входного клапана центрального лимфангиона. Короткие возвратные клапанные пучки начинаются в мышечной манжетке лимфангиона и вливаются в его дистальный (входной) клапан. Клапанные (проксимальные) пучки начинаются в стенках клапанных синусов периферического лимфангиона, проходят сквозь его мышечную манжетку и разделяются на ветви в основании его выходного клапана. В крупных ЛС они могут продолжаться через боковые сегменты клапанных валиков в комиссуральные мышечные пучки следующего лимфангиона.

Комиссуральные и клапанные пучки миоцитов в пределах одного лимфангиона служат, очевидно, структурной основой для координации активных движений его клапанов и мышечной манжетки. Эти же пучки из смежных лимфангионов (комиссуральные и возвратные клапанные пучки центрального сегмента и клапанные пучки из периферического сегмента) регулируют поведение их пограничного клапана, координируют его с напряженно-деформированным состоянием мышечных манжеток. Таким образом, мышца лимфатического клапана полифункциональна [18–20], а не только напрягает его заслонки [3]. В мелких периферических ЛС, в стенках которых не развиты длинные продольные пучки миоцитов, клапаны «повешены» к рыхлой мышечной сети средней оболочки: круговые мышечные пучки проходят сквозь клапанные валики.

Лимфатический узел как часть единой полилимфангионной сети экстраорганного лимфатического русла. Лимфатический узел (ЛУ) в эволюции позвоночных животных и в онтогенезе человека формируется на основе ЛС путем комплексирования ЛС и кровеносных сосудов, лимфоидной трансформации межсосудистой соединительной ткани [17, 21]. ЛУ можно представить как сложный (многоклапанный) и комплексный (с лимфоидной тканью в стенках) лимфангион. Его мышечная манжетка — это капсула ЛУ, которая ограничивает растяжение ЛУ, а при сокращении выдавливает из него лимфу. ЛУ не разделяет афферентные и эфферентные ЛС механически, не разрывает, а усложняет строение непрерывного экстраорганного лимфатического русла путем включения в его состав (одного из межклапанных сегментов в цепи лимфангионов) лимфоидных структур, которые обеспечивают иммунный контроль за составом лимфы [18, 20].

Лимфовенозное соединение как клапанный сегмент сосудистого русла выполняет функцию защитного комплекса, который ограничивает затекание венозной крови в лимфатические коллекторы, но не способен самостоятельно организовывать лимфоотток в вены шеи [20].

Прикладные аспекты концепции сегментарной организации активного лимфооттока. Одной из актуальных проблем сов-

ременной лимфологии является выяснение патогенеза лимфедемы различного происхождения [1, 2, 23]. При этой патологии страдает в первую очередь мышечно-эластический комплекс стенки ЛС, который смягчает удары лимфотока. Они «падают» в первую очередь на клапаны — ключевые структуры в сегментарной организации ЛС. Дисфункция мышечных манжеток лимфангионов приводит к развитию лимфостаза и лимфангиэктазий, в первую очередь — в области тонкостенных клапанных синусов, вызывает деформацию и недостаточность клапанов, нарастание обратного лимфотока и вторичную декомпенсацию мышечных манжеток.

Первые функциональные признаки нарушения организации активного лимфооттока обнаруживаются на ультраструктурном уровне — изменения мембран, митохондрий и эндоплазматической сети гладких миоцитов и эндотелиоцитов, повреждения миофибрилл и межклеточных контактов и др. Это неминуемо приводит к нарушениям сократительной активности ЛС. На завершающих этапах развития лимфедемы происходит «опустошение» мышечных манжеток и клапанных валиков в результате гибели гладких миоцитов [19, 20]. Разрушающиеся сети и пучки гладких миоцитов и эластических волокон вытесняются нарастающей массой коллагеновых волокон. Фиброз охватывает все части и слои стенки ЛС, включая клапанные створки. Исчезают складки в пучках коллагеновых волокон: сосудистая стенка «садится» на жесткий коллагеновый каркас, становится очень хрупкой и разрушается под ударами лимфотока, который становится все более неуправляемым. В этой связи изменяется форма ЛС: сглаживаются его четковидные контуры и утрачивается сегментарное строение. Диагностический признак (пассивные «трубы») достоверно свидетельствует об утрате ЛС моторной функции [23].

Заключение. Структурная организация активного лимфооттока осуществляется сегментами ЛС, получившими название «лимфатические сердца», а позднее — «лимфангионы». Их разделяют клапаны, которые ограничивают обратный лимфоток. E. Horstmann формально объединил две ключевые структуры в стенке ЛС (клапан и мышечную манжетку) в клапанный сегмент. Но неясным оставалось, как соединяются сегменты ЛС для организации активного лимфооттока из органов. Модель «полукрытого» клапанного сегмента не позволяет объяснить активный транспорт лимфы: в условиях низкого лимфатического давления в нем невозможно достижение трансмурального давления ЛС, необходимого для мышечного сокращения лимфангиона. Мною предлагается принципиально новая модель структурно-функциональной единицы ЛС и экстраорганного лимфатического русла — лимфангион как межклапанный сегмент: система последовательно сопряженных клапанов, способная осуществлять периодическую локальную изоляцию полости с сохранением непрерывной стенки ЛС, а при участии межклапанных мышечных пучков активно регулировать локальный лимфоток. Надклапанные и трансклапанные мышечные пучки координируют активные движения лимфангионов. Согласно новой модели, мышечная манжетка занимает центральное положение в лимфангионах, а клапаны рассматриваются как их обобщенные структуры, узловые в полилимфангионной системе лимфатического русла. Сегментарное строение ЛС определяет ступенчатую, парциальную организацию активного лимфооттока из органов: последовательное сокращение межклапанных сегментов (лимфангионов) обеспечивает постепенное (шаг за шагом, небольшими порциями) продвижение лимфы на протяжении лимфатического русла. Варианты строения и соединения лимфангионов детерминируют варианты активного лимфооттока (их раздельного и группового сокращения).

ЛИТЕРАТУРА

1. Аничков Н.М., Борисов А.В. и Габуния У.А. Лимфатические пути и метастазирование рака. Тбилиси, Мецниереба, 1989.
2. Бенда К., Цыб А.Ф., Баржинка Л. И. и др. Лимфедема конечностей. Прага, Авиценум, 1987.
3. Борисов А.В. Теория конструкции лимфангиона. Морфология, 1997, т. 112, вып. 5, с. 7–17.

4. Борисов А.В. Функциональная анатомия лимфангиона. Морфология, 2005, т. 128, вып. 6, с. 18–27.
5. Борисов А.В., Урусамбетов А.Х. и Болдуев В.А. Анатомия лимфангионов верхних и нижних конечностей человека. Нальчик, Эль-Фа, 1995.
6. Булатова И.А. и Малафеева Е.Я. Анатомические основы взаимосвязи соседних лимфангионов. В кн.: Материалы конф. молодых ученых. СПб., изд. ВМА, 1995, с. 8.
7. Гашев А.А., Орлов Р.С., Лобов Г.И. и др. Варианты работы соседних лимфангионов: Лимфангион. Труды ЛСГМИ. Л., изд. ЛСГМИ, 1990, с. 56–62.
8. Жданов Д.А. Общая анатомия и физиология лимфатической системы. Л., Наука, 1952.
9. Жданов Д.А., Этинген Л.Е. и Ахмедов Е.П. Анатомия сосудов опухолей. Душанбе, Ирфон, 1974.
10. Зашихин А.Л., Селин Я. и Болдуев В.А. Ультраструктурная организация гладких миоцитов мелких внеорганных лимфатических сосудов человека. Морфология, 2001, т. 119, вып. 8, с. 65–69.
11. Зербино Д.Д. Общая патология лимфатической системы. Киев, Здоровье, 1974.
12. Левин Ю.И. Основы лечебной лимфологии. М., Медицина, 1986.
13. Лобов Г.И. Механизмы регуляции активной транспортной функции лимфатических сосудов. В кн.: Иммуногенез и лимфоток. СПб., изд. СПбГМА им. И.И.Мечникова, 2001, вып. 2, с. 17–25.
14. Микролимфология. Под ред. В.В. Куприянова, Ю.И. Бородин, Я.Л. Караганова и Ю.Е. Выренкова. М., Медицина, 1983.
15. Общая анатомия лимфатической системы. Под ред. Ю.И. Бородина, М.Р. Сапина, Л.Е. Этингена и др. Новосибирск, Наука, 1990.
16. Орлов Р.С., Борисов А.В. и Борисова Р.П. Лимфатические сосуды. Структура и механизмы сократительной активности. Л., Наука, 1983.
17. Петренко В.М. Развитие лимфатической системы в пренатальном онтогенезе человека. СПб., изд. СПбГМА им. И.И.Мечникова, 1998.
18. Петренко В.М. Структурные основы лимфооттока (очерки по функциональной анатомии лимфатической системы). СПб., изд. СПбГМА им. И.И.Мечникова, 1999.
19. Петренко В.М. Функциональная морфология лимфатических клапанов. СПб., изд. СПбГМА им. И.И.Мечникова, 2000.
20. Петренко В.М. Функциональная морфология лимфатических сосудов. СПб., ДЕАН, 2003.
21. Петренко В.М. Эволюция и онтогенез лимфатической системы. СПб., ДЕАН, 2003.
22. Петренко В.М. Миоциты в створках клапанов грудного протока. Фунд. исследования, 2004, № 1, с. 25–28.
23. Потапов Л.В., Бубнова Н.А., Орлов Р.С. и др. Хирургическая лимфология. СПб., изд. ЛЭТИ, 2002.
24. Русняк И., Фельди М. и Сабо Д. Физиология и патология лимфообращения. Будапешт, Изд-во АН Венгрии, 1957.
25. Серов В.В. и Шехтер А.Б. Соединительная ткань. М., Медицина, 1981.
26. Сушко А.А. О клапанах лимфатических сосудов. Арх. анат., 1956, т. 37, вып. 7, с. 65–74.
27. Чернышенко Л.В. и Сушко А.А. Лимфатическая система в норме и патологии. Киев, Здоровье, 1973.
28. Cliff W. and Nicoll P.A. Structure and function of lymphatic vessels of bat's wing. Quart. J. Exp. Physiol., 1970, v. 55, № 2, p. 112–121.
29. Gnepp D. and Green F. Scanning electron microscopy study of canine lymphatic vessels and their valves. Lymphology, 1980, v. 13, p. 91–99.
30. Horstmann E. Über die funktionelle Struktur der mesenterischen Lymphgefäße. Morph. Jahrb., 1951, Bd. 91, № 4, S. 483–510.
31. Horstmann E. Beobachtungen zur Motorik der Lymphgefäße. Pflug. Arch., 1959, Bd. 269, № 6, S. 511–513.
32. Kampmeier O.F. Evolution and comparative morphology of lymphatic system. Springfield, C. Thomas, 1969.
33. McCloskey K.D., Hollywood M.A., Thornburg K.D. et al. Kit-like immunopositive cells in sheep mesenteric lymphatic vessels. Cell. Tiss. Res., 2002, v. 310, № 1, p. 77–84.
34. Mislin H. Experimenteller Nachweis der autochthonen Automatik der Lymphgefäße. Experientia, 1961, Bd. 17, S. 19–30.
35. Mislin H. The Lymphangion. In: Lymphangiology. Stuttgart—New-York: Schaffanerverlag, 1983, p. 165–175.
36. Oehmke H.J. Periphere Lymphgefäße des Menschen und ihre funktionelle Struktur (licht und elektronen mikroskopische Studien). Z. Zellforsch., 1968, Bd. 90, № 2, S. 320–333.
37. Ohhashi T., Azuma T. and Sacaguchi M. Active and passive mechanical characteristics of bovine mesenteric lymphatics. Amer. J. Physiol., 1980, v. 238, p. 1188–1195.
38. Petrenko V.M. Muscle of the lymphatic valve. O. J. Rom. Soc. Anat., 2000, v. 1, № 4, p. 190.
39. Pfuhl W. Die vitale Darstellung der kleinen Lymphgefäße durch Trypan blau und die wissenschaftliche Auswertung dieser Methode. Anat. Anz., 1939, Bd. 89, S. 177–186.
40. Ranvier L. Traite technique d'histologie. Paris, 1875–1882.
41. Sachi G., Weber E., Algiano M. et al. The structure of superficial lymphatic in the human thigh: precollectors. Anat. Rec., 1997, v. 241, № 1, p. 53–62.
42. Schipp R. Zur Feinstruktur der mesenterischen Lymphgefäße. Z. Zellforsch., 1965, Bd. 67, S. 799–818.
43. Schipp R. Structure and ultrastructure of mesenteric lymphatic vessels: New trends in basic lymphology. Experientia, 1967, v. 14, p. 50–56.
44. Testut J.L. Traite d'anatomie humaine. Paris, 1899.
45. Van Helden D.F. Pacemaker potentials in lymphatic smooth muscle of the guinea-pig mesentery. J. Physiol., 1993, v. 471, p. 465–479.
46. Webb R. Observations on the propulsions of the lymph through the mesenteric lymphatic vessels of the living rat. Anat. Rec., 1933, v. 57, p. 345–356.
47. Zawieja D.C., Davids K.L., Schuster R. et al. Distribution, propagation and coordination activity in lymphatics. Amer. J. Physiol., 1993, v. 264, p. H1283–H1291.

Поступила в редакцию 07.02.2006 г.
Получена после доработки 10.04.2006 г.

NEW CONCEPTIONS OF STRUCTURAL ORGANIZATION OF THE ACTIVE LYMPH DRAINAGE

V.M. Petrenko

The review examines the history and the current state of the problem of structural bases of active lymph drainage from organs in human and mammalian animals. Two conceptions of lymphangion structure are compared that represent it as either valvular or intervalvular segments of lymphatic vessel functioning as active lymph drainage organizers.

Key words: *lymphatic vessel, valve, segment, lymphangion.*

Department of Human Anatomy, I.I. Mechnikov State Medical Academy, St. Petersburg.