

Хейно АЙНСОН, Эва АЙНСОН

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПРОЦЕССОВ ЛИМФООБРАЗОВАНИЯ

Для лимфатической системы характерна мультифункциональность, участие в самых различных процессах жизнедеятельности организма как в физиологических, так и в патологических условиях (Русняк и др., 1957; Blomstrand и др., 1965; Курочкин, 1973 и др.). В практике это привело к разделению лимфологии как биомедицинской науки на многочисленные, на первый взгляд мало зависящие друг от друга научные дисциплины. По нашему мнению, это в первую очередь касается лимфологических исследований с клинико-прикладным уклоном, а относительно фундаментальной лимфологии можно сказать, что перед исследователями стоит несколько общих, ключевых проблем, без учета которых немыслима сколько-нибудь серьезная научная работа в этой области, причем решение их должно в конечном счете дать результаты и в области прикладной лимфологии. Одной из таких является обеспечивающая гомеостаз жизнедеятельности организма транспортная функция лимфатической системы, предполагающая наличие перевозчика, предмета перевозки и направление перемещения. К настоящему времени имеется уже достаточно данных, свидетельствующих о том, что плазма крови, лимфа и интерстициальная жидкость, которые содержат служащие для переноса вещества и клетки, являются транспортной средой организма, а переносчики транспортной среды играют существенную роль в регуляции микроциркуляции и трансапиллярного обмена переносимых ими веществ (Куприянов, 1972; Чёгёр, 1975; Чернух и др., 1975 и др.). Необходимым условием для бесперебойного функционирования транспортной системы организма являются интактность и синхронность действия ее отдельных звеньев. Наиболее рельефно эта взаимосвязанность выражена в процессах лимфообразования, о физиологических основах которого авторы настоящей статьи пытаются дать определенное представление.

Следует отметить, что о механизмах образования лимфы среди лимфологов до сих пор нет единого мнения. Так, сторонники одной из гипотез лимфообразования считают необходимым условием заполнения лимфатических капилляров существование небольшого, но достаточного градиента гидростатического давления между интерстициальной жидкостью и лимфой. Сторонники второй гипотезы выдвигают на первый план присасывающий эффект, возникающий в просвете резорбирующего сегмента лимфоносных путей благодаря активному сокращению нижележащих сегментов. Третья, т. н. осмотическая гипотеза основывается на допущении разницы в концентрации белка между лимфой и интерстициальной жидкостью. Достаточного обоснования для предпочтения какой-либо из этих гипотез в настоящее время не имеется. Для окончательных выводов необходима детальная информация о пространственно-временном распределении давления в лимфоносном и интерстициальном компартаментах, конструкции лимфатических путей между резорбирующими и активно сокращающимися их

участками и микротокалх интерстициальной жидкости, из которых одни следуют в сторону кровеносных посткапилляров, а другие — в направлении корней лимфатической системы (Караганов и др., 1982). Сложность проблемы требует, чтобы при изучении процессов образования лимфы и формирования циркуляторного гомеостаза учитывались следующие компоненты: 1) переход жидкости, растворенных в ней белков и других веществ из кровеносных капилляров в интерстиций; 2) распространение веществ в интерстиции; 3) резорбция капиллярного филтратата в кровь; 4) резорбция белков и избытка жидкости в корни лимфатической системы; 5) влияние процессов всасывания в кишечнике на общее количество поступающей из грудного протока в кровь лимфы.

Лимфатическая система в организме служит для транспорта жидкости и включенных в нее веществ по схеме: кровь — интерстиций — лимфа — кровь. От ее функционального состояния в значительной степени зависит обеспечение циркуляторного и тканевого гомеостаза этих веществ. Известно, например, что вместе с жидкостью из кровообращения в интерстиций за сутки мигрирует 50—100% циркулирующих плазменных белков. Часть из них расщепляется клетками и используется ими для собственных нужд, а часть служит для биотранспорта адсорбированных на поверхности клеток важных для жизнедеятельности веществ. Наиболее существенную роль при этом выполняют плазменные альбумины (Чегёр, 1975). Значительная часть плазменных белков, нагруженных остаточными продуктами клеточного обмена, должна возвращаться в кровообращение, что и достигается благодаря регулирующему экстраваккулярную миграцию плазменных белков воздействию лимфатической системы. Увеличение объема интерстициальной жидкости ведет в нормальных условиях к повышению резорбирующей функции лимфатической системы (рис. 1). При этом деятельность ее направлена на нормализацию объема интерстициальной жидкости как путем ускорения вывода избытка ее из тканей в кровь, так и частичного депонирования в лимфатической системе (Потапов, 1977). Способствуя нормализации увеличенного количества интерстициальной

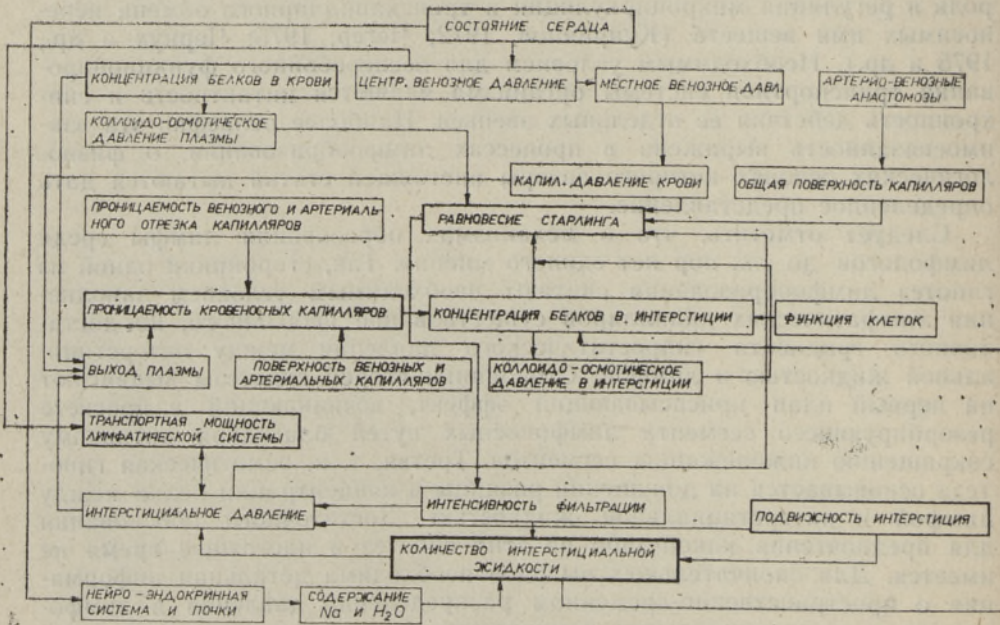


Рис. 1. Схема включения транспиллярного обмена и лимфодинамики (по Földi, 1972).

жидкости и плазмы крови, система лимфатических сосудов тем самым содействует обеспечению циркуляторного и тканевого гомеостаза в организме. Значительность роли лимфатической системы в формировании циркуляторного гомеостаза выражается хотя бы в том, что радикальное закрытие отводящих лимфатических путей в каком-либо регионе тела ведет в нем к очень быстрому образованию лимфостатического отека, а быстрое удаление заметного количества лимфы через канюлю в грудном протоке — к уменьшению количества циркулирующей крови и к гиповолемическому шоку (Földi и др., 1971). Известно также, что все три основных вида недостаточности лимфатической системы (механическая, динамическая и функции защитного вентиля) имеют решающее значение в нарушениях циркуляторного гомеостаза (Русняк и др., 1957). Необходимо отметить, что роль лимфатической системы в обеспечении последнего не ограничивается жидкостью и белками, а охватывает и ряд других веществ (липиды, клеточные элементы, многие гормоны, ферменты и др.).

Основой для современных представлений о процессах лимфообразования является разработанный Е. Х. Старлингом (Starling, 1909) закон о силах, регулирующих равновесие в фильтрации жидкости между кровеносными капиллярами и интерстицием. Согласно этому, в результате преобладания гидростатического давления в артериальном отрезке капилляров происходит ультрафильтрация жидкости в ткани, а поскольку в их венозном отрезке коллоидно-осмотическое давление выше гидростатического, то свободная от белка интерстициальная жидкость резорбируется обратно в кровеносные капилляры. Так как белки выходят из кровеносной системы и возвращаться туда, по мнению Е. Х. Старлинга, не могут, то из тканей они удаляются лимфатическими сосудами. В упрощенном виде закон Старлинга можно выразить следующей формулой: $\pi_c - \pi_i = P_c - P_i$, где π_c — коллоидно-осмотическое давление плазмы, π_i — коллоидно-осмотическое давление интерстиция, P_c — гидростатическое давление капилляров и P_i — гидростатическое давление интерстиция. Закон Старлинга, правда с некоторыми существенными дополнениями, сохранил свое значение до настоящего времени. Наиболее важным дополнением считается установление проницаемости стенок кровеносных капилляров для белков и выхода последних в ткани на артериальном участке кровеносных капилляров. При этом снижение коллоидно-осмотического давления в кровеносных капиллярах происходит аналогично повышению в них гидростатического давления — усилению образования лимфы. Это явление имеет важное значение для установления динамического равновесия между внутри- и внесосудистыми жидкостями, интенсивности экстравакулярной циркуляции веществ в целом. Нами уже отмечалось, что за сутки через капиллярную стенку выходит 50—100% циркулирующих с кровью плазменных белков, возвращающихся туда исключительно по лимфатическим сосудам (Mayerson, 1962). Уменьшение в плазме содержания белков обуславливает при прочих равных условиях меньший возврат жидкости в кровеносные капилляры, увеличение объема интерстициальной жидкости и интенсификацию лимфообразования (рис. 1).

Кровеносные капилляры обладают зависящими от органов и тканей морфофункциональными особенностями, позволяющими классифицировать их на три типа: 1) соматические, с непрерывным эндотелием; 2) висцеральные, с эндотелием, имеющим фенестры; 3) синусоидные, с крупными межклеточными щелями. Важное значение для транспиллярного обмена мелко- и особенно крупнодисперсных веществ имеют степень интеграции кровеносных капилляров и проницаемость их стенок. Сеть капилляров, в которой суммарные показатели поперечного сечения и площади поверхности значительно превалируют над

длиной и объемом, создает наиболее благоприятные условия для адекватного сочетания функций гемодинамики и транскапиллярного обмена (Караганов и др., 1982). Интенсивность последнего постоянно изменяется в зависимости от различных сочетаний нервных, механических, химических и гормональных факторов (Айнсон, 1973; Булекбаева, 1974; Fadnes и др., 1978 и др.). При этом меняются селективность стенок кровеносных капилляров в пропускании белковых молекул разной величины, площадь функционирующих кровеносных капилляров и их диффузионно-фильтрационная транспортная мощность (Carter и др., 1974; Reichel и др., 1976; Айнсон, Айнсон, 1981 и др.). Установлено, что различные вещества могут проникать через эндотелиальный слой кровеносных капилляров как по межклеточным щелям, так и через цитоплазму клеток посредством микропиноцитоза, а также через микропоры в плазмолемме (Casley-Smith, 1967; Renkin, Garlick, 1970; Шахламов, 1971 и др.). При этом на скорость обмена молекул через капиллярную стенку могут влиять не только их размеры, но и конфигурация, химические свойства и величина заряда (Carter и др., 1974). Связано ли прохождение веществ через капиллярную стенку с затратами энергии и носит, следовательно, активный характер (Шахламов, 1971; Ойвин и др., 1972), или же объясняется физико-химическими процессами (Florey, 1964; Casley-Smith, 1970), остается пока открытым. Необходимо отметить, что наряду с фильтрацией для быстрого обмена небольших молекул между плазмой крови, интерстицием и лимфой основным процессом является диффузия, осуществляемая вне зависимости от величины и направления гидродинамического тока жидкости и зависящая от термодинамической активности частиц растворенного вещества и растворителя. Через гематолимфатический барьер эти вещества (вода, натрий, мочевины, глюкоза и др.) диффундируют во много раз быстрее, чем приносятся или относятся кровью и лимфой. При этом скорость диффузии возрастает по мере повышения градиента концентрации веществ и уменьшения размера диффундирующих частиц. Быстротой диффузионного процесса, кстати, объясняется тождественность (за исключением эффекта Доннана) безбелкового состава плазмы крови, интерстициальной жидкости, лимфы и жидкости, находящейся в серозных и синовиальных полостях (Керпель-Фроннус, 1964).

Непосредственным окружением клеток является интерстициальное пространство, формальной границей которого представляются базальные пластинки, окутывающие обращенные к соединительной ткани поверхности клеточных пластов (Караганов и др., 1982). Сеть коллагенных и эластических волокон интерстиция образует заполненные гелеподобным основным веществом ячейки различной формы и величины. Само основное вещество состоит из белков, полисахаридов, неорганических солей и воды. Исследованиями показано, что именно физические свойства межклеточного вещества во многом определяют интенсивность транспортных процессов в интерстиции. Последний же, по всей вероятности, следует рассматривать в качестве анизотропной среды с градиентным распределением гидравлических и концентрационных характеристик (Караганов и др., 1982). Согласно современным представлениям (Wiederhielm, 1972), интерстиций — двухфазная система, в которой первую фазу представляет связывающая воду богатая коллоидом гелеподобная матрица, а вторую — свободная от коллоидов жидкость. В связи со структурными особенностями транспорт веществ в интерстиции происходит путем конвекционного переноса их посредством циркуляции водных растворов или же диффузии молекул в среде, ограничивающей их свободное распространение. В основе этих процессов лежат существующие в интерстиции, постоянно поддерживаемые градиенты сил и концентрации веществ. Исходя из этого, в интерсти-

ции различают как преимущественно фильтрующие (комплекс кровеносных капилляров), так и реабсорбирующие (лимфоносное кольцо и веноулярные микрососуды) сегменты, являющиеся своеобразными донаторами для проникающих в интерстиций макромолекул (Караганов, Банин, 1978). Поскольку конвекционный и диффузионный потоки веществ в интерстиции противоположны по направлению, то область диффузии макромолекул в интерстиции ограничивается преимущественно зоной, непосредственно прилежащей к резорбирующему кольцу лимфатических микрососудов, что содействует поступлению интерстициальной жидкости в корни лимфатической системы. Необходимо при этом помнить, что количество белков в интерстиции влияет существенно на осмотические свойства интерстициального геля и улучшает их в случае увеличенного поступления белков в интерстиций. Так как осмотические свойства гликозаминогликанов интерстиция обуславливают гидратацию основного вещества и повышение в нем гидростатического давления, кажется вполне обоснованным утверждение (Караганов и др., 1982), что распределение белка в интерстиции способно воздействовать на локальные градиенты гидростатического давления в нем и тем самым модулировать условия для конвекционного переноса.

По мнению большинства ведущих лимфологов (Жданов, 1952; Русняк и др., 1957; Yoffey, Courtice, 1970), «свободной» интерстициальной жидкости в неактивной ткани нет или же она содержится лишь в ничтожном количестве. Хотя имеется немало доказательств неидентичности лимфы и интерстициальной жидкости, этот вопрос до последнего времени продолжает вызывать споры. В определенной степени этому способствует то обстоятельство, что пока еще не удалось получить достаточного количества интерстициальной жидкости для проведения необходимых анализов ее состава. Тем не менее попытки определить ее количественный состав по соответствующим показателям лимфы кажутся малоэффективными, так как известно, что в лимфатических капиллярах происходит заметное концентрирование интерстициальной жидкости, а стенки крупных лимфатических сосудов способны пропускать растворенные в лимфе кристаллоиды. По имеющимся сообщениям, находящаяся в интерстиции жидкость движется от кровеносных капилляров и клеток к лимфатическим капиллярам по т. н. соединительнотканым пре- или паралимфатическим транспортным путям. По определению некоторых авторов (Földi и др., 1971), к ним относятся все те преформированные щели, в которых гелеобразная интерстициальная жидкость продвигается по поверхности мембран или фибрилл. В качестве примера прелимфатических транспортных путей приводятся пространства Диссе в печени, ограниченные с одной стороны синусоидами, а с другой — «балочками» из клеток печени. Хотя в нормальных условиях стенки синусоидов и клеточных «балочек» располагаются друг на друге подобно страницам закрытой книги, прелимфатический ток жидкости к перипортальным лимфатическим капиллярам осуществляется по щели между ними. При перевязке же отводящих лимфатических сосудов печени развивается застой лимфы, который, переходя с крупных на более мелкие лимфатические сосуды, приводит в конце концов к застою интерстициальной жидкости в прелимфатических путях транспорта (Földi, 1972). Лимфатических тканевых щелей в смысле свободных пространств, по понятиям современной лимфологии, в организме не существует, так же как не являются компонентами лимфатической системы субарахноидальное пространство, полости тела и суставов.

Несмотря на общепризнанность лимфатических капилляров в качестве исходных структур лимфатической системы, в вопросах их струк-

туры и функций еще немало спорного. Значительные заслуги в решении этих вопросов имеют отечественные лимфологи школы Д. А. Жданова. К настоящему времени считается установленным, что лимфатическими капиллярами являются слепоконечные сосудистые трубки, имеющие диаметр просвета 20—200 мкм и проникающие во все органы, за исключением мозга, селезенки, хрящей, хрусталика и склеры глазного яблока, а также плаценты. Стенки их состоят из одних лишь уплощенных эндотелиальных клеток, утолщающихся в зонах локализации ядра. Эндотелиоциты лимфатических капилляров примерно в 4 раза больше эндотелиальных клеток кровеносных капилляров и в них, кроме обычных органелл и микропиноцитозных везикул, содержатся лизосомы и остаточные тельца. Характерным для лимфатических капилляров принято считать полное отсутствие у них базальной мембраны (Жданов, 1952). В связи с развитием электронной микроскопии данное утверждение поставлено под сомнение (Casley-Smith, 1970). Не меньше споров вызывает и вопрос о том, является ли лимфатическая система открытой или закрытой. Опубликованы работы, в которых указывается, что при общей закрытости лимфатической система не лишена и некоторых признаков открытой системы (Караганов, 1982). При этом, в частности, ссылаются на сообщение корней лимфатической системы с интерстициальным пространством посредством регулируемых отверстий в эндотелиальной выстилке лимфатических капилляров и посткапилляров. Важной особенностью лимфатических капилляров, имеющей непосредственное значение для выполнения наложенных на них функций, является легкость передачи самых незначительных движений тканей на их эндотелиальные клетки, приводящая к раскрытию большинства межклеточных щелей в стенках лимфатических капилляров. Обусловлена она тесной связью их эндотелия с коллагеновыми и ретикулярными волокнами окружающей соединительной ткани. Так, к настоящему времени доказано существование многочисленных, прикрепляющихся со стороны окружающей ткани к эндотелию лимфатических капилляров в области повышенной электронно-оптической плотности, тонких (4—10 мкм) стропных филаментов, не дающих им спадаться и растягивающих их в случае распухания соединительной ткани (Leak, Burke, 1968; Casley-Smith, 1969; Шахламов, 1971).

В начале обзора были приведены основные принципиальные гипотезы механизма образования лимфы. Определение значения лимфатических капилляров в процессах лимфообразования и обеспечения циркуляторного гомеостаза требует, однако, несколько более подробного ознакомления с путями и механизмами резорбции в корнях лимфатической системы, во многом обусловленными своеобразием строения их стенок. Основными местами попадания крупно- и мелкодисперсных веществ в просвет лимфатических капилляров считаются: 1) места соединения эндотелиальных клеток, 2) пиноцитозные пузырьки, 3) цитоплазма эндотелиальной клетки. Наиболее существенные из них первые два. Установлено, что когда гидростатическое давление в тканях становится выше, чем в лимфатическом капилляре, проникающая в него жидкость растягивает межэндотелиальные соединения. При этом часть несвязанных с фиксирующими волокнами и перекрытых в обычных условиях другой клеткой эндотелиальных клеток свободно открывается в просвет, открывая для крупных молекул свободный доступ в капилляр. Этому содействует приводящее к накоплению интерстициальной жидкости повышение осмотического давления, при котором набухание тканей вызывает натяжение фиксирующих волокон и расширение лимфатических капилляров. Поступление интерстициальной жидкости в просвет капилляра прекращается, когда гидростатическое

давление в лимфатическом капилляре и межклеточном пространстве уравнивается. Расслабление фиксирующих волокон препятствует обратному выходу макромолекул в окружающее пространство, сближению и перекрытию эндотелиальными клетками друг друга. Дальнейшее резкое увеличение давления в тканях (преимущественно в результате мышечных сокращений) проталкивает лимфу в капиллярах в направлении собирательных лимфатических сосудов. Все это сопровождается концентрированием лимфы, так как часть низкомолекулярных веществ и жидкости возвращается через стенки капилляров в окружающее пространство, а макромолекулы удерживаются в их просвете. Немаловажное значение среди путей попадания макромолекул и частиц диаметром 3—50 мкм в просвет лимфатических капилляров имеет и проникновение их через тело эндотелиальных клеток с помощью пиноцитозных пузырьков или везикул. Таким путем в лимфатические капилляры могут попасть белки, хиломикроны и некоторые другие вещества. Кстати, так могут мигрировать также жидкость и ионы, но для них, из-за их небольшого молекулярного радиуса, это не главный путь. С помощью везикул вещества продвигаются медленно, пропорционально градиенту концентрации. В ходе продвижения вперед некоторые небольшие везикулы соединяются в более крупные и их содержимое сливается. При этом вопрос о том, является ли биологическая активность самих эндотелиальных клеток обязательным условием резорбции в корни лимфатической системы или нет, до настоящего времени окончательно не решен (Потапов, 1977).

По морфо-функциональным особенностям лимфатические капилляры можно разделить на 3 основные группы: 1) петлистые или сетчатые; 2) слепые трубчатые; 3) синусоидные. Все эти формы пространственно-временной организации начальных отделов лимфатической системы вступают во взаимодействие при выполнении общих функций (Караганов и др., 1982). Строение и развитие сетей лимфатических капилляров в большей степени, чем кровеносных, обусловлено структурными особенностями того или иного органа. При этом немалое значение имеют активность физиологических функций и филогенетический возраст органа, а также то, насколько близко располагаются лимфатические капиллярные сети к структурам, обладающим динамической функцией (Свиридов, 1966). Относительно недавно лимфологами-морфологами в классификацию лимфатических сосудов модулярного русла введено новое понятие — лимфатические посткапилляры (Куприянов, 1974; Караганов, 1982). По определению самих авторов, они являются переходным звеном между лимфатическими капиллярами и коллекторными сосудами, единственное существенное отличие которых от первых — наличие у них клапанов, образованных складками их стенок. Основное их физиологическое значение в организме — обеспечение центропетальной ориентации транспорта лимфы и улучшение жидкостного и макромолекулярного баланса в тканях. По своему строению лимфатические посткапилляры ближе к лимфатическим капиллярам, чем к имеющим двух- или трехслойные стенки лимфатическим сосудам.

Таким образом, хотя лимфатические капилляры и похожи на кровеносные капилляры первичными эндотелиальными трубками, они имеют ряд существенных отличий от последних: они не имеют перicyттов, у них отсутствует или слабо развита базальная мембрана, толщина их эндотелия меньше (0,1—0,3 мкм), им свойственны резко выраженная способность к дилатации за счет растяжимости стенок, расхождение краев клеток, расправление складок эндотелия. Лимфатические капилляры представляют собой систему замкнутых с одного конца (Этинген, 1977) эндотелиальных трубок, участвующих во всасывании

из соединительной ткани фильтрата плазмы крови (жидкости с растворенными в ней коллоидами и кристаллоидами), в транспорте некоторых форменных элементов крови, инородных частиц, бактерий, продуктов клеточного метаболизма и в выведении лимфы через систему интра- и экстраорганных сосудов в главные лимфатические коллекторы, а оттуда в общий круг кровообращения.

Эндотелиальный аппарат лимфатической системы представляет собой наиболее эффективную часть мезенгимального интерстиция тела. Существование у позвоночных развитой лимфатической системы свидетельствует о наибольшем совершенстве их интерстиция, а сам аппарат лимфатической системы — это наисовершеннейшая система интерстиция, обладание которой не обязательно для примитивных организмов (Ottaviani, 1970). Лимфатическая система как часть сердечно-сосудистой системы появляется на этапе филогенеза, когда, в связи с усложнением строения организма, для нормального снабжения тканей кислородом и питательными веществами возникает необходимость в значительном повышении давления в системе циркуляции (Потапов, 1977). В течение онтогенеза организма человека и животных лимфатические капилляры претерпевают значительные возрастные изменения, касающиеся формы, направления сосудов и их петель, степени развития и архитектоники, что свидетельствует об их возрастной редукции, наступающей в основном намного раньше общей инволюции организма (Свиридов, 1966).

Чем больше пополняются наши знания о лимфообразовании, тем яснее становится его огромное значение для функциональной деятельности организма, в том числе и циркуляции различных жизненно необходимых веществ. В связи с этим изучение транспортных возможностей лимфатической системы имеет, на наш взгляд, первостепенное значение в выявлении механизма сложных обменных процессов в организме и нуждается в дальнейших всесторонних исследованиях. К настоящему времени, например, установлено, что у большинства млекопитающих лимфатические сосуды играют главную роль в обеспечении одностороннего движения белков во внеклеточной жидкости тканей (рис. 2). Интенсивность подобного движения, как мы уже видели, во многом зависит от давления и ультраструктуры определенных барьеров этой жидкостной фазы. В нормальных условиях количество белков в лимфе грудного протока у млекопитающих составляет 60—70% их количества в крови (Ainson, 1967). Установлено (Courtice, 1971), что у человека массой 70 кг в плазме крови содержится около 220 г

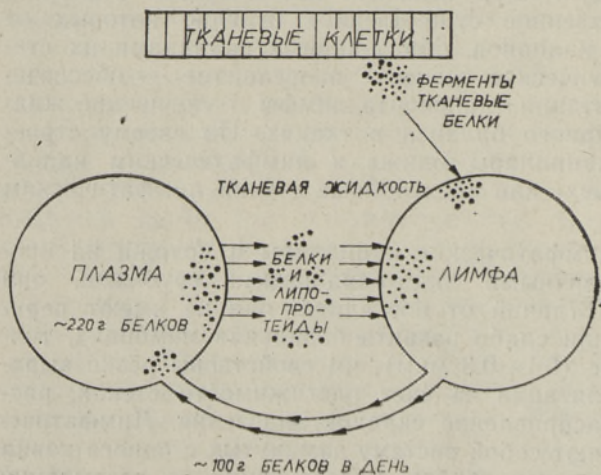


Рис. 2. Лимфо-кровая циркуляция белковых веществ (по Courtice, 1971).

белков, а в тканевой жидкости и лимфе — около 250 г. За сутки из кровообращения выбывает примерно 100 г белков и такое же количество возвращается туда с лимфой. Имеются указания, что уровень белков в лимфе зависит не только от белков плазмы крови (Földi, 1972). До сих пор окончательно не решен поставленный в свое время (Жданов, 1952) перед биохимиками вопрос о возможности синтеза белка в момент проникновения аминокислот, полипептидов и других веществ из тканей в лимфатические капилляры. Об участии же тканевых белков в образовании белкового состава лимфы свидетельствуют и наши экспериментальные данные (Айнсон, 1978). Хотя в лимфе представлены все фракции плазменных белков, они находятся здесь в иных пропорциях, а относительное процентное распределение их указывает на выборочную миграцию белков с меньшим молекулярным весом в лимфу. Последнее обстоятельство имеет немаловажное биологическое значение, так как жизненные функции, направленные на поддержание гомеостаза, являются, по существу, именно транспортными, а плазма крови, интерстициальная жидкость и лимфа — это транспортная среда организма, при этом содержащиеся в ней переносчики-альбумины участвуют в регуляции переносимых ими веществ.

Одной из основных функций лимфатической системы считается доставка ею липидов из органов пищеварения в кровообращение. Так, например, исключительно по лимфатическим путям кровообращения достигают жирные кислоты с длинной цепью (рис. 3), что имеет важное значение при разработке лечебно-диетических мероприятий в случае недостаточности интестинального лимфодренажа. В постабсорбционном периоде в лимфе из органов пищеварения содержится много хиломикронов, образующихся в клетках слизистой кишечника и попадающих в млечный синус кишечных ворсинок через межэндотелиальные соединения или посредством везикул. Поступающие по грудному протоку в кровь, они быстро схватываются тканями и используются для покрытия метаболических нужд последних. Важно отметить, что хиломикроны, а также α - и β -липопротеиды содержатся не только в лимфе грудного протока, но и в лимфе конечностей и головы, и способны проникать через клеточные мембраны и участвовать в процессах лимфообразования (Yoffey, Courtice, 1970).

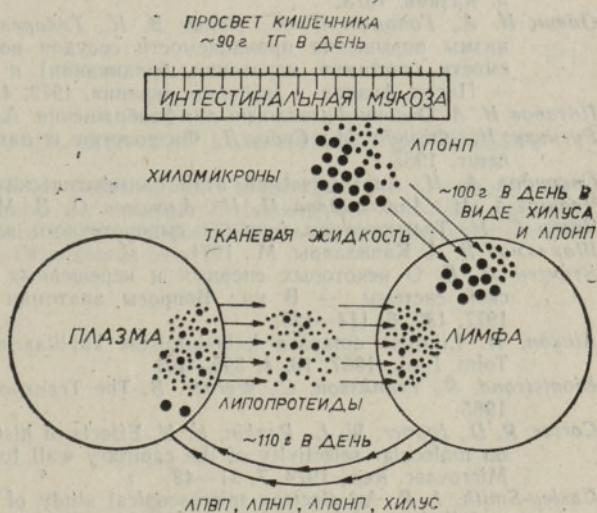


Рис. 3. Лимфо-кровная циркуляция липопротеидов (по Courtice, 1972).

ТГ - ТРИГЛИЦЕРИДЫ
АЛОНП - ЛИПОПРОТЕИДЫ ОЧЕНЬ НИЗКОЙ ПЛОТНОСТИ
АЛНП - ЛИПОПРОТЕИДЫ НИЗКОЙ ПЛОТНОСТИ
АЛВП - ЛИПОПРОТЕИДЫ ВЫСОКОЙ ПЛОТНОСТИ

Размеры настоящей статьи не позволяют остановиться на таких связанных с процессом лимфообразования вопросах, как его нейро-гормональная регуляция, зависимость от вида, возраста, пола, функциональной активности организма и его отдельных органов и других. Эти вопросы также еще не окончательно решены и требуют многосторонней тщательной проверки, что характерно для любой относительно молодой, бурно развивающейся отрасли науки, какой является и лимфология. Тем не менее роль лимфатической системы и лимфообразования в обеспечении гомеостаза обменных процессов в организме при меняющихся условиях внешней и внутренней среды ясна и не должна вызывать сомнений. Более детальное изучение их с целью использования полученных результатов при создании наиболее оптимальных условий для жизнедеятельности организма должно служить задачей исследователей многих смежных дисциплин медико-биологической науки.

ЛИТЕРАТУРА

- Айнсон Х. Х. К вопросу о транспортной функции лимфатической системы. — В кн.: Транспортная функция лимфы в животном организме. Таллин, 1973, 5—13.
- Айнсон Х. К проблеме транкапиллярно-интерстициальной циркуляции плазменных белков и участия в ней лимфатической системы. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1978, 27, 3, 196—203.
- Айнсон Х. Х., Айнсон Э. И. Действие серотонина на транкапиллярный обмен и циркуляторный гомеостаз белков. — Физиол. журнал СССР, 1981, 67, 1, 148—152.
- Булекбаева Л. Э. Роль корковых структур головного мозга и мозжечка в регуляции лимфообразования. Алма-Ата, 1974.
- Жданов Д. А. Общая анатомия и физиология лимфатической системы. Л., 1952.
- Караганов Я. Л., Банин В. В. Топологический принцип в изучении структурно-функциональных единиц микроциркуляции. — Арх. анат., гистол. и эмбриол., 1978, 11, 5—22.
- Караганов Я. Л., Кердиваренко Н. В., Левин В. Н. Микроангиология. Кишинев, 1982.
- Керпель-Фроциус Э. Патология и клиника водно-солевого обмена. Будапешт, 1964.
- Куприянов В. В. Система микроциркуляции и микроциркуляторное русло. — Арх. анат., гистол. и эмбриол., 1972, 3, 14—24.
- Куприянов В. В. Морфология и функциональное значение микроциркуляции. М., 1974.
- Курочкин В. И. Пропердиновая реакция крови и лимфы, плазмочитарная реакция лимфоидных органов на повреждение организма. — Автореф. дис. докт. мед. н. Казань, 1973.
- Ойвин И. А., Гапонок П. Я., Ойвин В. И., Токарев О. Ю., Володин В. М. Механизмы повышения проницаемости сосудов под влиянием факторов проницаемости (гистамин, серотонин, брадикинин) и воспалительных раздражителей. — Патол. физиол. и эксперим. терапия, 1972, 4, 19—23.
- Потапов И. А. Очерки физиологии лимфообращения. Алма-Ата, 1977.
- Русняк И., Фельди М., Сабо Д. Физиология и патология лимфообращения. Будапешт, 1957.
- Свиридов А. И. Анатомический атлас лимфатических капилляров. Киев, 1966.
- Чернух А. М., Александров П. Н., Алексеев О. В. Микроциркуляция. М., 1975.
- Чёгёр С. И. Транспортная функция сывороточного альбумина. Бухарест, 1975.
- Шахламов В. А. Капилляры. М., 1971.
- Этинген Л. Е. О некоторых спорных и нерешенных вопросах анатомии лимфатической системы. — В кн.: Вопросы анатомии сосудистой системы. Душанбе, 1977, 130, 6, 114—123.
- Ainson, H. Liigilise omapära kajastumisest kapillaaride permeabluses. — ENSV TA Toim. Biol., 1967, 16, 4, 395—401.
- Blomstrand, R., Franksson, C., Werner, B. The Transport of Lymph in Man. Stockholm, 1965.
- Carter, R. D., Joyner, W. L., Renkin, E. M. Effects of histamine and some other substances on molecular selectivity of the capillary wall to plasma proteins and dextran. — Microvasc. Res., 1974, 7, 31—48.
- Casley-Smith, J. R. An electron microscopical study of the passage of ions through the endothelium of lymphatic and blood capillaries, and through the mesothelium. — Quart. J. Exptl. Physiol., 1967, 52, 105—113.
- Casley-Smith, J. R. The structure of normal large lymphatics: how this determines their permeabilities and their ability to transport lymph. — Lymphology, 1969, 2, 15—25.

- Cacley-Smith, J. R.* Lymphatics* fine structure in the formation of lymph. — *Forum Medici*, 1970, 12, 8—23.
- Courtice, F. C.* Lymph and plasma proteins: barriers to their movement throughout the extracellular fluid. — *Lymphology*, 1971, 4, 1, 9—17.
- Fadnes, H. O., Reed, R. K., Aukland, K.* Mechanisms regulating interstitial fluid volume. — *Lymphology*, 1978, 11, 165—169.
- Florey, H. W.* The transport of materials across the capillary wall. — *Quart. J. Exptl. Physiol.*, 1964, 49, 117—128.
- Földi, M., Collard, M., Servelle, M.* Erkrankungen des Lymphsystems. Baden-Baden—Brüssel, 1971.
- Földi, M.* Physiologie und Pathophysiologie des Lymphgefäßsystems. — In: *Handbuch der allgemeinen Pathologie*. Berlin—Heidelberg—New York, 1972, 239—310.
- Leak, L. V., Burke, J. F.* Ultrastructural studies on the lymphatic anchoring filaments. — *J. Cell. Biol.*, 1968, 36, 129—149.
- Mayerson, H. S.* Physiologic importance of lymph. — In: *Handbook of Physiology*. Circulation. Washington, 1962, 1035—1073.
- Ottaviani, G.* Biological and clinical consideration of the lymphatic system. — *Forum Medici*, 1970, 12, 5—6.
- Reichel, A., Rother, U., Werner, J., Reichel, F.* On the transport of various endogenous plasma proteins from blood to peripheral lymph in man. — *Lymphology*, 1976, 9, 118—121.
- Renkin, E. M., Garlick, D. G.* Blood-lymph transport of macromolecules. — *Microvasc. Res.*, 1970, 2, 392—398.
- Starling, E. H.* *The Fluids of the Body*. Chicago, 1909.
- Wiederhielm, C. H.* The interstitial space. — In: *Biomechanics: Its Foundations and Objectives*. New Jersey, 1972, 273—286.
- Yoffey, J. M., Courtice, F. C.* *Lymphatics, Lymph and Lymphomyeloid Complex*. London—New York, 1970.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
30/VI 1982

Heino AINSON, Eva AINSON

LÜMFI MOODUSTUMISE FÜSIOLOOGILISED ALUSED

Artikkelis on antud ülevaade lümfli moodustumise mehhanismide uurimise tulemustest viimaste aastakümnete jooksul. Tuginedes esitatud morfofüsioloogiliste andmete analüüsile, rõhutavad autorid lümfli moodustumise protsessi üksikute lülide intaktsuse ja sünkroonse funktsioneerimise erakordset tähtsust organismi kui terviku elutegevusele.

Heino AINSON, Eva AINSON

DIE PHYSIOLOGISCHEN GRUNDLAGEN DER LYMPHBILDUNGSPROZESSE

Im vorliegenden Artikel werden einige physiologische Kernfragen des Lymphbildungsmechanismus behandelt. Es wird dabei die äußerste Bedeutung der Intaktheit und der synchronen Funktionierung der einzelnen Glieder der Kette des Lymphbildungsprozesses für die normale Lebenstätigkeit des Organismus betont.