

УДК 591.483:591.3

МОРФОЛОГИЯ СЕГМЕНТАЛЬНОЙ ИННЕРВАЦИИ В СВЯЗИ С ДИФФЕРЕНЦИАЦИЕЙ МЕТАМЕРИИ ТЕЛА

П. А. Ковальский

(Белоцерковский сельскохозяйственный институт)

Одним из признаков, характерных для многоклеточных животных, начиная с полостных червей, является метамерия, или сегментация. Заключается она в расчленении тела животного на подобные части — метамеры, расположенные вдоль его главной оси. В каждом метамере представлена скелетная, мышечная, сосудистая, нервная, выделительная системы и покровная ткань. Возникновение метамерии связано, очевидно, с приспособлением животных к ползающему типу движения (Starck, 1944).

Однако такое представление о сегментации возникло не сразу. В XIX и в начале XX ст. ряд ученых (Goette, 1817; Dugés, 1832 и др.) сегмент, или метамер, рассматривали как относительно самостоятельный организм подобно тому, как Р. Вирхов (1859) считал клетки самостоятельными жизненными единицами, а организм рассматривал как сумму клеток. Геккель (Haeckel, 1866), например, полагал, что каждая часть организма — клетка, орган, туловищный член (сегмент), персона, колония индивидов — может выступать как самостоятельная жизненная единица.

Не останавливаясь на критике таких представлений, которые и без того достаточно убедительно опровергнуты (в первую очередь советскими исследователями), перейдем к вопросу усложнения сегментации в связи с дальнейшими приспособительными изменениями.

Неравномерное распределение нагрузки вдоль тела животного при различных формах его движения привело к возникновению морфологического и функционального разнообразия сегментов. Наиболее показательно в этом процессе развитие конечностей, которые образовались из парных боковых складок, расположенных вдоль туловища (Шмальгаузен, 1947). На краевые сегменты этих складок во время движения падала наибольшая нагрузка, в результате чего они очень развились и дали начало конечностям, а промежуточные, нефункционирующие сегменты исчезли.

Большие нарушения сегментального строения произошли в области головы. Развитие головного мозга и черепа привело к почти полному нарушению метамерии. Первичная расчлененность висцерального отдела головы связана с формированием жаберного аппарата (Hansen и Schliack, 1962).

Таким образом, сегментация организма имеет свою историю, которая еще недостаточно изучена. Например, много неясного в представлении о развитии из нескольких сегментов конечности современных млекопитающих. Ведь многие существующие виды не исследованы, а многие бесследно исчезли. Очень возможно, что именно они унесли с собой тот морфологический материал, без которого нельзя полностью представить процесс дифференциации и интеграции в развитии метамерии.

Наиболее просто получить представление об общих закономерностях возникновения и усложнения в процессе эволюции сегментации путем изучения ее развития в онтогенезе. Работ, посвященных этому вопросу и особенно связанных с изучением превращений метамеров во время эмбрионального развития организмов, немало. Однако даже при эмбриологических исследованиях невозможно проследить процессы развития настолько детально, чтобы точно представить все перемещения, слияния и другие более сложные превращения дерматомов, миотомов и склеротомов.

Значительно помогает представить эти эмбриональные процессы изучение сегментальной иннервации. Как известно, нервы вырастают в сомиты очень рано. В дальнейшем же, при формировании из склеротомов, миотомов и дерматомов костей, мышц и кожных покровов, нервы следуют за иннервируемыми тканями, разветвляются, сливаются, образуют сплетения и т. п., оставляя таким образом следы процессов, происходящих в эмбриогенезе. Поскольку склеротомы, охватывая зачаток спинного мозга, раздвигают связанные с ним и равномерно расположенные нервные волокна, то из волокон формируются пучки, проходящие между развивающимися позвонками — спинальные, или сегментальные, нервы. Во время формирования костей, мышц и кожи положение нервов между позвонками не изменяется, а расположенные снаружи позвоночника их стволы повторяют все процессы перемещения и превращения иннервируемых ими органов. Итак, изучение расположения сегментальных нервных волокон позволяет получить материал об изменениях в расположении и превращениях первичных сегментов, т. е. о процессах их дифференциации, связанных с приспособлением развивающегося организма к новым условиям. Следовательно, изучение сегментальной иннервации позволяет нам представить изменение сегментации в онтогенезе, являющееся в известной степени отпечатком процессов, происходящих в филогенезе. Ганзен и Шлиак (1962) совершенно правильно говорят, что остаются «только спинальные нервы как единственные пути для анализа сегментальной принадлежности всех тканей» (стр. 3) и что «Запутанный лабиринт больших нервных сплетений представляет памятник филогенетического развития» (стр. 13).

Анатомию сегментальной иннервации исследовали еще в конце прошлого столетия. Так, Больк (Bolk, 1901) при помощи внутривольного препарирования изучил связи между скелетом, мускулатурой и нервами конечностей, на основе чего он реконструировал сегментацию мышц, кожи и костей. Исследованием костных нервов он не занимался, а сегментацию определял по сегментальной иннервации прикрепляющихся к ним мышц. Эти работы являются классическими и сохраняют свое значение в настоящее время.

Из предшественников Болька, интересовавшихся сегментацией нервной системы, следует отметить Иеринга (Jhering, 1878) и Людеритца (Lüderitz, 1881), которые распространение волокон отдельных невротомов еще не исследовали, но впервые пытались выяснить вопрос о сегменте спинного мозга. В начале текущего столетия появились новые анатомические работы по сегментальной иннервации, из них наиболее интересны исследования Шумахера (Schumacher, 1908), Ферстера (Foerster, 1913), Брувера (Brouwer, 1915), Бера (Boer, 1929) и др. Подобные работы ведутся и в настоящее время. Вместе с тем сегментальную иннервацию изучают и клиницисты, которые путем анализа различных патологических случаев собрали большой и ценный материал, позволяющий судить о распределении волокон сегментальных

нервов на периферии. Таких клинических работ начиная с конца прошлого столетия выполнено настолько много (см. библиографическую сводку у Ганзен и Шлиак—Hansen u. Schliack, 1962), что анатомические работы среди них теряются. В результате исследований анатомов и клиницистов были составлены схемы распределения сегментальных нервных волокон в коже и мышцах человека.

В дальнейшем подобные исследования все более расширяются, в их практику вводится эксперимент, карты проекций невротомов на кожу и мышцы уточняются, иногда без специальных исследований переносятся на животных. Однако направление этих работ остается медицинским и задачи их сводятся главным образом к разработке новых методов диагностики ряда нервных болезней и изучению патогенеза сегментальных поражений. Выясняются и очень важные общие закономерности сегментальной иннервации — большая ее вариабельность и многосегментность. Но многосегментная иннервация настолько сложна и разнообразна, что Азанг (Asang, 1952), Кляра (Clara, 1959), Ганзен и Шлиак (1962) и другие исследователи, говоря о многосегментности как общей закономерности, на схемах показывают иннервацию как односегментную. Следует отметить, что никто из исследователей не изучал количественные отношения между волокнами различных невротомов.

Из сказанного видно, что морфология сегментальной иннервации изучалась в интересах клиники и все имеющиеся по этому вопросу крупные работы выполнены клиницистами. Что же касается исследований, посвященных биологическому и эволюционному направлению в изучении метамерии, то их почти нет, за исключением работ Болька (1901), Шумахера (1908) и некоторых других.

Мы начали изучать сегментальную иннервацию животных в 30-х гг. текущего столетия. Исследования проводились не только в клиническом, но и в биологическом направлении (Ковальский, 1940, 1941). Целью их было изучение таких процессов дифференциации сегментального строения организма, которые не улавливаются ни в эмбриогенезе, ни в доступных исследованию сравнительно-морфологических материалах. Вместе с тем была поставлена задача на основе сегментальной иннервации проверить некоторые известные факты из онто- и филогенеза.

Новым в этих исследованиях явилась прежде всего методика (морфологические эксперименты с перерезкой отдельных сегментальных нервов у кролика, кошки, собаки, лошади, овцы и крупного рогатого скота и исследование кожи, мышц и надкостницы различными нейростологическими методами, а также при помощи поляризационной микроскопии), которая давала возможность выявить нервные волокна, находящиеся в состоянии валлеровской дегенерации, т. е. принадлежащие оперированному сегменту (Ледяйкина и Цехмистренко, 1954; Ледяйкина, 1954, 1955; Дюденко, 1955; Глущенко, 1956; Кононский, 1961, и др.). Впоследствии этот метод использовали и другие лаборатории для исследования сегментальной иннервации внутренних органов. Мы также применяли и внутривольное препарирование для проверки материалов эксперимента. Предварительно изучали внутривольное строение нервов и определяли те их участки, в которых препарирование не могло быть надежным из-за сложности внутривольных сплетений (Ковальский, 1958).

Новым в изучении данного вопроса является также учет количества сегментальных нервных волокон в исследуемых тканях. В первых работах по сегментации число волокон мы определяли по баллам, а в

последующих — их подсчитывали и полученные материалы обрабатывали статистически (Ковальский и др., 1966; Сикачина, 1967). Такая методика позволила нам не только объяснить противоречия между представлениями о моно- и полисегментной иннервации, но и изучить закономерности последней. Представления о моносегментной иннервации возникли в результате того, что исследователи не учитывали неодинакового распределения нервных волокон в различных сегментах и не замечали волокон тех сегментов, где они имеются в небольшом количестве, а видели только тот нерв, который представлен бóльшим числом волокон.

Исследование такого нерва (мы его назвали осевым) может дать ответ на многие вопросы. Так, по его расположению можно определить, где закладывались те или иные органы, иннервируемые этим нервом (например, конечности), увидеть следы его передвижения в процессе развития и т. п. При наличии вариаций в периферической нервной системе следует проверить отклонения от нормы количественных взаимоотношений нервных волокон различных сегментов. Поэтому, зная первичные (место закладки) и вторичные (сегментальный состав) отклонения, можно исследовать причины вариаций.

Использование описанной методики позволило нам составить схемы распространения сегментальных нервных волокон в коже, мышцах и костях животных различных видов и более крупных систематических единиц и показать количественные взаимоотношения между нервными волокнами различных сегментов. Эти материалы в свою очередь дали возможность установить пути перемещения дерматомов, миотомов и склеротомов, а также различные их превращения (слияния, расщепления и др.). По количеству и расположению сегментальных нервных волокон можно было определить следы и направление поворота конечности, отклонения от основной формы ее иннервации (т. н. сдвиги конечности), получить полное представление о сегментах, участвующих в формировании различных органов и пр. Например, сопоставление материалов об эмбриональном развитии конечности и ее сегментальной иннервации говорит о том, что пальцы развиваются из многосегментной закладки, т. е. из смешанного материала. Однако сегменты в этой закладке расположены в определенном порядке — область медиальных пальцев образуется преимущественно за счет шейных сегментов, а латеральных — за счет грудных.

Принимая во внимание современное состояние исследований по сегментальной иннервации, а также результаты наших работ, следует считать установленными следующие закономерности.

Сегментальная иннервация является полисегментной, т. е. каждый периферический нерв состоит из волокон нескольких сегментальных нервов, в большинстве случаев трех, иногда пяти и, как исключение, двух. Следовательно, и каждый орган иннервируется полисегментно.

Это показывает, что сегментальное строение организма претерпело настолько сложные превращения, что в процессе его дифференциации не только неравномерно развились сегменты, но и образовались сложные их ассоциации, которые совершенно затушевывали метамерию. В действительности же организм и его части представляют собой не беспорядочную смесь сомитов; его элементы находятся в сложных и вполне закономерных взаимоотношениях, определяющихся не только их происхождением, но и функциональным значением. Поэтому и степень сложности этих взаимоотношений неодинакова в различных системах.

Отсюда вытекает вторая закономерность: неодинаковая степень представительства нервных волокон в органах различных сегментов. Это проявляется во многих случаях в существовании т. н. осевого нерва, т. е. нерва, наиболее сильного, что говорит, очевидно, о моносегментности иннервации в далеком прошлом. Иногда таких нервов может быть два, например, тогда, когда два соседних невротомы имеют приблизительно равное количество нервных волокон.

Краевые волокна осевого нерва проникают в зоны, иннервируемые соседним сегментальным нервом, при этом происходит перекрытие сегментов, в связи с чем зоны распространения отдельных нервов не имеют резких границ. Эти факты объясняют противоречия между представлениями о моно- и полисегментной иннервации. С одной стороны, препарирование и морфологический эксперимент показывают зоны перекрытия, с другой — в клинике и экспериментах с раздражением нервов или с применением наркоза обнаруживаются клинические признаки лишь там, где нервных волокон исследуемого сегмента больше всего, т. е. имеется осевой нерв. На основании таких исследований и были составлены таблицы сегментальной иннервации с резкими границами между невротомы. В настоящее же время уже есть таблицы, на которых видно не только расположение сегментальных нервных волокон, но и их количество (работы нашей лаборатории).

Полисегментная иннервация не только отражает процессы эмбрионального развития, но и является мощным компенсаторным приспособлением, которое дает возможность органу получать импульсы от соседних невротомы тогда, когда в результате травм и других поражений спинного мозга и корешков спинальных нервов прерывается проводимость сегментального нерва. Кроме того, компенсаторные явления должны иметь место и в норме. Так, благодаря иннервации из разных центров сглаживаются неровности кровоснабжения нервных клеток, которые неизбежно должны возникать при пульсации артерий и движениях туловища.

Думается, что неравное представительство волокон различных невротомы, в результате которого возникает, как говорилось выше, закономерная морфология полисегментной иннервации, должно иметь и физиологическое значение. В настоящее время его еще нельзя полностью расшифровать, но не может быть, чтоб количество волокон какого-либо сегмента не было связано с механическими, гемодинамическими и другими условиями, а также с дифференциацией клеток в различных участках спинного мозга, свойством иннервируемых тканей и т. п.

Для сегментальной иннервации характерна очень широкая вариабильность. Заключается она в том, что количество нервных волокон различных сегментов, участвующих в формировании нервных стволов, непостоянно. В некоторых случаях оно настолько изменяется, что влечет за собой и изменение качества, замену одного сегментального нерва другим. Например, осевой нерв может утратить такое количество своих волокон, а соседний сегментальный нерв настолько усилится, что они займут одинаковое положение. Во всех таких случаях изменяется сегментальный состав периферических нервов и зон их иннервации, что приводит к изменению их морфологии и топографии, особенно мелких ветвей. Отсюда возникает взаимозависимость вариаций сегментальной и периферической иннервации.

По распространению сегментальных нервных волокон, как уже говорилось, можно определить, в пределах какого сегмента образовалась

закладка иннервируемого органа, например, конечности. Следовательно, вариация сегментального состава нервов говорит о вариации местоположения закладки. Так, положение VIII шейного нерва, являющегося осевым нервом передней конечности, свидетельствует о том, что закладка конечности находилась у зародыша в области VIII шейного сегмента. При уменьшении количества волокон этого нерва за счет увеличения соседнего невротомы мы говорим о краниальном или каудальном сдвиге конечности на некоторое расстояние. Если же осевым нервом становится VII шейный или I грудной, то это значит, что место закладки конечности сдвинулось на целый сегмент.

Переходя от общих закономерностей сегментальной иннервации к описанию фактического материала по отдельным частям тела, обратимся к тем органам, в которых метамерия по внешним признакам сохранилась лучше всего, именно к позвонкам и ребрам.

Позвонки. Изучение спинальных нервов (Корсак, 1967) показало, что волокна каждого из них распространяются в трех позвонках: в двух, между которыми они проходят, и в одном, расположенном за ними краниально. Из этого следует, что иннервация позвонков полисегментна, т. е. что позвонки имеют многосегментное происхождение, причем средний, или осевой, нерв граничит с позвонком каудально. Таким образом, главную массу нервных волокон позвонки получают не от своего сегмента. Например, IV шейный позвонок иннервируется главным образом V шейным нервом, V—VI и т. д. Поскольку сегментация позвонков не соответствует сегментации нервов, ее следует считать вторичной.

Мы пытались подсчитать нервные волокна и полученный цифровой материал обработать вариационно-статистическим методом с целью установления деталей превращения первичной сегментации позвонков во вторичную. Однако достоверных результатов пока не получили, т. к. следов расщепления первичных позвонков и срастания соседних половинок по размещению нервов обнаружить не удалось. Эти исследования продолжаются.

Ребра также имеют многосегментную иннервацию: каудально расположенный сегментальный нерв является (как и в позвонках) осевым и область его иннервации перекрывает зоны распространения волокон от двух, а иногда и четырех соседних невротомов (Ковальская, 1962, 1965). Здесь необходимо упомянуть, что межреберные нервы, являющиеся источниками иннервации ребер, в свою очередь обмениваются волокнами и нервными пучками, образуя сплетения. Следовательно, ребра, возникшие между миотомы в миосептах и, возможно, поначалу иннервировавшиеся двумя соседними сегментальными нервами, в своей соединительнотканной стадии развития также претерпели большие превращения, которые и были причиной образования сплетений между межреберными нервами.

Если же мы обратимся к работам по изучению конечностей (Ковальский, 1940, 1941; Ледяйкина, 1954, 1955; Дюденко, 1955, 1957; Глушченко, 1956, 1957; Кононский, 1958, 1960, 1961; Павленко, 1962; Пичкур, 1967; Хрусталева, 1967; Сикачина, 1967, 1968 и др.), то увидим, что по сравнению с позвонками и ребрами их первичная сегментация изменилась еще больше. Только исследование расположения сегментальных нервных волокон в известной степени проливает свет на те сложные процессы филогенетического развития, которые конечность повторяет в эмбриогенезе.

Закономерности сегментальной иннервации конечности были установлены нами на мышцах, коже и надкостнице у кролика, кошки, со-

баки, лошади, овцы и крупного рогатого скота. Весь этот фактический материал, конечно, очень разнообразен и имеет свои особенности, связанные как с типом опоры конечности, так и характером иннервируемых тканей. Однако везде подтверждаются общие закономерности, а именно: иннервация конечности является полисегментной; количество нервов, принимающих в ней участие, в дистальном направлении уменьшается, и в области пальцев их остается лишь три или четыре (в зависимости от вида животного).

Пальцы иннервирует осевой нерв конечности, которым в грудных конечностях может быть VII или VIII шейный, в редких случаях VI шейный, а в тазовых — VI или VII поясничный, иногда I крестцовый. Это говорит о том, что центром закладки конечностей являются именно эти сегменты. При краниальном или каудальном сдвиге конечности (что на трупе не трудно определить по составу сегментальных нервов, формирующих плечевое или крестцово-поясничное сплетение) происходит соответствующий сдвиг сегментальных нервов конечности на один сегмент.

О явлении сдвига писал еще Шеррингтон (Sherrington, 1902). Новым в наших работах является описание неполных сдвигов, т. е. меньше, чем на один сегмент. Очевидно, случаи наличия двух осевых нервов и объясняются такими явлениями.

Сдвиги сплетений говорят о том, что место закладки конечности у зародышей одного и того же вида может сдвигаться в пределах одного сегмента. Если принять во внимание, что в процессе развития конечности количество сегментов туловища увеличивается не за счет нарастания новых, а в результате разделения существующих (Ганзен и Шлиак, 1962), то малейшее нарушение синхронизации по сравнению с развитием основной формы будет сказываться на положении зачатка конечности.

Интересно явление поворота конечности. Как известно, до поворота кисть находилась в таком положении, что краниальным был I палец, а каудальным V. Такие конечности в далеком филогенетическом прошлом служили рулями глубины. В процессе же эволюции (благодаря повороту, в результате которого I палец занял положение крайнего медиального, а V — латерального) они превратились в органы поступательного движения. Поворот произошел в области стилоподия, о чем свидетельствует расположение сегментальных нервных волокон. Так, волокна краниальных нервов плечевого сплетения — V, VI и VII шейных (в зависимости от вида животного) занимают в самых проксимальных звеньях конечности краниальное положение. Затем они переходят на медиальную поверхность и в дистальной части конечности направляются к первым пальцам. Одновременно с этим VIII шейный, I и II грудные нервы в области лопатки и проксимальной части конечности располагаются вблизи ее каудального края, а затем переходят на латеральную поверхность и направляются к V и IV пальцам. Подобно распределены сегментальные нервные волокна и в задней конечности.

Описанные закономерности установлены нами при помощи как внутривидового препарирования, так и экспериментально на всех исследованных животных. Таким образом, они имеют общее значение для ряда млекопитающих. Кроме того, эти закономерности проявляются во всех тканях. Так, Р. С. Ледяйкина и Г. М. Цехмистренко (1954) изучили это явление на мышечной ткани грудной конечности. А. И. Кононский (1961) — на мышцах тазовой конечности, Т. Г. Пичкур (1967), Р. С. Ледяйкина (1954) — на коже грудной конечности.

С. Ф. Сикачина (1967, 1968) — на коже тазовой конечности, П. А. Ковальский (1940) — на коже пальцев, Г. П. Глушенко (1956) и И. В. Хрусталева (1967) — на периосте костей грудной конечности и др. На всем исследованном материале эту закономерность перемещения сегментальных нервных волокон в кранио-медиальном и каудо-латеральном направлениях в области стилоподия можно проследить как на грудных, так на тазовых конечностях, несмотря на видовые, тканевые и индивидуальные особенности разных животных и тканей.

На основании изложенного материала можно прийти к заключению, что изучение расположения отдельных сегментальных нервов позволяет увидеть следы эмбриональных превращений первичных метамеров. При этом во многих случаях сегментальная иннервация является отпечатком путей передвижения, слияний и расщеплений дерматов, миотомов и склеротомов при формировании кожного покрова, отдельных мышц и костей и дает возможность восстановить в нашем представлении такие процессы, какие при изучении морфологии эмбрионального развития заметить невозможно.

Из результатов наших исследований видно также, что превращения первичных сегментов в процессе онтогенеза являются более сложными, чем можно было бы предполагать. Оказывается, что органы, морфологически наилучше сохранившие сегментальное строение (позвонки, ребра) в действительности являются многосегментными.

На основе сказанного может возникнуть впечатление, что первичные сегменты во время эмбрионального развития настолько перемешались и настолько «перепутали» иннервирующие их нервные волокна, что от сегментальной иннервации не осталось и следа, т. е. что она не существует. Однако против этого говорит клиника, где при диагностике и лечении ряда заболеваний (опоясывающий лишай, болезни нервных корешков и др.) пользуются материалами сегментальной анатомии.

Как же при наличии столь противоречивых фактов решить вопрос, имеет ли место сегментальная иннервация. Как видно из изложенного выше, найти закономерности многосегментной иннервации можно лишь путем подсчета нервных волокон различных сегментов в многосегментных нервных стволах и иннервируемых ими органах, поскольку сегментальные нервные волокна, образуя нервные стволы и распространяясь в виде окончаний в определенных зонах различных тканей, следовали в процессе развития за этими тканями. Последние же дифференцировались, перемещались и смешивались, формируя многосегментные дефинитивные анатомические структуры. Так как эти процессы во время фило- и онтогенеза не могли не подчиняться закономерностям развития (вида, класса, типа и т. д.), то сегментальные нервные волокна, следуя за тканями и отражая их изменения, образовывали сплетения и многосегментные стволы также закономерно.

Наконец, многосегментная иннервация является чрезвычайно важным компенсаторным приспособлением. Так, при выпадении или снижении функций одного сегмента спинного мозга (это бывает даже в условиях нормы) орган или его отдельный участок могут получать нервные импульсы из соседних сегментов. Поэтому полисегментной иннервации, как всякой системе, выполняющей в организме определенную функцию, должны быть свойственны не только физиологические, но и морфологические закономерности.

ЛИТЕРАТУРА

- Вирхов Р. 1859. Патология, основанная на терапии ячеек (целлюлярная патология), в применении к микроскопической анатомии нормальных и ненормальных тканей. Пер. с нем. М.
- Глущенко Г. П. 1956. Экспериментально-морфологические исследования иннервации надкостницы передней конечности некоторых домашних млекопитающих. Автореф. канд. дисс. Белая Церковь.
- Ее же. 1957. Экспериментальные исследования сегментальной иннервации надкостницы. Науч. зап. Белоцерк. с.-х. ин-та, т. VI.
- Дюденко В. С. 1955. Экспериментально-морфологические исследования иннервации копыта лошади. Автореф. канд. дисс. К.
- Его же. 1957. Сегментальная иннервация основы кожи копыта лошади. Науч. зап. Белоцерк. с.-х. ин-та, т. VI.
- Ковальский П. А. 1940. К вопросу о морфологии и сегментации пальцев. Тр. Омского вет. ин-та, т. XII.
- Его же. 1941. Экспериментальные исследования по сегментальной иннервации кожи пальцев. Бюлл. эксперимент. биол. и мед., т. XI, в. 2.
- Его же. 1958. Сравнительная оценка методов дегенерации и внутривольной препаровки при исследовании сегментальной иннервации передней конечности. Науч. зап. Белоцерк. с.-х. ин-та, т. VIII.
- Ковальский П. А., Ковальская Г. Г., Пичкур Т. Г., Сикачина С. Ф. 1966. Количественный анализ в исследовании сегментальной иннервации. Тез. VII всесоюз. съезда анат., гистол. и эмбриол. Тбилиси.
- Ковальська Г. Г. 1962. Про сегментальну іннервацію окістя ребер. ДАН УРСР, № 2.
- Ее же. 1965. К иннервации ребра. Автореф. канд. дисс. К.
- Кононский А. И. 1958. О сегментальной иннервации мышц задней конечности. Науч. зап. Белоцерк. с.-х. ин-та, т. VIII.
- Его же. 1960. Сравнительная морфология сегментальной иннервации мышц задней конечности домашних млекопитающих. Науч. зап. Белоцерк. с.-х. ин-та, т. IX.
- Его же. 1961. О сегментальной иннервации мышц задней конечности домашних животных. Автореф. канд. дисс. К.
- Корсак А. Г. 1967. К иннервации шейных позвонков кошки. Науч. зап. Белоцерк. с.-х. ин-та, т. XIV.
- Ледяйкина Р. С. 1954. Сегментальная иннервация мышц и кожи передней конечности некоторых млекопитающих. Автореф. канд. дисс. К.
- Ее же. 1955. Опыт изучения эмбрионального развития мышц на основе их сегментальной иннервации. Тез. докл. совещ. эмбриол. в Ленинграде. Л.
- Ледяйкина Р. С. и Цехмистренко Г. М. 1954. Экспериментальное изучение сегментации мышц передней конечности. Сб. студенческих н.-и. работ, в. I. Белая Церковь.
- Павленко В. Ф. 1962. Иннервация надкостницы таза овцы. Автореф. канд. дисс. Львов.
- Пичкур Т. Г. 1967. К сегментальной иннервации кожи грудной конечности овцы. Науч. зап. Белоцерк. с.-х. ин-та, т. XIV.
- Сикачина С. Ф. 1967. Сегментальная иннервация кожи тазовой конечности домашних животных. Автореф. канд. дисс. Белая Церковь.
- Ее же. 1968. Анатомия сегментальной иннервации кожи тазовой конечности некоторых домашних животных. Вестн. зоол., № 1. К.
- Хрусталева И. В. 1967. К вопросу о сегментальной иннервации надкостницы грудной конечности овцы. Науч. зап. Белоцерк. с.-х. ин-та, т. XIV.
- Шмальгаузен И. И. 1947. Основы сравнительной анатомии. М.
- Asang E. 1952. Zur radicularen Innervation (Myotome, Sclerotome, Dermatome) der unteren Extremität an Hand eines Sympus monopus. Zeitschr. für Anat. und Entwicklungsgesch., Bd. 116, H. 3.
- Boer S. 1929. Neure Untersuchungen über die segmentale Innervation. Erg. Physiol., Bd. 29.
- Bolk L. 1901. Sur la signification de la sympatic an point de vue l'anatomie segmentale. Jahresber.
- Brouwer B. 1915. Die biooigische Bedeutung der Dermatomerie. Fol. neurobiol., D (9).
- Clara M. 1959. Das Nervensystem des Menschen. 3 Aufl. Leipzig.
- Dugès A. 1832. Memoir sur la conformité organique dans l'échelle animale. Montpellier.
- Foerster. 1913. Zur Kenntnis der spinalen Segmentalinnervation der Muskeln. Jahresber.
- Goette J. 1817. Metamorphose der Pflanzen. Zur Morphologie, Bd. I, H. 1.
- Heckel E. 1866. Generelle Morphologie der Organismen. Berlin.

- Hansen K. und Schliack H. 1962. Segmentale Innervation, ihre Bedeutung für Klinik und Praxis. Stuttgart.
- Lhering H. 1878. Das peripherische Nervensystem der Wirbeltiere als Grundlage für die Kenntnis der Regionnenbildung der Wirbelsäule. Leipzig.
- Lüderitz C. 1881. Über das Rückenmarkssegment. Arch. Anat., Physiol. Jahrgang, H. 6.
- Schumacher S. 1908. Zur Kenntnis der segmentalen (ins besondere motorischen) Innervation der oberen Extremität des Menschen. Sitzungsber. d. Mathemat.-Naturwissenschaft. Klasse d. Kaiserlichen Ak. d. Wissenschaften. Wien.
- Sherrington S. 1902. Note on the Arrangement of Some Motor. Fibre in the Lumbosacralis Plexus. J. of Physiology, v. 13.
- Starck D. 1944. Die Bedeutung der Entwicklungsphysiologie für vergleichende Anatomie, erläutert am Beispiel des Wirbeltierkopfes. Biolog. gen., 16.

Получила 29.VII 1968 г.

MORPHOLOGY OF SEGMENTAL INNERVATION IN CONNECTION WITH DIFFERENTIATION OF BODY METAMERIC SEGMENTATION

P. A. Kovalsky

(Agricultural Institute, Belaya Tserkov)

Summary

The investigation of segmental innervation in the rabbit, cat, dog, horse, sheep and cattle carried out by in-trunk preparation and by means of the degeneration method gave a full picture of distribution of segment nerve fibres. The obtained material showed that multisegment innervation of skin, muscles and bones, which is of great compensatory importance, was formed as a result of the differentiation, change and complication of the primary segmentation. The multisegment innervation has certain regularities, on the basis of which the traces of embryonic processes of displacement, merging, splitting of different rudiments can be detected. Taking into account the number of different neurotonic fibres, it is possible to reproduce the embryonic processes, more completely detect new regularities (the presence of axis nerve, replacements of the limb, its turn, concentration etc.) and explain some variations of the peripheral nervous system.

Thus it cannot be said that there is no segmental innervation in the mentioned animals — it only becomes much more complicated, but it is submitted to the regularities stated above.