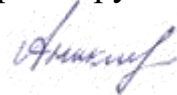


ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ИРКУТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ А.А. ЕЖЕВСКОГО»

На правах рукописи



Аникиенко Инна Викторовна

**Морфофункциональные особенности артериального
и венозного русла большого круга кровообращения
байкальской нерпы в постнатальном онтогенезе**

4.2.1 Патология животных, морфология, физиология, фармакология и
токсикология

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант:
доктор биологических наук,
профессор Рядинская Нина Ильинична

Молодежный – 2026

СОДЕРЖАНИЕ

СПИСОК ПРИНЯТЫХ СОКРАЩЕНИЙ	4
ВВЕДЕНИЕ.....	5
1 Обзор литературы	19
1.1 Морфофункциональная характеристика вида байкальская нерпа...	19
1.2 Морфофункциональные особенности кровеносного русла хищных млекопитающих.....	23
1.2.1 Анатомические особенности кровеносного русла наземных хищных животных	23
1.2.2 Морфофункциональные особенности организма, в том числе кровеносного русла, морских млекопитающих в связи с их адаптацией к водной среде	32
1.2.2.1 Кровеносное русло представителей отрядов китопарнокопытные (инфраотряд китообразные), сирены и хищные (семейство куньи)	32
1.2.2.2 Анатомические особенности кровеносного русла ластоногих ..	46
1.3 Методы клинического исследования кровеносного русла у ластоногих.....	77
2.1 Материалы и методы исследования.....	82
2.2 Анатомические особенности основных магистралей кровеносного русла в возрастном аспекте	90
2.2.1 Артериальное русло.....	90
2.2.1.1 Аорта	90
2.2.1.2 Плечеголовной ствол.....	171
2.2.1.3 Артерии головы.....	183
2.2.1.4 Артерии грудной конечности (ласта)	198
2.2.1.5 Артерии тазовой конечности (ласта)	210
2.2.1.6 Дискриминантный анализ показателей артериального русла в возрастном аспекте.....	216
2.2.2 Венозное русло.....	229
2.2.2.1 Система краниальной поллой вены	229

2.2.2.2 Вены грудной конечности (ласта)	253
2.2.2.3 Система каудальной поллой вены.....	261
2.2.2.4 Воротная вена.....	286
2.2.2.5 Вены таза и тазовой конечности (ласта).....	293
2.2.2.6 Эпидуральная вена.....	304
2.2.2.7 Дискриминантный анализ показателей венозного русла в возрастном онтогенезе	313
2.3 Ультразвуковое исследование кровеносного русла байкальской нерпы	320
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	336
ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРЕДЛОЖЕНИЯ	346
Рекомендации и перспективы дальнейшей разработки темы	347
Список литературы	348
Приложение	416

СПИСОК ПРИНЯТЫХ СОКРАЩЕНИЙ

Hct	– гематокрит
Hb	– гемоглобин
Mb	– миоглобин
O ₂	– кислород
ОЦК	– объем циркулирующей крови
СО	– окись углерода
ADL	– аэробный предел погружения
pO ₂	– парциальное давление кислорода
АДГ	– антидиуретический гормон
Анг II	– ангиотензин II
ПНП	– предсердный натрийуретический пептид
МОК	– минутный объем крови
ОСК	– объемной скорости кровотока
МРТ	– магнитно-резонансная томография
КТ	– компьютерная томография

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность избранной темы

Озеро Байкал – одно из наиболее древних (более 25 млн лет) и глубоких в мире (1642 м по последним данным). В этом уникальном водоеме хранится более 20% от поверхностных пресных вод нашей планеты. Озеро Байкал отличается также разнообразием растительных и животных организмов, в нем обитает 1500 эндемичных водных видов, причем их количество увеличивается с каждым годом и ждет своих исследователей (Беркин Н.С. и др., 2009). Единственным эндемиком млекопитающим Байкала является байкальская нерпа, по праву считающаяся символом озера. Существует несколько гипотез, объясняющих как типичное «морское» животное – байкальская нерпа оказалось в озере Байкал. Гипотеза проникновения нерпы из Северного Ледовитого океана наиболее вероятна, в таком случае предковой формой байкальской нерпы является кольчатая нерпа (Петров Е.А., Купчинский А.Б., 2021; Петров Е.А., Купчинский А.Б., 2022а).

Байкальская нерпа очень хороший ныряльщик и обладает значительным запасом кислорода (O_2) до 70-90 мл/ кг массы тела у взрослых особей (Петров Е.А., Шошенко К.А., 1987).

История изучения биологии и экологии байкальской нерпы насчитывает не одно столетие и связано с именами таких ученых как И.Г. Георги (Georgi, 1775), Б.И. Дыбовский, З.Ф. Сватош, Т.М. Иванов, Пастухов В.Д., Свиридов Н.С. и многих других (Ламакин В.В., 1964; Сватош З.Ф., 1925, 1926; Иванов Т.М., 1938; Пастухов В.Д., 1993; Свиридов Н.С., 1955, 1958). В 1980-х большим научным коллективом под руководством Шошенко К.А. были изучены особенности физиологической и биохимической адаптации организма байкальской нерпы к водному образу жизни (Шошенко К.А., 1975, 1981; Петров Е.А., 1982; Баранов Е.А. и др., 1985; Петров Е.А., 1985; Баранов В.И. и др., 1988а, 1988б; Баранов Е.А. и др., 1988; Баранов Е.А., Петров Е.А., 1992; Баранов Е.А. и др., 1995 и многие другие).

Биологические и экологические особенности байкальской нерпы активно изучаются и в настоящее время (Петров Е.А. и др., 2021а, 2021б, 2021в, 2021г; Петров Е.А., Купчинский А.Б., 2022б, 2022в; Петров Е.А., Купчинский А.Б., 2023в; Петров Е.А. и др., 2023; Петров Е.А., Купчинский А.Б., 2024).

Добыча байкальской нерпы с 1977 по 1985 гг. по официальной промысловой статистике составляла около 5–6 тыс. особей. Начиная с конца 1980-х гг. объемы добычи нерпы стали снижаться и в «нулевые годы» среднегодовая добыча не превышала 2–2,5 тыс. (Петров Е.А., 2003). В настоящее время байкальская нерпа остается промысловым видом, порядок проведения добычи которого регламентируется подзаконным нормативным правовым актом (Правилами рыболовства в Байкальском рыбохозяйственном бассейне)¹. Согласно данному акту разрешена добыча в целях обеспечения ведения традиционного образа жизни и осуществления традиционной хозяйственной деятельности коренных малочисленных народов Севера, Сибири и Дальнего Востока, в научно-исследовательских и контрольных целях, хотя промышленная добыча байкальской нерпы запрещена. Общий допустимый улов байкальской нерпы в настоящее время не превышает 2–3 тыс. голов в год.

Байкальская нерпа (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788) занесена в Красную книгу Международного союза охраны природы как вид, вызывающий наименьшие опасения (Goodman S., 2016). В то же время как Goodman S., так и другие исследователи байкальской нерпы указывают на угрозы для существования вида как антропогенного: рыболовство, загрязнение воды промышленными стоками, туризм, судоходство и др., так и природного характера, например, потепление климата (Купчинский А.Б. и др., 2023; Petrov E.A. et al., 2021; Петров Е.А. и Купчинский А.Б., 2023а, 2023б, 2023г, 2023д; Аникиенко И.В. и др. 2025; Петров Е.А. и др., 2025). Эпизоотия

¹ <https://fish.gov.ru/otraslevaya-deyatelnost/organizacziya-rybolovstva/prikazy/>,
<https://minjust.consultant.ru/documents/23996>

байкальской нерпы осенью 1987 г. была вызвана вирусом чумы плотоядных (Баранова Л.В. и др., 1992; Бейм А.М. и др., 1992; Mamaev L.V. et al., 1995; Беликов С.И. и др., 1999). Гибель нерп в конце октября 2017 года была не столь массовой и ее причины до сих пор не выяснены (Ryadinskaya N.I. et al., 2020).

Байкальская нерпа содержится в океанариумах России и других стран, а также в нерпинариях города Иркутска. В последние годы в ветеринарных клиниках Иркутской области возрастает число обратившихся для проведения прижизненных исследований у этих необычных пациентов.

Байкальская нерпа является важным объектом биологического мониторинга, который включает определение численности вида, его распределения, наблюдения за животными и т.д. Вышеуказанное свидетельствует о необходимости разработки и обоснования не только методов исследования здоровья нерп, оказания им лечебной помощи, но и мер постнатальной реабилитации сирот нерпы, что невозможно без знания морфологии, в том числе и кровеносной системы. Также существует проблема определения возрастной группы у живых нерп или по останкам, в которых отсутствует голова (соответственно, мы не можем определить возраст по спилу основания клыка), не только в судебно-ветеринарной медицине, но и при выхаживании диких животных.

Известно, что сердечнососудистая система организма животных, обладая высокой реактивностью, участвует в адаптации организма к изменению функционального состояния и условий окружающей среды обитания, в частности у животных с водным и полуводным образом жизни она определяет приспособление к задержке внешнего дыхания и нырянию.

Тема диссертационного исследования определена актуальностью проблемы, которая выражается в отсутствии знаний о вариантах строения, топографии, возрастных изменениях и морфофункциональных особенностях сосудистого русла большого круга кровообращения у байкальской нерпы, а также в потребности в точных данных клинических показателей основных

магистралей кровеносных сосудов для диагностики, лечения байкальской нерпы и необходимостью определения инъекционных и хирургических доступов с учетом выявленных особенностей.

Степень разработанности темы исследований

Выбор темы диссертационного исследования обусловлен ее актуальностью и недостаточной разработанностью проблемы. Сосудистое русло описано у многих промысловых зверей (Васильев Д.В., Зеленовский Н.В., 2014; Теленков В.Н., Хонин Г.А. 2018, 2019; Теленков В.Н. и др., 2020; Зеленовский Н.В. и др., 2022; Зеленовский Н.В., 2023; Былинская Д.С., Хватов В.А., 2024; Теленков В.Н., 2025; Донкова Н.В., Менчикова И.Э. 2024, 2025; Менчикова И.Э., Донкова Н.В., 2025). В доступной литературе отражена информация о диаметре основания аорты, луковицы аорты, нисходящей аорты и их микроструктуре, а также о магистральных сосудах дуги аорты у отдельных представителей семейства настоящие тюлени (обыкновенного тюленя, тюленя Уэддэлла, крабоеда, тюленя Росса, кольчатой нерпы, хохлача и морского леопарда) и семейства ушастые тюлени (южноамериканского морского котика, австралийского и новозеландского морских львов (Drabek C.M., 1975; King J.E., 1977; King J.E., 1983; Rhode E.A. et al. 1986; Drabek C.M., Burns J.M., 2002; Smodlaka H., 2004; Smodlaka H. et al., 2010; Guimarães J.P. et al., 2014; Blix A.S. et al., 2016; Diaz A. et al., 2024; Storlund R.L. et al., 2024a). В то же время возрастные изменения указанных структур дуги аорты практически не изучены у указанных ластоногих. Анализ литературы, содержащей сведения о морфофункциональных особенностях сосудистого русла большого круга кровообращения, показал, что в настоящее время у представителей ластоногих недостаточно отражены ветвление артериальных сосудов грудной и брюшной аорты, головы, тазовых и грудных конечностей, их морфометрические показатели и гистологическое строение их стенки. В этой области имеются работы Кузина А.Е. (1999, 2015), Smodlaka H. (2004), Tarasoff F.J, Fisher H.D. (1970), Мужчинкина В.Ф. (1971).

Магистральные сосуды венозного русла: печеночный синус, каудальная полая вена, непарная вена, яремные вены и венозные сплетения (поверхностное «звездчатое» сплетение почек, перикардальное и тазовое венозные сплетения), а также структура диафрагмального сфинктера были изучены у северного морского котика, сивуча, ларги, хохлача, обыкновенного, серого и гренландских тюленей, а также кольчатой нерпы (Harrison R.J., Tomlinson J.D.W., 1956; Blix A.S. et al., 1975; Hol R. et al., 1975; Галанцев В.П., 1977; Галанцев В.П., 1983; Blix A.S. et al., 1983; Huntley A.C. et al., 1984; Munkacsı I.M., Newstead J.D., 1985; Folkow L.P., Blix A.S., 1987; Galantsev V.P., 1991; Rommel S.A. et al., 1995; Nordgarden U. et al., 2000; Smodlaka H., 2004; Lester-Jones C.W., Costa D.P., 2006; Blix A.S., 2011; Lillie M.A. et al., 2018). В доступной литературе представлена информация о гистологической структуре печеночного синуса и вен перикардального сплетения для северного морского слона и обыкновенного тюленя (Smodlaka, H. et al., 2010). В то же время сведения о возрастных изменениях венозного русла, оттоке крови головы, органов брюшной полости и таза у ластоногих малочисленны (Кузина А.Е., 1999; Harrison R.J., Tomlinson J.D.W., 1956; Tarasoff F.J., Fisher H.D., 1970). Инъекционные доступы в отдельных анатомических областях разработаны для представителей семейства ушастые тюлени (Palumbo, N.E. et al., 1971; Clark P., 2004; López A.S., 2013; Renner M., Bailey J., 2013), в то время как у настоящих тюленей они известны только для обыкновенного и серого тюленей (Sobrado A., 2011; Grande F. et al., 2015).

У байкальской нерпы были изучены анатомические особенности черепа, мышц головы, коры головного мозга (Галанцев В. П. и др., 1990; Лукьянова Е.Л., 1992; Лукьянова Е.Л., 1994; Endo H. et al., 1998a, 1998b; Endo H. et al., 1999). В кровеносном русле ранее были исследованы интраорганные кровоснабжение селезенки, печени, почек, сердца и базальной поверхности мозга (Усов А.Л., Усова Н.Ф., 2009; Табакова МА., Рядинская Н.И., 2018а; Молькова А.А., Рядинская Н.И., 2020; Сайванова С.А., 2017; Помойницкая

Т.Е., 2021; Рядинская Н.И. и др., 2020; Табакова М.А., 2020; Tarasevich V.N., 2021; Помойницкая Т.Е., 2022 и др.).

Таким образом, сведения о морфофункциональных особенностях кровеносного русла байкальской нерпы требуют уточнения, дополнения и получения новых данных для диагностики и лечения.

В связи с этим, была поставлена следующая **цель исследования** – изучить структурно-функциональные особенности кровеносного русла большого круга кровообращения байкальской нерпы в постнатальном онтогенезе.

Задачи исследования

1. Выявить видовые и возрастные анатомические особенности архитектоники, строения стенки аорты (дуга, грудная и брюшная аорта) и плечеголового ствола у байкальской нерпы.

2. Изучить артериальное русло головы байкальской нерпы в видовом и возрастном аспектах.

3. Определить морфологические характеристики ветвления и строения артерий грудной и тазовой конечностей у байкальской нерпы в постнатальном онтогенезе.

4. Выявить видовые анатомические особенности ветвления, топографии, строения вен системы краниальной поллой вены, в том числе вен головы, байкальской нерпы в постнатальном онтогенезе.

5. Исследовать архитектонику и строение стенки вен системы каудальной поллой и воротной вен байкальской нерпы в видовом и возрастном аспектах.

6. Описать видовые и возрастные анатомические особенности венозного русла грудной и тазовой конечностей байкальской нерпы.

7. Изучить топографию, строение эпидуральной вены и ее связи с венами большого круга кровообращения байкальской нерпы.

8. Разработать алгоритм определения принадлежности нерп к определенной возрастной группе на основе полученных дискриминантных функций по морфометрическим показателям кровеносного русла.

9. Установить ультразвукографические характеристики основных магистралей байкальской нерпы в норме и на их основе обосновать инъекционные доступы к артериальным и венозным сосудам.

Научная новизна

У байкальской нерпы впервые получены сведения о топографии участков расширения и сужения дуги аорты, а также строения их стенки в возрастном аспекте. Выявлены видовые и возрастные анатомические особенности архитектоники плечевого ствола, грудной и брюшной аорты, строения их стенки. Изучены и уточнены возрастные изменения артериального русла головы у байкальской нерпы. Впервые исследованы архитектура и строение артерий грудной и тазовой конечностей (ласт) в возрастном аспекте с полным описанием их анатомо-топографической характеристики, выявлены артериальные чудесные сети ласт.

При исследовании венозного русла впервые получены данные по сосудам, осуществляющим отток крови от головы двумя наружными яремными венами (латеральной и медиальной наружной яремными венами) в постнатальном онтогенезе. В венозном русле головы описаны кавернозные, межкавернозные и циркулярный синусы, анастомозы между ветвями наружной яремной вены, лицевыми венами, тонкие анастомозы между эпидуральной веной и кавернозными синусами. Впервые выявлены и уточнены видовые анатомические особенности ветвления, топографии, строения бассейнов краниальной, каудальной полых вен и воротной системы. Установлено наличие вентрального шейного венозного сплетения и четырех венозных коллекторов: дорсального, вентролатерального, поясничного и тазового. Впервые описана архитектура эпидуральной вены байкальской нерпы, возрастные изменения ее морфометрических показателей и анатомических и корреляционных связей с вентральным шейным

сплетением, непарной веной и коллекторами. В грудных и тазовых конечностях (ластах) отмечены венозные чудесные сети и артериовенозные анастомозы, которые принимают участие в терморегуляции и также в перераспределении крови при нырянии. У байкальской нерпы получены новые сведения о гистологической структуре стенки краниальной и каудальной полых, непарной вен, диафрагмального сфинктера, позволяющие подчеркнуть их роль в адаптации сосудов к погружению.

Выявленные анатомические особенности и корреляционные связи между морфометрическими показателями сосудистого русла байкальской нерпы отражают его адаптивные возможности.

С помощью дискриминантного анализа выявлены наиболее значимые возрастные морфометрические параметры артериального и венозного русла байкальской нерпы. Разработан алгоритм определения возрастной группы на основе полученных дискриминантных функций (заявка на изобретение регистрационный номер 2025136648 от 26.01.25).

При помощи рентгенографии и УЗИ с доплеровским картированием определены ультразвукографические характеристики основных кровеносных сосудов байкальской нерпы в норме.

На основании результатов проведенных исследований разработаны инъекционные доступы (опубликованы научно-методические рекомендации «Ультразвуковые исследования кровеносных сосудов байкальской нерпы»).

Теоретическая и практическая значимость работы

Полученные результаты исследования артериальных и венозных магистралей большого круга кровообращения у байкальской нерпы значительно обогащают и дополняют сведения по морфологии сосудистого русла представителей семейства настоящие тюлени. Описанные особенности макро- и микроструктурной организации кровеносного русла байкальской нерпы могут служить основой для адекватной интерпретации функциональных адаптаций тюленей к водному образу жизни.

Полученные результаты используются в научных целях для экспериментальных, функциональных исследований; в учебном процессе при чтении лекций, лабораторно-практических занятий, повышении квалификации специалистов биологического и ветеринарного профилей. Также новые данные о строении, топографии кровеносных сосудов могут быть использованы при написании учебников, монографий, справочников и руководств по возрастной морфологии экзотических животных. Выявленные особенности строения, топографии артерий и вен применяются при клинических (диагностике, лечении и профилактике заболеваний) и патологоанатомических исследованиях, в том числе при судебно-ветеринарной экспертизе, как байкальской нерпы, так и других ластоногих.

Способ определения возрастной группы у байкальской нерпы на основе полученных дискриминантных функций артериального русла (заявка на изобретение регистрационный номер 2025136648 от 26.01.25) может быть использован в судебной ветеринарной медицине и научных целях.

Описанные ультразвукографические характеристики кровеносного русла байкальской нерпы используются при диагностике и лечении, в том числе хирургическом. В настоящее время в ветеринарных клиниках и при диспансеризации зверей в нерпинариях Иркутской области уже применяются наши сведения о точках сосудистого доступа у байкальской нерпы.

Методология и методы исследования

Методология основывалась на анализе российских и иностранных научных трудов в области изучения анатомических и физиологических особенностей кровеносного русла наземных хищников и морских млекопитающих. Для установления возрастных морфологических особенностей архитектоники и строения артериальных и венозных магистралей байкальской нерпы, морфометрических показателей был использован комплексный методический подход, включающий анатомические, гистологические, макро- и микроморфометрические,

статистические методы, а также метод ультразвуковой диагностики (УЗИ) с доплерографическим картированием и рентгенография.

Основные положения, выносимые на защиту

1. Видовые и возрастные анатомические особенности артерий большого круга кровообращения байкальской нерпы заключаются в архитектонике, увеличении их морфометрических показателей и разных темпах роста, микроструктуре их стенки, что отражает их адаптацию к полуводному образу жизни.

2. Изменения в микро- и макроанатомии вен большого круга кровообращения байкальской нерпы проявляются в особенностях хода, топографии, ветвления и анастомозирования, как между венами, так и с артериальными сосудами, образовании венозных сплетений и коллекторов, служащих для перераспределения циркулирующей крови во время погружений.

3. Дискриминантный анализ морфометрических показателей артериального и венозного русла у байкальской нерпы позволяет определить возрастную группу отдельной особи.

4. Ультрасонографические характеристики основных артерий и вен в норме у байкальской нерпы позволяют оценить состояние ее сосудистого русла и имеют высокую значимость при диагностике и лечении заболеваний.

Степень достоверности и апробация результатов

Применение морфологических, гистологических, морфометрических и современных клинических методов исследования дает основание считать полученные результаты достоверными, что подтверждают статистический анализ и интерпретация данных с использованием программного обеспечения «Statistica 12». Для выявления статистически значимых различий количественных макро- и микроморфометрических характеристик сосудов применяли критерии Стьюдента, Манна-Уитни, для изучения корреляционных связей – коэффициент ранговой корреляции Спирмена. Различия считали статистически значимыми при $p < 0,05$. Разработан

алгоритм определения возраста при помощи дискриминантного анализа и функций классификации для каждой возрастной группы по показателям артериального и венозного русла.

Работа выполнялась в рамках научных программ: «Изучение морфогенеза органов, а также неинфекционных патологий организма байкальской нерпы на 2015 г.» (утверждена приказом Федерального агентства по рыболовству №79 от 17.07.2014 г.); научно-исследовательских опытно-конструкторских разработок (НИОКР) № 114121670040 «Морфогенез органов байкальской нерпы (*Phoca sibirica* Gmelin, 1798) в различные периоды онтогенеза» (учредитель программы Министерство сельского хозяйства РФ; зарегистрирована 16.12.2014, сроки выполнения 16.12.14 – 09.12.2019); научно-исследовательских опытно-конструкторских и технологических разработок (НИОКТР) № АААА-А17-117051110190-5 «Морфогенез органов байкальской нерпы (*Phoca sibirica* Gmelin, 1798) в различные периоды онтогенеза» (учредитель программы Министерство сельского хозяйства РФ; зарегистрирована от 11.05.2017), а также НИОКТР № АААА-А20-120090890004-7 «Морфогенез органов байкальской нерпы в различные периоды онтогенеза в норме и при патологии» (учредитель программы Министерство сельского хозяйства РФ; дата постановки на учет 08.09.2020, сроки выполнения 16.09.2019-20.09.2024).

Часть результатов собственных исследований получена при частичной финансовой поддержке Фонда поддержки прикладных экологических разработок и исследований «Озеро Байкал» проекта «Байкальская инициатива». Соглашение о предоставлении грантовой поддержки № ФОБ 02-3/19 от 11 февраля 2020 г. проекту «Исследование сердечнососудистой системы байкальской нерпы в норме и при патологии» под руководством Аникиенко И.В. Большой фрагмент исследований был выполнен по договору о научном сотрудничестве №20-2021 от 11.01.21 с ФГБНУ «Байкальский музей Сибирского отделения Российской академии наук» (БМ СО РАН).

Результаты диссертационной работы доложены и обсуждены на конференциях различного уровня: Международная конференция «Пресноводные экосистемы – современные вызовы» (г. Иркутск, 10–14 сентября 2018 г.); XV Конгресс Международной ассоциации морфологов (г. Ханты-Мансийск, 21-22 октября 2020 г.); VII Международная Верещагинская Байкальская конференция (г. Иркутск, 7–13 сентября 2020 г.); XI Международная конференция «Морские млекопитающие Голарктики» (г. Москва, 01–05 мая 2021 г.); XI Международная научно-практическая конференция (г. Иркутск, 28–29 апреля 2022 г.); VIII Всероссийская (национальная) научная конференция с международным участием (г. Новосибирск, 20 декабря 2023 г.); Международная научно-практическая конференция «Развитие агропромышленного комплекса в науке и образовании Российской Федерации в период цифровизации» (г. Екатеринбург, 18–21 сентября 2024 г.); XIII Международная научно-практическая конференция, посвященная 90-летию ФГБОУ ВО «Иркутский государственный аграрный университет имени А.А. Ежевского» (п. Молодежный, 25–26 апреля 2024 г.); Международная научно-практическая конференция, посвященная 85-летию доктора ветеринарных наук, профессора, заслуженного деятеля науки Российской Федерации Тарнуева Юрия Абогоевича (г. Улан-Удэ, 14–16 июля 2024 г.); XIV Международная научно-практическая конференция, посвященная 80-летию Победы в Великой Отечественной войне (п. Молодежный, 24–25 апреля 2025 г.); IX Всероссийский съезд анатомов, гистологов и эмбриологов России с международным участием «Фундаментальная и прикладная морфология в XXI веке» (г. Оренбург, 28-30 мая 2025 г.); VIII Международная Верещагинская Байкальская конференция (г. Иркутск, 8-14 сентября 2025 г.); Международный научно-практический симпозиум «Актуальные вопросы прикладной морфологии» (г. Москва, 20 марта 2026 г.).

Материалы диссертационной работы используются в учебном процессе и научно-исследовательской работе кафедр ФГБОУ ВО «Омский

государственный аграрный университет имени П.А. Столыпина», ФГБОУ ВО «Иркутский государственный аграрный университет имени А.А. Ежевского», ФГБОУ ВО «Оренбургский государственный аграрный университет», ФГБОУ ВО «Красноярский государственный аграрный университет», ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет ветеринарной медицины», ФГБОУ ВО «Уральский государственный аграрный университет», ФГБОУ ВО «Алтайский государственный аграрный университет», ФГАОУ ВО «Тюменский государственный университет». Результаты исследования внедрены в работу ветеринарных клиник «Еховет» и «Байкальская легенда» города Иркутска, а также используются при диспансеризации и лечении байкальских нерп из нерпинариев ООО «Аквариум Байкальской Нерпы».

Личный вклад автора

Диссертационная работа является результатом исследований соискателя с 2014 по 2025 г. Личный вклад автора состоит в непосредственном участии на всех этапах диссертационного исследования: анализе литературы по проблеме исследования, постановке цели и задач, отборе материала (в том числе, во время экспедиций по озеру Байкал), в проведении исследований, статистическом анализе и интерпретации полученных результатов, при подготовке научных публикаций, написании текста диссертации и автореферата. Автором освоены и использованы как классические методы исследований (анатомическое препарирование, гистологические, изготовление коррозионных препаратов) так и современные, в частности УЗИ с доплеровским картированием, рентгенография. Проведена статистическая обработка полученных результатов при помощи современных статистических методов. Диссертация иллюстрирована большим количеством таблиц и высококачественных иллюстраций. Доля участия соискателя при выполнении работы составляет 90%.

Публикации результатов исследования

Основные результаты диссертационного исследования опубликованы в 39 научных работах, в том числе 16 работ в журналах, включенных в перечень Российских рецензируемых научных изданий, рекомендованных ВАК Министерства науки и высшего образования РФ, соответствующих научной специальности «4.2.1 Патология животных, морфология, физиология, фармакология и токсикология» («Вестник КрасГАУ» «K1» – 1; «Ученые записки Казанской академии ветеринарной медицины им. Н.Э. Баумана» «K1» – 1; «Известия Оренбургского государственного аграрного университета» «K2» – 1; «Вестник Бурятской государственной сельскохозяйственной академии им. В.Р. Филиппова» «K2» – 1; «Вестник Курской государственной сельскохозяйственной академии» «K2» – 3; «Вестник Омского государственного аграрного университета» «K2» – 1; «Ишпология и ветеринария» «K3» – 5, «Морфология» «K2» – 3) и 4 статьи в научных изданиях, включенных в международные реферативные базы данных и системы цитирования (Scopus, WoS (SCIE)), («Кардиология» Q4 – 1; Turkish Journal of Zoology Q3 – 1; Зоологический журнал Q4 – 1; Biology Bulletin Q4 – 1). Изданы 2 учебных пособия, научно-методические рекомендации (1).

Одна заявка на патент прошла формальную экспертизу (№2025136648 от 26.01.2026), 2 заявки на патент (№ 2026107655 от 23.03.2026 и № 2026107657 от 23.03.2026) и база данных находятся на рассмотрении.

Объем и структура диссертации

Диссертационная работа изложена на 415 страницах машинописного текста (без учета приложений), иллюстрирована 140 рисунками и 42 таблицами и состоит из введения, списка сокращений, обзора литературы, собственных исследований и их обсуждения, заключения, списка литературы и приложения. Список литературы включает 538 источников, из них 331 – зарубежный.

1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДА БАЙКАЛЬСКАЯ НЕРПА

Байкальская нерпа распространена только в озере Байкал, где освоила около 29 тыс. км², поскольку встречается не по всей акватории озера. В научной литературе используются два названия байкальской нерпы: *Phoca sibirica* Gmelin, 1788 или *Pusa sibirica* Gmelin, 1788, что связано с отсутствием единой классификации тюленей.

Систематика, описанная в книге «Млекопитающие Советского Союза», наиболее часто используется в русскоязычной литературе:

- Когорта хищных и копытных (*Cohors FERUNGULATA*, Simpson, 1945)
- Надотряд хищных (*Superordo FERAЕ*, Linnaeus, 1758)
- Отряд ластоногих (*Ordo PINNIPEDIA*, Illiger, 1758)
- Надсемейство безухих, или настоящих тюленей (*Superfamilia PHOCOIDEA*, Smirnov, 1908)
- Семейство настоящих тюленей (*PHOCIDAE* Gray, 1825)
- Подсемейство настоящих, или десятирезцовых, тюленей (*Subfamilia PHOCINAE*, Gill, 1866)
- Род настоящих тюленей и нерп (*Genus PHOCA*, Linnaeus, 1758)
- Подрод нерп, собственно (*Subgenus PHOCA*, Scopoli, 1777)
- Вид байкальский тюлень, или байкальская нерпа (*Phoca (или Pusa) sibirica*, Gmelin, 1788) (Арсеньев В.А., 1976).

Род настоящих тюленей включает самых мелких тюленей, кроме байкальской нерпы, в него входят также кольчатая нерпа с подвидами балтийская кольчатая, ладожская, сайменская, которые некоторые ученые называют видами, и каспийский тюлень (Петров Е.А., 2009).

Размеры взрослых особей байкальской нерпы, приведенные в литературе, значительно отличаются. Длина взрослых самок может достигать

130 см, а самцов – 180 см, при массе от 56 до 160 кг (Сватош, 1926), в то время как Иванов (1938) указывает на массу нерп при указанной длине от 50 до 130 кг. По другим данным средняя зоологическая длина взрослых самок составляла 135 см, самцов – 142 см, средняя масса 64 и 67 кг соответственно (Пастухов, 1993).

Кожа плотная, черная покрыта плотным коротким до 2 см волосом. Окрас шерсти однотонный, без пятен и колец, в отличие от близкородственных видов (Thomas J.A. et al., 1982) (рисунок 1). У взрослых нерп спина оливково-бурая или серебристая, бока и брюхо светлее и желтее спины. Также более светлый тон чем спина имеют ласты и шея животных (Огнев С.И., 1935).



Рисунок 1 – Байкальские нерпы на Камушке (Ушканьи острова). Фото автора.

Байкальская нерпа имеет продолговатое, короткое, плотное тело с небольшой округлой головой и немного притупленной мордой. Шея нерпы довольно длинная, гибкая и подвижная (Иванов Т.М., 1938). При исследовании зависимости площади поверхности тела от массы, было обнаружено, что форма тела упитанных взрослых животных приближается к шарообразной (Баранов В.И. и др., 1988а) (рисунок 1). Передвижению нерп в воде и термоизоляции способствует толстый слой подкожного жира, толщина которого поздней осенью может составлять от 1,5 см до 12-14 см у

взрослых животных. Толщина жира отличается в разных участках тела нерп, меньше жира на грудных лапах, шее и голове и самый тонкий слой на тазовых лапах.

У байкальской нерпы грудные лапы длинные с мощными длинными когтями (до 5 см) со срединным гребнем и годовыми кольцами (рисунок 2), наиболее развит первый коготь. Когти грудных лап используются чаще при изготовлении отдушин во льду, при вылезании на скользкий лед, но при передвижении по твердому субстрату нерпа двигается толчкообразно на брюхе. Между пальцами лап имеются перепонки (Иванов Т.М., 1938).



Рисунок 2 – Когти грудной конечности (ласты) взрослой байкальской нерпы (возраст по годовым кольцам когтей более 6 лет). Фото автора.

Тазовые лапы активно участвуют при движении в воде благодаря хорошо развитым эластичным перепонкам, расправляющимся веерообразно (рисунок 3). Тазовые конечности не подгибаются вперед, а только назад и не могут служить опорой для тела. Хвост развит, уплощен дорсо-вентрально, однако не несет выраженной функциональной нагрузки (Петров Е.А., 2009).



Рисунок 3 – Расправленные тазовые конечности сеголетка байкальской нерпы

Как уже говорилось выше, голова у байкальской нерпы округлая. На морде присутствуют толстые и жесткие вибриссы возле носа длиной от 1 до 10 см (более 120 штук) и 7 коротких вибриссов над глазами (Петров Е.А., 2009). Глаза байкальской нерпы очень крупные, диаметр глазного яблока достигает в среднем 50 мм, снабжены третьим веком. Глазницы черепа также очень крупные, что связано с размерами глаз нерп. Радужка глаза темная, практически черная (Endo H. et al., 1998a, 1998b; Endo H. et al. 1999). Носовое зеркало байкальской нерпы по наружному краю имеет вертикальные щели с кожистыми складками. При погружении боковая мышца носа смыкает складки, а клыковая мышца, носогубной подниматель и подниматель верхней губы расширяют ноздри при выныривании (Шарипова У.Р., Рядинская Н.И., 2023). Как и у всех настоящих тюленей, у байкальской нерпы отсутствуют наружные ушные раковины, есть только небольшие ушные отверстия наружного слухового прохода, который смыкается благодаря особому строению его хрящей и мышц при погружении в воду (Аникиенко И.В. и др., 2020; Попова В.В., Аникиенко И.В., 2021).

Таким образом, морфофункциональные характеристики байкальской нерпы адаптированы как к обитанию в воде, так и для жизни на суше.

1.2 МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КРОВЕНОСНОГО РУСЛА ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

1.2.1 Анатомические особенности кровеносного русла наземных хищных животных

Как указывает Parsons F.G. ветвление сосудов дуги аорты связано с особенностями строения грудной клетки млекопитающих. Таким образом, у большинства наземных плотоядных животных со средней шириной грудной клетки отмечается ветвление дуги аорты на два магистральных сосуда: плечеголовную и левую подключичную артерии (Parsons F.G., 1902). В частности, отхождение от дуги аорты указанных сосудов отмечено у собаки (*Canis lupus familiaris* Linnaeus, 1758), у домашней кошки (*Felis catus* Linnaeus, 1758), у волка (*Canis lupus* Linnaeus, 1758), у обыкновенных лисиц (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758), у серебристо-черной лисицы (морф или мутация обыкновенной лисицы); у енотовидных собак (*Nyctereutes procyonoides*, Gray, 1834) (Акаевский А.И., 1975; Parsons F.G., 1902; Karakurum E., Özgel Ö., 2013; Зеленовский Н.В., 2023; Прусаков А.В. и др., 2017а; Тяглова И.Ю. и др., 2021; Былинская Д.С., Хватов В.А., 2024; Lee E. et al., 2024). В то же время встречаются и отличия в ветвлении сосудов дуги аорты, так от дуги аорты у соболя отделяются (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) плечеголовной ствол и левая подключичная артерия, а у рыси – только плечеголовной ствол (*Lynx lynx* Linnaeus, 1758) (Былинская Д.С. др., 2022а; Зеленовский Н.В. и др., 2022). У хищников плечеголовной ствол описан только у соболя и рыси, но хорошо выражен у копытных, жвачных животных (Акаевский А.И., 1975; Зеленовский Н.В., Зеленовский К.Н., 2022).

У большинства хищников (например, у собаки, домашней кошки, бурого медведя, волка, обыкновенных лисиц, енотовидной собаки) плечеголовная артерия отдает первой ветвью левую общую сонную артерию, затем правую общую сонную артерию и продолжается как правая подключичная артерия. Такой тип ветвления назван трифуркационным и например, у кошек он встречается в 37,5 % случаев (Акаевский А.И., 1975;

Parsons F.G., 1902; Karakurum E., Özgel Ö., 2013; Gonzalez V.H. et al., 2015; Тяглова И.Ю. и др., 2021; Былинская Д.С., Хватов В.А., 2024; Lee E. et al., 2024). В то же время, у домашних кошек описаны и другие варианты ветвления: плечеголовная артерия разделялась бифуркационно на общую ветвь для правой подключичной и правой сонной артерий и левую общую сонную артерию (бифуркационный тип I ветвления; 51,79% случаев); в третьем варианте деления от плечеголовной артерии отделялись также бифуркационно две ветви: правая подключичная артерия и общий ствол для правой и левой общих сонных артерий (бифуркационный тип II ветвления; самый редкий 10,71 % случаев) (Gonzalez V.H. et al., 2015).

По другому источнику частота встречаемости такого строения другая – у 10 кошек из 40 (More S. et al., 2016). Возможно, это связано с наличием разных пород в указанных исследованиях, поскольку у кошек разных пород частота встречаемости типов ветвления будет отличаться. Так, например, у кошек породы мейн-кун бифуркационный тип II ветвления является основным (Хватов В.А. и др., 2022).

У плотоядных, имеющих плечеголовной ствол, различают следующие типы ветвления. У соболя от плечеголовного ствола отходит левая общая сонная артерия, после чего он продолжается как плечеголовная артерия. Последняя отдает первой ветвью от каудальной поверхности – правую внутреннюю грудную артерию, а второй от краниальной поверхности – правую общую сонную артерию. Далее плечеголовная артерия продолжается как правая подключичная артерия (Былинская Д.С. др., 2022а). У евразийской рыси от плечеголовного ствола отделяется правая подключичная артерия, после чего он следует как плечеголовная артерия, которая отдает краниально общий ствол сонных артерий и продолжается как левая подключичная артерия (Зеленевский Н.В. и др., 2022; Зеленевский Н.В., 2023).

От правой и левой подключичных артерий у наземных хищников отходят позвоночная, реберно-шейный ствол, плечешейный ствол,

внутренняя и наружная грудные. Степень развития и порядок отхождения указанных сосудов и их ветвей от подключичных артерий широко варьирует даже внутри вида, поэтому в разных источниках для одного вида может быть указан разный порядок отхождения сосудов (Акаевский А.И., 1975; Parsons F.G., 1902; Васильев Д.В., Зеленовский Н.В., 2013; Karakurum E., Özgel Ö., 2013; Зеленовский Н.В. и др., 2016; Прусаков А.В. и др., 2017а; Тяглова И.Ю. и др., 2021; Былинская Д.С. др., 2022а; Зеленовский Н.В., Зеленовский К.Н., 2022; Зеленовский Н.В., Щипакин М.В., 2022; Хватов В.А. и др., 2022; Былинская Д.С., Хватов В.А., 2024; Lee E. et al., 2024). Например, у собак от подключичных артерий первой ветвью может по данным одних источников отходить позвоночная артерия, а по другим – дорсальная лопаточная артерия, что подтверждает вариабельность ветвления сосудов (Акаевский А.И., 1975; Тяглова И.Ю. и др., 2021; Зеленовский Н.В., Щипакин М.В., 2022).

Грудная аорта хищников отдает межреберные артерии, а также бронхиальные и пищеводные артерии. У собак отмечено две-три бронхиальные и две пищеводные артерии, у медведя одна бронхопищеводная артерия (Зеленовский Н.В., Зеленовский К.Н., 2022).

Брюшная аорта у наземных хищников отдает висцеральные (непарные: чревную артерию, краниальную брыжеечную артерию, каудальную брыжеечную артерию, парные: почечную, яичниковую (семенниковую у самцов)) и париетальные ветви (парные: каудальную диафрагмальную артерию, поясничные артерии). Архитектоника сосудов брюшной аорты сходна, но в тоже время имеются видовые и внутривидовые варианты ветвления (Акаевский А.И., 1975; Silva D.R.S. et al., 2018; Зеленовский Н.В., Зеленовский К.Н., 2022).

У кошек формируются множественные анастомозы не только между ветвями краниальной брыжеечной и каудальной брыжеечной артерий, но и между ветвями чревной артерии (печеночной, желудочно-двенадцатиперстной, селезеночной и левой желудочной артерий). Как полагают авторы, указанные анастомозы предохраняют от ишемии органы

брюшной полости за счет коллатеральных путей кровотока в случае нарушения кровообращения (Былинская Д.С. и др., 2022б; Былинская Д.С., Щипакин М.В., 2022). Лимфатические сосуды двенадцатиперстной кишки и поджелудочной железы подробно изучены у плотоядных (Теленков В.Н., 2025). У бурого медведя чревная артерия отделяется от грудной, а не от брюшной аорты, между ножками диафрагмы она проникает в брюшную полость (Зеленевский Н.В., Зеленевский К.Н., 2022).

Вариации в количестве почечных артерий отмечаются даже у животных одного вида. У собак правая почечная артерия всегда одна, а с левой стороны у 13,2% животных обнаружены множественные почечные артерии (Reis R.H., Tere P., 1956). На количественную вариацию левых почечных артерий собак указывали и другие авторы. Они отметили, что у большинства животных одиночные левые почечные артерии могли отдавать до 6 ветвей, у 9,72% собак были две левые почечные артерии и у 3,65% - почки кровоснабжались одной почечной артерией, не имеющей ветвей (Sajjarengpong K., Adirektaworn A., 2015). У данного вида также описаны четыре варианта топографии почечных артерий относительно брюшной аорты и поясничных позвонков (Дегтярёв В.В. и др., 2011). Двойные левые почечные артерии наблюдались в 1,6% случаев у хищника семейства псовых – майконга (*Cerdocyon thous* Linnaeus, 1766) (Peçanha, S.V. et al., 2020).

У собак кроме указанных париетальных ветвей отходят также брюшная артерия, питающая мышцы поясницы и брюшной стенки, а также окружная глубокая подвздошная артерия (Тяглова И.Ю. и др., 2021). Также как и у собак, у медведей обнаружена краниальная брюшная артерия (Зеленевский Н.В., Зеленевский К.Н., 2022).

У пушных зверей отмечена видовая и индивидуальная вариабельность ветвления и топографии каудальной брыжеечной, окружной глубокой подвздошной и внутренней подвздошной артерий. Внутренняя подвздошная артерия и её ветви (внутренняя срамная и мочеполовая артерии) являются

главными источниками кровоснабжения органов тазовой полости (Теленков В.Н., Хонин Г.А. 2018, 2019).

Артериальное кровоснабжение головы сходно у большинства хищников, хотя и отмечаются видовые, а также породные особенности в синтопии и скелетотопии ее магистральных сосудов. Основными источниками кровоснабжения головы являются наружная и внутренняя сонные артерии, а также позвоночные артерии. Кровеносное русло головы изучено у разных пород собак (таксы обыкновенной, сеттера, английского бульдога), у кошек, у рыси, у енотовидной собаки (Васильев Д.В., Зеленевский Н.В., 2014; Щипакин М.В. и др., 2014а, 2014б, 2014в; Прусаков А.В. и др., 2015; Прусаков А.В. и др., 2017б; Зеленевский Н.В. и др., 2019; Васильев Д.В. и др., 2021). В исследованиях Ziemak H. с соавторами показано, что у кошек в возрасте старше 8 недель наблюдается облитерация внечерепного сегмента внутренней сонной артерии, который представлен у них только каротидным синусом, что приводит к тому, что артериальный круг мозга соединяется с общей сонной артерией через тонкую восходящую глоточную артерию, а верхнечелюстная артерия становится основным источником крови для мозга. В то время как у плодов и молодых кошек присутствуют и интракраниальный и экстракраниальный сегменты внутренней сонной артерии (Ziemak H. et al., 2021).

У рыси подкожно в области висцерального отдела головы лежит только лицевая артерия и ее ветви первого порядка, в то время как основные магистральные артериальные сосуды локализуются глубоко в области затылочно-атлантного сустава и основания черепа (Васильев Д.В., Зеленевский Н.В., 2014). Особенностью артериального русла головы рыси евразийской является то, что правая и левая общие сонные артерии на уровне затылочно-атлантного сустава отдают крупные соединительные ветви в медианной плоскости, которые формируют анастомоз. Последний рострально отдает крупный артериальный сосуд – срединную артерию основания черепа (*a. basilaris cranii medianum*). Благодаря данному сосуду

независимо от положения головы в пространстве обеспечивается устойчивое и функционально достаточное артериальное кровоснабжение ее органов (Зеленевский Н.В. и др., 2015; Зеленевский Н.В., 2023).

Закономерности хода и ветвления сосудов грудных конечностей практически одинаковы у хищников, в то же время имеются видовые и породные особенности в их топографии (Зеленевский Н.В. и др., 2018; Щипакин М.В. и др., 2019).

Артериальное русло тазовой конечности изучено у собак разных пород (немецкой овчарки, йоркширского терьера), домашней кошки, евразийской рыси и нутрии (Былинская Д.С., 2014б; Былинская Д.С. и др., 2016; Щипакин М.В. и др., 2018а; Щипакин М.В. и др., 2018б; Былинская Д.С. и др., 2019; Прусаков А.В. и др., 2019б). У йоркширского терьера были обнаружены породные особенности артериального русла. В отличие от большинства пород собак надчревнo-срамной ствол берет начало от наружной подвздошной артерии, а бедренная артерия на уровне середины бедра делает изгиб, с каудально направленной вершиной. Кроме того, у собак данной породы наблюдалась сильная извилистость магистральных артерий тазовой конечности (Прусаков А.В. и др., 2019а).

Гистологическое исследование дуги аорты, грудной и брюшной аорты крыс показало, что они относились к сосудам эластического типа, максимальное количество эластичных пластинок было зарегистрировано в восходящей аорте – 10-13. У артерий эластичного типа медиа была толще, чем другие оболочки, за исключением брюшной аорты, в которой наружная оболочка была немного толще, чем средняя (Awal M.A. et al., 1995). Эластичные пластинки грудной аорты взрослых животных, включая овец, собак, кроликов, кошек и крыс исследовались при помощи сканирующего электронного микроскопа. В интима эластичный компонент представлен внутренней эластичной пластинкой, в меди – волокнистым эластином и эластичными мембранами, а также межпластинчатыми волокнами и полыми пространствами, в которых располагаются гладкомышечные клетки.

Обнаруженные структуры одинаковы у всех пяти видов, хотя количество слоев и общая толщина стенки различаются (Song S.H., Roach M.R., 1985).

Orsi A.M. с соавторами указывают, что аорта собаки в восходящей и нисходящей (грудной) частях является типичной артерией эластического типа. В то же время брюшная аорта содержит меньше эластических мембран, в связи, с чем авторы отнесли ее к артериям мышечно-эластического типа. В указанных сегментах аорты варьирует количество гладкомышечных клеток, а соединительнотканый матрикс имеет сетчатую структуру. Кроме того, были обнаружены гладкомышечные клетки, которые переплетались с эластическими мембранами и волокнами, образуя сложную связанную сеть. Такая структура способствует сохранению целостности аортальной стенки при сокращении сердца (Orsi A.M. et al., 2015).

Внутренняя оболочка аорты собаки тонкая, состоит из эндотелия и внутренней эластической пластинки, имеет продольные складки. В средней оболочке восходящей и нисходящей частей аорты собаки в среднем содержалось 30-40 ламеллярных единиц, в брюшной аорте – 15. Адвентиция тоньше, чем интима и медиа, имеет большую толщину в грудном отделе аорты по сравнению с брюшной (Orsi A.M. et al., 2004).

Развитие и изменение стенки сосудов связано с механической деградацией макромолекул и полимеров, связанной с гемодинамикой. Стенка грудной части аорты значительно толще и содержит больше пластинчатых единиц, что связано с большим систолическим давлением в левом желудочке (Stehbens W.E., 1996). Данные эксперимента по исследованию натяжения-деформации аорты собаки показали, что максимальное напряжение было больше в продольном направлении, чем в циркулярном. В то же время деформация напротив была выше в окружном направлении растяжения (Petuchova A. et al., 2023).

При сравнении гистологического строения медики брюшной аорты крыс и собак, было выявлено следующие закономерности: у собак средняя оболочка аорты толще, количество гладкомышечных клеток на единицу

площади меньше, количество окончатых эластических мембран на единицу длины больше, хотя их толщина меньше, чем у крыс (Карпук Е.В. и др., 2019). Адвентиция брюшной аорты собак образована чередующимися пластинками коллагена и эластина. Эластические пластинки состояли из непрерывных листов эластина с продольной фибриллярной структурой. Также были идентифицированы более тонкие окружные эластические волокна, которые крепились к продольному эластину и соседним коллагеновым пластинкам. Коллагеновые волокна были организованы в широкие гофрированные полосы фибрилл. Уникальная архитектура адвентиции объясняет вязкоупругие свойства аорты (Haas K.S. et al., 1991).

Гистологическое исследование сосудов крыс от наружной подвздошной артерии до проксимальной части бедренной артерии показало, что указанные сосуды относились к переходному типу, а количество эластичных пластинок в них варьировало от 1 до 3. Глубокая окружная подвздошная, каудальный надчревно-срамной ствол и эпигастральная артерии были идентифицированы как мышечные, их средняя оболочка была полностью лишена эластичных пластинок (Awal M.A. et al., 1995).

Строение сонных артерий кошек и собак типично для артерий мышечно-эластического типа. В то время как сосуды системы Виллизиева круга у обоих видов животных имели сходное гистологическое строение и представляли собой артерии мышечного типа. Видовые особенности заключались в том, что у кошки толщина стенки внутренней сонной артерии больше, чем у собаки, однако адвентиция сосуда развита слабо. Просвет и толщина стенки базилярной артерии у собаки больше, чем у кошки. При этом медиа наиболее сильно развита у собаки. Такая же закономерность отмечалась при сравнении стенки каудальных мозговых артерий и каудальных артерий мозжечка (Прусаков А.В., Зеленовский Н.В., 2017).

Каротидные тельца, расположенные в области бифуркации сонных артерий, являются важными периферическими хемо- и барорецепторами, регулирующими респираторную функцию (Davidson J.T. et al., 1974; Lam,

S.Y. et al., 2004; Kumar P., Prabhakar N.R., 2012). Гипоксическая или гипоксически-гиперкапническая стимуляция хеморецепторов каротидного тельца собак приводит к рефлекторной парасимпатической вазодилатации (Ito B.R., Feigl E.O., 1985). Хроническое воздействие прерывистой гипероксии вызывает аномальное развитие каротидного тельца и ослабляет гипоксическую вентиляционную реакцию у новорожденных крыс. Также показано, что гиперкапническая гипоксия противодействовала влиянию гипероксии на каротидное тельце и предотвратила пластичное развитие гипоксической вентиляционной реакции (Bavis R.W. et al., 2019).

Гистологическое исследование и функции каротидных телец, располагающихся в области бифуркации общей сонной артерии, подробно изучены у разных видов животных, в том числе у кошек и собак (Ecaterina S. et al., 2024). У кошек кроме клеток I типа, обнаруженных в каротидных тельцах, также были выявлены изолированные группы периадвентициальных клеток I типа, значение которых не выяснено (Clarke J.A., Daly M.B., 1983). В большинстве случаев в каротидном тельце собак клетки типа I располагались близко к стенке восходящей глоточной артерии. Как и у кошек, у них были обнаружены отдельно лежащие периадвентициальные клетки I типа, прилегающие к внутренней и наружной сонным артериям (Clarke J.A., Daly M.B., 1982). Кровоснабжение каротидных телец имеет не только межвидовые, но и внутривидовые особенности (Chungcharoen D. et al., 1952).

Микроциркуляторное русло и гистологическая структура мышц были изучены у ряда промысловых животных Сибири (Менчикова И.Э., Донкова Н.В., 2024, 2025a, 2025b).

Rete mirabile (чудесная сеть) описана у наземных хищников. У рыси евразийской описаны две чудесные артериальные сети в основании мозга: назальную сеть формируют ростральные ветви верхнечелюстных артерий, а аборальную — их каудальные ветви и внутренние сонные артерии (Прусаков А.В. и др., 2020). Артериальные сосуды, участвующие в образовании сети, представляют крупные коллекторы мышечного типа, которые по ходу

образуют множество петель, связанных анастомозами. Наружный диаметр и внутренний просвет данных сосудов зависят от вида животного. Интима имеет типичное строение, особенностью средней оболочки являлось отсутствие в ее структуре коллагеновых волокон. Адвентиция представлена соединительной тканью и снаружи покрыта эндотелием, что связано с тем, что сосуды чудесных сетей располагаются в составе циркулярного синуса, омываемого венозной кровью (Прусаков А.В. и др., 2019б).

Каудальная полая вена (КПВ) у собаки практически не имеет вариаций, она располагается в поясничном отделе. Выявлен только один вариант отклонения формы КПВ, когда сохраняются правая и левая вены, располагающиеся кзади и латерально от аорты. Множественные почечные вены у собак тоже чрезвычайно редки (1% животных), в отличие от кошек (30%) (Reis R.H., Tere P., 1956).

Вены и сфинктерные системы таза и тазовой конечности были изучены также у пушных зверей (Былинская Д.С. и др., 2014а; Былинская Д.С., 2014б; Теленков В.Н. и др., 2020). Исследование венозной системы наземных хищных млекопитающих показало, что у большинства из них отсутствуют венозные коллекторы. В то время как у хищников ведущих полуподземный образ жизни в плечевой, брюшной и пояснично-тазовой областях присутствуют коллекторы, развита система непарной вены, за счет чего и значительно выше емкость венозного русла (Туманов И.Л., 2003).

1.2.2 Морфофункциональные особенности организма, в том числе кровеносного русла, морских млекопитающих в связи с их адаптацией к водной среде

1.2.2.1 Кровеносное русло представителей отрядов китопарнокопытные (инфраотряд китообразные), сирены и хищные (семейство куньи)

Несмотря на значительный прогресс в исследовании физиологии погружения, было проведено немного многопараметрических исследований в естественных условиях обитания из-за технических соображений и сложных методов имплантации датчиков. Большинство работ, посвященных

глубоководному погружению у млекопитающих, проведено в лабораторных условиях (Williams C.L., Ponganis P.J., 2021). Адаптации к нырянию можно разделить на две категории: первые связаны с адаптацией к механическим эффектам давления и повышенной растворимостью газа на глубине, вторые – с задержкой дыхания и включают изменения в обмене веществ, кровотоке и увеличении способности хранить кислород (Costa D.P., 2007).

Результаты исследований морских млекопитающих показали, что для них характерны три основные физиологические реакции на погружение: апноэ, брадикардия, периферическая вазоконстрикция и гиперперфузия периферических тканей (после выныривания) (Irving L. et al., 1935; Irving L., 1938; Scholander P.F., 1940; Ridgway S. et al., 1975; Noren S.R. et al., 2004, 2012; Joyce W., Wang T., 2020). У морских и наземных млекопитающих отличается сердечный ритм и в состоянии покоя, у первых более медленная предсердная и желудочковая деполяризация и более быстрая желудочковая реполяризация (Storlund R. et al., 2021a). Кроме того, водные и полуводные млекопитающие дышат с более низкой частотой и в состоянии покоя (на поверхности воды или на суше), в сравнении с наземными млекопитающими аналогичного размера, причем разница увеличивается с увеличением размера вида (Mortola J.P., 2015). Сердечнососудистая система морских млекопитающих адаптирована не только к погружению, но и к особенностям физиологических функций, связанных с обитанием в воде (физическим упражнениям, пищеварению, терморегуляции) (Miedler S. et al., 2015; Favilla A., Costa D., 2020, Favilla A.B. et al., 2022).

К другим структурно-функциональным (физиологическим) адаптациям к погружению у морских млекопитающих относят увеличение объема циркулирующей крови, улучшение дыхательной функции крови (высокие гематокрит (Hct), гемоглобин (Hb) и др.), высокие концентрации миоглобина (Mb) в сердечной и скелетных мышцах, а также способность переносить гипотермию (Andersen H.T., 1966; Castellini M.A. et al., 1981; Reed J.Z. et al., 1994; Dolar M.L.L. et al., 1999; Kanatous S.B. et al., 1999; Noren S.R.,

Williams T.M., 2000; Williams T.M. et al., 2011; Panneton W.M., 2013; Иванов А.А. и др., 2015; Arregui M. et al., 2021).

Метаболизм у водных животных зависит от длительности и глубины погружения, а также их активности (Butler P.J., 2004; Williams T.M. et al., 2015; Ladds M. et al., 2020; He R.S. et al., 2023). Как и у всех животных, адаптированных к низкой доступности кислорода (обитающих на высотах) или испытывающих большую потребность в кислороде (спортивные наземные млекопитающие), у морских млекопитающих способность скелетных мышц к аэробному обмену увеличивается (Butler P.J., 1982; Hochachka P.W. et al., 1982; Terrados N. et al., 1990; Reed J.Z. et al., 1994; Mathieu-Costello O. et al., 1998). Морфологические и ферментативные реакции в мышцах ныряющих позвоночных усиливают внутриклеточную диффузию кислорода при его низком парциальном давлении в условиях недостатка кислорода (Kanatous S.B. et al., 1999; Davis R.W. et al., 2004).

У дельфинов (как при рождении, так и у взрослых особей) большинство мышц диафрагмы относятся к медленным сокращающимся (Dearolf J.L., 2003). В то же время у афалин (бутылконосый дельфин *Tursiops truncatus* Montagu, 1821), плавающих при задержке дыхания и дышащих при выпрыгивании из воды, мышцы диафрагмы состоят на 61–88% (от площади) из быстро сокращающихся волокон (Cotten P.B. et al., 2008).

К морфологическим приспособлениям к обитанию в воде относятся приобретение нейтральной или близкой к ней плавучести, совершенствование органов локомоции, приобретение обтекаемой формы тела и кожных покровов, направленных на снижение гидродинамического сопротивления (Мордвинов Ю.Е., 1984; Иванов А.А. и др., 2015). В обзоре Reidenberg J.S. кроме перечисленных морфологических адаптаций указывает на анатомические особенности мозга, глаз и систем коммуникации морских млекопитающих (Reidenberg J.S., 2007). Мозг морских млекопитающих адаптирован к гипоксии за счет изменения биохимической регуляции (Mitz S.A. et al., 2009; Schneuer M. et al., 2012).

У глубоководных ныряльщиков среди китообразных в жировой ткани более низкая плотность микрососудов, большие размер адипоцитов и расстояние диффузии. Авторы полагают, что так осуществляется сохранение запасов кислорода, поскольку такая жировая ткань имеет меньшую метаболическую активность (Gabler-Smith M.K. et al., 2022).

Китообразные обладают разнообразными адаптациями как структуры, так и механики дыхания, специализированными для разных способов всплытия и ныряния (Kasting N.W. et al., 1989; Piscitelli-Doshkov M. et al., 2013; Fahlman A. et al., 2015; Miller P. et al., 2016). При погружении на глубину у морских млекопитающих прекращается газообмен из-за альвеолярного коллапса (100% легочный шунт) (Ridgway S., Howard R., 1979; Fahlman A. et al., 2009, 2017; Kooyman G.L., Sinnett E.E., 1982; McDonald B.I., Ponganis P.J., 2012;).

Структурная адаптация органов дыхания заключается в особенностях строения легких и воздухоносных путей. Форма легких у водных млекопитающих соответствует форме грудного отдела (Tarasoff F.J., Kooyman G.L., 1973; Piscitelli M.A. et al., 2010).

У глубоководных ныряльщиков жесткие дыхательные пути, которые являются вместилищем воздуха спавшихся легких (Bostrom B.L. et al., 2008). Гиалиновый хрящ в дыхательных путях увеличивает эффективное мертвое воздушное пространство, которое вмещает большую часть воздуха, вытесняемого из спавшихся альвеол во время погружения (Ninomiya H. et al., 2005). У морской свиньи (*Phocoena phocoena* Linnaeus, 1758) хрящ в стенке дыхательных путей простирается до альвеолярных мешочков, у ла-платского дельфина (*Pontoporia blainvillei* Gervais & d'Orbigny, 1844) – до начала респираторных бронхиол (Yamasaki F. et al., 1977; Kooyman G.L., Sinnett E.E., 1979). У ряда зубатых китов (парвотряд Odontoceti Flower, 1867) слизистая стенка респираторных бронхиол содержит от 8 до 40 последовательных кольцевидных складок с круговым слоем гладких мышечных волокон, действующих как сфинктер. Такие сфинктеры были описаны у морской

свиньи, афалины, дельфина-белобочки (*Delphinus delphis* Linnaeus, 1758), у полосатого дельфина (продельфина, *Stenella coeruleoalba* Meyen, 1833), белухи и у северного плавунa (клюворы́ла Бёрда, *Berardius bairdii* Stejneger, 1883) (Wislocki G.B., 1942; Belanger L.F., 1940; Wislocki G.B., Belanger L.F., 1940; Murata T., 1951; Ito T. et al., 1967; Ninomiya H. et al., 2005).

Данные сфинктеры отсутствуют у представителей усатых китов (парвотряд Mysticeti Cope, 1891), например, у гренландского кита (*Balaena vulgaris* Brisson, 1762). У них на концах альвеолярных перегородок наблюдается развитая гладкая мышечная ткань (Wislocki G.B., Belanger L.F., 1940; Murata T., 1951; Goudappel J., Slijper E., 1958; Henk W.G., Haldiman J.T., 1990).

Методами иммуногистохимии было подтверждено наличие гладких мышц в терминальных бронхиолах, альвеолярных ходах и альвеолярных перегородках у финвала (*Balaenoptera physalus* Linnaeus, 1758), кашалота (*Physeter macrocephalus* Linnaeus, 1758), кювьерова клюворыла (настоящий клюворыл, среднего плавунa *Ziphius cavirostris* Cuvier, 1823), афалины и полосатого дельфина. Вблизи миоэластических сфинктеров как у бутылконосых, так и у полосатых дельфинов наблюдались нейрофиламенты (Otero-Sabio C. et al., 2021).

У многих морских млекопитающих в легких альвеолярные перегородки толстые и имеют «двойное капиллярное ложе» (Ito T. et al., 1967; Henk W.G., Haldiman J.T., 1990; Ninomiya H. et al., 2005). У афалин при компьютерной томографии были получены снимки, подтвердившие наличие чудесной сети, располагающейся с двух сторон между вентральной частью позвоночного столба и дорсальной поверхностью легких (Ivančić M. et al., 2014).

Внутренняя оболочка трахеи полосатого дельфина (*Stenella coeruleoalba* Meyen, 1833) содержит венозные лакуны, которые доходят до ее слизистой оболочки. Такое строение позволяет трахее дельфина быстро наполняться кровью, изменяясь под воздействием повышенного давления, и возвращаться к исходной форме без риска постоянного изгиба или разрыва

(Cozzi B. et al., 2005). У афалин расширение кровеносных пространств в подслизистой оболочке трахеи более чем в 12 раз больше, чем в соответствующей структуре у наземных млекопитающих сходного размера. В стенках их сосудистых лакун имеются клапаноподобные структуры, регулирующие кровоток и препятствующие сжатию трахеи на глубине (Ballarin C. et al., 2018). Венозные сплетения, обнаруженные в легких клюворы́ла Бёрда могут быть предназначены для накопления большого объема крови в легких и хранения кислорода при продолжительном погружении (Ninomiya H. et al., 2005).

Описанные адаптации обеспечивают такие конечные результаты как эффективную вентиляцию, резервное хранение кислорода, регулируемый транспорт дыхательных газов, экстремальную гипоксическую/ишемическую толерантность и устойчивость к давлению у ныряющих млекопитающих (Ponganis P.J., 2011). У водных млекопитающих отмечается разная скорость постнатального развития способности к запасанию кислорода в организме, физиологии кардиореспираторной системы и других приспособлений к нырянию (Noren S.R., 2020).

У морских млекопитающих имеются и анатомические особенности кровеносного русла, связанные с погружением.

У гренландского кита основание аорты формирует аортальную «луковицу», которая начинается тремя аортальными синусами, расположенными краниально по отношению к аортальному клапану. Структура аорты и сложная сеть сосудов сердца обеспечивают разные варианты перфузии крови и позволяют адаптироваться к колебаниям давления (Tarpley R.G. et al., 1997). У кашалота отмечалось расширение дуги аорты в 1,5 раза в сравнении с основанием (Melnikov V.V., 1997). У калана, несмотря на способность к погружению, не было обнаружено выраженное аортальное расширение (Stoskopf M.K., Herbert D., 1990).

Расширение аорты было отмечено и у финвала. Дуга аорты необычна тем, что она может деформироваться двухосно до очень больших

напряжений, в то время как нисходящая аорта очень жесткая. Соотношение эластина и коллагена в дуге аорты высокое (приблизительно 2:1) и падает в грудной аорте (приблизительно 1:2). Кроме разницы состава отмечается и разное расположение волокон, в результате дуга аорты становится основным емкостным элементом, гасящим пульсацию (Shadwick R.E., Gosline J.M., 1994; Gosline J.M., Shadwick R.E., 1996; Shadwick R.E., 1999). Артериальная система финвалов, характеризующаяся жесткой грудной аортой, а также содержанием прочного коллагена в наружной оболочке практически всех артерий, позволяет выдерживать изменения трансмурального давления, возникающие из-за ограниченной способности тканей реагировать на быстрые изменения давления толщи воды во время погружения (Lillie M.A. et al., 2013).

Важной структурой аорты является пластинчатая единица, представляющая комплекс эластина, коллагена и гладких мышц (Wolinsky H., Glagov S., 1967; Clark J.M., Glagov S., 1985). Количество пластинчатых единиц в аорте наземных млекопитающих почти пропорционально радиусу аорты независимо от вида или вариаций толщины стенки (Wolinsky H., Glagov S., 1967). Гистологическая структура аорты, как у дельфинов, ныряющих на мелководье (на средние глубины), так и у китообразных, совершающий глубоководные погружения, практически аналогична таковой наземных млекопитающих. Однако морфометрическая структура отличается, в частности, большей разницей в пропорции пластинчатых единиц между восходящим и грудным сегментами аорты, что расценивают как адаптацию к нырянию дельфинов (Mompereó B. et al., 2020; Mompereó B. et al., 2022).

У большинства водных млекопитающих дуга аорты отдает три магистральных артерии: плечеголовную, левую общую сонную и левую подключичную. Важно отметить, что в источниках литературы плечеголовная артерия часто упоминается как плечеголовной ствол, что не верно, учитывая указанный порядок отхождения сосудов (Melnikov V.V., 1997; Tarpley R.G. et al., 1997; De Oliveira R.E.M. et al., 2020).

У евразийской выдры схема ветвления подключичной артерии отличается от таковой собаки. Непосредственно от дуги аорты отходят плечеголовной ствол и левая подключичная артерия. У 94% особей плечеголовной ствол отдает левую общую сонную артерию, правую общую сонную и подключичную артерии ($n = 18$). У одной особи был сформирован ствол общих сонных артерий. Ветвление левой подключичной артерии также варьировало, но основная модель ветвления была следующая: первыми отходили позвоночная и внутренняя грудная, затем реберно-шейная и поверхностная шейная артерии (Jang Y.J. et al., 2023).

У полностью водных морских млекопитающих (флоридского ламантина (*Trichechus latirostris* (Harlan) Hatt, 1934) и афалины) отсутствуют бедренные артерии. Грудная аорта указанных видов выходит из сердца и лежит вентрально к позвоночному столбу, отдавая сегментарные артерии к грудной чудесной сети. Крепкие вентральные V-образные гемальные дужки образуют канал, в котором проходят хвостовая часть аорты, ее ветви и некоторые вены (Reynolds J.E., Rommel S.A., 2009).

Галанцев В.П. изучал несколько видов ныряющих млекопитающих, различающихся по таксономическому положению и уровню их адаптации к водной среде. Распространенной адаптивной особенностью венозной системы ныряющих млекопитающих является расширение некоторых сосудов, развитие синусов (пазух) и сплетений для хранения крови во время ныряния. У большинства млекопитающих способных к нырянию имеются мощные венозные коллекторы, расположенные в брюшной и тазовой полостях, а также в шейном, плечевом и поясничном отделах. У насекомоядных венозные коллекторы отличаются: у водяной землеройки (*Neomys fodiens* Pennant, 1771) формируется коллектор каудальной полой вены в области печени, а у русской выхухоли (*Desmana moschata* Linnaeus 1758) обнаружен каудальный венозный синус в преренальной области полой вены. Развитие и расположение венозных коллекторов у различных видов грызунов (водяной полевки (*Arvicola amphibius* Linnaeus, 1758), ондатры

(*Ondatra zibethicus* Linnaeus, 1766), нутрии (*Myocastor coypus* Molina, 1782), американского бобра (*Castor canadensis* Kuhl, 1820) и европейского бобра (*Castor fiber* Linnaeus, 1758)) имеют много общего. У этих животных наружная яремная вена и подключичные вены являются самыми крупными в шейной области. У нутрии также имеется большое межлопаточное сплетение. Диаметр полой вены большой по всей длине в пределах брюшной полости (Галанцев В.П., 1983; Galantsev V.P., 1991).

У ламантинов (*Trichechus manatus* Linnaeus, 1758) нет шейных венозных коллекторов, однако каудальная и краниальная полые вены, соединяясь, формируют емкий венозный синус до впадения в правое предсердие. По всей видимости, это связано с топографией сердечно-легочного комплекса и продольным положением диафрагмы у ламантина. В пояснично-тазовой области тела ламантинов расположено массивное венозное сплетение. Два ствола каудальной полой вены сливаются с почечными венами, причем правый ствол в области почки образует ампулообразное расширение, диаметр которого увеличивается в 2 раза, в то время как левый ствол не увеличивается (термин «ствол» используется при описании артерий, но поскольку он указан в источниках, его использовали при их анализе). Печеночный синус и мышечный сфинктер каудальной полой вены у ламантинов не были обнаружены (Galantsev V.P., 1991).

Большинство вен дельфинов не имеют клапанов, а движение крови зависит в большей степени от локомоторных мышц и сосудистой сети, вследствие чего их кровотоки могут быть и ретроградным (Costidis A.M., 2012; Harrison R.J., Tomlinson J.D.W., 1956). Наружная яремная вена у дельфинов не имеет коллекторов, а внутренняя яремная вена не развита. Также у указанных китообразных не обнаружен печеночный синус (Галанцев В.П. 1983; Galantsev V.P., 1991). У афалин и обыкновенной морской свиньи венозные синусы не сильно выражены, а общая объемная емкость вен увеличивается за счет образования сложных сплетений в различных сосудах (Галанцев В.П., 1977). У афалин мощные венозные сплетения были

обнаружены в голове и шее, в акустических жировых телах, черепных пазухах, глазных областях, носовых ходах, слизистой оболочке трахеи, внутри эпидуральных пространств и внутри черепной коробки (Costidis A., Rommel S.A., 2012).

У большинства хищников способных к нырянию наблюдается расширение вен, впадающих в каудальную полую вену, протяженность которой обусловлена уровнем экологической адаптации (Галанцев В.П., 1982; Галанцев В.П., 1983). Строение каудальной поллой вены может быть разным (Туманов И.Л., 2003). Например, у калана каудальная полая вена может начинаться одним стволом и не имеет печеночного синуса, но может иметь два ствола до впадения почечных вен, затем диаметр ее просвета сильно увеличивается, и такой вариант ветвления встречается часто (Stoskopf M.K., Herbert D., 1990; Галанцев В.П., 1983; Galantsev V.P., 1991). Краниальная полая вена речной и морской выдры (калана) не увеличивается, а наружная яремная и подключичные вены также небольшого диаметра (Галанцев В.П., 1977).

Каудальная полая вена у перечисленных видов вместе со всеми сосудами, которые она принимает, связана с краниальной поллой веной через систему непарных вен (Галанцев В.П., 1983; Galantsev V.P., 1991).

При исследовании вен обыкновенного дельфина (дельфина-белобочки, *Delphinus delphis* Linnaeus, 1758) показано, что двойные сегментарные вены от мышц туловища и хвоста объединялись непосредственно перед тем, как войти в позвоночный канал, и впадали в две внутривпозвоночные продольные вены. В каждом сегменте эти продольные вены были взаимосвязаны. За пределами позвоночного канала эти вены анастомозировали с венами внутривпозвоночного шейного сплетения и с краниальной поллой веной (Hoogland P.V.J.M. et al., 2012).

Исследование диафрагм нескольких видов китообразных, ластоногих и наземных животных позволило выявить особенности их строения у разных видов. Диафрагмы китообразных, в отличие от диафрагм ластоногих и

наземных млекопитающих, под серозной оболочкой содержат 5-60% коллагеновых волокон, покрывающих поверхность грудной диафрагмы. Их количество коррелировало со скоростью плавания у исследуемых китообразных. Данные волокна, как предполагают авторы, стабилизируют диафрагму от краниокаудального растяжения в период, когда брюшное давление значительно превышает грудное (Lillie M.A. et al., 2017).

В диафрагме многих морских млекопитающих имеется сфинктер каудальной поллой вены. У пяти изученных представителей зубатых китов тихоокеанского белобокового дельфина (*Lagenorhynchus obliquidens* Gill, 1865), морской свиньи Далла (*Phocoenoides dalli* True, 1885), морской свиньи, белухи (*Delphinapterus leucas* Pallas, 1776) и косатки (*Orcinus orca* Linnaeus, 1758) наблюдалась кольцевая мышца окружающая каудальную полую вену. Большая часть мышцы лежала в виде кольца на диафрагме, а не распространялась на грудную часть каудальной поллой вены, как у настоящих тюленей. Только у морской свиньи была обнаружена мышца, распространяющаяся на каудальную полую вену. У некоторых животных кольца явно состояли из нескольких отдельных мышц. У представителей усатых китов финвала (*Balaenoptera physalus* Линней, 1758) и северного малого полосатика (*Balaenoptera acutorostrata* Lacépède, 1804) V-образная мышца сфинктера не формировала кольцо как у зубатых китов, но сдавливала каудальную полую вену, проходя дорсально и вентрально вокруг ее отверстия. У морской выдры строение сфинктера каудальной поллой вены имеет множество внутривидовых вариаций. Доминирующим эффектом сокращения мышцы у каланов, вероятно, является уменьшение латерального диаметра поллой вены (Lillie M.A. et al., 2018).

Литературные данные свидетельствуют о большом значении для погружения у дельфинов развитой чудесной сети (*Rete mirabile*). При ангиографическом исследовании у бутылконосых дельфинов была обнаружена чудесная сеть на шейно-грудном уровне между системным и мозговым кровообращением. *Rete mirabile* увеличивает емкость сосудов

мозга, без увеличения сопротивления кровотоку (Nagel E.L. et al., 1968). У афалин мозг получает основное кровоснабжение через массивную грудоспинную чудесную сеть в которой приносящими сосудами являются межреберные, наружная грудная артерии, а выносящие сосуды представлены оболочечными спинномозговыми артериями (Viamonte M. et al., 1968). Также у данного вида описаны *retia mirabilia* вокруг спинного мозга и в позвоночном канале. Их сосудистое снабжение осуществляется дорсальными артериями, полученными из плечеголового ствола, внутренними грудными артериями, межреберными артериями и ветвями нисходящей аорты. Шейная часть, описанная выше, дает начало мозговым артериям, снабжающим мозг, поскольку внутренние сонные артерии у взрослых дельфинов редуцированы и в основном направлены к глазной сети (Cozzi et al., 2016). Объем сосудов в позвоночном канале у китообразных ныряющих глубоко (афалин, обыкновенных дельфинов) в 22-35 раз больше, чем объем спинного мозга, у дельфинов ныряющих неглубоко (карликовых кашалотов, настоящих клюворылов и др.) – в 6-10 раз (Rowlands C.E. et al., 2021).

Retia mirabilia нарвала (*Monodon monoceros* Linnaeus, 1758) и белухи (*Delphinapterus leucas* Pallas, 1776) берет начало от крупных сосудов в шее, грудной клетке и поясничной области, затем простираются в спинномозговой канал и череп, чтобы снабжать спинной и головной мозг. Чудесная сеть в основном состоит из артерий, погруженных в жировую соединительную ткань, изредка связанных с венами или венозными синусами (Vogl A.W. et al., 1982).

Наиболее обширная чудесная сеть у кашалота, поскольку она обнаружена в грудной полости, шее, позвоночном канале, внутри черепа, вокруг зрительного нерва и в стенке матки (Melnikov V.V., 1997).

У китообразных большая артериальная емкость *Rete mirabile* в сочетании с небольшой внесосудистой емкостью черепа и позвоночного канала способствуют снижению пульсации (на 97%) в церебральных артериально-венозных шунтах, не ослабляя давление крови (Lillie M.A. et al.,

2022). Исследование иннервации сосудов чудесной сети показало, что интенсивно иннервируются только сосуды гемального канала. Любая вазомоторная активность происходит в ответ на катехоламины или другие вазоактивные агенты, циркулирующие в крови (Vogl A.W. et al., 1981).

Гистологический анализ кровеносных сосудов чудесной сети показал, что их стенка состоит на две трети из гладких мышечных волокон и на одну треть из эластичных волокон. Теоретическая модель, основанная на емкости крови чудесного сплетения, а также данных перфузии органов и учитывающая динамику вазоконстрикции во время ныряния, позволила выяснить, что *retia mirabilia* является резервуаром насыщенной кислородом крови для сердца и мозга (Bonato M. et al., 2019).

У морских млекопитающих развита противоточная теплообменная система: холодная кровь в венах поглощает тепло артерий, идущих от тела, в результате кровь, возвращающаяся в организм, нагревается, а потери тепла сводятся к минимуму. У ламантин такие сосудистые пучки описаны в стенках тела животного, на морде, в челюстях, спинном мозге, хвосте, но наиболее развиты теплообменные сосуды в ластах. На краниальном конце теплообменного сосудистого пучка в хвосте ламантина около 2000 вен соседствует с 1000 артерий (Husar S.L., 1977; Rommel S.A., Caplan H., 2003; Costidis A.M., 2012). У самцов ламантинов также описаны венозные сплетения придатков яичек, расположенных в подчревной ямке и получающие охлажденную кровь из поверхностного грудно-каудального сплетения. Чтобы избежать переохлаждения репродуктивных органов охлажденная поверхностная кровь проходит венозные сплетения внутри подчревной ямки. Яичники, маточные трубы и дистальные концы рогов матки также имеют сходные венозные сплетения (Rommel S.A. et al., 2001). Внутривентральные яички дельфина-афалины, расположенные между двумя локомоторными мышцами, охлаждаются при помощи такого сосудистого теплообменника во время движения животного (Pabst D.A., 1995). Семенные артерии в каудальной части живота соседствуют с венами, возвращающими

охлажденную кровь с поверхностями спинного плавника и хвостовых плавников. У самок теплообменные сосуды способствуют защите плода от перегрева (Rommel S.A. et al., 1992; Rommel S.A. et al., 1994).

У бутылконосых дельфинов и флоридских ламантинов (*Trichechus manatus latirostris*) обнаружено бесчисленное количество венозных анастомозов по всей голове и шее. Данные структуры включали обширные и сложные венозные сплетения, связанные с системой добавочных пазух и акустических жировых тел у афалин (Costidis A.M., 2012).

У гренландских и серых китов (*Eschrichtius robustus* Lilljeborg, 1861) сосудистое сплетение артерий и вен расположено в ротовой полости, что позволяет уменьшить потери тепла при поглощении пищи в холодной воде (Ekdale E.G., Kienle S.S., 2015; Ford T.J. et al., 2013; Heyning J.E., Mead J.G., 1997). У южного гладкого кита (*Eubalaena australis* Desmoulins, 1822) *Rete mirabile* располагается в нижнем носовом проходе и согревает вдыхаемый воздух, а при наполнении кровью компенсирует уменьшение объема дыхательного пространства во время погружения (Buono M.R. et al., 2015).

У ныряющих млекопитающих чудесная сеть в конечностях не только позволяет терять меньше тепла из конечностей в окружающую среду, но и при охлаждении конечностей экономно расходовать кислород в тканях при гипоксии во время ныряния (O'dea J.D., 1990).

Данные, свидетельствующие напрямую о выполнении селезенкой роли депо эритроцитов у китообразных и ламантинов при нырянии, нами не обнаружены. Кроме того, селезенка китообразных имеет небольшие относительные размеры в сравнении с другими млекопитающими $0\pm 2\%$ массы тела (Cowan D.F., Smith T.L., 1999). В то же время у представителей китообразных часто встречаются добавочные доли селезенки и добавочные селезенки, что исследователи рассматривают как адаптацию к нырянию (Colangelo P. et al., 2006; Silva F.M.O. et al., 2014; Carvalho V.L. et al., 2018).

1.2.2.2 Анатомические особенности кровеносного русла ластиногих²

Все представители ластиногих отличные пловцы (преодолевают за сезон тысячи километров), а большинство и прекрасные ныряльщики (способные нырять на сотни метров и оставаться под водой не один десяток минут), что обеспечивается хорошо развитыми морфологическими адаптациями к водному образу жизни. Описанию этих адаптаций посвящено множество работ, поэтому ниже мы представляем лишь часть известных сведений из доступной нам литературы.

В обзоре, посвященном механизмам погружения, Arnoldus Blix указывает на то, что реакции, наблюдаемые у тюленей, свободно ныряющих в море, представляют собой защитные механизмы против асфиксии, которые в той или иной степени являются общими для всех млекопитающих. В основном это спинальные механизмы, контролируемые кортико-гипоталамическими центрами (Blix A.S, 2018).

Органы внешнего дыхания у представителей Otariidae (ушастые тюлени) и Phocidae (настоящие тюлени) значительно различаются уже потому, что эти семейства, скорее всего, имеют разные корни и прошли разный эволюционный путь развития. У моржа (*Odobenus rosmarus* Linnaeus, 1758) – единственного дожившего до наших дней представителя семейства Odobenidae, легкие по строению занимают промежуточное положение (как и у морской выдры).

При погружении у ластиногих развивается коллапс легких (Kooyman G.L. et al, 1970; Falke K.J. et al., 1985; McDonald B.I., Ponganis P.J., 2012). При коллапсе легких в верхних дыхательных путях сохраняется воздушный резервуар и содержащийся в нем кислород используется во время всплытия, когда газ снова расширяется в альвеолах легких. У ушастых тюленей хрящ и гладкие мышцы присутствуют в дыхательных путях вплоть до начала альвеолярных ходов (например, у капского морского котика (*Arctocephalus*

² Включают три семейства: Otariidae (ушастые тюлени), Phocidae (настоящие тюлени), и Odobenidae (моржовые).

pusillus Schreber, 1775), либо до устьев альвеолярных мешочков (у большинства представителей семейства) (Denison D.M., Kooyman G.L., 1973; Wessels J.C., Chase C.C., 1998). При длительных погружениях калифорнийские морские львы оптимизируют количество O_2 в венозной крови и скорость его истощения, насыщая венозную кровь O_2 перед погружением, а затем истощая ее до крайне низкого уровня (до 99%). Увеличение количества венозного O_2 в конце глубоководного погружения подтверждает гипотезу о том, что при коллапсе легких сохраняется резервуар O_2 , который морские львы могут использовать при подъеме (McDonald B.I., Ponganis P.J., 2013).

У настоящих тюленей в отличие от ушастых, терминальные дыхательные пути представляют собой мышечные трубки, длина которых за пределами последнего хряща 1-3 мм, а альвеолы расположены вдоль простых или просто разветвленных трубок (Denison D.M., Kooyman G.L., 1973). Сокращение гладкой мускулатуры терминальных дыхательных путей придает жесткость их стенке во время ныряния (Welsch U. et al., 1989).

Анатомическое строение легких и их кровеносное русло описано у таких представителей настоящих тюленей как гренландский тюлень (*Pagophilus groenlandicus* Erxleben, 1777), обыкновенный тюлень (*Phoca vitulina* Linnaeus, 1758) и у сайменской кольчатой нерпы (подвид кольчатой нерпы, *Phoca hispida saimensis*) (Tarasoff F.J., Kooyman G.L., 1973; Nakakuki S., 1993; Laakkonen J., Jernvall J., 2016). Стенка альвеол большинства ушастых и настоящих тюленей содержит гладкомышечные клетки и эластические волокна (Stewardson C.L. et al., 1999; Gray R. et al., 2006).

В перегородках альвеол у ушастых тюленей преобладает двойной капиллярный слой, в то время как у настоящих тюленей – одинарный, но, например, у морского леопарда (представителя последних) встречаются и двойной, и одинарный капиллярный слой, с доминированием первого типа (Welsch U., Drescher H.E., 1982; Wessels J.C., Chase C.C., 1998; Gray R. et al., 2006). Состав сурфактанта ластоногих и секрета бронхиальных желез

адаптирован к альвеолярному коллапсу и увеличению жесткости дыхательных путей при погружении (Welsch U., Schumacher U., 1988; Spragg R.G. et al., 2004; Miller N.J. et al., 2006; Gutierrez D.B. et al., 2015).

У ластоногих отмечены более высокие концентрация гемоглобина (Hb) и миоглобина (Mb), гематокрит (HCT), больший объем циркулирующей крови (ОЦК) и кислородная емкость крови. Причем у настоящих тюленей данные показатели выше в сравнении с ушастыми тюленями, моржами и каланами. Емкость хранения кислорода в легких, наоборот, была меньше у настоящих тюленей, чем у других изученных видов (Lenfant C. et al., 1970; Hedrick M.S. et al., 1986; Qvist J. et al., 1986; Reed J.Z. et al., 1994; Yochem P.K. et al., 2008; Geiseler S.J. et al., 2013; Thomas A., Ono. K., 2015).

Исследование вязкости крови показало, что данный показатель у настоящих тюленей (северных морских слонов, южных морских слонов и обыкновенных тюленей) зависел от скорости сдвига и HCT, как и у наземных животных (Lane R.A. et al., 1972; Wickham L.L. et al., 1989). Исследование основных гемореологических параметров у гринландского кита и тюленя Уэдделла свидетельствует о повышенной агрегационной способности эритроцитов взрослых тюленей и китов в сравнении с человеческими (Castellini M. et al., 2006). Позднее Castellini M.A. с соавторами в своем обзоре описали основные реологические концепции, связанные с физиологией погружения (Castellini M.A. et al., 2010).

Тюлени испытывают постоянные эпизоды ишемии и реперфузии, возникающей вследствие изменения распределения кровотока. Биохимические адаптации, способствующие предохранению от ишемии/реперфузии, связаны со стресс-лимитирующими системами: антиоксидантной, системы простагландинов и др. (Elsner R. et al., 1998; Zenteno-Savín T. et al., 2002; Vázquez-Medina J.P. et al., 2006; Vázquez-Medina J.P. et al., 2007; Meir J.U. et al., 2009; Vázquez-Medina J.P. et al., 2011a; Vázquez-Medina J.P. et al., 2011b; Vázquez-Medina J.P. et al., 2011c; Bagchi A. et al., 2018; Tift M.S., Ponganis P.J., 2019). Механизмам защиты мозга и сердца

ластоногих посвящено множество публикаций, что связано с их важным прикладным значением, поскольку они помогают переносить длительную гипоксию и избежать повреждения клеток мозга (Kerem D., Elsner R., 1973; Henden T. et al., 2004; Folkow L.P. et al., 2008; Czech-Damal N.U. et al., 2014; Fabrizius A. et al., 2016; Hoff M.L.M. et al., 2016; Hoff M.L.M. et al., 2017). В качестве одного из цитопротекторных механизмов рассматривается эндогенная окись углерода (CO), образующаяся при распаде гема. Постоянно повышенный уровень CO в крови тюленей может способствовать защите тканей от повреждения вследствие ишемии-реперфузии (Tift M.S. et al., 2014). В доклинических исследованиях гуманной медицины показано, что эндогенный CO является сигнальной молекулой, активирующей противовоспалительные, вазодилатирующие, антиапоптотические и цитопротекторные функции (Ozaki K.S. et al., 2012; Motterlini R., Otterbein L., 2010).

Морфофункциональные особенности и метаболизм мышц ластоногих также связаны с адаптацией к погружению, стратегией ныряния и перемещения (George J.C., Ronald K., 1973; Ponganis P.J. et al., 1993; Guyton G.P. et al., 1995; Kanatous S.B. et al., 1999; Polasek L.K. et al., 2006, 2016; Wright T.J., Davis R.W., 2006; Ponganis P.J. et al., 2008; Yu Z. et al., 2008; Wessel T. et al., 2010; De Miranda, M.A. et al., 2012; Moore C.D. et al., 2014; Tift M.S. et al., 2017; Tengler M.L. et al., 2024). При исследовании тюленей, предварительно тренированных к коротким вынужденным погружениям, показано, что более высокая частота сердечных сокращений и активный мышечный кровоток у них были связаны с более низкой скоростью деоксигенации мышц. Дополнительная оксигенация мышц за счет доставки O₂ из крови во время погружения увеличивает скорость истощения O₂ крови, но продляет продолжительность аэробного метаболизма мышц во время погружения (Jobsis, P.D. et al., 2001). Во время погружения у тюленей падает температура всех частей тела, за редким исключением – тело в области печени не охлаждается. Больше всего снижалась температура жира и мозга,

около 24°C во время 15-минутного погружения. При этом мышечный метаболизм увеличивается, а не уменьшается при погружении (Scholander P.F. et al., 1942). Позднее результаты исследований R.W. Davis, T.M. Williams подтвердили сохранение аэробного мышечного метаболизма во время плавания под водой, при этом у ныряющих животных сочетаются реакции как на погружение, так и на нагрузку (Davis R.W., Williams T.M., 2012).

Кислотная буферная способность крови тюленей развивается во внутриутробном периоде, в то время как увеличение концентрации Mb в мышцах – в постнатальном периоде, и обусловлено возрастающей физической нагрузкой и/или факторами роста (Lestyk K.C. et al., 2009).

Среди ластоногих с длительным периодом лактации тихоокеанские моржи – представители семейства моржовые рождаются с «зрелым» кислотным буфером в локомоторных мышцах, хотя его активность у взрослых животных ниже, чем у других ластоногих. Онтогенез Mb у моржей является одним из самых быстрых среди ластоногих (Noren S.R. et al., 2015).

Как уже говорилось выше, важной физиологической реакцией на погружение у водных млекопитающих является брадикардия. В экспериментах показано, что у представителя семейства ушастых тюленей калифорнийского морского льва (*Zalophus californianus* Lesson, 1828) вырабатывается условный рефлекс, контролирующий степень брадикардии. Выраженная брадикардия и снижение сердечного выброса при поддержании артериального давления свидетельствуют о наличии вазоконстрикции сосудов во время погружения (Elsner R. et al., 1964). При погружении калифорнийских морских львов в естественных условиях степень брадикардии зависела от глубины и характера погружения (McDonald B.I., Ponganis P.J., 2014). Ponganis P.J. с соавторами полагают, что доброкачественные аритмии (колебания ЧСС) во время погружения часто встречаются у морских млекопитающих (Ponganis P.J. et al., 2017).

У сивучей (северный морской лев Стеллера, *Eumetopias jubatus* Schreber, 1776) ADL (аэробный предел погружения) короткий и составляет

2,5–3 мин несмотря на то, что они постоянно осуществляют более длительные единичные погружения. Погружения длительностью более 3 мин, вероятно, обеспечиваются энергией за счет анаэробного метаболизма (Gerlinsky C.D. et al., 2013).

Онтогенез ныряния у ластоногих имеет видовые особенности и зависит главным образом от развития запасов O_2 в виде Hb и Mb и от доступности железа в молоке (Pitcher K.W. et al., 2005; Fowler S.L. et al., 2007; Weise M.J., Costa D.P., 2007; Burns J.M., Hammill M.O., 2008; Lea M.-A. et al., 2010; Verrier D. et al., 2011).

Физиологические реакции при погружении достаточно подробно изучены и у настоящих тюленей.

В условиях эксперимента было показано, что сердечно-сосудистые реакции на адреналин и ацетилхолин у северных морских слонов (*Mirounga angustirostris* Gill, 1866) типичны для млекопитающих. Брадикардия и периферическая вазоконстрикция воспроизводились у морских слонов путем электрической стимуляции перивентрикулярной области переднего гипоталамуса. Восстановление после погружения было отмечено тахикардией и вазодилатацией. Артериальное давление во время погружения было нормальным или слегка повышенным (Van Citters R.L. et al., 1965). Аналогичная реакция на погружение и всплытие была описана также у обыкновенных тюленей, южных и северных морских слонов, длинномордых тюленей (*Halichoerus grypus* Fabricius, 1791) как в естественных условиях, так и в эксперименте (Kjekshus J.K. et al., 1982; Williams T.M. et al., 1991; Thompson D., Fedak M.A., 1993; Andrews R.D. et al., 1997; Hindell M.A., Lea M.A., 1998; Thornton S.J. et al., 2005; Meir J.U. et al., 2013).

В эксперименте на обыкновенных тюленях при добровольном погружении было показано, что использование фармакологических блокаторов брадикардии (метоктрамин), вазоконстрикции (празозин) и тахикардии (метопролол) не повлияло на продолжительность погружения или нахождения на поверхности. Брадикардия при нырянии регулировалась

блуждающим нервом, тогда как тахикардия после погружения возникала в результате снижения тонуса парасимпатической и усиления симпатической стимуляции сердца (Elliott N.M. et al., 2002).

Расчетная модель погружения свидетельствует о том, что реакция на погружение позволяет ныряющему тюленю сбалансировать противоречивые метаболические потребности, а также оптимизировать расходование эндогенных запасов O_2 и увеличить ADL (Davis R.W., Kanatous S.B., 1999).

У детенышей обыкновенного тюленя усиление сердечного контроля развивается еще до отъема от груди: у них отмечаются упреждающие брадикардия до ныряния и тахикардия перед всплытием, что свидетельствует о раннем развитии навыков ныряния у данного вида (Hicks J.L. et al., 2004; Greaves D.K. et al., 2004). У щенков северного морского слона кардиореспираторные реакции на ныряние начинают развиваться на суше в течение первых 11 недель жизни (Falabella V. et al., 1999). Развитие кардиореспираторного контроля в онтогенезе зависит от стратегии роста вида, например, щенок обыкновенного тюленя переходит к самостоятельной жизни раньше, чем щенок северного морского слона, и соответствующие реакции у первого возникают в более раннем возрасте (Lapierre J.L. et al., 2004). Важной адаптивной реакцией, развивающейся у морских слонов в онтогенезе, является способность тканей снижать уровень обмена по мере нарастания в них периферической вазоконстрикции (Tift M.S. et al., 2013).

Модель погружения тюленя Уэдделла (*Leptonychotes weddellii* Lesson, 1826) свидетельствует о том, что в иерархии механизмов кардиореспираторного контроля ныряния главенствующая роль принадлежит дыхательному контролю. Stephenson R. на основе модели предположил, что центральный хеморецептор продолговатого мозга участвует в регуляции поведения при погружении, при этом ключевой регуляторной переменной является CO_2 , а не O_2 (Stephenson R., 2005). Важную роль в обнаружении изменения химического состава крови (уровней O_2 и CO_2) и в регуляции респираторных реакций играют каротидные тельца – периферические

рецепторы, расположенные около разветвления сонной артерии (Wasserman K. et al., 1975). Гистологическое строение каротидного тельца описано только у обыкновенных тюленей. Их каротидное тельце имело клиновидную, серповидную, подковообразную или прерывистую овальную форму и содержало клетки I и II типов. Кровоснабжение органа осуществлялось либо ветвью наружной сонной артерии, либо внутренней сонной артерией, либо общей сонной артерией. Средний объем каротидного тельца составил $1,666 \pm 0,45 \text{ мм}^3$ (Clarke J.A. et al., 1986).

В условиях эксперимента у обыкновенных тюленей были исследованы реакции, связанные с раздражением преоптического и переднего (терморегуляторных) ядер гипоталамуса. Были получены результаты, свидетельствующие о том, что физиологическая реакция организма животных на погружение не подавляла терморегуляторные сосудистые реакции (Hammel H.T. et al., 1977).

Показано, что у свободно ныряющих обыкновенных тюленей (в квазиестественных условиях эксперимента) реакция на ныряние находится под упреждающим когнитивным контролем, а не является рефлекторной реакцией на погружение в воду или апноэ (McKnight J.C., 2019). Когда тюлень погружается под воду, не зная продолжительности погружения (принудительные ныряния в опытах), он немедленно включит полную кислород-сберегающую систему (Blix A.S, 2018).

Длительные апноэ, сопровождаемые реакциями сердечно-сосудистой и дыхательной систем, возникают у ластоногих и во время сна (например, у северного морского слона и тюленя Уэдделла) (Castellini M., 1996; Falabella V. et al., 1999). Этот феномен позволяет тюленям снижать метаболические затраты на суше, и спать в водной среде (Castellini M., 1996).

Во время апноэ вне воды (связанного с отдыхом, сном) концентрация лактата в крови северных морских слонов не увеличивается, т.е. даже при низком pO_2 сохраняется аэробный метаболизм. Такая гипоксемическая толерантность необходима организму для того, чтобы обеспечить

диссоциацию кислорода из HbO_2 и эффективное использование его запасов в крови (Stockard T.K. et al., 2007).

Одним из важных вопросов в изучении адаптации морских млекопитающих, в том числе ластоногих, является изучение функции почек и в частности их ренин-ангиотензин-альдостероновой системы, участвующей в регуляции электролитного, водного гомеостаза и давления (Ortiz R.M. et al., 2000; Ortiz R.M., 2001; Schots P.C. et al., 2017). У байкальской нерпы, обитающей в слабоминерализованной воде, и кольчатой нерпы – представителя морских видов, функция почек практически не отличалась. Хотя в периоды обезвоживания у данных видов отмечалась положительная корреляция между осмоляльностью мочи и экскрецией АДГ (антидиуретического гормона) с мочой, связь между экскрецией Na^+ и альдостерона с мочой не обнаружена (Hong, S.K. et al., 1982).

Концентрации вазоактивных гормонов ангиотензина II (Анг II), АДГ и предсердного натрийуретического пептида (ПНП) изучались у 6 видов ластоногих. Хотя и АДГ и Анг II стимулируют сокращение гладких мышц сосудов у наземных млекопитающих, у ластоногих АДГ и Анг II не увеличивались в периоды апноэ как ожидалось. Возможно стимуляция симпатических вазомоторных нейронов и гипоталамических рефлексов достаточны для того, чтобы вызвать сужение сосудов. Либо кровеносные сосуды тюленей не так чувствительны к воздействию ПНП, АДГ и Анг II, как у наземных млекопитающих, или действие других вазоактивных гормонов перекрывает эффекты от указанных гормонов, что требует дальнейшего изучения (Zenteno-Savin T., 1997; Zenteno-Savin T., Castellini M.A., 1998).

У байкальской нерпы ОЦК составляет 10-15% веса тела, обеспечивая депо оксигенированной крови в организме, а общий объем крови – 14-18% (Шошенко К.А., 1975; Петров Е.А., Шошенко К.А., 1987). Общий ОЦК у взрослых нерп составляет $181 \pm 18,9$ мл/кг, наибольший ОЦК в расчете на 100 г органа наблюдается в легких, почках, селезенке и печени (50-30 мл), наименьший – в жире, коже, скелетных мышцах, мозге и костях (1-10 мл)

(Петров Е.А. и др., 1987). При переходе нерп из холодной воды в теплое помещение (15-20 °С) доли минутного объема кровообращения (МОК) увеличиваются в коже и подкожном жире (в 10 и 4 раза соответственно) и падают в органах брюшной полости и скелетных мышцах (Баранов В.И. и др., 1992).

У нерп основным депо O_2 является кровь (60-63%), затем следуют запасы O_2 с Mb и легочные: 12% и 10-14% у щенков, 18-25% и 4-9% у взрослых нерп соответственно (Петров Е.А., Шошенко К.А., 1987). Количество Mb в скелетных мышцах и внутренних органах байкальской нерпы, обитающей в холодном глубоководном водоеме, значительно выше, чем у каспийской нерпы, живущей в мелководном, теплом и соленом озере, что указывает на лучшую приспособленность эндемика Байкала к погружению (Петров Е.А. и др., 1990). Уже на 6-7 месяце внутриутробного развития обеспеченность организма дыхательными белками у байкальской нерпы достаточно высока Mb 5,6 г и HbO_2 22,6 г на кг массы тела (Петров Е.А., 1985). В мышцах Mb распределен неравномерно, по мере возрастания его концентрации в мышцах: сердечная, мышцы головы, шеи, передних конечностей, диафрагмы, межреберные, задних конечностей, брюшные и глубокие спины. С возрастом его концентрация увеличивается неравномерно: интенсивнее идет его рост в мышцах, отвечающих за локомоцию и дыхание (Нешумова Т.В. и др., 1986; Матюхин и др., 1988). В условиях свободного плавания нерпы от 60-90% времени проводят под водой, предпочитая нырять на относительно короткое время, длительность которого обуславливается имеющимися запасами O_2 (Петров Е.А., Шошенко К.А., 1987).

У байкальской нерпы измеряли потребление O_2 после вынужденного погружения. Компенсированный к концу времени измерения дефицит O_2 в большинстве случаев превышал количество O_2 , необходимое для обеспечения длительности погружения при сохранении начального (исходного) уровня потребления O_2 . Как и вышеописанные результаты у обыкновенных тюленей, исследования байкальской нерпы свидетельствуют о

том, что длительное погружение является высоко энергозатратным и предполагает возможность существования у нерп метаболической депрессии погружения в условиях интенсификации гликолиза (Shoshenko K.A. et al., 1997; Баранов, Е.А. и др., 1997).

При исследовании МОК и объемной скорости кровотока (ОСК) у 2-месячных детенышей байкальской нерпы при кратковременном произвольном и принудительном нырянии у них проявлялись три типа сосудистых реакций. При коротком произвольном нырянии доля МОК, отнесенная к ОСК, по сравнению с уровнем до ныряния несколько увеличивалась только в пищеварительных и выделительных органах и снижалась в скелетных мышцах. В анаэробной фазе длительного ныряния почти половина МОК поступала в мозг, а кровоснабжение пищеварительных, выделительных органов и опорно-двигательных структур заметно понижалось. В первые минуты вынужденного ныряния доли МОК в этих органах и структурах также уменьшались, а в мозге доля МОК несколько увеличивалась; кровоток по артериовенозным шунтам большого круга кровообращения увеличивался до 50% МОК (Петров Е.А. и др., 1998б). Общий ОЦК у щенков байкальской нерпы при нырянии не уменьшался. При принудительном нырянии, длительность которого превышала ADL, происходила резкая централизация кровотока, и общий ОЦК достоверно увеличивался (Петров Е.А. и др., 1998а). После длительного погружения (20-30 мин у взрослых нерп) 50-80% кислородного «долга» компенсируется за 3-5 мин в 1-й фазе восстановления (расходование общего запаса O_2). Остальной долг покрывается в течение 10-40 мин в зависимости от длительности погружения, массы тела и, вероятно, времени окисления метаболитов анаэробного обмена (Баранов Е.А. и др., 1986).

При нырянии у щенков байкальской нерпы объемный кровоток (ОК) в коже и жировой ткани не прекращался полностью, а снижался, причем, более выражено в задней части тела – в 2 и 3 раза соответственно. Остаточный

кровоток в коже и жире необходим для извлечения запасов O_2 из указанных структур (Баранов В.И., Елагин О.К., 1986).

Расчетный ADL байкальской нерпы (*Phoca sibirica* Gmelin, 1788) 16 мин, но свободно плавающие нерпы в основном ныряют на более короткое время (Ponganis P.J. et al., 1997). Максимальная продолжительность дрейфовых погружений и при поиске пищи у байкальской нерпы составляла 15,4 мин, что близко к ADL этого вида, что свидетельствует в пользу того, что скорость метаболизма не может быть значительно снижена во время дрейфового погружения, следовательно, нерпа сочетает отдых и пищеварение в течение данного процесса (Watanabe Y.Y. et al., 2015).

Барановым Е.А. был предложен коэффициент оценки нырательной способности млекопитающих, учитывающий как максимальную длительность ныряния, так и массу. Данный коэффициент высчитывается по формуле: $K_y = t_{\text{мн}}/w^{0,25}$, где K_y – коэффициент устойчивости; $t_{\text{мн}}$ – максимально зарегистрированное время ныряния; w – масса тела. Согласно данному коэффициенту, байкальская нерпа среди млекопитающих наиболее приспособлена к ныряниям (Баранов Е.А., 1989).

Артериальная система ластоногих

Сердце тюленей имеет ряд анатомических особенностей: оно шире и более плоское, имеет раздвоенную вершину, камера правого желудочка длиннее и уже в сравнении с другими плотоядными (Drabek C.M., 1975; King J.E., 1989; Drabek C.M., Burns J.M., 2002; Guimarães J.P. et al., 2014). У байкальской нерпы сердце также уплощенное, практически шаровидное с двумя верхушками и имеет объемный правый и компактный левый желудочек (Тарасевич В.Н., Рядинская Н.И., 2020а; Тарасевич В.Н., Рядинская Н.И., 2020б).

Важным анатомическим приспособлением к погружению является расширение аорты (аортальная луковица, ампулообразное расширение). Аортальная луковица описана как у представителей семейства Otariidae (сивуча, северного морского котика, южноамериканского морского котика

(*Arctocephalus australis* Zimmermann 1783), австралийского морского льва (*Neophoca cinere* Péron 1816), новозеландского морского льва (*Phocarctos hookeri* Gray 1844)), так и у представителей семейства Phocidae (тюленей Уэдделла, тюленей-крабоедов (*Lobodon carcinophagus* Hombron and Jacquinot, 1842), тюленей Росса (*Ommatophoca rossii* J.E.Gray, 1844) и морского леопарда (*Hydrurga leptonyx* Blainville, 1820)) (Drabek C.M., 1975; King J.E., 1977; King J.E., 1983; Guimarães J.P. et al., 2014; Storlund R.L. et al., 2024b). У большинства тюленей восходящая аорта при выходе из левого желудочка сердца формирует ампулообразное расширение перед отхождением плечеголовной артерии, после отхождения левой подключичной артерии аорта резко уменьшается в диаметре (Drabek C.M., 1975; Guimarães J.P. et al., 2014). Среди изученных видов антарктических тюленей диаметр «луковицы» аорты оказался наибольшим у глубоководного ныряльщика тюленя Уэдделла, причем он был на 72,5% больше, чем диаметр основания аорты, что значительно превышает этот параметр других видов, у которых разница в размерах составляет 40% (Drabek C.M., 1975). Позднее для морского леопарда были получены несколько иные результаты. Разница в размерах между основанием и луковицей аорты составила $\approx 63\%$ (Diaz A. et al., 2024), что намного выше, чем сообщал Drabek C.M. (1975). Форма сердца тюленей при сжатии грудной клетки во время погружения позволяет ему бесперебойно работать, а «луковица» аорты поддерживает среднее артериальное давление и перфузию мозговой и сердечной ткани, несмотря на брадикардию. Эта теория подтверждается тем, что максимальное по диаметру расширение аорты у тюленя Уэдделла способного к глубокому (до 800 м) и длительному погружению (60 мин) (King J.E., 1989). Blix A.S. с соавторами (2016) указывали, что размер ампулообразного расширения должен быть связан с массой тела ластоногих, поскольку данная структура действует как «ветряной двигатель» и вмещает ударный объем каждого сокращения сердца без чрезмерного увеличения систолического давления при погружении (Blix A.S. et al., 2016).

У хохлача, как и у всех тюленей, совершающих длительные глубокие погружения, восходящая аорта формирует луковицу аорты, и сужается до диаметра менее одной трети в нисходящей аорте на уровне артериальной связки. При гистологическом исследовании обнаружено, что в восходящей аорте больше эластических волокон, чем в ее нисходящей части (Drabek С.М., Burns J.M., 2002). При исследовании стенки восходящей части дуги аорты хохлача, предварительно перфузированной сульфатом бария под обычным для нее артериальным давлением, были выявлены микрососуды (*vasa vasorum interna*), начинающиеся в просвете аорты. Они проходят через стенку аорты и выходят в адвентициальную оболочку, образуя обычное артериальное дерево. Сосуды имеют разный диаметр, и их стенка в основном представлена только эндотелием. Хотя поток крови через эту сосудистую сеть *vasa vasorum interna* может быть довольно небольшим, он может иметь решающее значение, обеспечивая необходимое питание и участвуя в поддержании целостности стенки аорты при погружении (Blix A.S. et al., 2016).

У 20-дневного щенка австралийского морского льва и 7-8-дневного щенка новозеландского морского льва дуга аорты достигает максимального диаметра в месте отхождения плечеголовной артерии. После отхождения магистральных сосудов на уровне Боталлова протока аорта резко сужается и далее продолжается в виде узкой нисходящей аорты. Предполагают, что резкое уменьшение диаметра аорты после отхождения магистральных артерий головы, шеи и передних конечностей облегчает приток крови в эти сосуды. Боталлов проток у щенков обеих видов оставался открытым (King J.E., 1977; King J.E., 1983).

Исследование «луковицы» аорты у северных морских котиков и сивучей *in vivo* подтвердило, что она расширяется во время систолы и сокращается в диастоле, что обеспечивает поддержание кровотока во время всего сердечного цикла. Сделан вывод, что периферическая вазоконстрикция во время ныряния достаточна для изменения объема крови в аортальной

луковице, чтобы гарантировать непрерывный ток крови в течение диастолы (Storlund R.L. et al., 2024b).

Изучение механических свойств аорты обыкновенного тюленя и тюленя Уэдделла показало, что объемная растяжимость «луковицы» аорты намного превышает таковую нисходящей грудной аорты (и выше, чем у наземных животных). В эксперименте «луковица» аорты вмещала большую часть общего объема грудной аорты – 63-70%, при давлении растяжения от 0 до 200 мм рт. ст. (272 г/см^2), в то время как, средняя длина луковицы аорты в иссеченном и нерастянutom состоянии составляла 27%, а нисходящей грудной аорты 73% от всей дуги аорты (Rhode E.A. et al., 1986). Ампулообразное расширение аорты может вмещать объем крови, более чем в три раза превышающий нормальный ударный объем. Данный компенсирующий механизм обеспечивает передачу давления от левого желудочка в артериальную систему и поддерживает системное артериальное давление и артериальный кровоток во время удлиненного диастолического периода (Campbell K.B. et al., 1981). Хотя при длительном погружении отмечается повышенное периферическое сопротивление в сосудах и потеря податливости крупных артерий, луковица аорты уменьшает нагрузку в левом желудочке сердца и поддерживает ударный объем (Campbell K.B. et al., 1981; Rhode E.A. et al., 1986). «Эффект резервуара» (нем. Windkessel effekt) луковицы аорты является врожденным для ластоногих (Van Nie C.J., 1985). В то же время в работе Joyce W. указано, что эластичность аорты может увеличиваться вследствие тренировки у ныряльщиков, что также справедливо и для молодых детенышей тюленей, которые ныряют на большую глубину с большей длительностью по достижении определенного возраста (Joyce W., 2016).

При исследовании микроструктуры аорты обыкновенного тюленя и тюленя Уэдделла было показано, что несмотря на то, что средняя толщина стенки «луковицы» аорты в два раза больше, чем ее грудного отдела, плотность эластических волокон обоих отделов одинакова. Сосуды стенки

(*vasa vasorum*) ампулообразного расширения аорты располагались глубже, чем в грудной аорте (Rhode E.A. et al., 1986). В более поздних исследованиях гистологической структуры дуги аорты обыкновенного и гренландского тюленей было показано, что в ее расширенной части отмечается чередование циркулярных и продольных пучков эластических волокон, повторяющих их ход коллагеновых волокон и гладких миоцитов. В нисходящей грудной аорте тюленя выявили только циркулярную ориентацию эластических волокон, как в нисходящей аорте наземных млекопитающих (Smodlaka H. et al., 2010). Таким образом, строение расширенной части дуги аорты у тюленей отличается направлением эластических волокон от наземных млекопитающих, у которых найдены только циркулярные эластические волокна (Wolinsky H., Glagov S., 1967).

Сравнения диаметра луковицы аорты у семи видов ластоногих (представителей как ушастых, так и настоящих тюленей) показали, что у более крупных ластоногих больше диаметр луковицы аорты. Диаметр луковицы аорты был равен массе тела в 0,41-ой степени, умноженной на коэффициент 0,58. Отмечалась положительная связь между относительным диаметром (по отношению к основанию) расширения аорты и продолжительностью жизни ластоногих, а также средней продолжительностью погружения (Storlund R.L. et al., 2024a).

У большинства ластоногих (как настоящих, так и ушастых тюленей) дуга аорты отдает три ветви: плечеголовной ствол, левую общую сонную артерию и левую подключичную артерию, в отличие от наземных хищников (Parsons F.G., 1902; Diaz A. et al., 2024). В то же время есть виды, у которых отмечались вариации в ветвлении сосудов дуги аорты. Так, у южноамериканских морских котиков в большинстве случаев ($n = 21$) от дуги аорты отходил плечеголовной ствол, который отдавал правую подключичную, правую сонную и левую сонные артерии, сразу после него следовала левая подключичная артерия. Отмечался и другой вариант ветвления сосудов дуги аорты ($n = 2$): после плечеголовного ствола

латерально отходила левая сонная артерия, а затем левая подключичная артерия (Guimarães J.P. et al., 2014).

У северного морского котика также отмечено несколько вариаций ветвления сосудов дуги аорты: правая и левая подключичные отходят как непосредственно от дуги, так и от плечеголовной артерии; также от дуги левая и правая сонные артерии следуют по отдельности или единым стволом, наблюдаются и другие вариации ветвления сосудов. Расширение дуги аорты у щенков практически не выражено, а у взрослых животных расширение дуги аорты сравнимо с таковым у наземных видов. Сужение дуги аорты в нисходящей части у котика также не столь выражено, как у других видов ластоногих. Топография кровеносной системы северного морского котика в целом соответствует основному плану строения у наземных млекопитающих. Хотя в отличие от большинства наземных млекопитающих кровоснабжение головного мозга котика осуществляется внутренней сонной артерией, а задней конечности – внутренней подвздошной артерией (Кузин А.Е., 1999).

У щенка австралийского морского льва от дуги аорты отходят два сосуда: плечеголовная артерия и левая подключичные артерии. В месте отхождения от плечеголовной артерии правой подключичной и левой сонной артерий отходит небольшая срединная вилочковая артерия (King J.E., 1977 King J.E., 1983). У щенка новозеландского морского льва порядок отхождения магистральных сосудов отличался, от дуги аорты отходят три главных сосуда: плечеголовная артерия, левая сонная и левая подключичные артерии. Магистральные сосуды брюшной полости не отличались от таковых у собак (King J.E., 1977).

Наиболее полное анатомическое описание кровеносного русла кольчатой нерпы (*Pusa hispida* Schreber, 1775) дано Smodlaka Н. с соавторами, у кольчатой нерпы аорта имеет аортальную «луковицу», а дуга отдает плечеголовную артерию, левую сонную и подключичную артерии. Также описаны особенности кровоснабжения сердца и легких нерпы. Грудная аорта отдает девять пар спинных межреберных артерий в грудной

полости. Бронхопищеводная артерия отходит от краниальной части дуги аорты рядом с основанием левой общей сонной артерии, либо непосредственно от основания левой общей сонной артерии (Smodlaka H., 2004; Smodlaka H. et al., 2009).

У байкальской нерпы описано экстра- и интраорганный артериальный кровообращение органов мочевыделительной системы, эндокринных желез, кишечника, селезенки, желудка, печени и сердца (Гладкая Т.Е., 2015; Рядинская Н.И. и др., 2016; Сайванова С.А., 2017; Табакова М.А., 2020; Тарасевич В.Н., 2020; Тарасевич В.Н., Рядинская Н.И., 2020в; Помойницкая Т.Е., 2021; Tarasevich V.N., 2021; Рядинская Н.И., Помойницкая Т.Е., 2021; Помойницкая Т.Е., 2022).

В работе Кузина А.Е. представлены абсолютные и относительные размеры внешнего диаметра дуги аорты и основных артерий, отходящих от нее, а также брюшной аорты, у разновозрастных представителей семейства ушастые тюлени (северного морского котика, сивуча) и семейства настоящие тюлени (ларги (*Phoca largha* Pallas, 1811), островного тюленя (подвид обыкновенного тюленя, *Phoca vitulina stejnegeri* Allen, 1902) и полосатого тюленя (крылатки, *Histriophoca fasciata* Zimmermann, 1776)). Абсолютные значения большинства калибров сосудов в онтогенезе коррелирует с размерами тела. У всех тюленей отмечено расширение дуги аорты, но ярче всего оно выражено у крылатки – тюленя, способного к более глубоководным и продолжительным погружениям среди изученных тюленей. Почти не менялся у тюленей в постнатальном онтогенезе относительный диаметр общих сонных артерий, что связано с необходимостью сохранения кровообращения мозга при погружении. При анализе данных по относительным величинам калибров основных артерий (по отношению к диаметру аорты у основания), у ушастых тюленей (морского котика, сивуча) больший диаметр имеют артерии, снабжающие кровью передние конечности, а у настоящих тюленей (островного тюленя, крылатки) задние конечности (Кузин А.Е., 1999; Кузин А.Е., 2015).

Структура овального окна у плодов всех трех семейств ластоногих сходна не только между собой, но и с другими видами отряда Хищные. Первичная перегородка овального окна у плодов ориентирована к венозному оттоку из легких. При рождении, когда они расправляются и расширяются воздухом, ток крови из легочных вен в левое предсердие способствует «выдуванию» лоскута над «овальным» отверстием, тем самым функционально закрывая его (Macdonald A.A. et al., 1995).

Венозная система ластоногих

При анализе адаптации сердечнососудистой системы ныряющих животных, в том числе ластоногих, было показано, что наиболее существенные морфологические изменения наблюдаются в венозной системе большого круга кровообращения (Галанцев В.П., 1977; Галанцев В.П., 1988).

У большинства ушастых тюленей отток крови от головы осуществляется по наружной яремной вене, внутренняя яремная вена отсутствует (King, J.E., 1989). При изучении венозной системы двух представителей ушастых тюленей (северного морского котика и сивуча) было описано наличие венозных сплетений: в области основания черепа, шеи и подвздошной области (R.J. Harrison, J.D.W. Tomlinson, 1956; Галанцев В.П., 1977). Несмотря на общие черты строения венозной системы, отмечается и видовая вариабельность в ее строении. У северных морских котиков, как и у наземных хищников, объем венозной сосудистой сети небольшой, наружные яремные вены длинные и не имеют значительных расширений. У морских котиков венозное кровоснабжение головы осуществляется не наружной яремной веной, а экстрадуральными венами, связанными с непарной веной. (Galantsev V.P., 1991; Галанцев В.П., 1983).

У настоящих тюленей формируется венозный системный комплекс, анастомозирующий со всеми частями венозной системы (King, J.E., 1989). Большинство вен в нем без клапанов и имеют тонкую стенку, клапаны присутствуют только в непарной вене, однако у гренландского тюленя были обнаружены клапаны в яремных венах при их входе в грудную полость (Hol

R. et al., 1975). Обширное венозное сплетение с множественными анастомозами в области шеи описано у обыкновенного тюленя, серого тюленя, тюленя-крабоеда, островного тюленя (антура), ларги и кольчатой нерпы. Наружная яремная вена указанных видов имеет синусоподобное расширение. Кроме того, у данных тюленей обнаружены венозные сплетения в поясничном и тазовом отделах, увеличивающие общий объем венозного русла (Harrison R.J., Tomlinson J.D.W., 1956; Галанцев В.П., 1983; Galantsev V.P., 1991). Венозные сплетения у гренландского тюленя и хохлача погружены в бурую жировую ткань, участвующую в выработке тепла, формируя таким образом теплообменник (Blix A.S. et al., 1975). У настоящих тюленей имеется также перикардальное венозное сплетение, которое у большинства представителей семейства образовано анастомозирующими венами и бурыми жировыми клетками. Оно формирует кольцо вокруг основания перикарда и отдает ветви в плевральную полость (Harrison R.J., Tomlinson J.D.W., 1956; King, J.E., 1989). У ушастых тюленей такое сплетение отсутствует (King, J.E., 1989).

Каудальная полая вена настоящих тюленей имеет большой объем и всегда начинается двумя стволами. В стволы каудальной полой вены осуществляется отток крови от почек, таза и тазовых конечностей (Harrison R.J., Tomlinson J.D.W., 1956).

У настоящих тюленей в отличие от ушастых тюленей и моржа, вены почек формируют «звездчатое сплетение» (Harrison R.J., Tomlinson J.D.W., 1956; Fay, F.H., 1981; King, J.E., 1989). Венозное сплетение почек представителей настоящих тюленей (эмбрионов, плодов и взрослых особей обыкновенного тюленя, серого тюленя, морского леопарда, южного морского слона, эмбрионов и плодов тюленя Уэдделла, крабоеда) латерально сообщаются с венами брюшной стенки, непарной веной и с экстрадуральной внутрипозвоночной веной посредством анастомозов. Экстрадуральная вена в свою очередь сообщается с правой непарной веной. (Harrison R.J., Tomlinson J.D.W., 1956). У кольчатой нерпы подробно описано «звездчатое венозное

сплетение» множественной почки, также сообщающееся с эпидуральной веной и венами брюшной стенки. Таким образом, в отличие от наземных млекопитающих, у настоящих тюленей венозный отток почек практически полностью направлен в поверхностные венозные сплетения (Munkacsı I.M., Newstead J.D., 1985). У байкальской нерпы также описаны венозные сплетения почек. Вenuлы, собирающие кровь со всей поверхности корковой зоны почечек, впадают в вены, которые направляется к поверхности органа, где и формируют «сетчатое сплетение». Вены, собирающие кровь со сплетения, впадают в стволы каудальной полый вены (Помойницкая Т.Е., Рядинская Н.И., 2020; Помойницкая Т.Е., Рядинская Н.И., 2021; Помойницкая Т.Е., Рядинская Н.И., 2022).

Расширение каудальной полый вены – печеночный синус, отсутствует у щенков, но есть у взрослых ушастых тюленей, в то время как у настоящих тюленей он присутствует уже при рождении (King, J.E., 1989).

Печеночный синус у сивуча расположен в области дорсального края печени и играет роль резервуара для венозной крови во время брадикардии и замедления кровотока при погружении (Перлов А.С, Урманов М.И., 1971). Печеночный синус описан также у северного морского котика и настоящих тюленей (антура, ларги, крылатки). Согласно Урманову М.И. (1971), величина печеночного синуса и степень изрезанности печени на доли находятся в прямой зависимости. Печеночный синус является морфологической адаптацией на ныряние, способствующей перераспределению крови и перемещению крови во время смещения долей и сдавливания сосудисто-перитонеальных ножек печени (Урманов М.И., 1971а; Урманов М.И., 1971b). В венозный синус настоящих тюленей вливаются расширенные печеночные вены (King, J.E., 1989).

У байкальской нерпы венозная кровь печени собирается в печеночные вены, начинающиеся центральными венами. Стенка центральной вены нерпы содержит гладкомышечные клетки, в то время как у наземных хищников данный сосуд относится по строению к венам безмышечного типа. Стенка

печеночных вен состоит из сильно извитых волокон. Микростроение сосудов печени свидетельствует о ее важной роли в погружении и участии в депонировании крови наравне с селезенкой (Табакова М.А., 2017а; Табакова М.А., Рядинская Н.И., 2018а; Табакова М.А., Рядинская Н.И., 2018б; Табакова М.А., Рядинская Н.И., 2019; Табакова, М.А., 2020). Объем печеночного синуса байкальской нерпы составляет 40-60% объема венозной крови (до 3,5 л у взрослых особей) (Петров Е.А., 2009). Объем синуса увеличивается с возрастом: у кумутканов в 2,1 раза, у неполовозрелых особей в 4,9 раза, у половозрелых – в 7,5 раз, в сравнении с бельками (объем синуса 511 мл) (Табакова М.А., 2017б; Табакова, М.А., 2020).

У моржей также описан печеночный синус и хорошо развитый сфинктер каудальной поллой вены, но в отличие от настоящих тюленей, их непарная вена одинарная (Fay, F.H., 1981).

При общем объеме циркулирующей крови (ОЦК) у тюленей 15% от массы тела (объем крови человека $\approx$ 5-7%) она служит основным депо эндогенного O_2 . Во время погружений или периодов апноэ наблюдается значительное и быстрое увеличение количества циркулирующих эритроцитов, источником которых служит селезенка (Thornton S.J., Nochachka P.W., 2004). У хохлача и гренландского тюленя селезенка является депо значительного объема крови, который при активации α -адренорецепторов высвобождается при быстром и сильном сокращении органа (β -адренорецепторы и холинергические рецепторы оказывают незначительное влияние). Гематокрит селезеночной венозной крови этих тюленей может достигать 90% и более. Хотя вброс крови селезенкой не приводит к существенному увеличению ADL, тем не менее, он увеличивает кислородную емкость и приводит к снижению вязкости крови при расширении селезенки (Cabanac A. et al., 1997). Объем крови, потенциально хранящийся в селезенке хохлача, оценен в 9% общего запаса O_2 . При допущении, что аэробная скорость метаболизма при нырянии в 1,5-2 раза превышает прогнозируемую базальную скорость метаболизма, расчетный

ADL составил бы 11,3-22,6 мин, что меньше, чем продолжительность ныряний, наблюдаемых в природных условиях. Сделан вывод о снижении скорости метаболизма во время ныряния или наличии эффективных анаэробных метаболических процессов (Cabanac A., 2011). По данным ультрасонографии у тюленя Уэдделла в покое в селезенке находится 20,1 л эритроцитов (объем рассчитан по объему плазмы и показателю гематокрита). Высвобождение эритроцитов происходило при инъекции адреналина или при нырянии. Выделение катехоламинов и сокращение селезенки, по-видимому, являются неотъемлемой частью произвольной реакции на ныряния (Hurford W.E. et al, 1996). Размер селезенки (сокращенной или расширенной), измеренный у пяти видов тюленей, прямо коррелировал с их нырятельной способностью, что подтверждает функцию селезенки как депо крови (Cabanac A. et al., 2002).

Предполагаемый механизм этого феномена на примере хохлача выглядит следующим образом. У тюленей красная пульпа содержит перфорированные артериолы, которые сообщаются с взаимосвязанными фенестрированными венозными синусами, через которые осуществляется контакт крови с внесосудистым пространством. Расслабление гладких мышц капсулы селезенки при отмене α -адренергической стимуляции приводит к расширению селезеночной артерии и повышению сопротивления селезеночных вен. В итоге происходит расширение капсулы органа, что сопровождается увеличением притока крови к внесосудистому пространству, где эритроциты обратимо связываются с сетью ретикулярных волокон, в то время как плазма может выходить обратно в кровоток через фенестры эндотелия сосудов. При подготовке к высвобождению эритроцитов происходят обратные процессы — капсула и селезеночная артерия постепенно сужаются, в то время как селезеночные вены расширяются, и эритроциты вымываются. Предполагается, что высвобождение эритроцитов из ретикулярных волокон облегчается высвобождением до сих пор неизвестного вещества в ответ на β -адренергическую нервную стимуляцию

(Cabanac A. et al., 1999). Тот факт, что селезенка у тюленей выполняет важную функцию депо эритроцитов, подтверждается большими относительными объемами селезенки (0,8–3,0% от массы тела) у настоящих и ушастых тюленей (Ponganis P.J. et al., 1992).

Экстра- и интраорганный кровоснабжение селезенки байкальской нерпы также свидетельствует о важной функции данного органа как депо крови. У байкальской нерпы описано четыре варианта ветвления селезеночной артерии (Рядинская Н.И. и др., 2016; Сайванова С.А. и др., 2016а, 2016б; Сайванова С.А., 2017; Сайванова С.А. и др., 2017). Интраорганный кровоснабжение органа у нерпы представлено трабекулярными артериями I-го, II-го и III-го порядков, пульпарными и центральными артериями селезенки. Центральная артерия селезенки в красной пульпе у нерпы отдает ряд кисточковых артериол, которые на конце содержат утолщение с сократительными элементами. Коэффициент кровоснабжения селезенки увеличивается у половозрелых животных (Сайванова С.А., 2016а, 2016б; Сайванова С.А. и др., 2016, 2016б, 2016в; Сайванова С.А., 2017; Сайванова С.А. и др., 2017; Сайванова С.А., Рядинская Н.И., 2018; Сайванова С.А. и др., 2019). Отток венозной крови из селезенки у байкальской нерпы начинается от лакун в пульпарные венулы, которые собираются в трабекулярные вены I-го, II-го и III-го порядков. Трабекулярные вены по гистологическому строению соответствуют венам безмышечного типа. Диаметр вен превышает диаметр соответствующих артерий селезенки в 2,5–4,7 раз (Сайванова С.А., Рядинская Н.И., 2016; Сайванова, С.А. и др., 2016б; Сайванова С.А., 2017).

В селезенках тюленя Уэдделла, крабоеда и северного морского котика в трабекулах обнаружены иннервируемые гладкомышечные клетки. Трабекулярная система особенно хорошо развита у глубоко и долго ныряющего тюленя Уэдделла. Конечные ветви артериол открываются в пространство между клетками ретикулярной ткани, затем кровь собирается в вены пульпы, находящиеся вблизи трабекул. Таким образом, у тюленей в

селезенке есть открытый сосудистый отсек (такая же структура описана у кошек). Красная пульпа иннервируется многочисленными нервными волокнами (холинергическими и адренергическими). Целевыми клетками этих волокон, по-видимому, являются клетки ретикулярной ткани, сокращение которых может влиять на направление кровотока через красную пульпу (Schumacher U., Welsch U., 1987).

У щенков северного морского слона принудительное погружение приводило к резкому увеличению объема печеночного синуса с одновременным быстрым сокращением селезенки и выбросу эритроцитов в венозную систему, которые вероятно попадали в печеночный синус. Таким образом, селезенка и синус выполняют функцию депо эритроцитов. Печеночный синус, контролируемый сфинктером, дозирует выход оксигенированных эритроцитов в кровеносное русло, защищая правый желудочек сердца от быстро возрастающего давления во время наиболее выраженной брадикардии при погружении. Сокращение селезенки при погружении увеличивает объем циркулирующей крови и повышает доступность кислорода для тканей (Thornton S.J. et al., 2001; Thornton S.J., Hochachka P.W., 2004). Механизм апноэ и сокращение селезенки при гипоксии может использоваться у северного морского слона и на суше для экономии энергии во время голодания, благодаря высвобождению оксигенированных эритроцитов (Thornton S.J. et al., 2001; Thornton S.J., Hochachka P.W., 2004).

В грудной полости перед диафрагмой на каудальной полой вене присутствует мышечный сфинктер. На краниальной стороне диафрагмы грудино-реберные мышцы у большинства представителей ушастых тюленей проходили радиально. У сивуча некоторые грудино-реберные мышцы проходили дорсомедиально к отверстию диафрагмы и образовывали полый сфинктер, однако основная часть сфинктера состояла из короткой отдельной мышечной полосы, начинающейся и заканчивающейся вентромедиально по отношению к каудальной полой вене. У калифорнийского морского льва

каудальная полая вена была окружена несколькими короткими мышцами, начинающимися и заканчивающимися вентрально по отношению к сосуду. У описанных видов мышца сфинктера простиралась на небольшое расстояние над грудной частью каудальной поллой вены, и сокращение этих мышц напрямую уменьшало диаметр поллой вены (Lillie M.A. et al., 2018).

У настоящих тюленей мышцы грудино-реберной диафрагмы не участвуют в образовании сфинктера (Harrison R.J., Tomlinson J.D.W., 1956; Lillie M.A. et al., 2018). У северного морского слона, обыкновенного тюленя и гренландского тюленя на краниальной стороне диафрагмы грудино-реберные мышцы проходили радиально наружу от нижней поллой вены к груди и ребрам. Полоса коллагеновых волокон окружает каудальную полую вену, тем самым защищая полую вену от сокращения грудино-реберных мышц. Часть грудного отдела каудальной поллой вены, прилегающая к диафрагме, была окружена полосой коротких мышц, формирующих сфинктер (Lillie M.A. et al., 2018). У байкальской нерпы кольцевые пучки мышц диафрагмального сфинктера формируют «косынку» на каудальной поллой вене в грудной полости (Баранов В.И. и др., 1992). Диаметр диафрагмального сфинктера нерпы увеличивается с возрастом: в 1,3 раза у кумутканов и неполовозрелых животных, у половозрелых – в 1,5 раза в сравнении с бельками (Табакова М.А., 2017б; Табакова, М.А., 2020).

Сфинктер каудальной поллой вены настоящих тюленей состоит из поперечно-полосатых скелетных мышц, являющихся продолжением диафрагмы и иннервирующихся правым диафрагмальным нервом. Стимуляция данного нерва сопровождается полным закрытием кровотока каудальной поллой вены к сердцу (Harrison R.J., Tomlinson J.D.W., 1956). При введении рентгеноконтрастного материала в каудальную полую вену обыкновенного тюленя во время принудительного ныряния произошло его накопление в краниальной части каудальной поллой вены чуть ниже диафрагмы, т.е. за счет сужения отверстия сфинктера поток крови к сердцу

во время погружения ограничивается, поскольку сердечный выброс резко снижается (Elsner R. et al., 1971).

Электронно-микроскопическое и гистохимические исследования сфинктера гренландского тюленя позволили выявить в нем три типа мышечных волокон: темные (тип 1), светлые (тип 2) и промежуточные. Темное волокно содержало крупные периферические скопления митохондрий, многочисленные липидные капли и плотные агрегаты гранул гликогена. Ученые полагают, что темные волокна, аналогично бурому жиру, участвуют в образовании тепла путем разъединения процесса окислительного фосфорилирования. При нырянии, когда температура тела снижается, выделяющееся тепло позволяет мышце сфинктера эффективно функционировать (George J.C., Ronald K., 1975).

Окклюзия каудальной поллой вены возле сфинктера не приводила к изменению ЧСС. В то же время блокада диафрагмального нерва, регулирующего работу сфинктера, вызывала задержку брадикардии, возможно из-за увеличения конечного диастолического давления в правом желудочке, являющегося результатом периферической вазоконстрикции, сокращения селезенки и нерегулируемого тока крови в каудальной поллой вене. При денервации сфинктера животные не погружались более чем на 2 мин, что свидетельствует о нарушении реакции на ныряние (Harrison R.J., 1960; Harrison R.J., Tomlinson J.D.W., 1960).

Большое количество работ посвящено описанию эпидуральных (экстрадуральных, внутрипозвоночных) вен ластоногих. У ушастых тюленей они парные и располагаются вентрально к спинному мозгу (как у наземных млекопитающих). У настоящих тюленей экстрадуральная внутрипозвоночная вена мощная и лежит дорсально к спинному мозгу (King, J.E., 1989). Экстрадуральная вена обыкновенного тюленя, анастомозирует с венами тазового сплетения, венами мышц брюшной стенки, а также с крупными межреберными венами грудного отдела. В шейном отделе данная вена раздваивается и формирует два анастомоза с венозными сплетениями шеи.

Вблизи черепа вены снова соединяются и сообщаются в области головы с внутричерепными пазухами (R.J. Harrison, J.D.W. Tomlinson, 1956).

Возможная роль эпидуральных вен описана в экспериментах, проведенных на северных морских слонах, у которых во время задержки дыхания наблюдали почти постоянные профили внутригрудного сосудистого давления и давления в печеночном синусе, что согласовалось с неполным сужением сфинктера поллой вены во время апноэ, связанного с отдыхом. Во время спокойного дыхания отрицательное инспираторное внутрисосудистое давление в груди («дыхательный насос») должно увеличивать венозный возврат как через полые вены, так и через экстрадуральную вену. Полагают, что в дополнение к полым венам экстрадуральная вена необходима, чтобы обеспечить адекватный венозный возврат для поддержания высокого сердечного выброса и артериального давления во время нормального дыхания (Ponganis, P.J. et al., 2006). Хотя A.S. Blix с соавторами (2011) считают, что эта вена может выполнять функцию шунта, через который эпизодический ретроградный венозный поток может направляться краниально и вливаться в краниальную полую вену через непарные вены. В пользу этого свидетельствует то, что данная вена располагается внутри позвоночного канала и, следовательно, при наполнении не повредится от внешнего давления на тело животного (Blix A.S., 2011). Nordgarden U. с соавторами (2000) при помощи доплеровской флоуметрии измерили направление и скорость потока в экстрадуральной вене, которые были изменчивы, особенно во время погружения, что и следовало ожидать в системе анастомозирующих бесклапанных вен. Диаметр вены пропорционален измеренному нормальному кровотоку в грудном и брюшном отделах, в тоже время, в области шеи, где он предположительно обеспечивает отток крови из мозга, диаметр меньше, что также поддерживает гипотезу функционирования эпидуральной вены как шунта (Nordgarden U. et al, 2000).

Описанию анатомических особенностей венозной системы конечностей у ластоногих посвящено единичное количество работ. Кузин А.Е. отмечает, что венозный отток крови от грудных и тазовых лап северного морского котика построен по плану, характерному для наземных млекопитающих (Кузин А.Е., 1999). При описании видовых особенностей артериального и венозного кровоснабжения дистальных отделов тазовых лап северного морского котика и обыкновенного тюленя было показано, что морфологические различия заключаются в том, что у морского котика более крупные дорсальные ветви латеральной и медиальной вен сафена. У обоих тюленей дорсальнее подошвенного апоневроза в заплюсно-плюсневой области расположены артериовенозные анастомозы (Tarasoff F.J, Fisher H.D, 1970). В то же время в литературных данных обсуждается функциональная роль венозного кровотока лап в погружении.

В краниальной полой вене количество O_2 поддерживалось на высоком уровне во время всего погружения и снижалось при подъеме. Это свидетельствует об артериализации венозной крови перед глубокими погружениями, то есть о наличии артериовенозных шунтов в передних лапах, причем содержание O_2 достаточно, чтобы обеспечить насыщение Hb венозной крови до артериального уровня, до того, как она вернется к сердцу и смешается с хорошо оксигенированной кровью из печеночного синуса (Tift M.S. et al., 2018). При исследовании кислородного профиля каудальной полой вены у калифорнийского морского льва при погружении (в естественных условиях) было показано, что содержание O_2 в ней связано с ЧСС и величиной перфузии и/или извлечения O_2 тканей и не зависит от мышечных усилий (гребка лап) (Tift M.S. et al., 2017).

В работе Hol R. с соавторами (1975) обсуждалась необходимость для организма тюленей в артериовенозном шунте в задних лапах, как в венозном хранилище оксигенированной крови, которая может попасть в сердце, в то время как большинство органов не участвуют в циркуляции. Данное предположение подтверждалось сохранением подкожного венозного

кровотока во время экспериментального погружения у гренландского тюленя (Hol R. et al., 1975).

На протяжении всего экспериментального погружения ларги и серого тюленя печень, почки, жир, кожа и желудок практически не кровоснабжались, при этом, возможно, имеются артериовенозные шунты, посредством которых сердечный выброс перераспределяется в первые 2-5 минуты погружения, когда общий капиллярный/питающий поток был низким. По расчетам при неизменном ударном объеме при погружении 66% сердечного выброса проходит через капилляры головного мозга и только $\approx$ 5% – через артериовенозные шунты (Blix A.S. et al., 1983).

При погружении у тюленей значительно снижались периферический кровоток, а также кровоток сердца и надпочечников, в то время как мозговой кровоток не изменился, а легочный – увеличился с 7,9 до 29,9%. Увеличение кровотока легких связано с увеличением периферического артериовенозного шунтирования во время погружения и/или увеличением кровотока в бронхиальных артериях. Таким образом, кровоток во время погружения направлен к органам и тканям в соответствии с их метаболическими потребностями (Zapol W.M. et al., 1979).

Венозные сосуды ластоногих выполняют важную роль в терморегуляции. При исследовании температуры тела и внутренних органов гренландских тюленей было обнаружено, что несмотря на то, что яички тюленей защищены слоем жира толщиной 8 см и кожей, их температура на 14°C ниже температуры тела. Предположительно охлаждение яичек достигается путем прохождения холодной крови из задних лап через экстрастелулярные сплетения вокруг яичек (Blix A.S. et al., 1983).

У хохлача, кольчатой нерпы, обыкновенного, длинномордого и гренландских тюленей были обнаружены сосудистые анастомозы между венами дистальной части задней конечности и таза, что позволяет холодной крови, возвращающейся с поверхности кожи лап, поступать в ягодичные, тазовые или промежностно-эпигастральные вены. Охлажденная венозная

кровь из задних лап снабжает венозные сплетения, выстилающие паховую область, а также брюшную и тазовую полости, предохраняя репродуктивные органы от перегрева (Rommel S.A. et al., 1995). У северного морского слона, длинномордого тюленя и хохлача сосудистые теплообменные сплетения расположены в носовых ходах. Благодаря разнице температур в сосудах, влага конденсируется в носовых ходах и используется для увлажнения воздуха при вдохе, таким образом, удается избежать потери воды в холодном и сухом воздухе (Huntley A.C. et al., 1984; Folkow L.P., Blix A.S., 1987; Lester-Jones C.W., Costa D.P., 2006).

У тюленей (хохлача и гренландского тюленя) при погружении в воду с температурой 4 °C происходило снижение температуры головного мозга в среднем на 2,5 °C (Blix A.S. et al., 2010). Начало охлаждения мозга иногда происходило до начала погружения, подтверждая, что оно находится под контролем коры (Odden A. et al., 1999; Blix A.S. et al., 2010). Аорта охлаждалась сильнее чем мозг, в то время как температура широчайшей мышцы спины оставалась стабильной при погружении. Детальные исследования анатомии сосудов передних лап показали, что артериальная кровь плечевой артерии может направляться либо через капилляры кожи, обеспечивая питание, и возвращаться через сложные сосудистые теплообменники, чтобы избежать потери тепла в окружающую среду, либо альтернативным способом через многочисленные артериовенозные шунты в кожу и в крупные поверхностные вены, которые затем несут холодную кровь к сердцу (Blix A.S. et al., 2010). В последнем случае степень охлаждения мозга будет зависеть от близости расположения сонной артерии к артериальному руслу плеча и температуры воды, при этом охлаждение является избирательным, поскольку температура будет снижаться только в тех органах, в которых циркулирует кровь. Если охлаждение мозга снижает его потребление O_2 на 25% и ADL (Blix A.S. et al., 2010), то этот феномен – один из факторов объясняющий способность превышать расчетный ADL (Hindell M.A. et al., 1992). Возникает ли повреждение мозга у ластоногих при

охлаждения? Хотя на тюленях такие работы не проводились, в экспериментах на новорожденных и взрослых свиньях показано, что умеренное снижение температуры мозга (2-3 °C) обеспечивает частичную или полную защиту нейронов от ишемии и гипоксии-ишемии (Laptook A.R. et al., 1995). Более того, небольшое снижение температуры мозга у крыс в эксперименте не влияло на обучение и точность поискового поведения (Moser E.I., Andersen P., 1994).

1.3 МЕТОДЫ КЛИНИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ КРОВЕНОСНОГО РУСЛА У ЛАСТОНОГИХ

Ластоногие часто содержатся в цирках, зоопарках, реабилитационных центрах, океанариумах и нерпинариях. Многие виды находятся под угрозой исчезновения, поэтому лечение и профилактика заболеваний у ластоногих являются актуальными. Магнитно-резонансная томография (МРТ) и компьютерная томография (КТ) являются перспективными и важными методами, которые можно использовать при лечении ластоногих. Хотя часто МРТ и КТ проводили на трупном материале, это позволило верифицировать и совместить данные об анатомическом строении органов и систем, полученных при препарировании и при использовании указанных методов, например, у сайменской кольчатой нерпы (*Pusa hispida saimensis* Schreber, 1775) (Usenius T. et al., 2007). При этом исследователи отметили, что морфологические структуры легко нарушаются или разрушаются при вскрытии или слишком сильно разлагаются, чтобы можно было провести вскрытие, а МРТ лишена таких недостатков (Usenius T. et al., 2007).

Компьютерная томография использовалась на кольчатой нерпы *in vivo* для измерения общей емкости легких, дыхательного мертвого пространства, минимального объема воздуха, а также общего объема тела. Оказалось, что запас O₂ в легких определенный *in vivo*, меньше, чем полученный при посмертных измерениях, а общая емкость легких – больше, чем рассчитанная

на основании аллометрических уравнений (Hermann-Sorensen H. et al., 2021). Таким образом биомедицинская визуализация обеспечивает более точную оценку легочных объемов, а также общего объема тела и жира, что имеет большое значение для оценки состояния нерп в естественной среде обитания (Hermann-Sorensen H. et al., 2021).

У сивучей, северных морских котиков и моржа (*Odobenus rosmarus* Linnaeus, 1758), анестезированных изофлураном, были записаны электрокардиограммы, а у сивучей и эхокардиограммы (Storlund R.L. et al., 2021b). У предварительно обученного южного морского льва (*Otaria flavescens* Shaw, 1800) т. е. без использования анестезии при проведении ветеринарных процедур, с помощью доплеровской эхокардиографии *in vivo* были измерены ударный объем, сердечный выброс, а также индекс работоспособности миокарда (Díaz A. et al., 2023). Эхокардиография позволяет оценить не только морфологию и физиологию сердца, но и аорты. Наиболее подходящим положением для получения качественных изображений было положение южного морского льва лежа на левом боку (с небольшим наклоном до 45°), при этом датчик располагался на левой стороне грудной клетки, вентрально, прямо около грудины, на уровне каудальной части левого грудного плавника. Лучшее акустическое окно по отношению к дыхательному циклу имело место между вдохами. Полученные данные *in vivo* могут быть использованы как контрольные точки при диспансеризации и лечении больных ушастых тюленей (Castro E.F. et al., 2018).

Анестезия у ластоногих отличается от наземных млекопитающих, что связано, в том числе, с морфофизиологическими особенностями ныряющих животных. В литературе описаны протоколы для анестезии и кратковременной иммобилизации для моржей, имеющих большой вес (344-1000 кг). Введение препаратов для наркотизации проводилось через катетер в экстрадуральную (внутрипозвоночную) вену. Для обезболивания использовали нестероидные противовоспалительные средства (Ølberg R.A. et al., 2017; Kaartinen J. et al., 2018).

Клиническое исследование аорты ластоногих возможно при рентгенографии. Расширение дуги аорты калифорнийского морского льва и северного морского слона визуализировалось на рентгенограмме как очаговое, довольно симметричное средостенное расширение, расположенное краниально по отношению к сердечному силуэту на вентродорсальных и дорсовентральных проекциях. Таким образом, аорта была идентифицирована как справа, так и слева, что является нормой у морских млекопитающих (Dennison S. et al., 2009).

Взятие крови у ластоногих осложняется подвижностью животных, способность регулировать просвет сосудов, большим слоем подкожной клетчатки и другими факторами.

У калифорнийских морских львов описаны топография сонной артерии и яремной вены, рассчитаны расстояния и маркеры, позволяющие обнаружить данные сосуды. Для взятия крови требуется станок, в котором вытягивается голова и шея животного (Palumbo, N.E. et al., 1971). Авторы предлагают провести воображаемую линию параллельно губам от угла рта каудально вдоль шеи. Яремная вена лежит под этой линией, венопункцию рекомендуется проводить на расстоянии 25,4-39,5 см. Чтобы добраться до сонной артерии, нужно проникнуть через вену, пока из 2-дюймовой иглы (для морского льва с массой тела 40,5 кг) не начнет течь пульсирующая артериальная кровь (Palumbo, N.E. et al., 1971).

У морских львов и морских котиков взятие крови рекомендуют проводить из ягодичной и плечеголовной вены, а у южного морского слона – из межпозвоночной вены, что обычно требует применения наркоза для обездвиживания и обезболивания животных, а это сопровождается риском для них (Clark P., 2004). На практике у ушастых тюленей кровь берут из пальцевых вены и венозного сплетения лодыжки тазовых лап, но взятие крови из данных вен затруднено из-за высокой чувствительности и большого количестве волос на коже, кроме того, симпатическая вазоконстрикция часто не позволяет осуществить венопункцию. Альтернативные места включают

как каудальную ягодичную вену, так и эпидуральный венозный синус нижней части спины. Прокол указанных вен осуществляется вслепую, при этом прокол синуса может быть опасен, поскольку близок к спинному мозгу (López A.S., 2013).

У восточно-атлантического тюленя (подвид обыкновенного тюленя, *Phoca vitulina vitulina* Linnaeus, 1758) удалось выработать рефлекс на процедуру взятия крови из эпидурального синуса (Sobrado A., 2011). Тренировка условного рефлекса для безболезненного взятия крови у калифорнийских морских львов и южных морских львов (*Otaria flavescens* Shaw, 1800) позволила осуществить взятие крови из крупных формирующих синусы плечевых вен передних лап (López A.S., 2013).

Кроме упомянутых выше, кровь для анализа газов и экстренного введения лекарств умирающему или анестезированному пациенту можно брать из хорошо заметных язычных вен. У калифорнийских морских львов для венепункции и катетеризации могут использоваться яремные вены (особенно наружная яремная вена), а срединная артерия – для катетеризации во время анестезии и прямого измерения артериального давления и оценки газов артериальной крови. У крупных ушастых тюленей плечевая вена часто видна или пальпируется и тоже может использоваться для взятия крови. Под анестезией у капского и северного морских котиков была проведена катетеризация подкожной артерии в области предплюсны, а у гавайского тюленя-монаха – подкожной вены. В качестве сосудистого доступа у ластоногих может быть использовано и внутрикостное пространство большеберцовой и лучевой костей (Renner M., Bailey J., 2013).

Благодаря оперантному научению с положительным подкреплением, у обыкновенного тюленя и длинномордого тюленя использовали четыре места для отбора крови: из пальцевых вен; на дорсальной поверхности из плюсневой венозной сети; на вентральной поверхности из венозного синуса лодыжки; из эпидуральной вены. Взятие крови из пальцевых вен по сравнению с тремя другими методами было менее эффективно с точки

зрения временного диапазона, объема образца и комфорта для животного (Grande F. et al., 2015).

Заключение

Основные артериальные магистрали подробно изучены у наземных хищников, в то же время изучению их венозной системы посвящено не так много работ. Магистральные артериальные и венозные сосуды морских млекопитающих изучены в основном зарубежными авторами, однако комплексное изучение артериальной системы в литературе практически отсутствует. В то же время огромное количество работ посвящено механизму погружения, но анатомическая основа физиологических реакций описывается крайне редко. Между тем, знание анатомических особенностей морских млекопитающих может облегчить и углубить понимание физиологических механизмов, лежащих в основе ныряния. Несомненно, что при диагностике и лечении заболеваний, а также реабилитации ластоногих, особенно редких (малочисленных) видов и видов, находящихся под угрозой исчезновения, анатомические знания критически необходимы. Важным недостатком, отмеченным при анализе публикаций, является то, что большое количество авторов не используют Международную анатомическую номенклатуру, что затрудняет восприятие изложенного материала.

У байкальской нерпы в большей степени изучены интраорганные сосуды печени, почек, селезенки и сердца. Кроме того, большое количество работ было посвящено механизму ее погружения.

Исследования с помощью использования современных технологий (МРТ, МСКТ, УЗИ), которые могли быть использованы в клинике, проводились на кадаверном материале ластоногих. Основные работы посвящены практическому применению: взятие крови, протоколы анестезии. В то же время их анатомическое обоснование, в том числе с помощью УЗИ, отсутствует.

2 СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

2.1 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Собственные исследования проводились в период с 2014 по 2025 гг. на кафедре морфологии животных и ветеринарной санитарии, в учебной научно-исследовательской лаборатории «Диагностика и патоморфология животных» ФГБОУ ВО «Иркутский государственный аграрный университет имени А.А. Ежевского». Работа выполнялась в рамках научных программ: «Изучение морфогенеза органов, а также неинфекционных патологий организма байкальской нерпы на 2015 г.» (утверждена приказом Федерального агентства по рыболовству №79 от 17.07.2014 г.); научно-исследовательских опытно-конструкторских разработок (НИОКР) № 114121670040 «Морфогенез органов байкальской нерпы (*Phoca sibirica* Gmelin, 1798) в различные периоды онтогенеза» (учредитель программы Министерство сельского хозяйства РФ; зарегистрирована 16.12.2014, сроки выполнения 16.12.14 – 09.12.2019); научно-исследовательских опытно-конструкторских и технологических разработок (НИОКТР) № АААА-А17-117051110190-5 «Морфогенез органов байкальской нерпы (*Phoca sibirica* Gmelin, 1798) в различные периоды онтогенеза» (учредитель программы Министерство сельского хозяйства РФ; зарегистрирована от 11.05.2017), а также НИОКТР № АААА-А20-120090890004-7 «Морфогенез органов байкальской нерпы в различные периоды онтогенеза в норме и при патологии» (учредитель программы Министерство сельского хозяйства РФ; дата постановки на учет 08.09.2020, сроки выполнения 16.09.2019-20.09.2024) (Приложение 1).

Результаты собственных исследований, представленные в диссертации, выполнены при частичной финансовой поддержке Фонда поддержки прикладных экологических разработок и исследований «Озеро Байкал» проекта «Байкальская инициатива». Соглашение о предоставлении грантовой поддержки № ФОБ 02-3/19 от 11 февраля 2020 г. проекту «Исследование

сердечнососудистой системы байкальской нерпы в норме и при патологии» под руководством Аникиенко И.В.

Объектом исследования являлась байкальская нерпа (*Phoca sibirica* Gmelin, 1798). Согласно определению в ГОСТ Р 56928-2016 «Животные непродуктивные. Термины и определения» нерпа является непродуктивным животным.

Исследовались дикие нерпы разных возрастов, добытые по разрешениям на добычу (вылов) в научно-исследовательских целях № 032015031172 в 2015 году, № 032021031373 в 2021 году, № 0320220311974 в 2022 году и № 0320250314741 в 2025 году (оз. Байкал в административных границах Республики Бурятия). Отлов животных осуществлялся крупноячеистыми капроновыми сетями. Во время экспедиций в 2021, 2022 и 2025 гг в работе было использовано оборудование Центра коллективного пользования «Научно-экспедиционный центр Байкал» (<https://ckprf.ru/catalog/ckp/3213559>) в рамках договора о научном сотрудничестве №20-2021 от 11.01.21 с ФГБНУ «Байкальский музей Сибирского отделения Российской академии наук» (БМ СО РАН) (рисунок 4).

Также исследованию подвергались погибшие особи байкальской нерпы из нерпинариев ООО «Аквариум байкальской нерпы» и с акватории оз. Байкал, доставленные в ФГБОУ ВО Иркутский ГАУ для установления причины смерти (в том числе при массовой гибели в конце октября 2017 года). Исследования одобрены этическим комитетом (протокол заседания этического комитета Иркутского ГАУ № 2 от 23.03.2017 года).

Прижизненные исследования байкальской нерпы осуществлялось в ходе диспансеризации в нерпинариях ООО «Аквариум байкальской нерпы» (г. Иркутск, пос. Листвянка Иркутского района Иркутской области). В условиях диспансеризации возраст нерп определялся по индивидуальным карточкам животных.



Рисунок 4 – Рабочий момент: вскрытие нерпы на борту теплохода “Профессор А.А. Тресков” (фото Е.А. Петрова, август 2021)

Материалом для исследования являлись артериальные и венозные магистральные сосуды, коррозионные препараты, фрагменты органов и частей тела нерп. Дизайн исследования и распределение животных по возрастным группам представлены в таблице 1.

Аутопсия туш байкальской нерпы проводилась в секционном зале кафедры морфологии животных и ветеринарной санитарии. Вскрытие проводили согласно требованиям ГОСТ Р 57547-2017 «Услуги для непродуктивных животных. Патологоанатомическое исследование трупов непродуктивных животных. Общие требования» после появления первых трупных изменений (охлаждение, окоченение) или после констатации факта наступления биологической смерти.

Таблица 1 – Дизайн исследования и количество исследованных животных

Методы исследования Возрастные группы	Анатомическое препарирование артериальных и венозных сосудов*	Анатомическое препарирование артериальных и венозных сосудов с инъекцией монтажной пеной**	Гистологическое исследование артериальных и венозных сосудов	Ультразвуковое исследование (нерпы из нерпинария при жизни)
Новорожденные (1-2 суток)	n = 3	n = 4 (3, 4)	n = 4 (3, 4)	-
Бельки (2-3 недели)	n = 3	n = 5 (4, 4)	n = 4 (3, 4)	-
Сеголетки (от 1 месяца до 1 года)	n = 5 (3)	n = 17 (10, 10)	n = 10 (10, 10)	n = 5
Неполовозрелые нерпы (от 1 года до 4 лет)	n = 5 (3)	n = 18 (10, 10)	n = 10 (10, 10)	n = 5
Половозрелые нерпы (от 4 лет и старше)	n = 5 (3)	n = 17 (10, 10)	n = 10 (10, 10)	n = 5
Всего	21 (9)	61 (37, 38)	38 (37, 38)	15
Итого	120			15

Примечание: * – в скобках указано количество животных, у которых после анатомического препарирования проводили рентгенографию артериальных и венозных сосудов; ** – в скобках указано количество нерп, у которых до инъекции сосудов монтажной пеной проводили морфометрию сосудов

Каждая нерпа подвергалась внешнему осмотру, определялся пол, животных измеряли и взвешивали с точностью до 1 см и 1 кг, соответственно.

Возраст нерп определяли по роговым валикам на когтях (Чапский К.К., 1952; Тихомиров Э.А., Клевезаль Г.А., 1964), а также по кольцам дентина и цемента на спиле основания клыка (Клевезаль Г.А. и др., 1991; Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е., 1967; Amano M. et al., 2000) (рисунок 5). После снятия хоровины (подкожного слоя жира с кожно-волосным покровом) производили разрез по белой линии живота от мечевидного отростка до симфиза седалищных костей, а для доступа к грудной полости – по реберным хрящам вдоль грудной кости с помощью реберных ножниц. Затем осуществляли полную эвисцерацию по методу В.Г. Шора (1971), описанному в пособии по секционному курсу (Балабанова В.И., Кудряшов А.А., 2022). Данные вскрытия заносились в первичный журнал (ГОСТ Р 57547-2017).

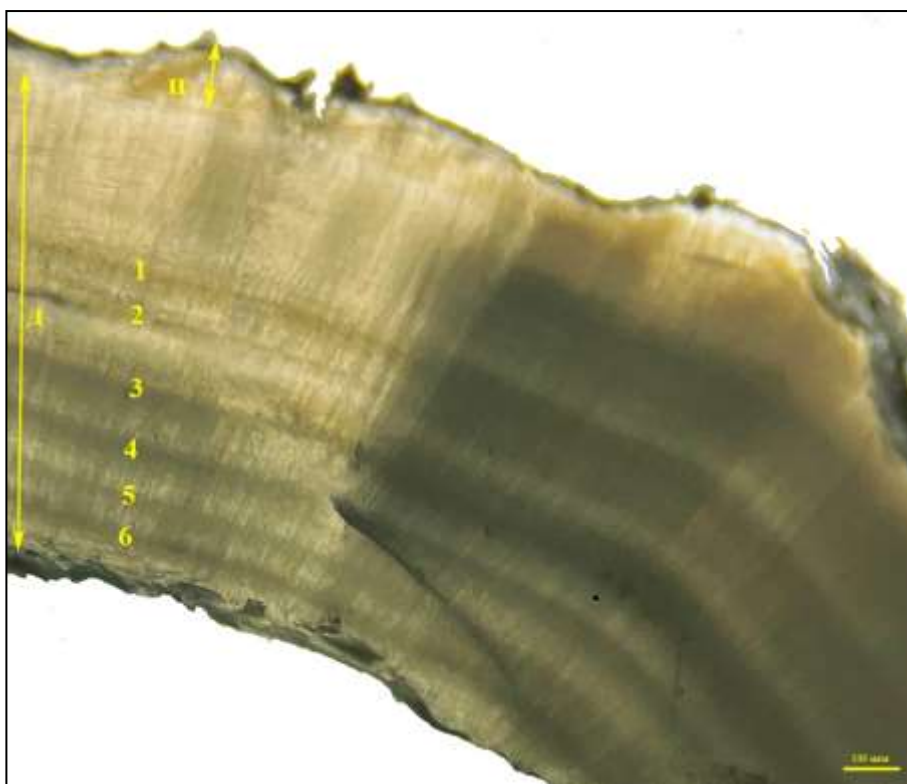


Рисунок 5 – Неокрашенный срез основания клыка половозрелой байкальской нерпы (№ 10, самец, возраст 6⁺ лет): ц – цемент, д – дентин, цифрами обозначены годовые кольца дентина. Увеличение ×40.

Для изучения архитектоники артериальных и венозных сосудов применяли анатомическое препарирование с предварительной инъекцией монтажной противопожарной пеной по методикам разработанным автором (заявки на патент РФ № 2026107655 от 23.03.2026 (Рядинская Н.И. и др.) и № 2026107657 от 23.03.2026 (Аникиенко И.В., Рядинская Н.И.)). Монтажную пену вводили при помощи монтажного пистолета или трубочки, идущей в комплекте с баллоном монтажной пены, а также полипропиленового переходника. Для введения пены на стенке сосудов или желудочках сердца производили разрез равный диаметру переходника. Артериальные сосуды наливали через брюшную аорту, дугу аорты или левый желудочек сердца, венозные сосуды через воротную и каудальную полую вены, эпидуральную вену, правый желудочек сердца, также проводили наливку отдельных артерий и вен (например, в конечностях). Наливку сосудов у новорожденных нерп проводили через пупочные артерии и вену.

Для исследования архитектоники сосудов также использовали рентгенографию на аппарате «Portable X-Ray Unit» (модель Porta 100HF, Япония). Сосуды предварительно наливали контрастной массой, состоящей на 30% из свинцовых белил и на 70% из скипидара.

Для получения коррозионных препаратов ткани органов удаляли раствором щелочи (NaOH; ЗАО «Реактив», Россия) высокой концентрации с последующей промывкой горячей (90-100 °C), а затем холодной проточной водой. Коррозионные препараты окрашивали акриловыми красителями («Ладога», Россия) (Приложение 2). Для понимания архитектоники сосудов проводили графическое моделирование. Фотографирование макропрепаратов кровеносных сосудов осуществляли при помощи цифровой фотокамеры (фирмы «Nikon» и «Samsung»).

Морфометрические исследования сосудов выполняли на нативном материале (нефиксированных тушах нерп без инъекции сосудов пенополиуретановым герметиком) при помощи сантиметровой ленты и цифрового штангенциркуля («Saikedigital», Китай).

Материал для гистологических исследований фиксировали в 10% нейтральном забуференном формалине (ООО «БиоВитрум», Россия; ООО «Лабтехбио», Россия). После проводки в изопропиловом спирте в течение двух суток (ООО «БиоВитрум», Россия), материал заливали в парафин с температурой плавления 52-54 °С (гомогенизированная парафиновая среда HISTOMIX, «БиоВитрум», Россия) или 54-56 °С (парафин LTB, ООО «Лабтехбио», Россия). Серийные срезы толщиной 5–8 мкм изготавливали на микротоме “МЗП-01 ТЕХНОМ” (ООО “КБ Техном”, Россия).

Далее микросрезы депарафинизировали и окрашивали как при помощи готовых наборов красителей (ООО «БиоВитрум», Россия), так и растворов изготовленных самостоятельно (реактивы для растворов ООО «БиоВитрум», ООО «Лабтехбио», ООО «ЛабТехКомплект»; ООО АО «РЕАХИМ»; «ИНТЕРХИМ» (Россия)). Окрашивание проводили по прописям, описанным в литературе (Лилли Р., 1969; Автандилов Г.Г., 1998; Мавликеев М.О. и др., 2020). В качестве обзорного окрашивания использовали окрашивание гематоксилином и эозином по Эрлиху. Для выявления в сосудах и тканях эластических волокон применяли орсеин. Окрашивание по Маллори проводили для выявления коллагеновых волокон. Также гистологические срезы подвергали комбинированному окрашиванию по Вейгерту и Ван-Гизону, настоящий метод позволяет выявлять эластические и коллагеновые волокна, соединительные ткани и ядра клеток.

После обезвоживания и просветления, окрашенные срезы заключали в монтирующую среду Витрогель (ООО «БиоВитрум», Россия).

Исследование гистологических срезов проводили на микроскопе «Микмед-6» (АО «Ломо», Россия). Для микроскопии были использованы окуляры $\times 10$, $\times 15$ и объективы $\times 4$, $\times 10$, $\times 40$, $\times 100$.

Морфометрию срезов проводили при помощи цифровой камеры Levenhuk M800 PLUS и программы «LevenhukLite» для анализа срезов по методике, предложенной Автандиловым Г.Г. (1990), вычислялось среднее значение, полученное при измерении в 30 полях зрения. Фотографирование

осуществлялось при помощи цифровых камер для микроскопа «Levenhuk M800 PLUS» и «OlympusUC30» при помощи программ «LevenhukLite» и «CellSens Entry 1.11».

Ультразвуковое исследование проводили на аппаратах «Apogee 5500» (SIUI, Китай) при помощи датчиков с частотами 1,7-4,0 МГц, 4,5-7,5 МГц с цветным доплеровским картированием, «Mindray DC-3» с микроконвексным датчиком «6C2» с частотой 3,5-5,0 МГц, а также «Mindray DP-50 VET» с конвексным датчиком «35C50EA» с частотой 3,5-5,0 МГц (Mindray, Китай). При исследовании датчики перемещали с небольшой компрессией по поверхности тела нерп под углом от 35° до 90°.

Статистическую обработку проводили с помощью пакета программ “Statistica 12.0”. Значимость расхождения данных в сравниваемых группах оценивали с учетом характера распределения переменных. Сравнение средних значений количественных, нормально распределенных признаков проводили с помощью *t*-тестов (для независимых и зависимых переменных). В тексте представлены результаты в виде средней арифметической (*M*) и стандартной ошибки средней (*SEM*). В случае, когда изучаемые показатели не отвечали нормальному закону распределения вероятностей и для малых выборок, для проверки статистических гипотез применяли непараметрический метод Манна-Уитни. Данные представляли в виде медианы с верхним и нижним квартилями (25-й и 75-й процентиля). Для изучения корреляционных связей применяли коэффициент ранговой корреляции Спирмена. Различия считали статистически значимыми при $p < 0,05$. Также использовали многомерные методы дискриминантного и канонического анализа.

Наименования анатомических и гистологических структурных частей даны по международной номенклатуре: *Nomina anatomica veterinaria* (2022) (Зеленевский Н.В., 2022), *Nomina histologica veterinaria* (2017), *Nomina embriologica veterinaria* (2017).

2.2 АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОСНОВНЫХ МАГИСТРАЛЕЙ КРОВЕНОСНОГО РУСЛА В ВОЗРАСТНОМ АСПЕКТЕ

2.2.1 Артериальное русло

2.2.1.1 Аорта

Основной артериальной магистралью у байкальской нерпы является аорта. Ее общая длина от выхода из левого желудочка до конца брюшной аорты у новорожденных нерп составляла $24,53 \pm 1,50$ см. У бельков аорта длиннее в 1,36 раза, у сеголеток – в 1,68 раза, у неполовозрелых нерп – в 2,07 раза, а у половозрелых нерп – в 2,74 раза в сравнении с новорожденными нерпами (таблица 2). Аорта байкальской нерпы, выходя из левого желудочка и направляясь краниально, имеет значительное расширение корня аорты – синус аорты (*sinus aortae*), расположенный в месте выпячивания стенки сосуда, соответствующего створкам полулунных клапанов аорты (рисунок 6). Диаметр синуса аорты у новорожденных особей байкальской нерпы составил $10,06 \pm 0,68$ мм, у бельков – $15,96 \pm 0,94$ мм, у сеголеток – $19,06 \pm 0,60$ мм, у неполовозрелых нерп – $20,41 \pm 0,67$ мм и у половозрелых нерп – $30,29 \pm 1,60$ мм (таблица 2).

Расширение корня аорты было максимальным у половозрелых нерп в сравнении с остальными группами. В то же время у бельков и сеголеток, а также у сеголеток и неполовозрелых нерп синус аорты достоверно не отличался по диаметру, хотя и имелась тенденция к его увеличению с возрастом (таблица 2).

Затем аорта байкальской нерпы сужается и на расстоянии $6,81 \pm 0,20$ мм у новорожденных, $14,13 \pm 0,82$ мм у бельков, $14,49 \pm 1,51$ мм у сеголеток, $17,72 \pm 0,80$ см у неполовозрелых и $15,74 \pm 0,71$ мм у половозрелых нерп сохраняет свой диаметр почти неизменным в соответствующих группах. Важно отметить, что данное расстояние достоверно больше во всех исследуемых группах в сравнении с новорожденными нерпами, при этом

отличие с бельками отмечалось только у неполовозрелых животных. Диаметр аорты в данном участке у новорожденных нерп был $8,18 \pm 0,55$ мм, у бельков $12,98 \pm 0,76$ мм, у сеголеток $16,76 \pm 0,85$ мм, у неполовозрелых $18,24 \pm 0,20$ мм, а у половозрелых нерп $24,89 \pm 0,82$ мм.

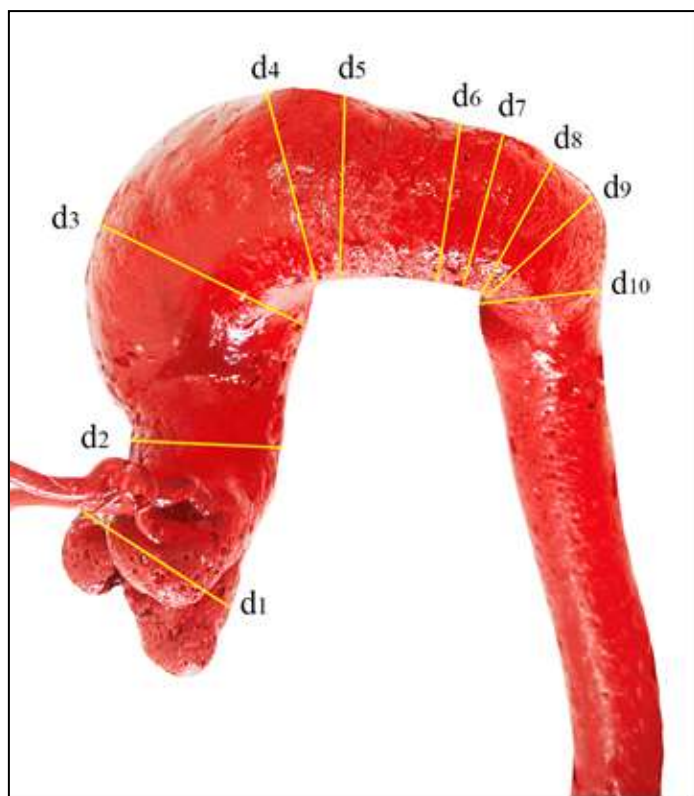


Рисунок 6 – Аорта байкальской нерпы (самец, 8 лет).

Примечание: линией показаны участки измерения диаметра аорты: d_1 – синус аорты; d_2 – основание аорты; d_3 – ампулообразное расширение аорты; d_4 – аорта перед отхождением плечеголовной артерии; d_5 – аорта после отхождения плечеголовной артерии; d_6 – аорта перед отхождением левой сонной артерии; d_7 – аорта после отхождения левой сонной артерии; d_8 – аорта перед отхождением левой подключичной артерии; d_9 – аорта после отхождения левой подключичной артерии; d_{10} – начало грудной аорты

При сравнении диаметра аорты в указанном участке у животных разных возрастов, было отмечено, что у бельков он увеличивался в 1,59 раза, у сеголеток в 2,05 раза, у неполовозрелых в 2,23 раза и у половозрелых в 3,04 раза в сравнении с новорожденными нерпами (таблица 2).

В последующем аорта начинает постепенно увеличиваться и на уровне 4-6 грудных позвонков имеет максимальный диаметр и формирует ампулообразное расширение (рисунок 6).

Диаметр ампулообразного расширения аорты достоверно увеличивается с возрастом и достигает максимального значения у половозрелых нерп – $43,25 \pm 2,02$ мм (таблица 2). Минимальное значение соответственно отмечалось у новорожденных – $12,89 \pm 0,87$ мм.

При расчете относительного диаметра ампулообразного расширения аорты байкальской нерпы (d_3 на рисунке 6) по отношению к минимальному диаметру основания аорты (d_2), было обнаружено, что максимального значения он достигает у неполовозрелых животных (рисунок 7).

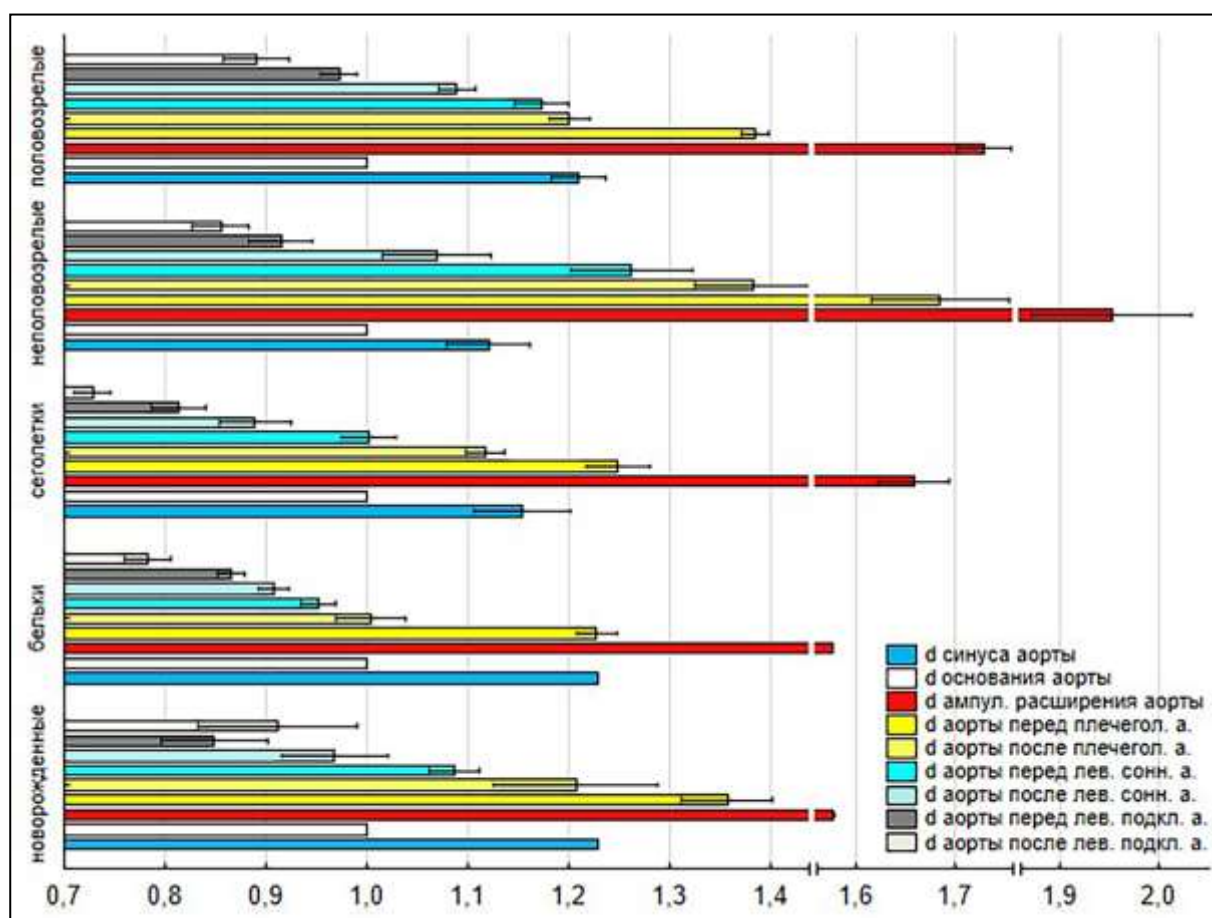


Рисунок 7 – Относительный диаметр аорты в разных ее участках в возрастном аспекте

Данный факт связан, по-видимому, с тем, что у неполовозрелых животных диаметр луковицы аорты увеличивался быстрее, чем диаметр основания аорты в сравнении с остальными возрастными группами. Минимальный относительный размер ампулообразного расширения аорты отмечался у новорожденных нерп и бельков, в сравнении с сеголетками, неполовозрелыми и половозрелыми нерпами. Мы полагаем, что увеличение

луковицы аорты имеет связь с развитием навыков погружения у сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп и соответствующей адаптацией сосудов к погружению. Кроме того, с возрастом происходит увеличение массы тела и ОЦК, что также может приводить к увеличению диаметра ампулообразного расширения аорты.

Согласно литературным данным у большинства наземных млекопитающих аорта увеличивается в ее начальной части, выходя из левого желудочка (Зеленевский Н.В., Зеленевский К.Н., 2022; Зеленевский Н.В., Щипакин М.В., 2022). Расширение аорты при выходе из сердца, начинающееся тремя синусами, встречается также у гринландских китов (Tarpley R.G. et al., 1997).

У таких ластоногих как австралийский морской лев и новозеландский морской лев дуга аорты имеет максимальный диаметр в месте отхождения плечеголовной артерии (King J.E., 1977; King J.E., 1983), у тюленей Уэдделла, крабоедов, тюленей Росса и морского леопарда луковица аорты формируется перед отхождением плечеголовной артерии, затем после отхождения левой подключичной артерии аорта резко уменьшается в диаметре (Drabek С.М., 1975; Diaz A. et al., 2024). При сравнении нескольких видов антарктических тюленей наибольшие диаметры основания и луковицы аорты – 40,6 мм и 69,3 мм соответственно были отмечены у лучшего ныряльщика среди них – тюленя Уэдделла (Drabek С.М., 1975).

У байкальской нерпы мы отметили два выраженных расширения аорты, непосредственно в месте выхода из сердца – синус аорты и через 9,11–91,02 мм (в зависимости от возраста) от основания аорты – ампулообразное расширение или «луковица» аорты (до отхождения плечеголовной артерии).

Между 3-5 грудными позвонками аорта наклоняется под углом около 90° и направляется влево. У некоторых животных она может направляться краниолатерально. Дуга аорты отдает у байкальской нерпы три магистральных сосуда: первым отходит плечеголовная артерия (а.

brachiocephalica), затем левая общая сонная артерия (*a. carotis communis sinistra*) и левая подключичная артерия (*a. subclavia sinistra*) (рисунок 8).

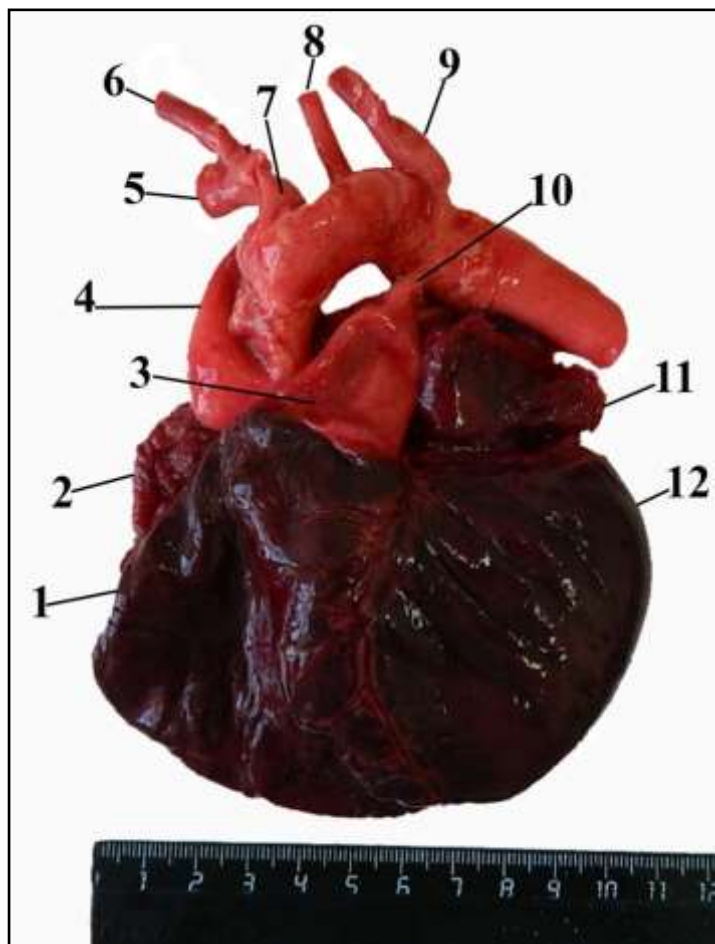


Рисунок 8 – Сердце и артерии дуги аорты половозрелой байкальской нерпы: 1 – правый желудочек; 2 – правое предсердие; 3 – легочной ствол; 4 – дуга аорты; 5 – правая подключичная артерия; 6 – левая сонная артерия; 7 – плечеголовная артерия; 8 – левая сонная артерия; 9 – левая подключичная артерия; 10 – артериальная связка; 11 – левое предсердие; 12 – левый желудочек

Длина дуги аорты была минимальной у новорожденных нерп – $7,28 \pm 0,54$ см и увеличивалась с возрастом, достигая максимального значения у половозрелых нерп – $24,71 \pm 2,10$ см (таблица 2).

Как видно по данным таблицы 2 дуга аорты перед отхождением плечеголовной артерии уменьшается по диаметру во всех возрастных группах. У новорожденных и неполовозрелых нерп аорта в данном участке уменьшается в 1,16 раза, у половозрелых в 1,26 раза, у бельков в 1,29 раза, а у сеголеток в 1,31 раза в сравнении с луковицей аорты. У новорожденных

минимальный диаметр дуги аорты отмечается в участке после отхождения левой сонной артерии, а далее остается неизменным, у неполовозрелых животных – перед отхождением левой подключичной артерии, а у бельков, сеголеток и половозрелых нерп – после отхождения левой подключичной артерии. В указанных участках происходило уменьшение диаметра аорты у новорожденных в 1,6 раза, у бельков в 2,0 раза, у сеголеток в 2,3 раза, у неполовозрелых в 2,1 раза, а у половозрелых нерп – в 1,9 раза.

Мы полагаем, что такое резкое уменьшение диаметра дуги аорты отмечалось у сеголеток в связи с интенсивным ростом массы тела, адаптацией аорты к погружению, в то время как у неполовозрелых и половозрелых особей данные процессы сопровождаются более равномерным линейным ростом.

Длина аорты между точками отхождения плечеголовной артерии и левой общей сонной артерии не отличалась в группах новорожденные нерпы и бельки, а также новорожденные нерпы и сеголетки (таблица 2). Расстояние между указанными магистральными сосудами достоверно увеличивалось у неполовозрелых и половозрелых нерп в 1,99 раза и в 2,79 раза соответственно в сравнении с новорожденными животными.

Расстояние между местами отхождения левой общей сонной и левой подключичной артериями было максимальным у половозрелых нерп и увеличивалось в 2,56 раза в сравнении с новорожденными, при этом в группах новорожденные, бельки и сеголетки оно было одинаковым (то есть в раннем постнатальном онтогенезе). Такие изменения расстояний между магистральными сосудами у нерп разного возраста связаны, по всей видимости, с ростом органов краниальной части туловища.

Таблица 2 – Морфометрические показатели стенки аорты байкальской нерпы в возрастном аспекте, $M \pm m$

	Новорожденные нерпы	Бельки	Сеголетки	Неполовозрелые нерпы	Половозрелые нерпы
Длина аорты, см	24,53±1,50	33,40±1,64*	41,19±1,59* ⁿ	50,84±1,02* ^{n k}	67,14±2,49* ^{n k μ}
Длина дуги аорты, см	7,28±0,54	10,70±0,63*	14,47±0,63* ⁿ	18,24±0,82* ^{n k}	24,71±2,10* ^{n k μ}
Диаметр синуса аорты, мм (d ₁)	10,06±0,68	15,96±0,94*	19,06±0,60* ⁿ	20,41±0,67* ⁿ	30,29±1,60* ^{n k μ}
Диаметр основания аорты, мм (d ₂)	8,18±0,55 ^m	12,98±0,76* ^m	16,76±0,85* ^{n m}	18,24±0,20* ^{n m}	24,89±0,82* ^{n k μ m}
Диаметр ампулообразного расширения аорты, мм (d ₃)	12,89±0,87 ^m	20,46±1,20* ^m	27,52±0,85* ^{n m}	35,62±1,59* ^{n k m}	43,25±2,02* ^{n k μ m}
Диаметр аорты перед отхождением плечеголовной артерии, мм (d ₄)	11,15±1,11 ^m	15,90±0,70* ^m	20,97±1,27* ^{n m}	30,76±1,38* ^{n k m}	34,44±1,09* ^{n k m}
Диаметр аорты после отхождения плечеголовной артерии, мм (d ₅)	9,95±1,30	12,97±0,47 ^m	18,72 ±0,99* ^{n m}	25,24±1,12* ^{n k m}	29,84±0,92* ^{n k μ m}
Диаметр аорты перед отхождением левой сонной артерии, мм (d ₆)	8,92±0,78	12,32 ±0,48*	16,91±1,16* ^{n m}	23,05±1,16* ^{n k m}	29,06±0,62* ^{n k μ}
Диаметр аорты после отхождения левой сонной артерии, мм (d ₇)	7,97±0,96	11,76 ±0,57* ^m	14,72±0,57* ^{n m}	19,52±1,04* ^{n k m}	27,08±0,93* ^{n k μ m}
Диаметр аорты перед отхождением левой подключичной артерии, мм (d ₈)	6,91±0,43	11,25±0,72*	13,53±0,61* ^m	16,70±0,64* ^{n k m}	24,30±1,12* ^{n k μ m}
Диаметр аорты после отхождения левой подключичной артерии, мм (d ₉)	7,54±1,11	10,11±0,29*	12,14±0,53* ^{n m}	15,58±0,46* ^{n k}	22,37±1,47* ^{n k μ m}
Расстояние между местами отхождения плечеголовной и левой сонной артерий, мм	9,18±1,01	7,75±0,37	11,24±0,48 ⁿ	18,25±0,74* ^{n k}	25,63±2,42* ^{n k μ}
Расстояние между местами отхождения левых сонной и подключичной артерий, мм	5,19±0,64	5,06±0,14	8,99±1,12	11,82±1,65 ⁿ	13,29±0,32* ^{n k}

Примечание: * – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с соответствующими показателями у новорожденных нерп; ⁿ – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с соответствующими показателями у бельков; ^k – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с соответствующими показателями у сеголеток; ^μ – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с соответствующими показателями у неполовозрелых нерп; ^m – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с предыдущим участком дуги аорты

У других видов ластоногих описаны диаметры основания аорты, луковицы аорты, а также ее нисходящей части. В то же время отсутствуют промеры дуги аорты в местах отхождения магистральных сосудов, а также сведения по возрастным изменениям указанных показателей.

В то же время у байкальской нерпы мы отмечаем значительные отличия морфометрических показателей дуги аорты в возрастном онтогенезе, что указывает на их роль в развитии организма и адаптации к нырянию.

При анализе корреляционных связей между морфометрическими показателями дуги аорты (корнем аорты, а также максимальным и минимальным диаметрами дуги аорты), возрастом и массой тела нерп были установлены определенные связи, характерные для каждой возрастной группы (таблица 3).

Как видно из данных таблицы 3, у новорожденных отмечалась сильная положительная связь между возрастом и морфометрическими показателями дуги аорты. У бельков появляются сильные положительные связи не только с возрастом, но и с массой тела (за исключением показателя «ампулообразное расширение аорты»).

Наибольшее количество сильных положительных связей между морфометрическими показателями дуги аорты, возрастом и массой отмечалось у сеголеток, что объясняется интенсивным ростом массы тела и развитием навыков ныряния.

У неполовозрелых нерп отмечались сильные положительные связи диаметра луковицы аорты с возрастом и с массой тела, что отражает значимость указанного показателя в данной группе.

У половозрелых нерп сильные положительные связи были между морфометрическими показателями дуги и возрастом, диаметром луковицы аорты и массой тела. Умеренные положительные связи наблюдались между массой тела и диаметрами основания аорты и аорты после отхождения левой подключичной артерии.

Таблица 3 – Характер корреляционной связи между морфометрическими показателями дуги аорты, массой тела и возрастом нерп

Показатели корреляции	Масса тела	Возраст
Новорожденные нерпы		
Диаметр основания аорты (d_2)	—	0,86
Диаметр ампулообразного расширения аорты (d_3)	—	0,86
Диаметр аорты после отхождения левой сонной артерии (d_7)	—	0,86
Бельки		
Диаметр основания аорты (d_2)	0,90	0,89
Диаметр ампулообразного расширения аорты (d_3)	—	0,89
Диаметр аорты после отхождения левой подключичной артерии (d_9)	0,97	0,92
Сеголетки		
Диаметр основания аорты (d_2)	0,99	0,97
Диаметр ампулообразного расширения аорты (d_3)	0,99	0,96
Диаметр аорты после отхождения левой подключичной артерии (d_9)	0,84	0,78
Неполовозрелые нерпы		
Диаметр ампулообразного расширения аорты (d_3)	0,95	0,99
Половозрелые нерпы		
Диаметр основания аорты (d_2)	0,64	0,84
Диаметр ампулообразного расширения аорты (d_3)	0,83	0,96
Диаметр аорты после отхождения левой подключичной артерии (d_9)	0,66	0,83

Примечание: уровень значимости коэффициента корреляции Спирмена $p < 0,05$

Storlund R.L. с соавторами при сравнении аорты семи видов ластоногих показали, что более крупные ластоногие имели больший диаметр ампулообразного расширения. При этом анализ корреляции обычной и максимальной продолжительностей погружения и показателя, полученного путем пересчета диаметра луковицы аорты на массу тела животных, не выявил никаких связей. Абсолютный размер луковицы аорты также не коррелировал с продолжительностью погружения, а относительный размер (выраженный в процентах по отношению к основанию) не был связан с массой тела и максимальной продолжительностью погружения, но коррелировал с обычной продолжительностью погружения (Storlund R.L., Rosen D.A.S., Trites A.W., 2024a).

Сильные положительные связи между возрастом, массой и ампулообразным расширением аорты у сеголеток, неполовозрелых и половозрелых байкальских нерп, совершающих частые погружения,

свидетельствуют о том, что луковица аорты выполняет важную роль при нырянии.

Нами отмечено, что у новорожденных после отхождения левой подключичной артерии от дуги аорты в каудальном направлении отходит Боталлов (артериальный) проток (рисунок 9), соединяющийся с легочным стволом. Артериальный проток еще не закрыт и функционирует в течение первых двух суток у нерп в нашем исследовании. В то же время важно отметить, что возрастной период от двух дней до двух недель в настоящем исследовании отсутствует, поэтому о зарастании протока в этот период мы не можем утверждать. Длина артериального протока составляла $32,21 \pm 2,43$ мм, а диаметр – $5,51 \pm 0,38$ мм.

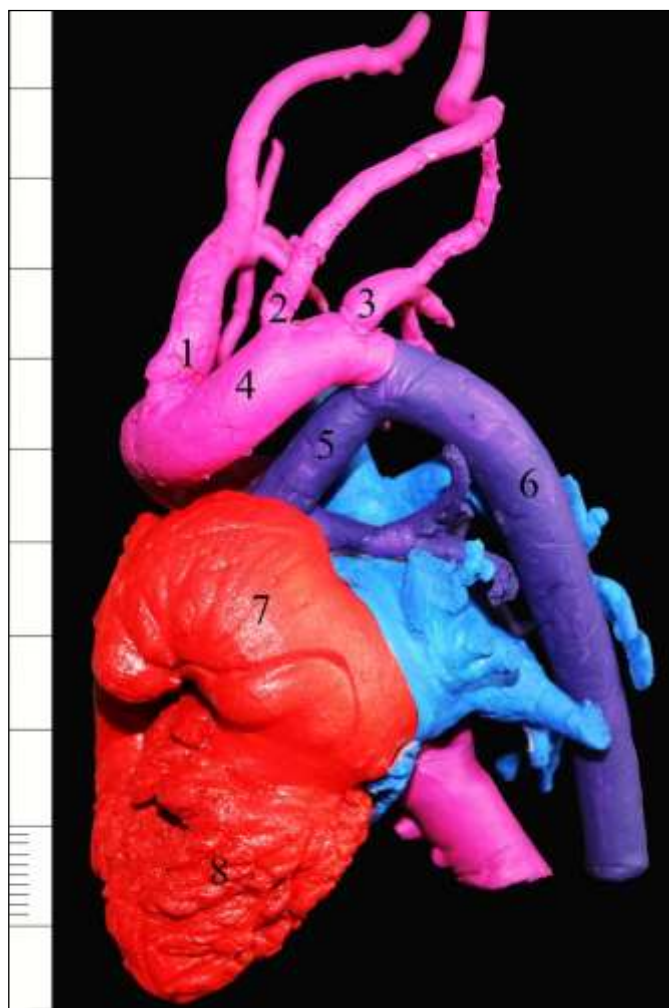


Рисунок 9 – Аорта новорожденной нерпы: 1 – плечеголовная артерия; 2- левая общая сонная артерия; 3 – левая подключичная артерия; 4 – дуга аорты; 5 – Боталлов проток; 6 – грудная аорта; 7 – левое предсердие; 8 – левый желудочек. Деление шкалы слева – 1 мм

По данным Buchanan J.W. (2001) стенка артериального протока собак образована гладкими миоцитами (98%) и отдельными субадвентициальными эластическими волокнами с рыхлыми коллагеновыми волокнами. При рождении мышцы протока в ответ на повышенное напряжение O_2 в артериальной крови закрывают его в течение нескольких минут или часов, а дегенерация и цитоллиз мышц протока, а также их замещение эластичными волокнами происходят у собак в течение 48 часов (Buchanan J.W., 2001).

Мы полагаем, что у новорожденных нерп гладкие мышцы протока не смыкаются в течение первых двух суток, что связано с условиями обитания и рождения детенышей нерпы: низкая температура окружающей среды, водная среда. Возможно, в связи с тем, что рефлексорные механизмы погружения у новорожденных нерпят еще не совершены, данный шунт при случайном погружении в воду обеспечивает артериализацию крови в отсутствие легочного дыхания при нырянии. Наше предположение имеет подтверждение: у здоровых щенков проходимость овального отверстия сохраняется до 7-недельного, а артериального (Боталлова) протока до 6-недельного возраста, что гораздо длительнее, чем у наземных млекопитающих. По мнению автора, такой длительный период необходим для формирования в онтогенезе эффективной реакции на погружение (Dennison S., 2011).

У бельков, сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп артериальный проток закрыт и на его месте формируется мощная артериальная связка (*lig. arteriosum*) диаметром от 3 до 6 мм (в зависимости от возраста), соединяющая аорту и легочный ствол (рисунок 8).

После отхождения левой подключичной артерии, аорта у новорожденных, бельков и сеголеток на уровне 2-3 грудных позвонков, а у неполовозрелых и половозрелых животных – на уровне 4-5, резко делает поворот в каудальном направлении на 90° и идет вдоль позвоночного столба слева от него уже как грудная аорта (рисунок 10).

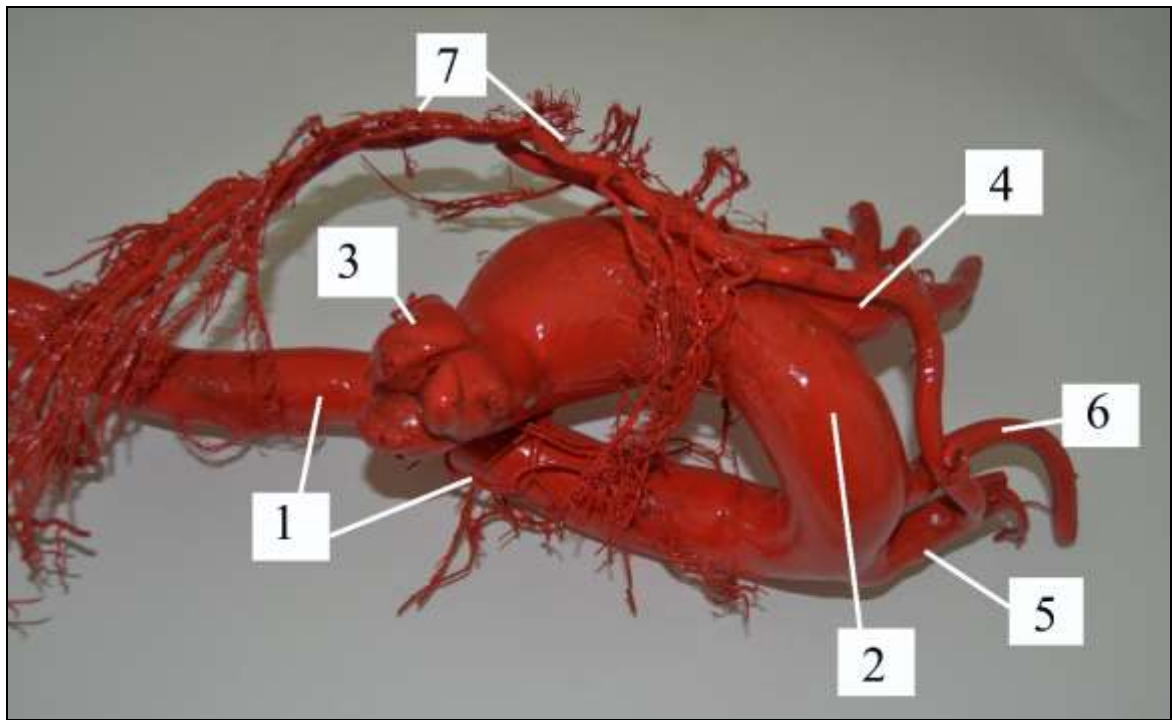


Рисунок 10 – Дуга аорты и грудная аорта неполовозрелой особи байкальской нерпы (коррозионный препарат): 1 – грудная аорта; 2 – дуга аорты; 3 – синус аорты; 4 – плечеголовная артерия; 5 – левая подключичная артерия; 6 – левая сонная артерия; 7 – внутренняя грудная артерия

Важно отметить, что у сеголеток и неполовозрелых нерп диаметр начальной части грудной аорты немного увеличивается в 1,11 раза в сравнении с участком аорты сразу после отхождения левой подключичной артерии, в то время как в других возрастных группах ее диаметр не изменялся.

Диаметр грудной аорты в ее начале и перед диафрагмой у новорожденных нерп и бельков достоверно не различался (рисунок 11). В то время как у сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп диаметр перед диафрагмой был достоверно ниже ($p < 0,05$), чем в начале. Диаметр грудной аорты в ее начале достоверно не отличался между возрастными группами «новорожденные» и «бельки» и увеличивался с возрастом у сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп. Диаметр грудной аорты перед диафрагмой был одинаковым у бельков и сеголеток, хотя и был больше в сравнении с новорожденными. Данный показатель достоверно увеличивался с возрастом у неполовозрелых и половозрелых нерп.

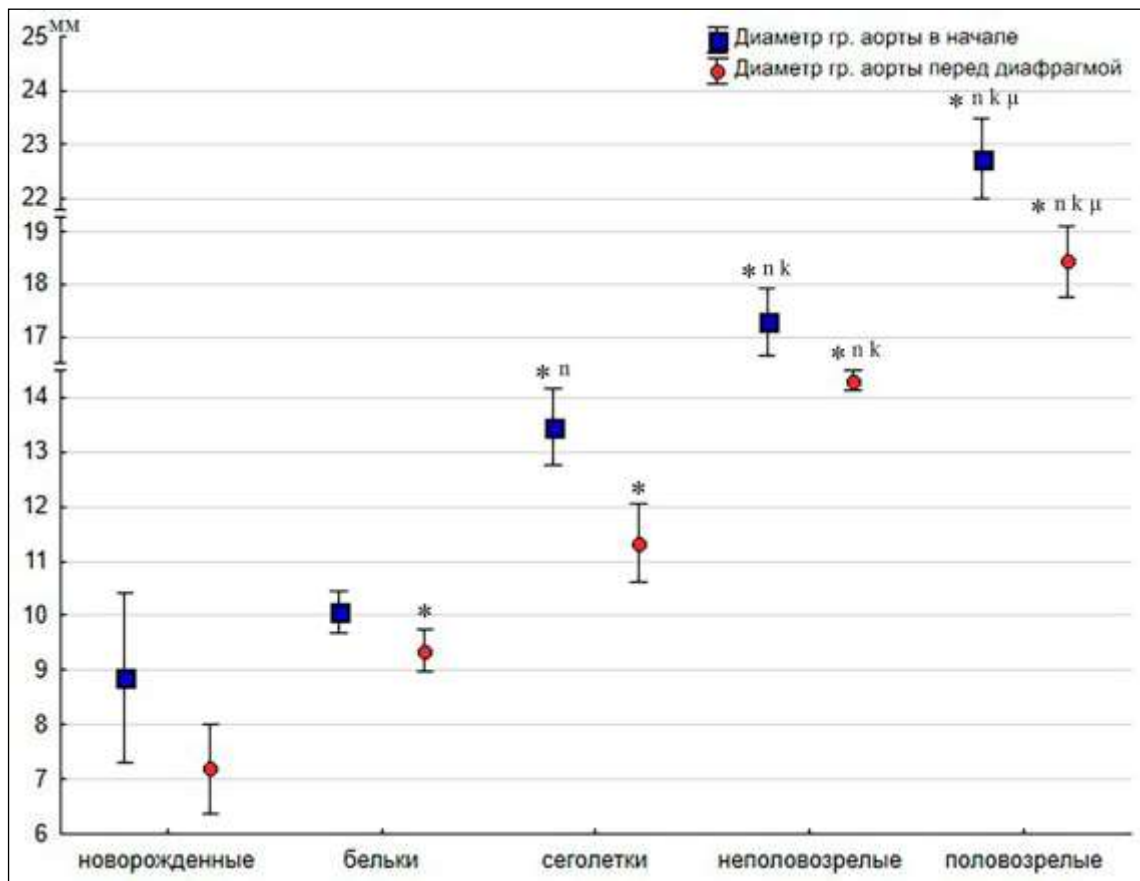


Рисунок 11 – Диаметр грудной аорты байкальской нерпы в начале и перед диафрагмой в возрастном аспекте

Примечание: * – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у новорожденных нерп; n – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у бельков; k – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у сеголеток; μ – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у неполовозрелых нерп

Длина грудной аорты у новорожденных нерп составляла $9,21 \pm 0,98$ см, у бельков – $13,01 \pm 0,47$ см, у сеголеток – $16,82 \pm 0,66$ см, у неполовозрелых – $18,25 \pm 0,32$ см и у половозрелых нерп – $25,72 \pm 0,78$ см. Длина грудной аорты увеличивается у бельков и сеголеток в сравнении с новорожденными. В то же время у сеголеток и неполовозрелых нерп длина грудной аорты не отличается, хотя и имеется тенденция к ее увеличению у последних. Максимальная длина грудной аорты отмечена у половозрелых животных в сравнении с остальными возрастными группами.

Грудная аорта байкальской нерпы на уровне 4-7 межреберья (независимо от возраста) отдает бронхопищеводную артерию (*a. bronchoesophagea*) диаметром у новорожденных $0,89 \pm 0,11$ мм, у бельков –

1,12±0,09 мм, у сеголеток – 2,40±0,12 мм, у неполовозрелых – 3,38±0,03 мм и у половозрелых нерп – 3,63±0,05 мм (рисунок 12).

Бронхопищеводная артерия байкальской нерпы может отходить от основания сонной артерии, данный вариант ее отхождения будет рассмотрен ниже при описании ветвления сосудов плечевого ствола.

Было обнаружено несколько вариантов ветвления бронхопищеводной артерии. При первом варианте ветвления от бронхопищеводной артерии через 3,80 – 10,24 мм (в зависимости от возраста) по рассыпному типу отделяются две крупные ветви и несколько мелких артерий (рисунок 12А). Одна крупная ветвь и множество мелких сосудов питают пищевод, вторая крупная ветвь идет слева направо и кровоснабжает трахею и бронхи.

При втором варианте ветвления бронхопищеводная артерия представляет собой длинный ствол, в основании которого отходят два тонких сосуда на пищевод и стенку грудной аорты. Через 62,73 мм у половозрелых особей данный ствол ветвится сразу на три сосуда, питающих трахею и бронхи (рисунок 12Б).

Третий вариант ветвления характеризуется следующим порядком отхождения артерий: первыми бронхопищеводная артерия отдает тонкие питающие ветви в адвентициальную оболочку грудной аорты (рисунок 12В). Затем через 2,11-19,79 мм (в зависимости от возраста) от бронхопищеводной артерии отходят левая пищеводная артерия и через 4,32-18,34 мм правая пищеводная артерия, следующие слева и справа соответственно в каудальном направлении вдоль пищевода. Отделив указанные ветви, бронхопищеводная артерия направляется вправо и через 3,70-5,12 мм у сеголеток, 4,71-6,84 мм у неполовозрелых нерп и 5,40-7,21 мм у половозрелых нерп на уровне бифуркации трахеи делится на правую и левую артерии, каждая из которых отдает по два сосуда на трахею и бронхи.

При четвертом варианте ветвления бронхопищеводная артерия через 3,24-6,78 мм делится на два сосуда, один из них направляется краниально, второй – каудально (рисунок 12Г). Через 4,38-18,14 мм (у бельков, сеголеток,

неполовозрелых и половозрелых нерп) краниальный сосуд в краниальном направлении влево отдает пищеводную ветвь и продолжается как бронхиальная артерия. Каудальный сосуд через 6,82-25,40 мм (в указанных выше возрастных группах) также первым в каудальном направлении влево отделяет пищеводную ветвь и направляется, как и первый, на бронхи.

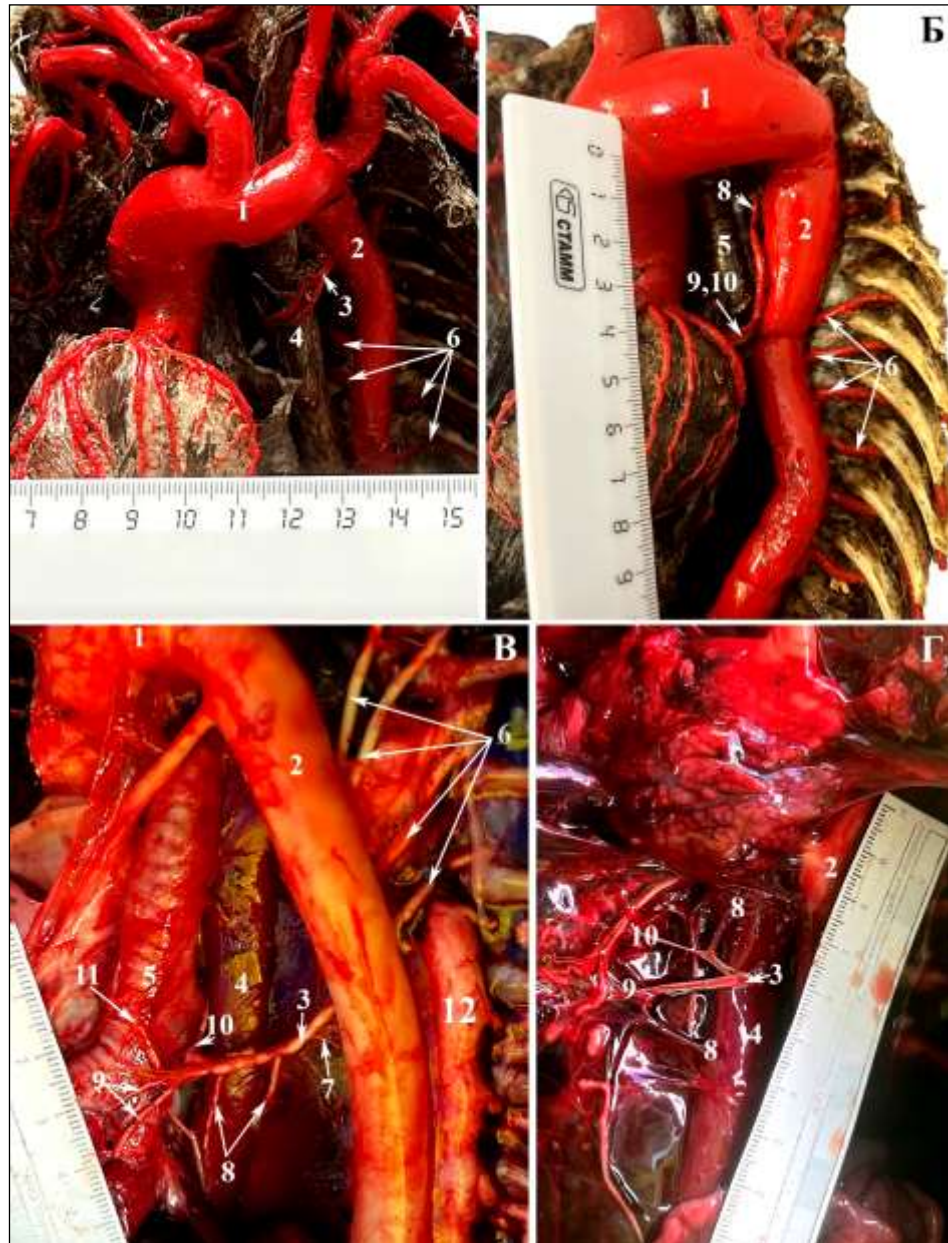


Рисунок 12 – Варианты ветвления бронхопищеводной артерии сеголетка (А, В, Г) и неполовозрелой нерпы (Б): 1 – дуга аорты; 2 – грудная аорта; 3 – бронхопищеводная артерия; 4 – пищевод; 5 – трахея; 6 – межреберные артерии; 7 – питающая артерия адвентиции грудной аорты; 8 – пищеводные ветви; 9 – артерии трахеи и бронхов правой стороны; 10 – артерии трахеи и бронхов левой стороны; 11 – ветви блуждающего нерва; 12 – непарная вена

От аорты байкальской нерпы отходит 11 (редко 12) пар дорсальных межреберных артерий (*aa. intercostales dorsales*) (рисунок 13). Грудная аорта дорсально отдает первые межреберные артерии на уровне 4-6 межреберья (при наличии у байкальской нерпы 15 пар ребер (Рядинская Н.И. и др., 2020)).

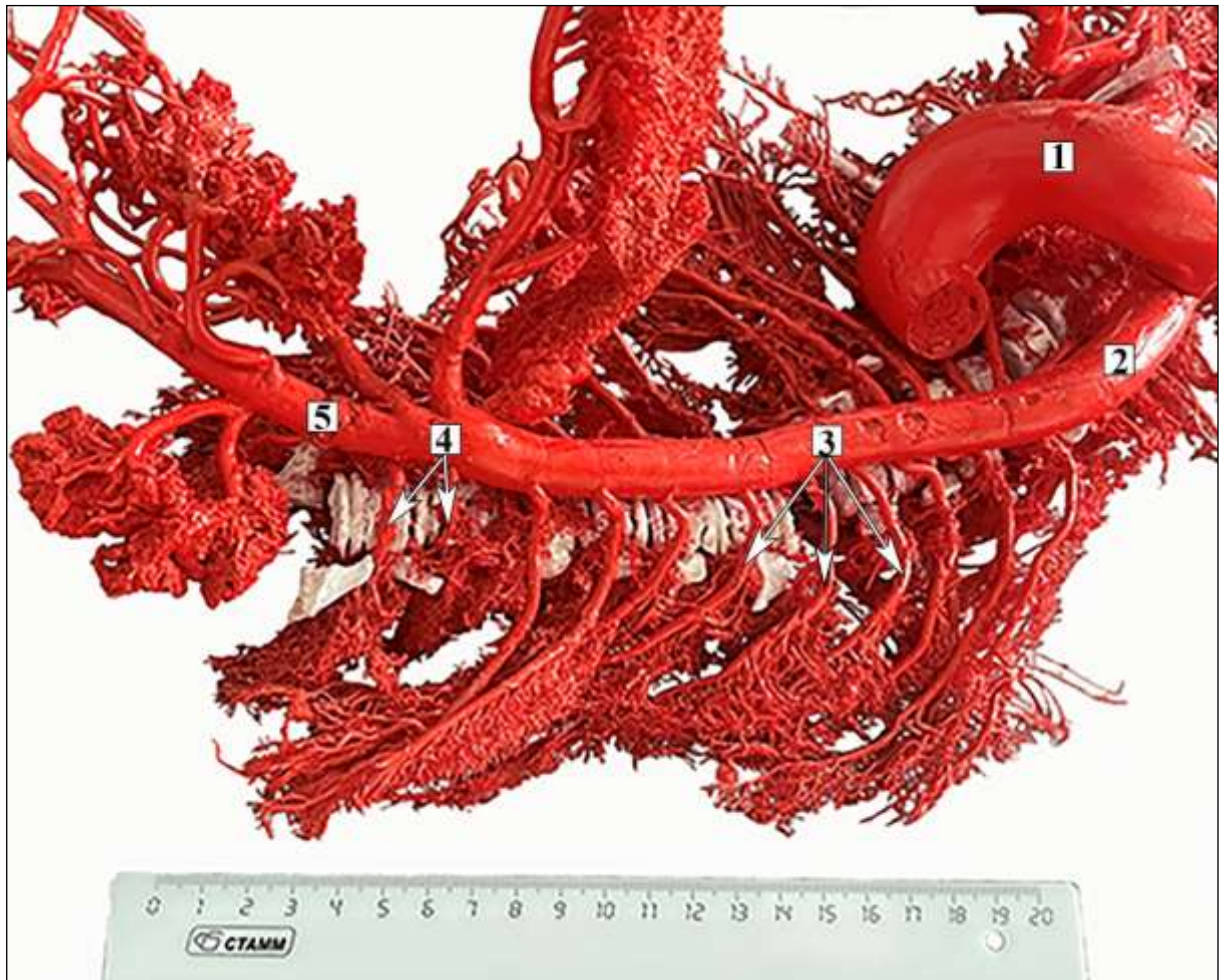


Рисунок 13 – Аорта и ее магистральные сосуды сеголетка (ангиоостеотопический препарат): 1 – дуга аорты; 2 – грудная аорта; 3 – межреберные артерии и их ветви; 4 – поясничные артерии; 5 – брюшная аорта

Диаметр межреберных артерий первой – одиннадцатой пар у новорожденных варьировал от $0,80 \pm 0,06$ мм до $1,63 \pm 0,12$ мм, у бельков от $1,22 \pm 0,07$ мм до $2,59 \pm 0,18$ мм, у сеголеток от $2,05 \pm 0,09$ мм до $2,83 \pm 0,09$ мм, у неполовозрелых от $2,67 \pm 0,10$ мм до $3,57 \pm 0,14$ мм и у половозрелых от $3,16 \pm 0,32$ до $6,15 \pm 0,41$ мм. При этом достоверных отличий между

диаметрами и расстояниями между артериями в паре правой и левой сторон не были обнаружены.

Первая пара артерий отделяется от дорсальной поверхности грудной аорты, при этом сосуды могут отходить как одним стволом, так и очень близко друг к другу (на расстоянии от $0,48 \pm 0,12$ мм до $1,03 \pm 0,11$ мм, независимо от возраста исследуемых животных).

Как уже говорилось выше, первые межреберные артерии отходят от грудной аорты на уровне 4-6 межреберья и направляются вправо и влево в межреберные мышцы. В то же время первая пара межреберных артерий может отходить и на уровне 5-6 межреберья, при этом оба сосуда направлены влево от грудной аорты (рисунок 12В). Первая артерия из пары следует краниально и идет по сосудистому желобу между 3-4 ребрами, вторая также направлена краниально, но идет между 4 и 5 ребрами. Такой вариант отхождения встречался с частотой 5,41% случаев.

Кровоснабжение первых четырех межреберьев осуществляется ветвями глубокой шейной и внутренней грудной артерий.

Также в 2,70% случаев артерии первой пары, отходя от аорты, направляются одна – в краниальном направлении, а вторая – в каудальном, при этом обе кровоснабжают не только межреберные мышцы первых межреберьев, но и вентральные мышцы шеи (длинный мускул головы и шеи) (рисунок 14).

Вторая пара межреберных артерий отходит от грудной аорты через $6,68 \pm 0,47$ мм у новорожденных, $7,52 \pm 0,42$ мм у бельков, $11,82 \pm 0,76$ мм у сеголеток, $14,88 \pm 0,89$ мм у неполовозрелых и через $17,80 \pm 1,56$ мм у половозрелых нерп. Начиная со второй пары межреберные артерии следуют по медиальной поверхности в сосудистом желобе по каудальному краю ребер.

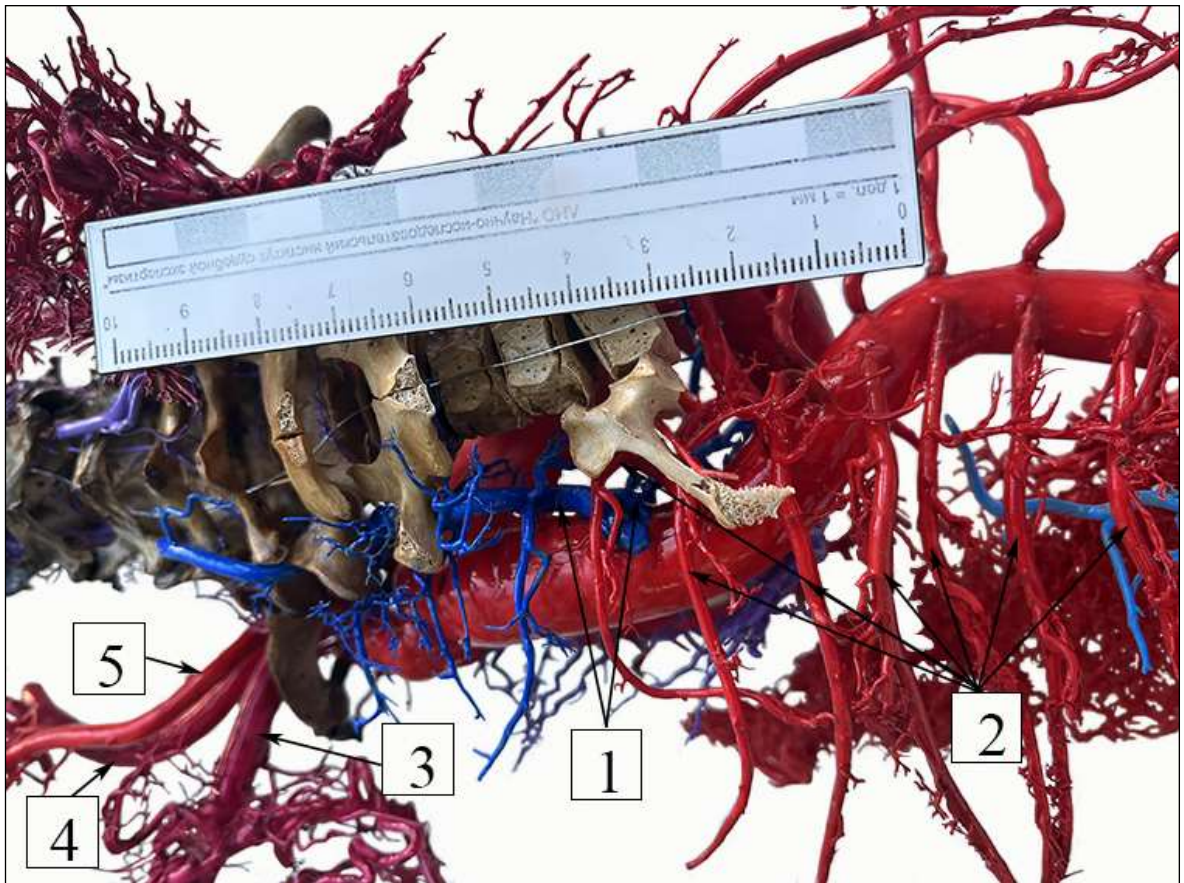


Рисунок 14 – Межреберные артерии неполовозрелой нерпы (латеральная поверхность, ангиоостеотопический препарат): 1 – первая пара межреберных артерий (окрашена синим); 2 – межреберные артерии (со второй по восьмую пару); 3 – левая подключичная артерия; 4 – левая общая сонная артерия; 5 – плечешейная артерия

Расстояния между 1-11 парами межреберных артерий у новорожденных достоверно не изменялись, у бельков между 8-11 парами отмечались максимальные расстояния. У сеголеток увеличение расстояния между последними парами не отмечалось, в то время как у неполовозрелых и половозрелых нерп, так и у бельков максимальные расстояния были отмечены между 8-11 парами. Мы полагаем, что изменение расстояния между межреберными артериями связано с ростом, как ребер, так и межреберных мышц у байкальских нерп разного возраста.

Расстояние между межреберными артериями у новорожденных и бельков было минимальным во второй паре – $1,61 \pm 0,11$ мм и $2,03 \pm 0,04$ мм, а максимальным в обеих группах в девятой паре – $4,17 \pm 0,51$ мм и $5,31 \pm 0,11$ мм соответственно. У сеголеток и неполовозрелых нерп минимальное расстояние между артериями отмечалось в третьей паре – $3,87 \pm 0,24$ мм и

4,58±0,24 мм, а максимальное в десятой паре – 8,13±0,74 мм и 11,04±0,56 мм, у половозрелых нерп – в четвертой паре (5,13±0,23 мм) и в десятой (12,58±0,81 мм), соответственно.

Через 3,21-8,42 мм у новорожденных и бельков и через 10,24-34,22 мм у сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп от межреберных артерий дорсально отходят спинномозговые ветви, участвующие в формировании вентральной спинномозговой артерии, а также мощные дорсальные ветви в разгибатели спины и кожи, они идут по рассыпному типу (рисунок 15).

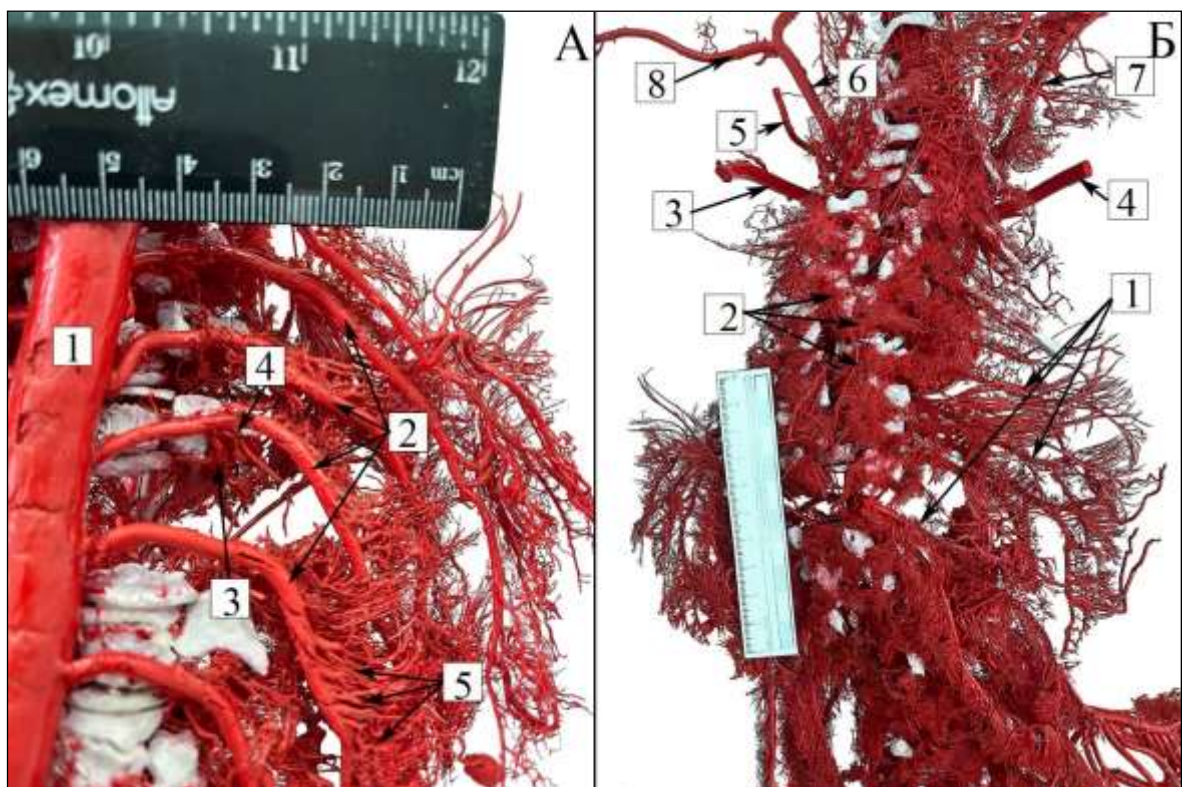


Рисунок 15 – Межреберные артерии и их ветви сеголетка байкальской нерпы на вентральной (А) и дорсальной поверхности (Б) (ангиоостеотопический препарат). А: 1 – грудная аорта; 2 – межреберные артерии; 3 – спинномозговая ветвь; 4 – дорсальная ветвь; 5 – мышечные ветви. Б: 1 – межреберные артерии; 2 – дорсальные ветви; 3 – левая подключичная артерия; 4 – правая подключичная артерия; 5 – левая плечешейная артерия; 6 – левая общая сонная артерия; 7 – правая общая сонная артерия; 8 – левая глубокая шейная артерия

Затем межреберные артерии с первой по предпоследнюю пару по магистральному типу в краниальном направлении отдают множественные мышечные ветви, кровоснабжающие мышцы и кожу грудной клетки.

Поскольку грудная клетка имеет важное значение в механизме погружения байкальской нерпы, неудивительно, что кровоснабжение ее мышц чрезвычайно плотное. Данное предположение подтверждается исследованиями Тарасевича В.Н. и соавторов, у байкальской нерпы абсолютная масса наружных межреберных мышц составляет 0,35% от массы тела (Тарасевич В.Н. и др., 2014), поднимателей ребер 0,32% (Тарасевич В.Н., 2020).

Последняя пара межреберных артерий отдает тонкие мышечные ветви краниально в межреберные мышцы, дорсальные ветви в дорсальные мышцы спины, а также мощные мышечные ветви в каудальном направлении в мышцы брюшных стенок (рисунок 16).



Рисунок 16 – Ветви последних межреберных артерий сеголетка: 1 – четырнадцатое ребро; 2 – десятая межреберная артерия; 3 – пятнадцатое ребро; 4 – одиннадцатая межреберная артерия с мышечными ветвями, кровоснабжающими брюшную стенку; 5 – дорсальные ветви десятой и одиннадцатой межреберных артерий

Брюшная аорта байкальской нерпы начинается на уровне первого поясничного позвонка в месте формирования аортального отверстия ножками диафрагмы. Известно, что у большинства наземных хищников

отверстие для аорты располагается между ножками диафрагмы, которые прикрепляются на последних грудных или поясничных позвонках (Акаевский А.И., 1975; Зеленовский Н.В., Зеленовский К.Н., 2022; Зеленовский Н.В., Щипакин М.В., 2022).

Брюшная аорта была измерена в трех точках: сразу после диафрагмы, на уровне отхождения почечных артерий и до отхождения общих стволов наружных и внутренних подвздошных артерий (рисунок 17).

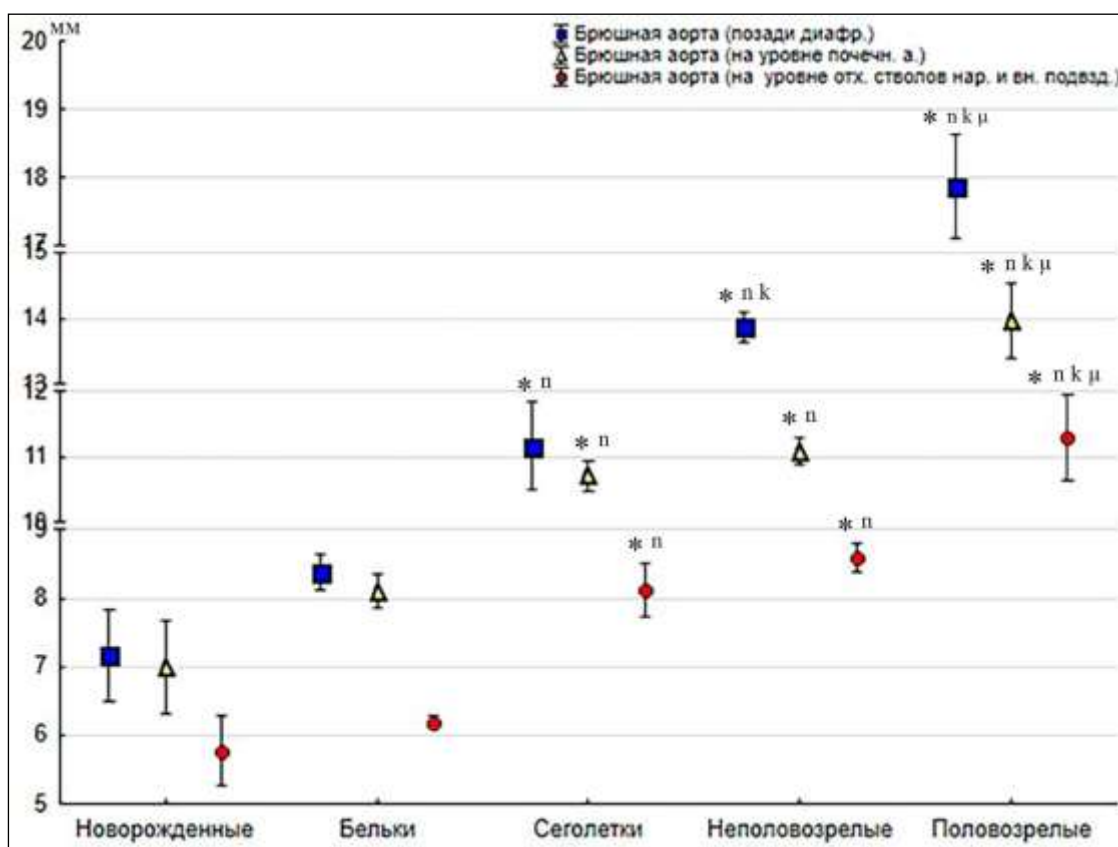


Рисунок 17 – Диаметр брюшной аорты байкальской нерпы в возрастном аспекте

Примечание: * – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у новорожденных нерп; n – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у бельков; k – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у сеголеток; μ – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у неполовозрелых нерп

У новорожденных нерп не было выявлено достоверных изменений диаметров брюшной аорты в разных ее участках, а также отличия с диаметром грудной аорты перед диафрагмой, хотя и имелась тенденция к уменьшению диаметра брюшной аорты на уровне отхождения общих стволов для наружной и внутренней подвздошной артерий.

У бельков диаметр брюшной аорты позади диафрагмы меньше в сравнении с грудной аортой, кроме того, достоверное уменьшение аорты отмечается и на уровне отхождения почечных артерий и в месте отхождения стволов наружной и внутренней подвздошной артерий. Достоверные отличия от новорожденных животных в исследуемых участках брюшной аорты не были отмечены.

У сеголеток диаметры грудной аорты перед диафрагмой и брюшной аорты позади диафрагмы достоверно не отличались, достоверное уменьшение брюшной аорты было выявлено только в месте отхождения от нее общих стволов подвздошных артерий.

У неполовозрелых нерп отмечалось увеличение исследуемых показателей в сравнении с новорожденными и бельками, диаметр брюшной аорты позади диафрагмы также был выше и в сравнении с сеголетками. Хотя диаметр грудной аорты в ее конечной точке и брюшной аорты в ее начале не отличались, в последующих участках отмечалось достоверное снижение диаметра брюшной аорты.

У половозрелых нерп диаметр брюшной аорты был максимальным в сравнении с остальными возрастными группами. При этом отмечалось, что, как и у неполовозрелых нерп, диаметр грудной аорты перед диафрагмой и диаметр брюшной аорты позади диафрагмы были одинаковыми, однако в последующих участках измерения брюшная аорта достоверно уменьшалась в диаметре.

Как показано на графике (рисунок 18) длина брюшной аорты у новорожденных нерп и бельков достоверно не отличалась между собой. У сеголеток длина брюшной аорты увеличивалась в 1,83 раза в сравнении с новорожденными.

У неполовозрелых и половозрелых нерп длина брюшной аорты достоверно не отличалась между собой и достигала максимального значения.

У новорожденных нерп длины дуги аорты, грудной и брюшной аорты достоверно не отличались, а в остальных группах длина брюшной аорты

была меньше в сравнении, как с длиной дуги аорты, так и с длиной грудной аорты.

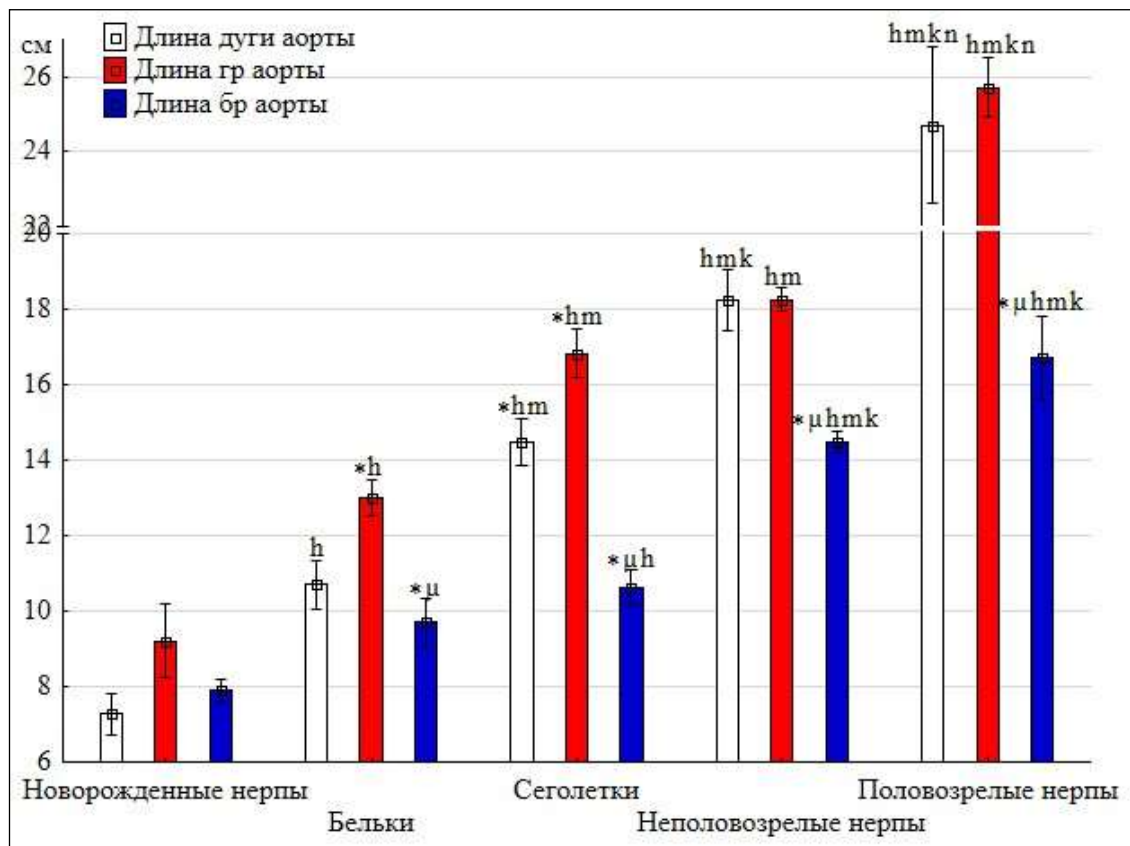


Рисунок 18 – Длина дуги, грудной и брюшной аорты в возрастном аспекте

Примечание: * – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с длиной дуги аорты; μ – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с длиной грудной аорты; h – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с новорожденными нерпами; hm – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у бельков; hmk – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у сеголеток; $hmkn$ – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями неполовозрелых нерп

Длина дуги аорты увеличивалась с возрастом животных. Увеличение длины дуги аорты и грудной аорты связано с более интенсивным ростом краниальной части тела бельков, сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп. У новорожденных нерп сохраняются просветы пупочной вены и артерий, в то время как мышцы груди, шеи и конечностей еще не развиты, поэтому длины исследуемых участков аорты не отличались между собой.

При проведении расчета относительных длин дуги аорты, грудной аорты и брюшной аорты, указанные параметры были разделены на общую длину аорты. Было обнаружено, что относительная длина дуги аорты была

максимальной у сеголеток и неполовозрелых нерп, что мы связываем с интенсификацией роста и развития органов и мышц шеи в этих группах (рисунок 19).

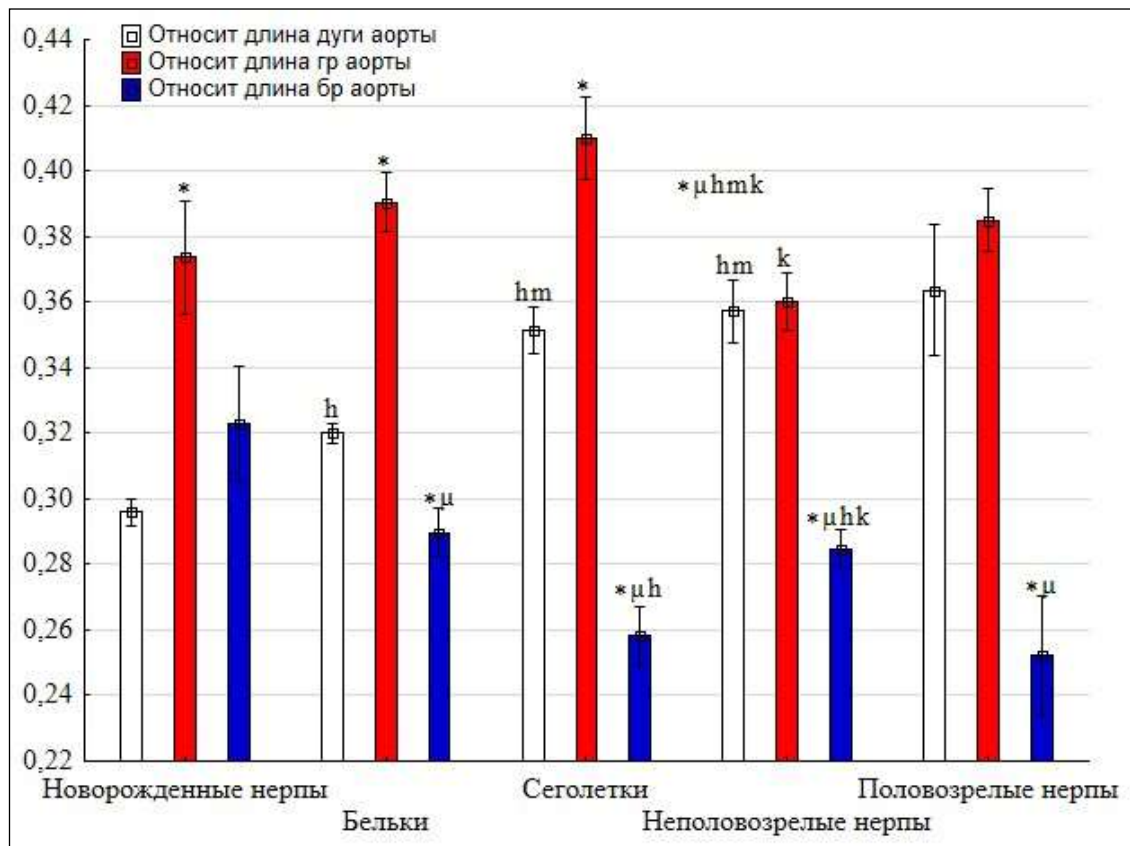


Рисунок 19 – Относительная длина дуги, грудной и брюшной аорты в возрастном аспекте

Примечание: * – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с длиной дуги аорты; μ – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с длиной грудной аорты; ^h – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с новорожденными нерпами; ^t – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у бельков; ^k – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у сеголеток; ⁿ – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями неполовозрелых нерп

У новорожденных, бельков, сеголеток и половозрелых нерп относительная длина грудной аорты была одинаковой, при этом у неполовозрелых нерп длина грудной аорты была меньше в сравнении с сеголетками, но не отличалась от таковой в других возрастных группах.

Относительная длина брюшной аорты была меньше относительных длин дуги аорты и грудной аорты во всех возрастных группах, за исключением новорожденных. Максимальная относительная длина брюшной аорты наблюдалась в группе неполовозрелых животных. Возможно, что рост

брюшной аорты в этот период связан с увеличением размеров и развитием органов брюшной полости, в том числе половых желез и органов малого таза.

Первой париетальной ветвью брюшной аорты байкальской нерпы является каудальная диафрагмальная артерия (*a. phrenica caudalis*), которая направляется в грудную полость, кровоснабжая диафрагму (рисунок 20).

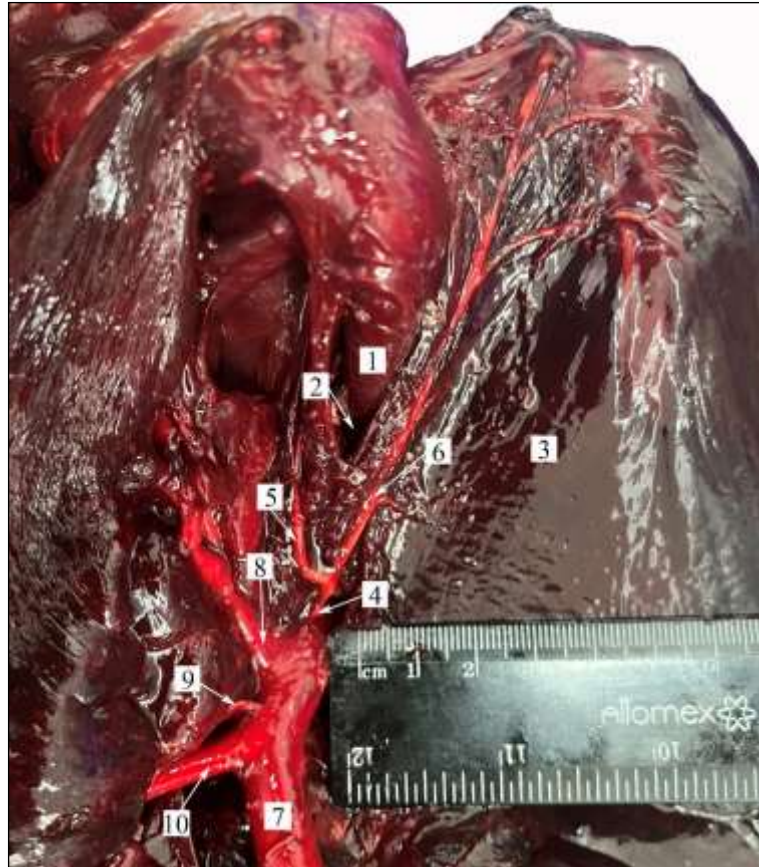


Рисунок 20 – Каудальная диафрагмальная артерия сеголетка: 1 – пищевод; 2 – пищеводное отверстие в диафрагме; 3 – левая ножка диафрагмы; 4 – каудальная диафрагмальная артерия; 5 – правая ветвь каудальной диафрагмальной артерии; 6 – левая ветвь каудальной диафрагмальной артерии; 7 – брюшная аорта; 8 – чревная артерия; 9 – каудальная поджелудочно-двенадцатиперстная артерия; 10 – краниальная брыжеечная артерия

У байкальской нерпы каудальная диафрагмальная артерия отходит одним сосудом и разделяется через 2,15-11,42 мм у животных разных возрастов на две крупные ветви, следующие вправо и влево в соответствующие ножки диафрагмы (рисунок 21). Диаметр каудальной диафрагмальной артерии у новорожденных составлял $0,92 \pm 0,17$ мм, у бельков $2,13 \pm 0,06$ мм, у сеголеток $2,76 \pm 0,07$ мм, у неполовозрелых нерп

2,81±0,11 мм, у половозрелых нерп 4,61±0,36 мм. Диаметр данного сосуда достоверно увеличивался с возрастом, тем не менее, у сеголеток и неполовозрелых нерп каудальная диафрагмальная артерия достоверно не отличалась по диаметру.

Каудальная диафрагмальная артерия в большинстве случаев отходит у байкальской нерпы самостоятельно, но наблюдались отдельные случаи ее отхождения от чревной артерии (2 случая из 37) (рисунок 21Б).

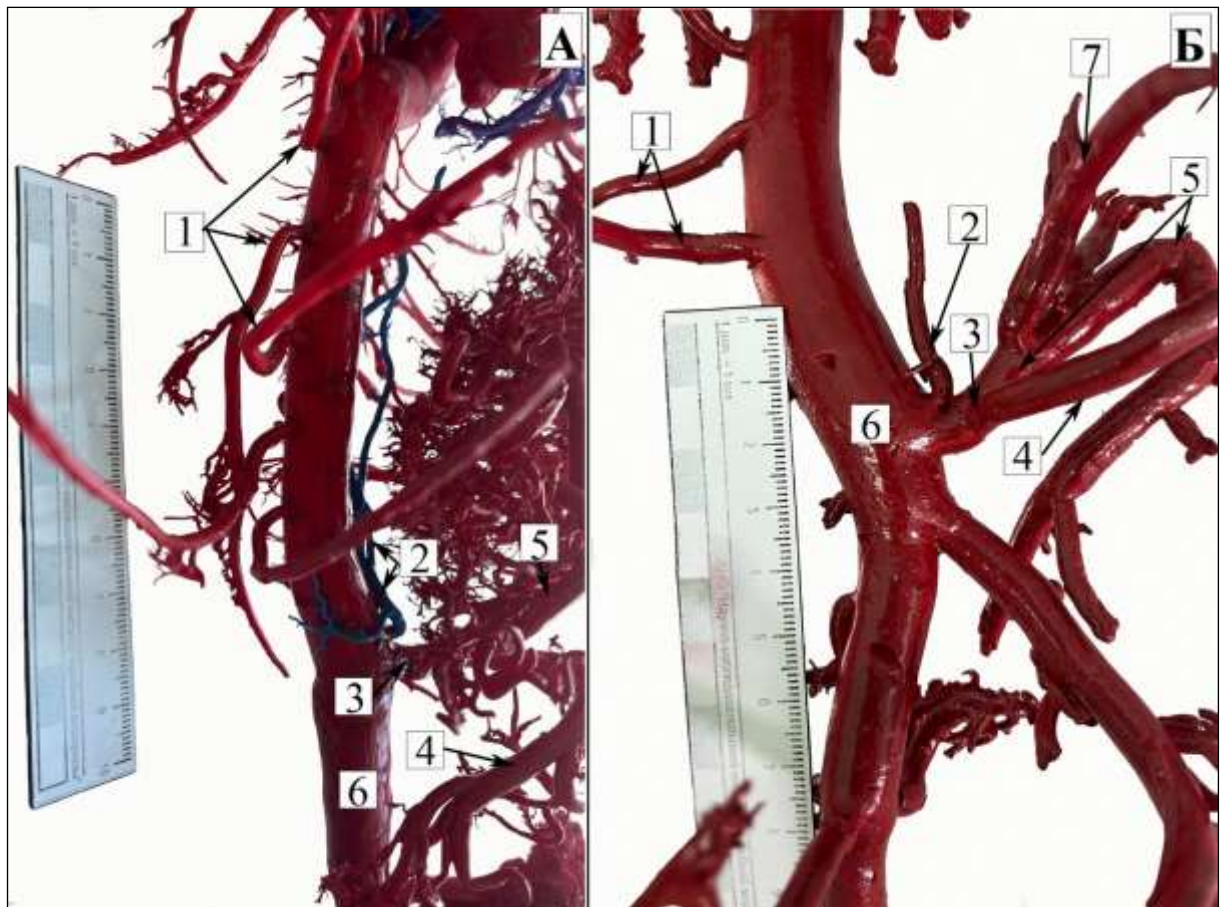


Рисунок 21 – Варианты отхождения каудальной диафрагмальной артерии у неполовозрелой нерпы (А) и половозрелой нерпы (Б): 1 – межреберные артерии; 2 – каудальная диафрагмальная артерия; 3 – чревная артерия; 4 – печеночная артерия; 5 – селезеночная артерия; 6 – брюшная аорта; 7 – левая желудочная артерия

Вторым сосудом брюшной аорты является чревная артерия (*a. celiaca*). Данный сосуд является висцеральным и отходит у байкальской нерпы от аорты под углом 45° в области 2-3 поясничных позвонков (рисунок 22).

От каудальной диафрагмальной артерии чревная артерия находится на расстоянии у новорожденных $3,29 \pm 0,42$ мм, у бельков – $3,27 \pm 0,27$ мм, у сеголеток $4,36 \pm 0,12$ мм, неполовозрелых нерп – $3,20 \pm 0,49$ мм и у половозрелых $5,85 \pm 1,68$ мм. Указанные цифры указывают на то, что данное расстояние сильно варьировало во всех исследуемых группах животных.

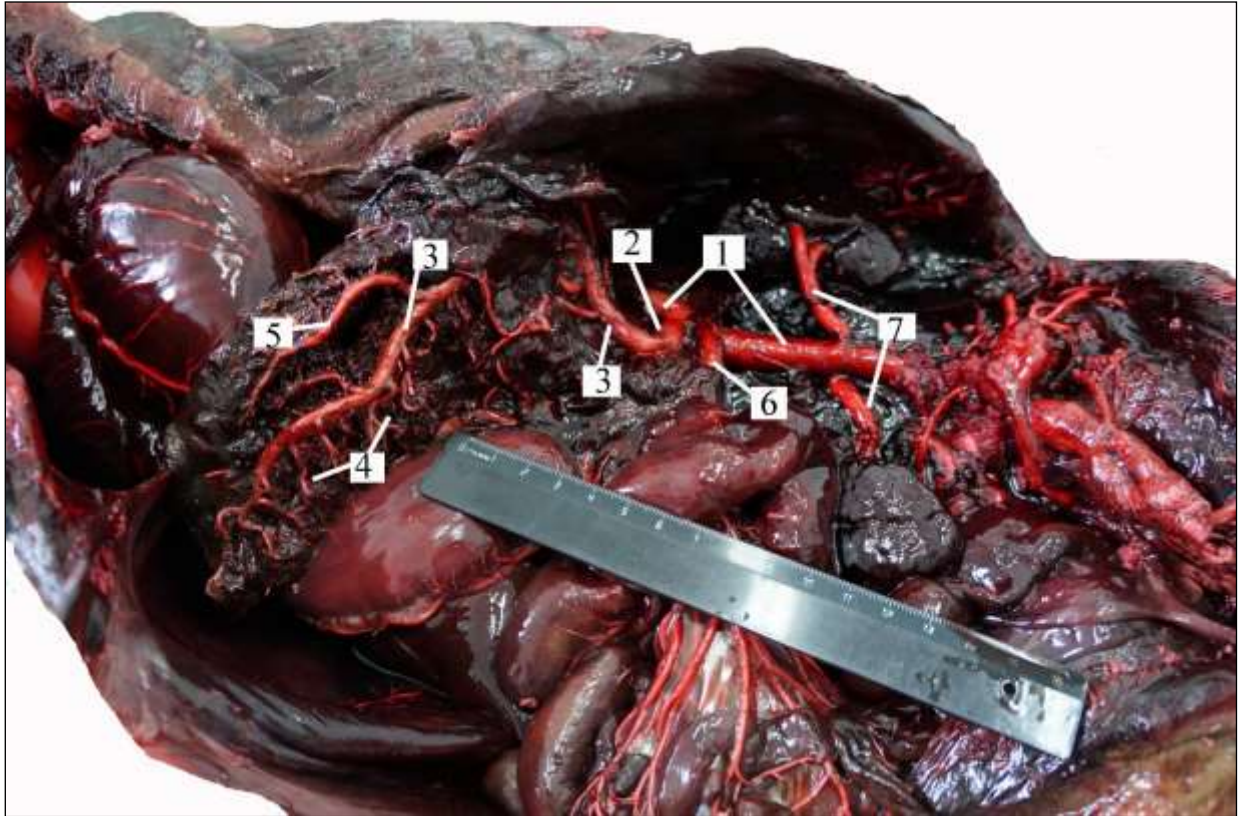


Рисунок 22 – Чревная артерия неполовозрелой байкальской нерпы (инъекция артерий монтажной пеной): 1 – брюшная аорта, 2 – чревная артерия; 3 – селезеночная артерия; 4 – паренхима селезенки; 5 – трабекулярные артерии первого порядка; 6 – краниальная брыжеечная артерия; 7 – почечные артерии

Чревная артерия варьирует и по диаметру в возрастном аспекте. Диаметр чревной артерии у новорожденных составлял $3,28 \pm 0,41$ мм, у бельков $4,36 \pm 0,20$ мм, у сеголеток $5,66 \pm 0,25$ мм, у неполовозрелых $7,67 \pm 0,34$ мм и у половозрелых нерп $10,32 \pm 0,30$ мм.

Чревная артерия отдает первой ветвью печеночную артерию (*a. hepatica*) и второй – селезеночную артерию (*a. lienalis*). В одном из случаев от чревной артерии до отделения печеночной артерии отходила еще одна мышечная ветвь в левую ножку диафрагмы (рисунок 23).

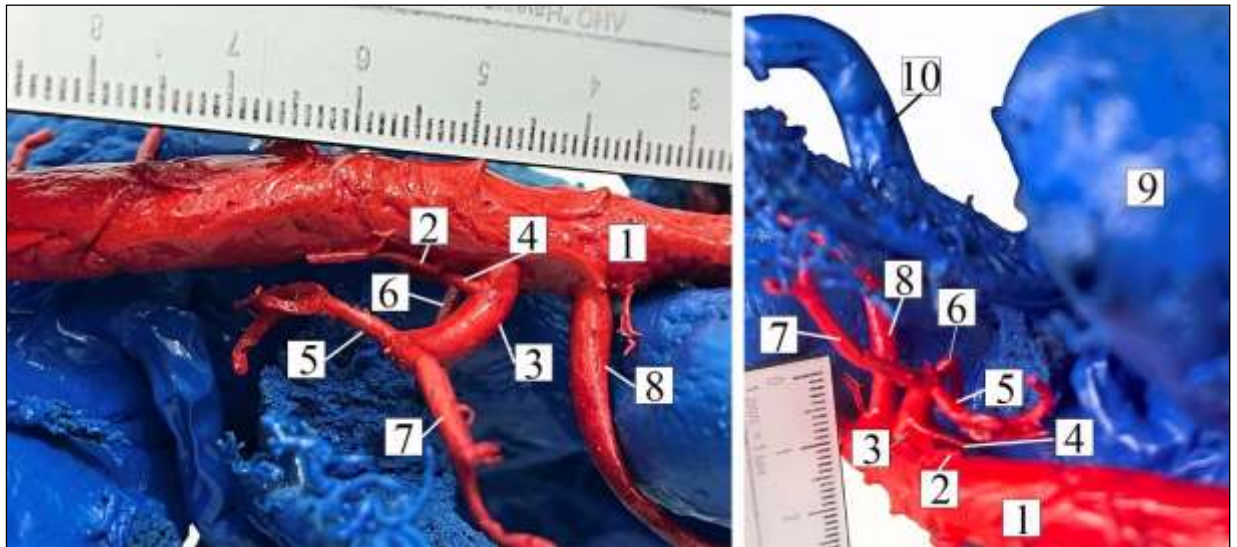


Рисунок 23 – Артерии брюшной аорты новорожденной нерпы (коррозионный препарат): 1 – брюшная аорта; 2 – каудальная диафрагмальная артерия; 3 – чревная артерия; 4 – мышечная ветвь в левую ножку диафрагмы; 5 – печеночная артерия; 6 – левая желудочная артерия; 7 – селезеночная артерия; 8 – краниальная брыжеечная артерия; 9 – печеночный синус; 10 – пупочная вена

У собаки чревная артерия отделяет три ветви: селезеночную, левую желудочную и печеночную (Зеленевский Н.В., Щипакин М.В., 2022). У медведей чревная артерия отдает такие же три ветви, как и у собак, но идет от грудной аорты между ножками диафрагмы в брюшную полость (Зеленевский Н.В., Щипакин М.В., 2022). У представителей семейства куньих вышеуказанные три ветви чревной артерии отдают по одной ветви к стенкам желудка (Туманов И.Л., 2003). Иногда у лис и песцов чревная артерия одновременно отдает общую печеночную, левую желудочную и селезеночную (Овчинников Д.К., 2005). У собак, лис и кошек селезеночная и левая желудочная артерии могут отходить от чревной артерии общим стволом (Вишневская Т.Я., 2020).

У афалин от чревной артерии отделяются селезеночная артерия, левая и правая желудочные артерии, печеночная артерия, пять двенадцатиперстных артерий. Отдав указанные ветви, чревная артерия продолжается как краниальная поджелудочно-двенадцатиперстная артерия. Последняя анастомозирует с каудальной поджелудочно-двенадцатиперстной артерией,

которая идет от краниальной брыжеечной артерии (Gerussi T. et al., 2024). King J.E. при описании характеристики ветвления сосудов брюшной аорты ластоногих указывает на то, что сосуды брюшной полости у них не отличаются от наземных хищников (King J.E., 1977). Подробное исследование артерий брюшной аорты, в том числе чревной артерии, проведено у северного морского котика (ушастый тюлень), автор также отмечает, что их архитектоника соответствуют общему плану для наземных хищников (Кузин А.Е., 1999). При этом несомненно, что даже среди наземных хищников встречаются межвидовые отличия и множество внутривидовых вариантов ветвления сосудов.

У новорожденных нерп печеночная артерия имела диаметр $1,91 \pm 0,22$ мм, у бельков – $3,12 \pm 0,20$ мм, у сеголеток – $3,67 \pm 0,05$ мм, у неполовозрелых – $4,31 \pm 0,18$ мм и у половозрелых – $6,17 \pm 0,09$ мм. Печеночная артерия направляется к печени.

Табакова М.А. и Рядинская Н.И. с соавторами указывает на то, что печеночная артерия входит в ворота печени рядом с воротной веной между средней и правой латеральной долями, причем ход печеночной артерии аналогичен ветвлению воротной вены. Печеночная артерия отдает в воротах органа три ветви по рассыпному типу (Табакова М.А., 2020; Рядинская Н.И. и др., 2020).

Отдав печеночные артерии, данная артерия продолжается как желудочно-двенадцатиперстная, а затем как правая желудочно-сальниковая артерия. От желудочно-двенадцатиперстной артерии к двенадцатиперстной кишке и правой доле поджелудочной железы отделяется краниальная поджелудочно-двенадцатиперстная артерия.

Левая желудочная артерия (*a. gastrica sinistra*) у исследуемых байкальских нерп в 5,41% отделялась от печеночной артерии и в 94,59% – от селезеночной артерии. Наши данные согласуются с данными Сайвановой С.А. с соавторами (2017) и Табаковой М.А. (2020), хотя и имеются некоторые отличия в частоте встречаемости двух указанных способов отделения левой

желудочной артерии, это связано, по всей видимости, с отличиями в количестве животных и их возрасте в выборках.

У байкальской нерпы диаметр левой желудочной артерии составлял у новорожденных нерп $1,72 \pm 0,22$ мм, у бельков $2,51 \pm 0,27$ мм, у сеголеток $2,57 \pm 0,07$ мм, у неполовозрелых $3,99 \pm 0,18$ мм и половозрелых $4,61 \pm 0,40$ мм. Интересно, что данная артерия увеличивает свой диаметр в два периода: первый у бельков и сеголеток и второй у неполовозрелых и половозрелых животных, что по всей видимости связано с интенсивным ростом желудка и массы тела в данные периоды.

У байкальской нерпы селезеночная артерия является лептоарияльной, ее основная магистраль следует вдоль органа (рисунок 24). Кроме левой желудочной артерии селезеночная артерия может отдавать ветви в левую долю поджелудочной железы.

Диаметр селезеночной артерии во всех возрастных группах превышал диаметр печеночной артерии и у новорожденных был равен $3,16 \pm 0,44$ мм, у бельков – $4,29 \pm 0,30$ мм, у сеголеток – $5,36 \pm 0,12$ мм, у неполовозрелых – $6,24 \pm 0,17$ мм и у половозрелых нерп – $8,40 \pm 0,23$ мм. Сайвановой С.А. и Рядинской Н.И. с соавторами были изучены особенности экстра- и интраорганный кровообращения селезенки байкальской нерпы у сеголеток (кумутканов), неполовозрелых и половозрелых нерп (Рядинская Н.И. и др., 2016; Сайванова С.А., 2016б; Сайванова С.А. и др., 2016а, 2016б, 2016в; Сайванова С.А., 2017; Сайванова С.А. и др., 2017; Сайванова С.А. и др., 2018; Рядинская Н.И. и др., 2020).

Измеренные показатели диаметра селезенки исследуемых животных согласовывались с данными, полученными ранее Сайвановой С.А. Мы, как и указанные авторы, отметили увеличение диаметра селезеночной артерии у неполовозрелых нерп, связанное с быстрым ростом органа. При этом в нашем исследовании присутствовали еще такие возрастные группы как новорожденные и бельки. Обращает внимание достаточно значимый диаметр селезеночной артерии в этих группах, что связано, по-видимому, с тем, что

селезенка во внутриутробный период – отвечает за функцию кроветворения и в постнатальном онтогенезе – разрушает старые и поврежденные эритроциты.

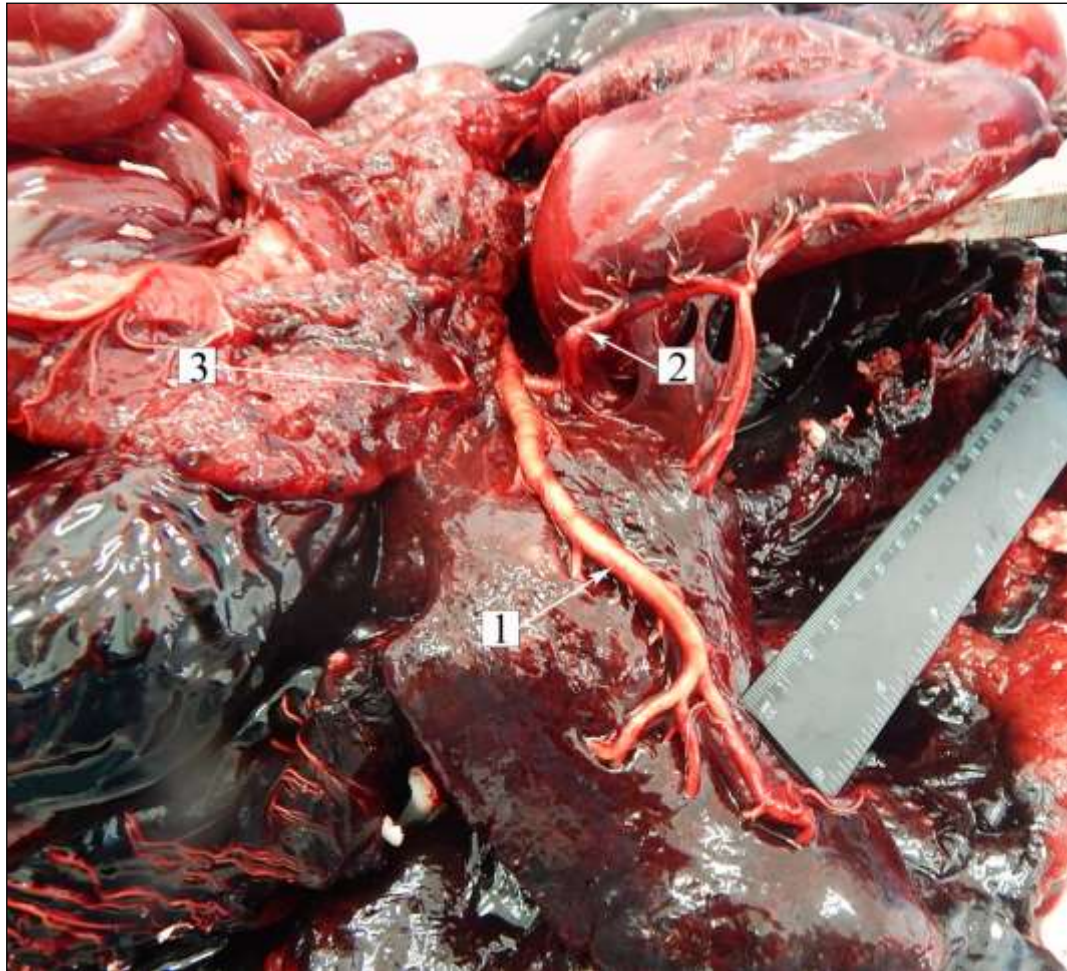


Рисунок 24 – Селезеночные артерии и ее ветви у неполовозрелой особи байкальской нерпы (инъекция сосудов монтажной пеной): 1 – селезеночная артерия; 2 – левая желудочная артерия; 3 – ветвь поджелудочной железы, ответвляющаяся от селезеночной артерии

Описаны четыре варианта ветвления селезеночной артерии в желудке и паренхиме селезенки. Первый вариант характеризовался наличием ветвей селезенки, делящихся в пределах органа, второй – двумя крупными селезеночными и одной желудочной ветвями, третий – селезеночной и двумя желудочными ветвями, следующими на большую кривизну желудка, четвертый – от селезеночной артерии отделяются только сосуды небольшого диаметра, при этом желудочная ветвь одна и формирует возвратную ветвь в селезенку. Селезеночная артерия во всех случаях отдает боковые ветви

разного диаметра (Сайванова С.А. и др., 2016б; Сайванова С.А., 2017; Сайванова С.А. и др., 2017; Рядинская Н.И. и др., 2020). Селезеночная артерия заканчивается би- или трифуркационно и переходит в левую желудочно-сальниковую артерию (*a. gastroepiploica sinistra*).

Следующая висцеральная артерия брюшной аорты – краниальная брыжеечная артерия (*a. mesenterica cranialis*) (рисунок 25).



Рисунок 25 – Краниальная брыжеечная артерия половозрелой нерпы (коррозионный препарат): 1 – краниальная брыжеечная артерия; 2 – каудальная поджелудочно-двенадцатиперстная артерию; 3 – тощекишечные артерии; 4 – межреберные артерии; 5 – почечная артерия; 6 – первая окружная глубокая подвздошная артерия; 7 – артерии грудной лапы

Расстояние от чревной артерии до краниальной брыжеечной артерии варьировало во всех возрастных группах: у новорожденных от 1,02 до 4,35 мм, у бельков от 1,86 до 5,66 мм, у сеголеток от 2,71 до 5,92 мм, у неполовозрелых от 1,00 до 7,51 мм и у половозрелых нерп от 3,04 до 12,09 мм, то есть артерии располагались на разном расстоянии друг от друга. Диаметр краниальной брыжеечной артерии у новорожденных составлял

2,95±0,23 мм, у бельков 4,48±0,38 мм, у сеголеток 5,11±0,13 мм, у неполовозрелых 6,49±0,26 мм и у половозрелых нерп 8,19±0,16 мм.

Краниальная брыжеечная артерия отдает каудальную поджелудочно-двенадцатиперстную артерию (*a. pancreaticoduodenalis caudalis*), подвздошно-слепободочную артерию (*a. ileoscecocolica*), артериальные ветви брыжеечного лимфатического узла и артерии тощей кишки (*aa. jejunaes*) (рисунки 25, 26, 27).

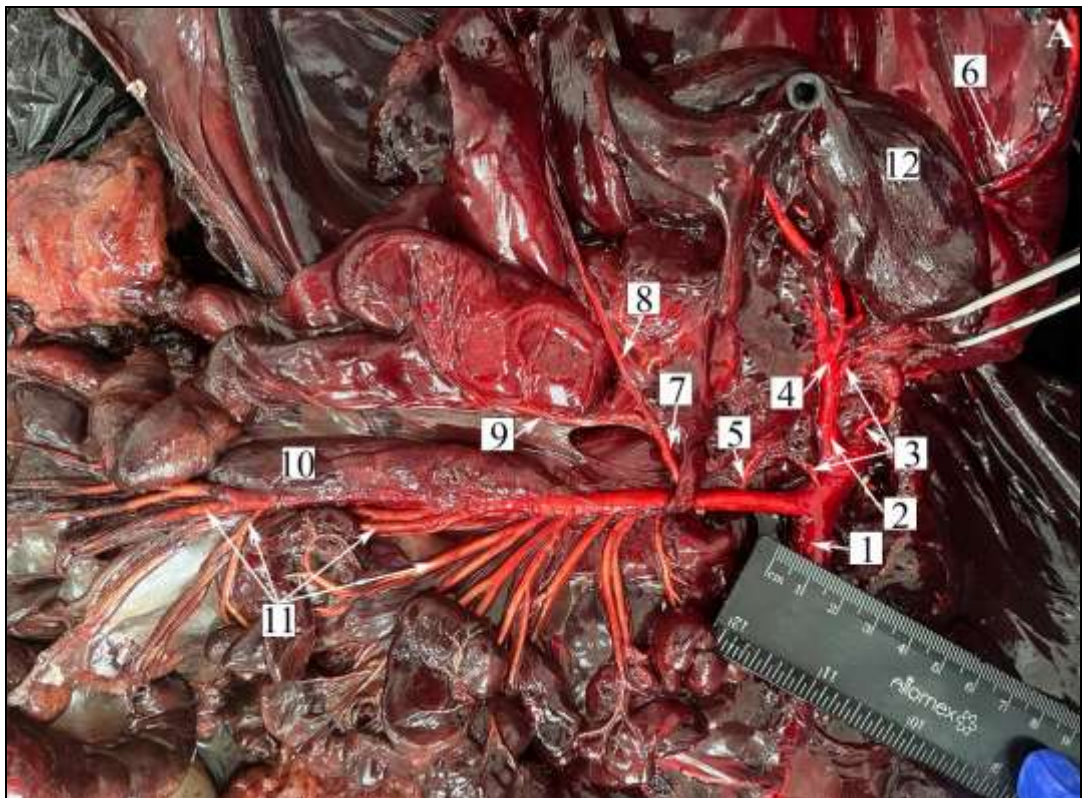


Рисунок 26 – Ветвление краниальной брыжеечной артерии у сеголетка байкальской нерпы: 1 – брюшная аорта; 2 – чревная артерия; 3 – поджелудочные ветви от брюшной аорты и селезеночной артерии; 4 – селезеночная артерия; 5 – каудальная поджелудочно-двенадцатиперстная; 6 – желудочная артерия; 7 – подвздошно-слепободочная артерия; 8 – ободочно-кишечная ветвь; 9 – слепоподвздошная артерия; 10 – брыжеечный лимфатический узел; 11 – артерии тощей кишки; 12 - селезенка

Каудальная поджелудочно-двенадцатиперстная артерия анастомозирует с краниальной поджелудочно-двенадцатиперстной артерией и участвует у байкальской нерпы в кровоснабжении двенадцатиперстной кишки и поджелудочной железы. По нашим данным двенадцатиперстная кишка нерпы имеет два изгиба: S-образный изгиб находится вентрально над

печенью между ее левой медиальной и квадратной долями и дорсально в области объединения двух каудальных полых вен, каудальный изгиб находился на уровне 3-4 поясничных позвонков (Рядинская Н.И. и др., 2024а). Именно с указанными особенностями строения и топографии органа связана архитектура его артериального русла. Краниальная поджелудочно-двенадцатиперстная артерия по данным Плиски А.А. и Рядинской Н.И. (2021) может отделяться от желудочно-двенадцатиперстной артерии (ветвь печеночной артерии) или от правой желудочно-сальниковой артерии (продолжение желудочно-двенадцатиперстной артерии). Подвздошно-слепободочная артерия отдает две ветви слепоподвздошную и ободочно-кишечную. Первая ветвь участвует в кровоснабжении подвздошной кишки, которую у нерпы питают также каудальная поджелудочно-двенадцатиперстная и тощекишечная артерии, и слепой. Ободочный ствол – одноименную кишку.

Краниальная брыжеечная артерия отдает множество тонких артериальных ветвей в брыжеечный лимфоузел, лежащий вдоль указанного сосуда. В лимфоузел также следуют тонкие ветви от основания тощекишечных артерий (рисунок 27).

Следующими ветвями краниальной брыжеечной артерии являются тощекишечные артерии, которые участвуют в кровоснабжении тощей кишки. По ранее полученным данным в каждую гирлянду тощей кишки следует 2-3 тощекишечные ветви. Терминальные ветви тощекишечных артерий формируют анастомозы с соседними сосудистыми аркадами. Авторы полагают, что данные анастомозы позволяют сохранять кровоснабжение тощей кишки в условиях активной перистальтики, передавливания петель или при изменении диаметра (Плиски А.А. и Рядинской Н.И., 2021).

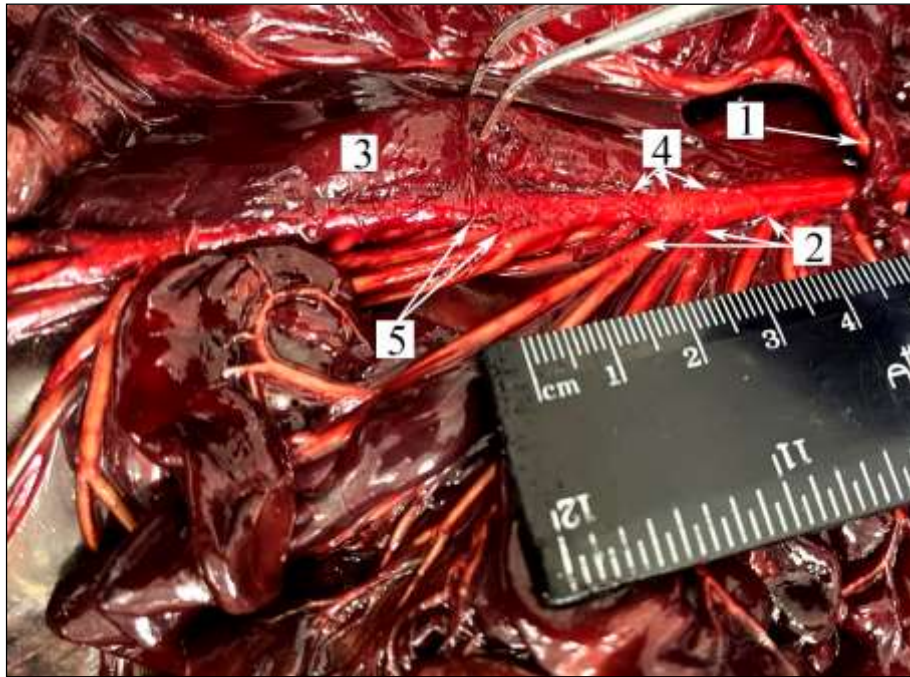


Рисунок 27 – Кровоснабжение брыжеечного лимфатического узла: 1 - подвздошно-слепободочная артерия; 2 – тощекишечные артерии; 3 – брыжеечный лимфоузел; 4 – ветви в лимфоузел от краниальной брыжеечной артерии; 5 – ветви в лимфоузел от артерий тощего кишечника

После краниальной брыжеечной артерии от брюшной аорты отходят такие висцеральные сосуды как парные надпочечниковые артерии. Кровоснабжение надпочечников у нерпы осуществляется многочисленными надпочечниковыми артериями (рисунок 28).

При этом правый и левый надпочечники получают кровь из четырех надпочечниковых артерий, три из которых (краниальная, средняя и каудальная) отходят от брюшной аорты и одна от почечной артерии. Кроме того, были обнаружены индивидуальные различия в количестве, месте отхождения и длине надпочечниковых артерий (Рядинская Н.И. и др., 2020).

Важно отметить, что такое обильное и сложное кровоснабжение надпочечников характерно для видов, способных к глубоководному погружению, например для южноамериканского морского котика. Показано, что у него надпочечниковые артерии, как и у нерпы, отделяются от брюшной аорты и от почечной артерии. В то же время у южноамериканского морского котика надпочечниковые артерии получают кровоснабжение еще и от

поясничных, чревной и яичниковых артерий (Santos A.L.Q. et al., 2011) и их количество больше, чем у байкальской нерпы.

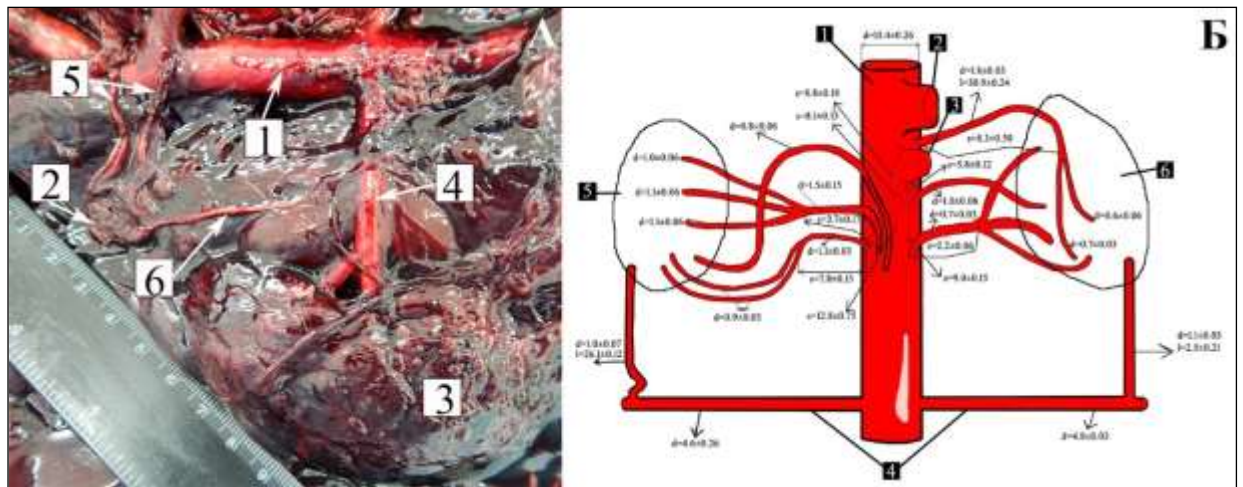


Рисунок 28 – Кровоснабжение надпочечников неполовозрелых особей байкальской нерпы (А) и графическое моделирование артерий надпочечников (Б). А: 1 – брюшная аорта; 2 – надпочечник; 3 – почка; 4 – почечная артерия; 5 – надпочечниковые артерии от аорты; 6 – надпочечниковая артерия от почечной артерии. Б: 1 – брюшная аорта; 2 – чревная артерия; 3 – краниальная брыжеечная артерия; 4 – почечные артерии; 5 – правый надпочечник; 6 – левый надпочечник

Следующими артериями, отделяющимися от брюшной аорты, являются парные висцеральные почечные артерии. Почечные артерии правой и левой сторон делятся до входа в ворота почек на два сосуда. Диаметр и длина почечных артерий (до момента их разделения) правой стороны у новорожденных составляли $2,28 \pm 0,11$ мм и $15,57 \pm 2,72$ мм, у бельков $2,92 \pm 0,29$ мм и $18,63 \pm 1,59$ мм, у сеголеток $4,70 \pm 0,13$ мм и $28,81 \pm 1,21$ мм, у неполовозрелых $5,29 \pm 0,17$ мм и $26,09 \pm 0,79$ мм и у половозрелых нерп $6,28 \pm 0,24$ мм и $45,37 \pm 5,69$ мм соответственно. С левой стороны диаметр и длина почечных артерий были равны у новорожденных $2,35 \pm 0,37$ мм и $14,79 \pm 2,29$ мм, у бельков $2,89 \pm 0,24$ мм и $16,22 \pm 1,68$ мм, у сеголеток $4,79 \pm 0,22$ мм и $17,55 \pm 3,03$ мм, у неполовозрелых $5,35 \pm 0,14$ мм и $20,68 \pm 1,03$ мм и у половозрелых нерп $6,49 \pm 0,25$ мм и $52,70 \pm 8,50$ мм соответственно. Как диаметр, так и длина почечных артерий увеличиваются с возрастом. Подробное исследование артериального кровоснабжения почек проведено

Помойницкой Т.Е. с соавторами (Гладкая Т.Е., 2015; Помойницкая Т.Е., Рядинская Н.И., 2021; Помойницкая Т.Е., 2022).

Каудальная брыжеечная артерия (*a. mesenterica caudalis*) еще один висцеральный сосуд брюшной аорты, который отходит от нее до входа в тазовую полость и лежит либо на середине между почечными и глубокими окружными подвздошными артериями или близко к последним (рисунки 29, 30).

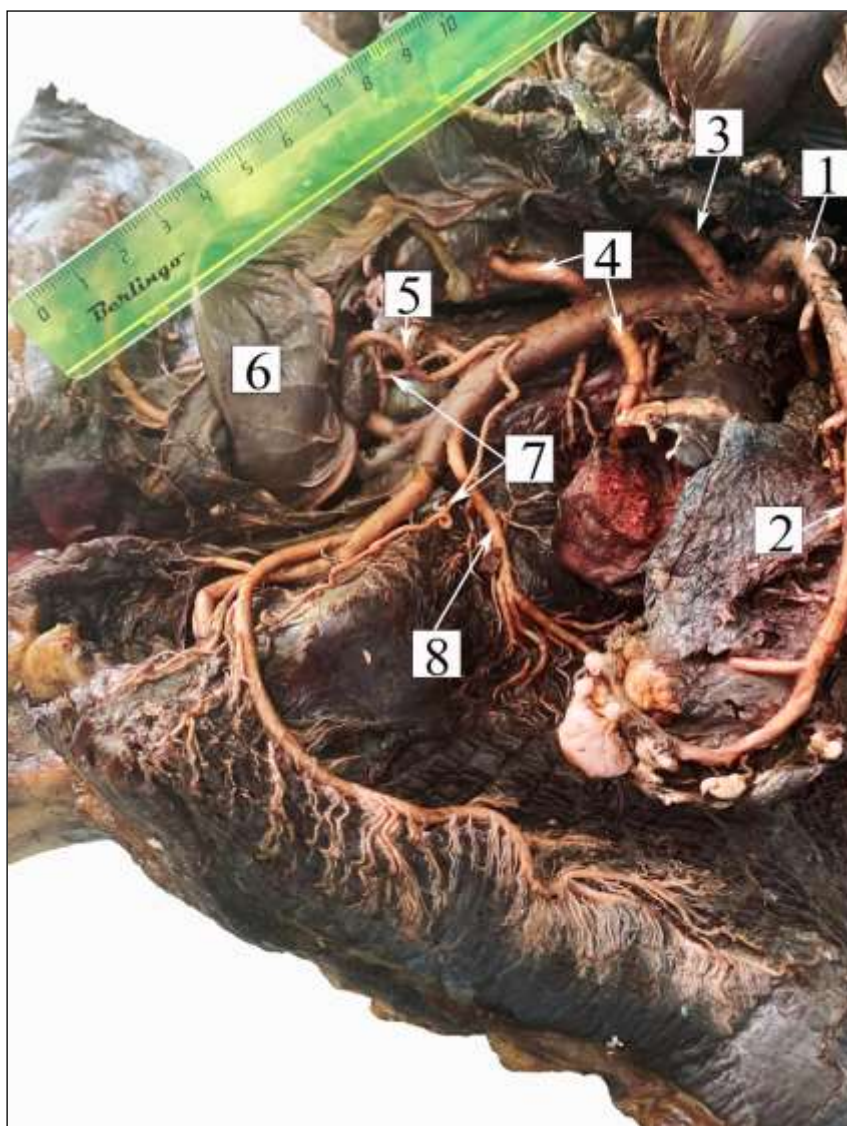


Рисунок 29 – Каудальная брыжеечная артерия и семенниковые артерии сеголетка байкальской нерпы (инъекция сосудов монтажной пеной): 1 – чревная артерия; 2 – селезеночная артерия; 3 – краниальная брыжеечная артерия; 4 – почечные артерии; 5 – каудальная брыжеечная артерия; 6 – прямая кишка; 7 – семенниковые артерии; 8 – глубокая окружная подвздошная артерия

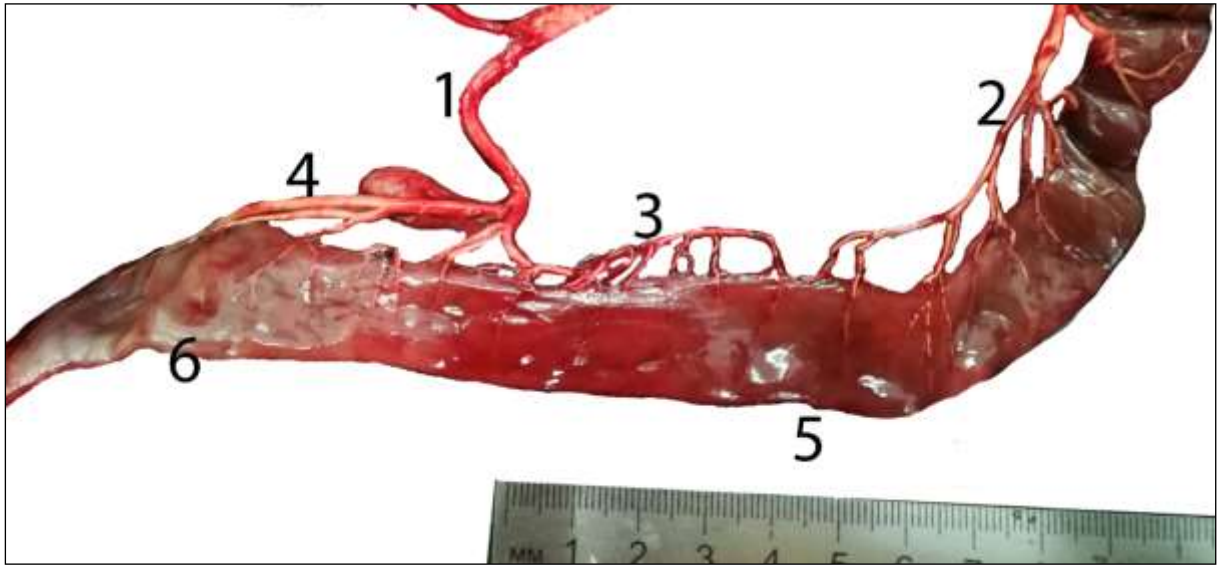


Рисунок 30 – Каудальная брыжеечная артерия сеголетка байкальской нерпы (инъекция монтажной пеной сосудов): 1 – каудальная брыжеечная артерия; 2 – ободочно-кишечная ветвь; 3 – левая ободочно-кишечная артерия; 4 – краниальная прямокишечная артерия; 5 – ободочная кишка; 6 – прямая кишка

Диаметр каудальной брыжеечной артерии увеличивался с возрастом, у новорожденных он составлял $1,73 \pm 0,21$ мм, у бельков $2,28 \pm 0,25$ мм, у сеголеток $2,97 \pm 0,13$ мм, у неполовозрелых $3,90 \pm 0,16$ мм и у половозрелых нерп $5,43 \pm 0,16$ мм. Каудальная брыжеечная артерия отдает левую ободочную (*a. colica sinistra*) и краниальную прямокишечную артерии (*a. rectalis cranialis*), кровоснабжающие соответствующие участки толстой кишки.

От брюшной аорты байкальской нерпы также отходят парные висцеральные семенниковые или яичниковые артерии. У самок каждая артерия из пары отдает яичниковую артерию (*a. ovarica*) и ветви в маточные трубы и матку (*rami tubaris et uterinus*) (рисунок 31). У самцов данные сосуды следуют вдоль семяпровода к семенникам – семенниковые артерии (*a. testicularis*) и их придаткам – ветви придатков семенников (*rami epididymales*). У байкальской нерпы мы находили отличия в месте отхождения указанных артерий, как яичниковых, так и семенниковых артерий. Указанные сосуды могли отходить практически на одном уровне с каудальной брыжеечной артерией (рисунок 29, рисунок 32Б) или отделяться после глубоких окружных подвздошных артерий (рисунок 32А).

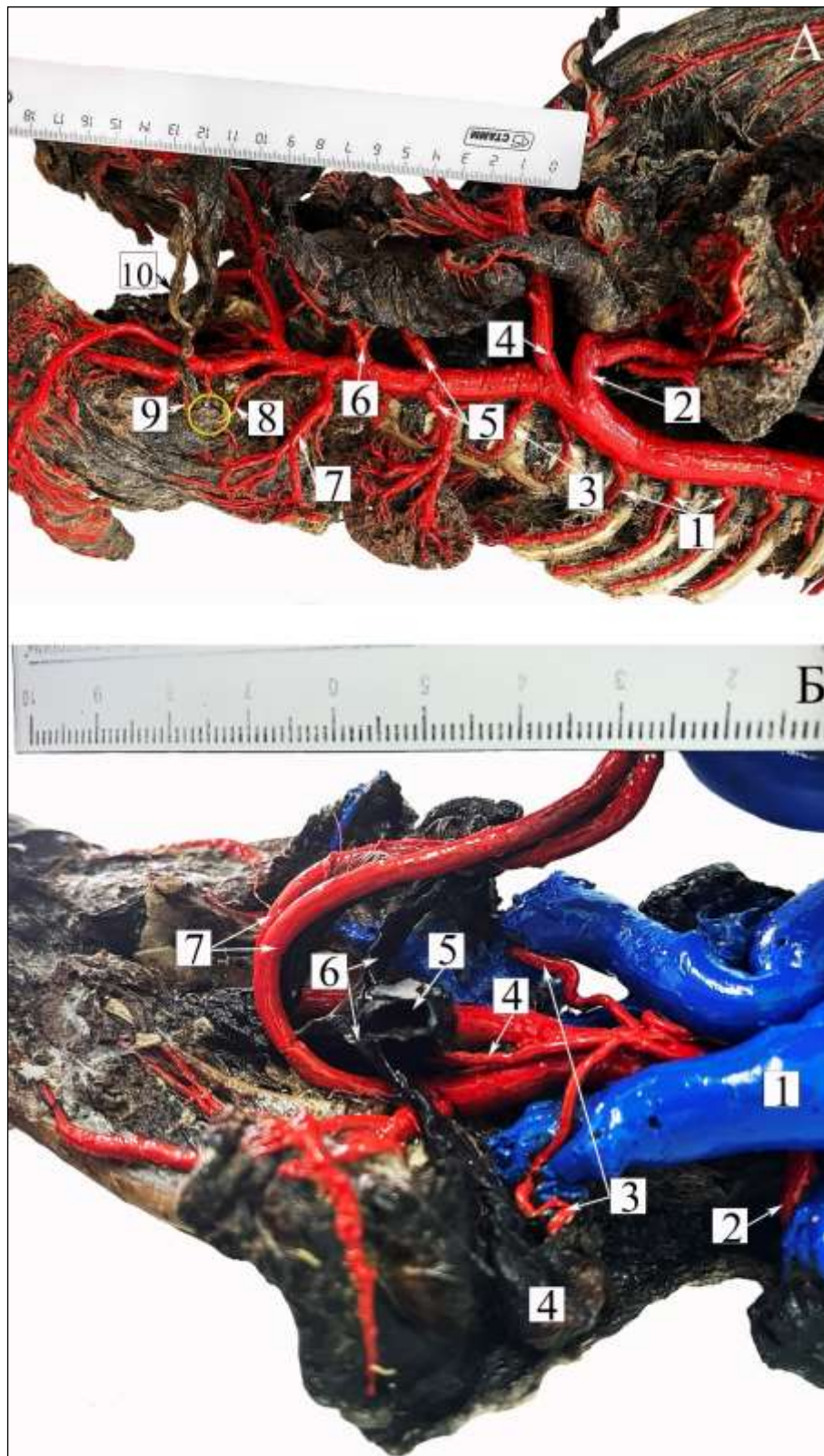


Рисунок 31– Сосуды аорты неполовозрелой (А) и новорожденной (Б) нерпы (инъекция сосудов монтажной пеной). А: 1 – межреберные артерии; 2 – чревная артерия; 3 – краниальная брыжеечная артерия; 4 – краниальная брыжеечная артерия; 5 – почечные артерии; 6 – каудальная брыжеечная артерия; 7 – глубокие окружающие подвздошные артерии; 8 – яичниковая ветвь внутренней семенной артерии; 9 – краниальная маточная артерия; 10 – рог матки; желтым овалом выделен яичник. Б: 1 – левая каудальная полая вена; 2 – почечная артерия; 3 – яичниковые ветви; 4 – яичники; 5 – просвет прямой кишки; 6 – рога матки; 7 – пупочные артерии

Латерально от брюшной аорты у байкальской нерпы отделяются ее парные париетальные ветви – глубокие окружные подвздошные артерии (*a. circumflexa ilium profunda*) (рисунки 29, 31А). Данные сосуды очень мощные и имеют диаметр и длину с правой стороны у новорожденных $1,48 \pm 0,11$ мм, $26,86 \pm 1,97$ мм, у бельков $1,67 \pm 0,11$ мм, $30,24 \pm 1,93$ мм, у сеголеток $3,16 \pm 0,19$ мм, $57,29 \pm 2,67$ мм, у неполовозрелых $3,76 \pm 0,16$ мм, $85,11 \pm 3,20$ мм и у половозрелых нерп $4,76 \pm 0,19$ мм, $127,35 \pm 14,30$ мм соответственно.

Диаметр и длина глубокой окружной подвздошной артерии с левой стороны у новорожденных нерп составляли $1,42 \pm 0,08$ мм, $27,20 \pm 1,60$ мм, у бельков – $1,69 \pm 0,09$ мм, $32,35 \pm 1,69$ мм, у сеголеток – $3,25 \pm 0,04$ мм, $62,03 \pm 3,10$ мм, у неполовозрелых – $3,90 \pm 0,13$ мм, $78,72 \pm 2,59$ мм и у половозрелых – $4,95 \pm 0,24$ мм, $121,93 \pm 14,81$ мм соответственно.

Также были измерены расстояния от глубоких окружных подвздошных до почечных артерий и от глубоких окружных подвздошных до общего ствола наружной и внутренней подвздошных артерий соответствующих сторон. С правой стороны расстояние от глубокой окружной подвздошной артерии до почечной и до общего ствола было у новорожденных $20,93 \pm 3,37$ мм и $13,06 \pm 0,52$ мм, у бельков $24,21 \pm 1,39$ мм и $9,27 \pm 2,61$ мм, у сеголеток $24,29 \pm 1,45$ мм и $13,32 \pm 1,64$ мм, у неполовозрелых $31,79 \pm 1,05$ мм и $13,21 \pm 1,81$ мм и у половозрелых нерп $63,71 \pm 8,82$ мм и $11,60 \pm 3,35$ мм соответственно.

С левой стороны данные расстояния у новорожденных составляли $19,54 \pm 4,27$ мм, $14,61 \pm 2,17$ мм, у бельков – $22,60 \pm 1,30$ мм, $10,27 \pm 2,99$ мм, у сеголеток – $25,15 \pm 3,24$, $15,05 \pm 4,91$ мм, у неполовозрелых – $32,52 \pm 1,56$ мм, $12,66 \pm 1,78$ мм и у половозрелых – $55,51 \pm 5,43$ мм, $13,54 \pm 4,14$ мм. Как видно по указанным данным, исследуемые расстояния варьируют в широких пределах во всех возрастных группах.

Также к париетальным сосудам брюшной аорты байкальской нерпы относятся поясничные артерии (*aa. lumbales*) (рисунок 32), направленные дорсально одним стволом, отходящим от аорты после каждого позвонка (у

нерпы 5 поясничных позвонков). Каждый ствол напротив остистого отростка делится на правую и левую ветви.

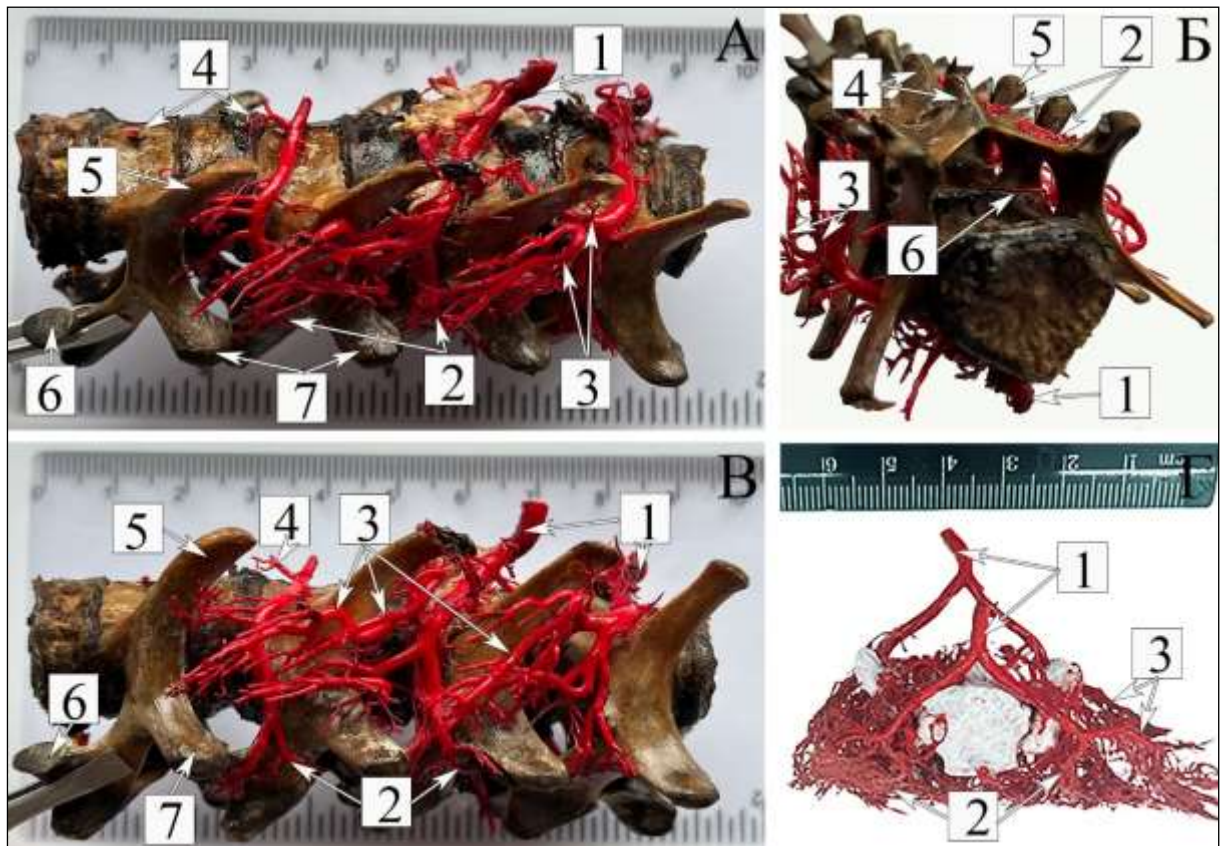


Рисунок 32 – Поясничные артерии и их ветви у неполовозрелой особи (А, Б, В; один позвонок отделен) и сеголетка (Г) байкальской нерпы (ангиоостеотопические препараты). А, В: 1 – поясничные артерии; 2 – дорсальные ветви; 3 – вентральные ветви; 4 – питательные ветви; 5 – поперечные отростки; 6 – каудальные суставные отростки; 7 – краниальные отростки с сосцевидными отростками. Б, В: 1, 2, 3 те же обозначения, что и на А, В; 4 – остистые отростки; 5 – краниальные суставные отростки; 6 – спинномозговые ветви

У большинства животных поясничные артерии отходят парами (Акаевский А.И., 1975; Зеленовский Н.В., Зеленовский К.Н., 2022; Зеленовский Н.В., Щипакин М.В., 2022). Средний диаметр поясничных артерий у новорожденных был $1,13 \pm 0,02$ мм, у бельков $1,67 \pm 0,09$ мм, у сеголеток $2,69 \pm 0,13$ мм, у неполовозрелых $3,05 \pm 0,05$ мм и у половозрелых нерп $3,97 \pm 0,11$ мм.

Среди ветвей поясничных артерий были хорошо выражены дорсальные (*ramus dorsalis*), направляющиеся в разгибатели спины; вентральные,

кровообеспечивающие поясничные мышцы (*ramus ventralis*); спинномозговые (*ramus spinalis*) – в спинной мозг и его оболочки и питательные ветви, входящие в питательные отверстия костной ткани поясничных позвонков.

На рисунке 33 показана схема ветвления магистральных сосудов брюшной аорты у байкальской нерпы.

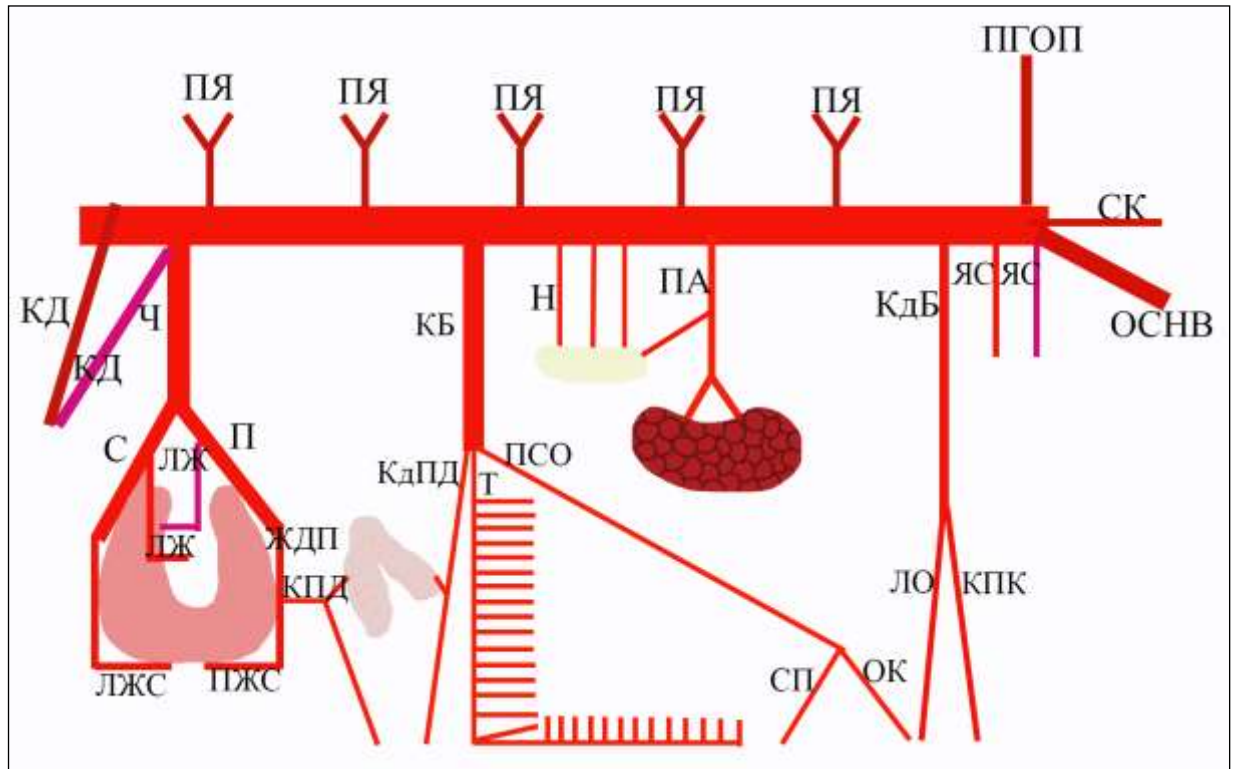


Рисунок 33 – Ветвление артерий брюшной аорты: КД – каудальная диафрагмальная а.; Ч – чревная а.; С – селезеночная а.; П – печеночная а.; ЛЖ – левая желудочная а.; ЛЖС – левая желудочно-сальниковая а.; ПЖС – правая желудочно-сальниковая а.; ЖДП – желудочно-двенадцатиперстная а.; КПД – краниальная поджелудочно-двенадцатиперстная а.; КБ – краниальная брыжеечная а.; КдПД – каудальная поджелудочно-двенадцатиперстная а.; Т – а. тощей кишки; ПСО – подвздошно-слепободочная а.; СП – слепоподвздошная а.; ОК – ободочно-кишечная а.; Н – надпочечниковые а.; П – почечная а.; КдБ – каудальная брыжеечная а.; ЛО – левая ободочная а.; КПК – краниальная прямокишечная а.; ЯС – яичниковые у самки или семенниковые у самца; ПЯ – поясничные а.; ПГОП – первая глубокая окружная подвздошная а.; СК – средняя крестцовая а.; ОСНВ – общий ствол наружных и внутренних подвздошных а. Розовым цветом выделены вариации ветвления сосудов

Дорсально на уровне последнего поясничного позвонка брюшная аорта продолжается как средняя крестцовая артерия (*a. sacralis mediana*) (рисунок 34).

Ее диаметр составлял у новорожденных $1,81 \pm 0,06$ мм, у бельков $1,96 \pm 0,05$ мм, у сеголеток $2,43 \pm 0,08$ мм, у неполовозрелых $2,81 \pm 0,10$ мм и у половозрелых нерп $3,17 \pm 0,08$ мм. От средней крестцовой артерии у байкальской нерпы отделяются три пары крестцовых латеральных артерий (*aa. sacrales laterals*).

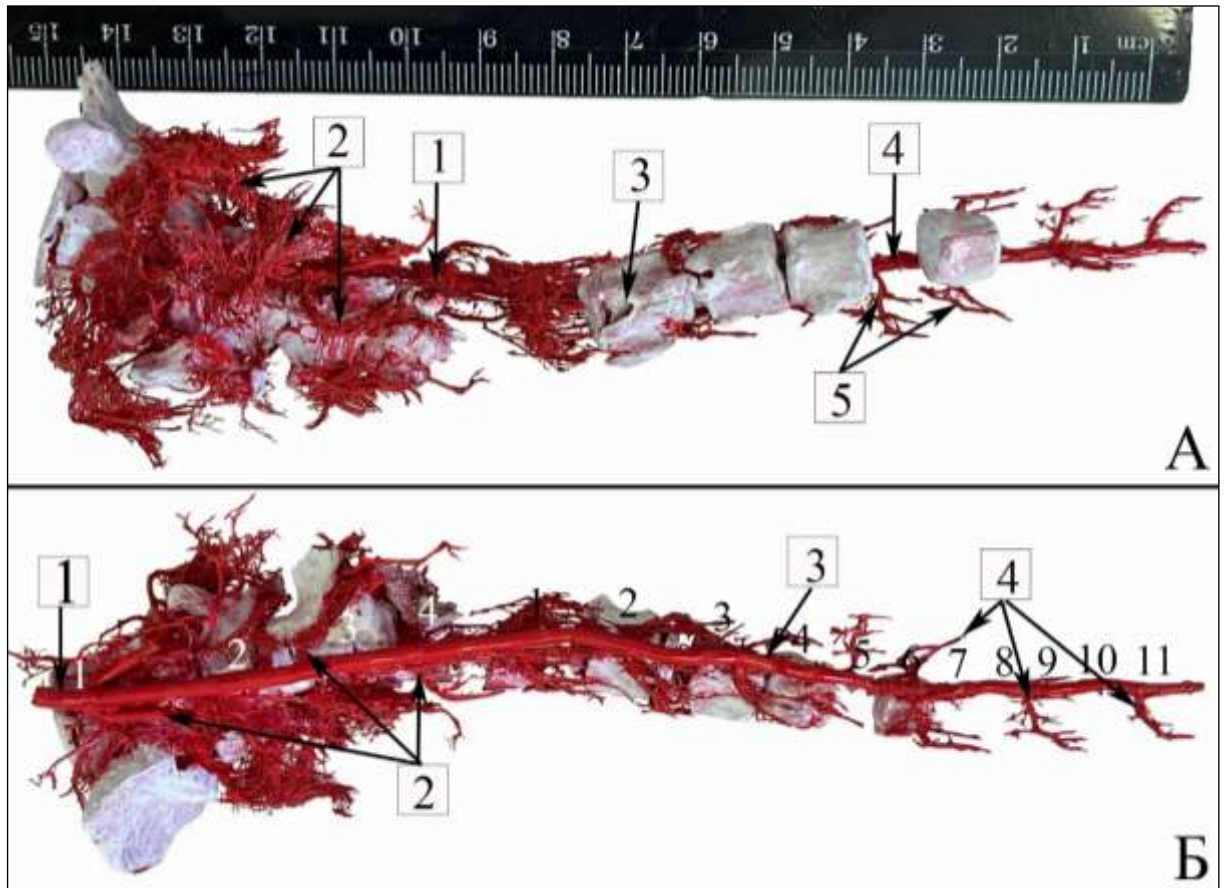


Рисунок 34 – Артерии крестца и хвоста байкальской нерпы (сеголетка) на дорсальной (А) и вентральной поверхности (Б) (ангиоостеотопический препарат, позвонки частично разрушены щелочью). А: 1 – средняя крестцовая артерия; 2 – мышечные и питательные ветви крестцовых латеральных артерий; 3 – дужка хвостового позвонка; 4 – средняя хвостовая артерия; 5 – ветви средней хвостовой артерии. Б: 1 – средняя крестцовая артерия; 2 – крестцовые латеральные артерии; 3 – средняя хвостовая артерия; 4 – ветви средней хвостовой артерии; белые цифры – номера крестцовых позвонков; черные цифры – номера хвостовых позвонков

Наиболее мощная из них краниальная пара, ее ветви простираются до середины четвертого крестцового позвонка или даже до первого хвостового у отдельных особей. Диаметры первой пары крестцовых латеральных артерий

справа и слева были у новорожденных $1,06 \pm 0,03$ мм, $1,09 \pm 0,01$ мм, у бельков $1,13 \pm 0,04$ мм, $1,13 \pm 0,04$ мм, у сеголеток $1,39 \pm 0,05$ мм, $1,37 \pm 0,05$ мм, у неполовозрелых $1,61 \pm 0,05$ мм, $1,58 \pm 0,06$ мм и у половозрелых нерп $1,95 \pm 0,04$ мм, $1,94 \pm 0,05$ мм соответственно.

Две последующие пары латеральных крестцовых артерий тонкие, максимальный диаметр последних у половозрелых особей – $1,02 \pm 0,03$ мм с правой стороны и $0,99 \pm 0,04$ мм с левой стороны. Вторая пара крестцовых латеральных артерий начинается на уровне третьего крестцового позвонка, четвертая – на уровне четвертого. Несмотря на то, что вторая и третья пары крестцовых латеральных артерий тонкие, это компенсируется мощной первой ветвью. Указанные сосуды уходят многочисленными рассыпными ветвями в мышцы и кожу крестца, а также отдают спинномозговые ветви и питательные ветви в костную ткань.

На уровне хвостовых позвонков (у нерпы их может быть 10-12 (Рядинская Н.И. и др., 2020)) средняя крестцовая артерия продолжается как средняя хвостовая артерия (*a. caudalis mediana*) диаметром у новорожденных $1,54 \pm 0,05$ мм, у бельков $1,61 \pm 0,03$ мм, у сеголеток $1,86 \pm 0,06$ мм, у неполовозрелых $2,46 \pm 0,11$ мм и у половозрелых нерп $2,86 \pm 0,06$ мм. Средняя хвостовая артерия отдает 7-9 пар мышечных ветвей в ткани хвоста. Наличие у байкальской нерпы только средней хвостовой артерии мы связываем с тем, что хвост у нее достаточно короткий и сплюснут дорсально и вентрально, и не несет функциональной нагрузки.

В тазовой полости от брюшной аорты вентрально на уровне последнего поясничного позвонка отделяются правый и левый общие стволы для наружной и внутренней подвздошных артерий (рисунки 35, 36).

Как видно из таблицы 4, у бельков отмечалось увеличение длины общих стволов подвздошных артерий справа в 1,52 раза и слева в 1,39 раза, в то время как их диаметр не отличался от новорожденных.

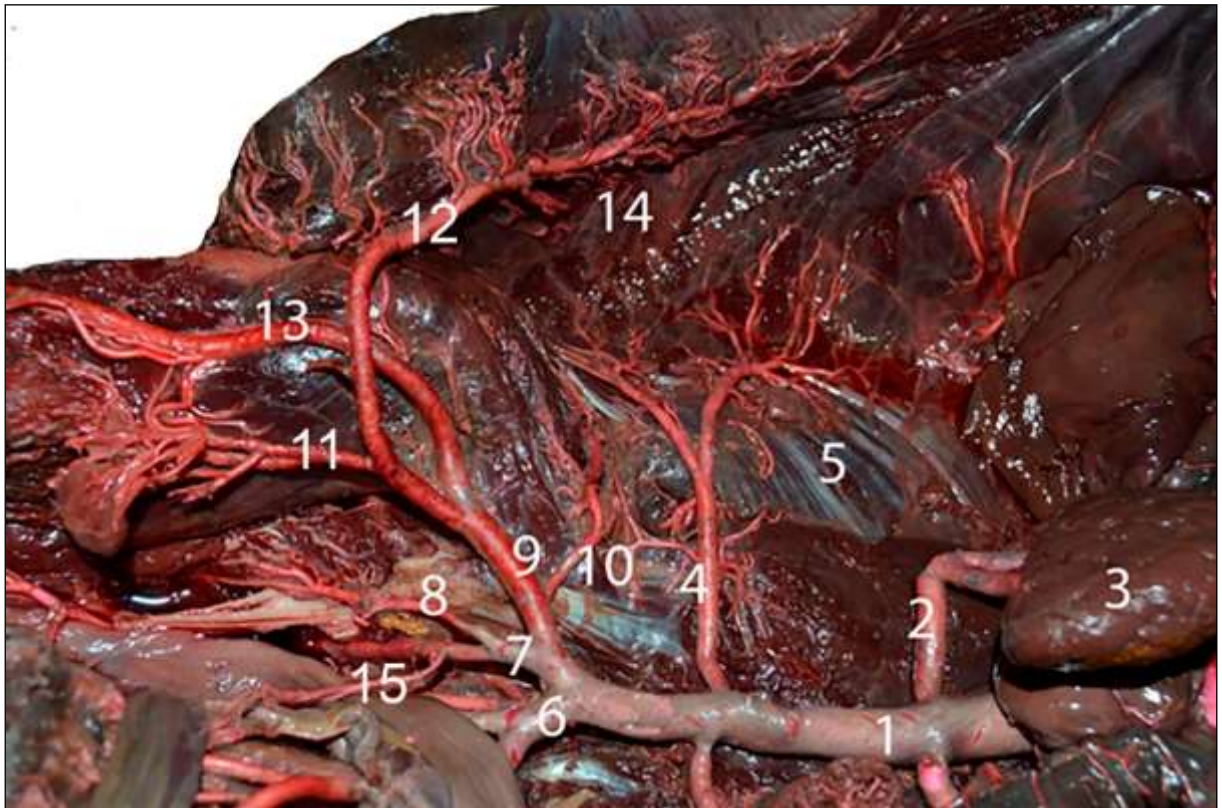


Рисунок 35 – Сосуды брюшной аорты половозрелой особи байкальской нерпы: 1 – брюшная аорта; 2 – правая почечная артерия; 3 – правая почка; 4 – первая глубокая окружная подвздошная артерия, 5 – поперечная брюшная мышца; 6 – общий ствол наружной и внутренней подвздошных артерий; 7 – внутренняя подвздошная артерия; 8 – подвздошно-поясничная артерия; 9 – наружная подвздошная артерия; 10 – мышечная ветвь, формирующая анастомозы с первой глубокой окружной подвздошной артерией; 11 – каудальная бедренная артерия; 12 – вторая глубокая окружная подвздошная артерия; 13 – бедренная артерия; 14 – мышцы брюшных стенок; 15 – правая пузырная артерия

В остальных группах и диаметр и длина указанных сосудов были достоверно выше в сравнении с новорожденными. У сеголеток в сравнении с бельками увеличивался диаметр стволов каждой стороны, в то время как длина не отличалась. У неполовозрелых нерп в сравнении с сеголетками увеличивается диаметр и длина общего ствола внутренних и наружных подвздошных артерий левой стороны, что свидетельствует об асимметрии во время роста органов тазовой полости и мышц в данной группе.

Максимальные значения длины и диаметра общих стволов наружной и внутренней подвздошной артерий отмечались у половозрелых животных в сравнении с остальными группами (таблица 4).

Таблица 4 – Морфометрические показатели общих стволов наружной и внутренней подвздошных артерий байкальской нерпы, $M \pm m$

Возрастные группы	Правая сторона		Левая сторона	
	Диаметр, мм	Длина, мм	Диаметр, мм	Длина, мм
Новорожденные нерпы	$4,49 \pm 0,55$	$9,03 \pm 0,93$	$4,06 \pm 0,65$	$8,76 \pm 0,50$
Бельки	$3,66 \pm 0,12$	$13,72 \pm 0,03^h$	$3,91 \pm 0,33$	$12,17 \pm 0,46^h$
Сеголетки	$6,14 \pm 0,17^{h m}$	$13,15 \pm 0,62^h$	$5,77 \pm 0,10^{h m}$	$11,02 \pm 0,48^h$
Неполовозрелые нерпы	$6,38 \pm 0,23^{h m}$	$13,74 \pm 0,63^h$	$6,32 \pm 0,17^{h m k}$	$13,48 \pm 1,05^{h k}$
Половозрелые нерпы	$8,57 \pm 0,51^{h m k n}$	$24,22 \pm 1,43^{h m k n}$	$8,89 \pm 0,60^{h m k n}$	$23,04 \pm 1,54^{h m k n}$

Примечание: $h - p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с новорожденными нерпами; $m - p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у бельков; $k - p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у сеголеток; $n - p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями неполовозрелых нерп

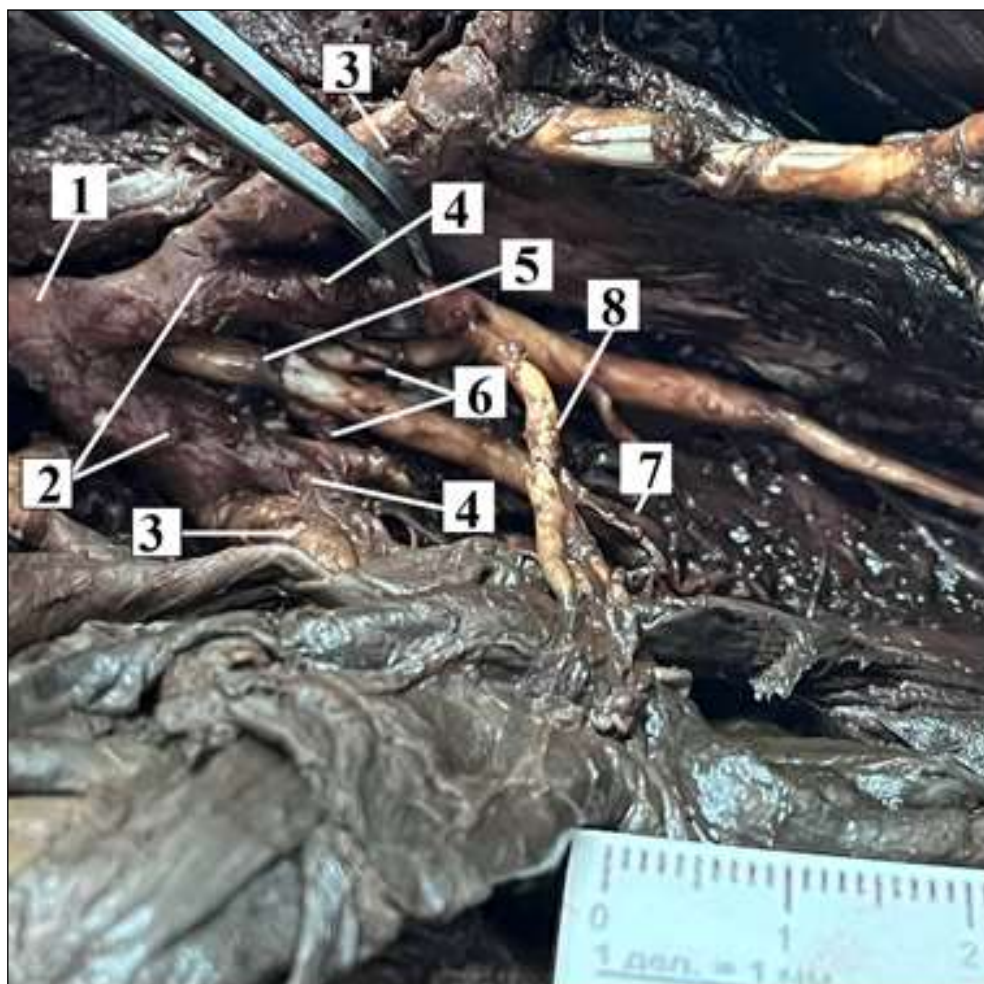


Рисунок 36 – Ветвление брюшной аорты сеголетка байкальской нерпы с инъекцией монтажной пены: 1 – брюшная аорта; 2 – общий ствол наружной и внутренней подвздошных артерий; 3 – наружная подвздошная артерия; 4 – внутренняя подвздошная артерия; 5 – срединная крестцовая артерия; 6 – крестцовые латеральные артерии; 7 – хвостовая артерия; 8 – срамная артерия

При этом морфометрические показатели общих стволов наружных и внутренних подвздошных артерий правой и левой сторон в указанной группе достоверно не отличались.

У северного морского котика внутренняя и наружная подвздошные артерии могут отделяться от аорты как самостоятельно, так и в составе общих коротких стволов (Кузин А.Е., 1999).

Внутренняя подвздошная артерия справа и слева имеет диаметр у новорожденных $2,08 \pm 0,04$ мм и $1,72 \pm 0,05$ мм, у бельков $2,30 \pm 0,05$ мм и $2,61 \pm 0,21$ мм, у сеголеток $3,91 \pm 0,43$ мм и $3,34 \pm 0,09$ мм, у неполовозрелых $3,97 \pm 0,05$ мм и $3,75 \pm 0,05$ мм и у половозрелых нерп $6,21 \pm 0,44$ мм и $5,57 \pm 0,64$ мм соответственно. Внутренняя подвздошная артерия (*a. iliaca interna*) отдает париетальные и висцеральные ветви.

Первой париетальной ветвью внутренней подвздошной артерии является тонкая подвздошно-поясничная артерия, второй – краниальная ягодичная артерия, кровоснабжающая ягодичные мышцы (рисунки 35, 38). У байкальской нерпы краниальная ягодичная артерия может отходить и от средней крестцовой артерии (рисунок 37). У наземных хищников краниальная ягодичная артерия является второй париетальной ветвью внутренней подвздошной артерии (Щипакин М.В. и др., 2018б), случаи ее отхождения от средней крестцовой артерии не обнаружены нами в доступной литературе.

На уровне запертого отверстия внутренняя подвздошная артерия разветвляется на две париетальные (каудальную ягодичную артерию, питающую ягодичную группу разгибателей, частично заднебедренную группу разгибателей и приводящий мускул, и запирательную артерию) и одну висцеральную ветвь – внутреннюю срамную артерию, ветвящуюся в анусе и прямой кишке (рисунки 36, 38). Каудальные ягодичные и запирательные артерии являются парными. Второй висцеральной ветвью являются парные пупочные артерии, отдающие ветви на мочевой пузырь и влагалище у самок, а у самцов на тазовую уретру с предстательной железой.

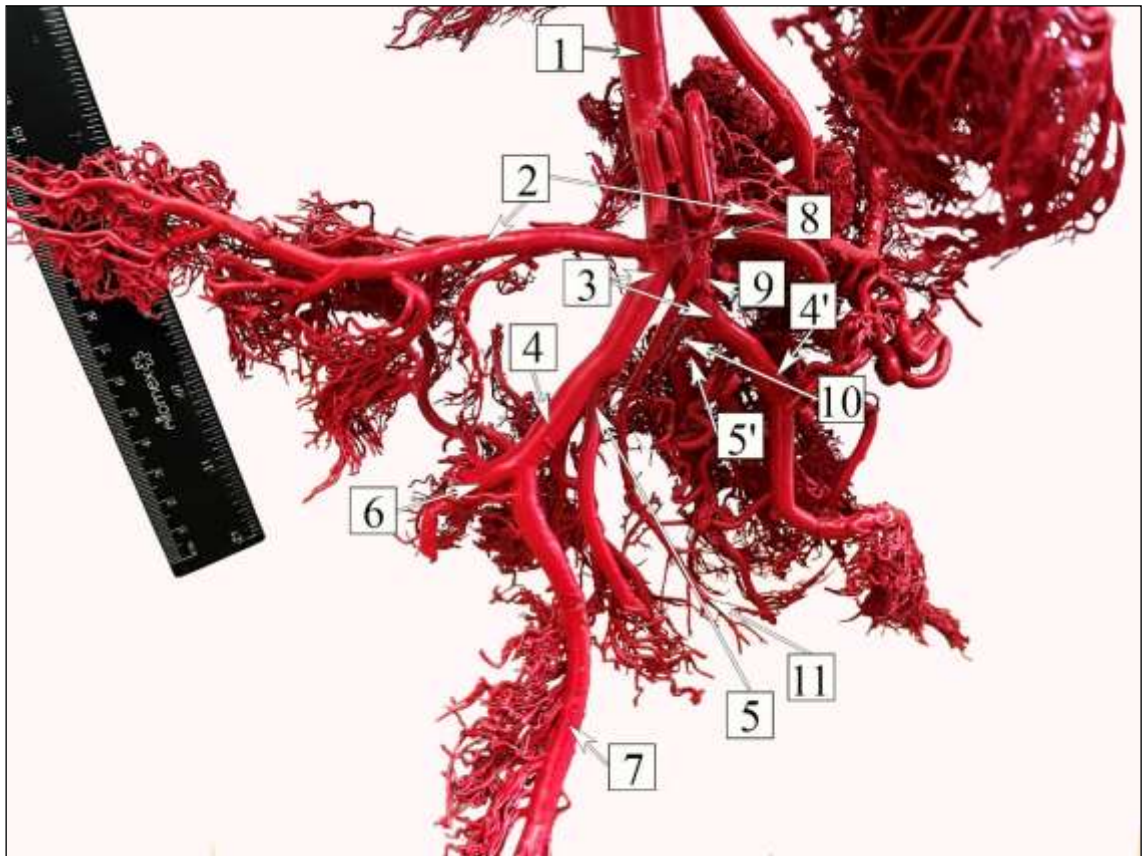


Рисунок 37 – Сосуды брюшной аорты половозрелой нерпы: 1 – брюшная аорта; 2 – глубокие окружные подвздошные артерии; 3 – общие стволы наружной и внутренней окружных глубоких подвздошных; 4, 4' – правая и левая наружные подвздошные артерии; 5, 5' – правая и левая внутренние подвздошные артерии; 6 – каудальная бедренная артерия; 7 – вторая глубокая окружная подвздошная артерия; 8 – средняя крестцовая артерия; 9 – правая латеральная крестцовая артерия; 10 – правая краниальная ягодичная артерия; 11 – средняя хвостовая артерия

Наружная подвздошная артерия (*a. iliaca externa*) отходит от общего ствола на уровне тазобедренного сустава (рисунки 34-37). С правой стороны диаметр наружной подвздошной артерии составлял $2,79 \pm 0,37$ мм, у бельков – $3,68 \pm 0,12$ мм, у сеголеток – $5,09 \pm 0,16$ мм, у неполовозрелых – $5,10 \pm 0,13$ мм и у половозрелых нерп – $7,42 \pm 0,40$ мм. Левая наружная подвздошная артерия имела диаметр у новорожденных $2,78 \pm 0,37$ мм, у бельков – $3,71 \pm 0,11$ мм, у сеголеток – $4,62 \pm 0,15$ мм, у неполовозрелых – $5,22 \pm 0,09$ мм и у половозрелых животных – $7,40 \pm 0,53$ мм.

По литературным данным у настоящих тюленей диаметр наружной подвздошной артерии больше, чем внутренней подвздошной артерии (Кузин А.Е., 2015). У байкальской нерпы нами отмечена такая же закономерность.

Ветвление правой и левой наружных подвздошных артерий будут рассмотрены ниже при описании сосудов тазовых конечностей байкальской нерпы.

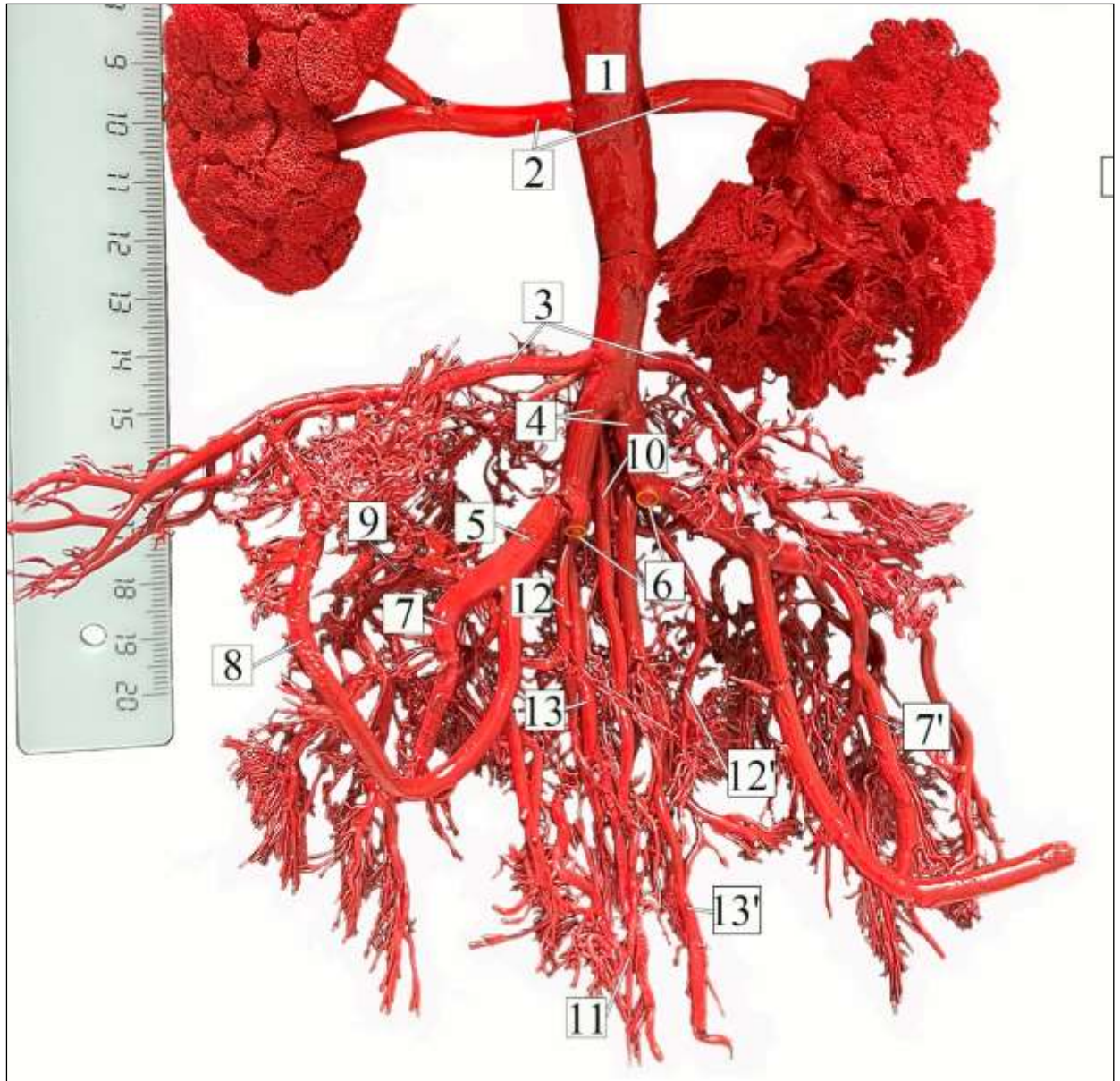


Рисунок 38 – Ветвление брюшной аорты неполовозрелой нерпы: 1 – брюшная аорта; 2 – почечные артерии; 3 – первые глубокие окружные подвздошные артерии; 4 – общие стволы наружной и внутренней подвздошных артерий правой и левой стороны; 5 – наружная подвздошная артерия; 6 – внутренняя подвздошная артерия (желтые овалы – участки отделения внутренней подвздошной артерии для визуализации ее дорсальных ветвей); 7, 7' – правая и левая бедренные артерии; 8 – вторая глубокая окружная подвздошная артерия; 9 – каудальная бедренная артерия; 10 – средняя крестцовая артерия; 11 – средняя хвостовая артерия; 12, 12' – левая и правая запираательные мышцы, 13, 13' – внутренние срамные артерии

У новорожденных нерп кроме указанных сосудов брюшная аорта вентрально на уровне последнего поясничного или первого крестцового позвонков отдает две пупочные артерии, несущие смешанную артериально-венозную кровь и направляющиеся к пупочному отверстию (рисунок 39). Диаметр правой и левой пупочных артерий составлял в среднем $3,32 \pm 0,58$ мм и $2,92 \pm 0,57$ мм.

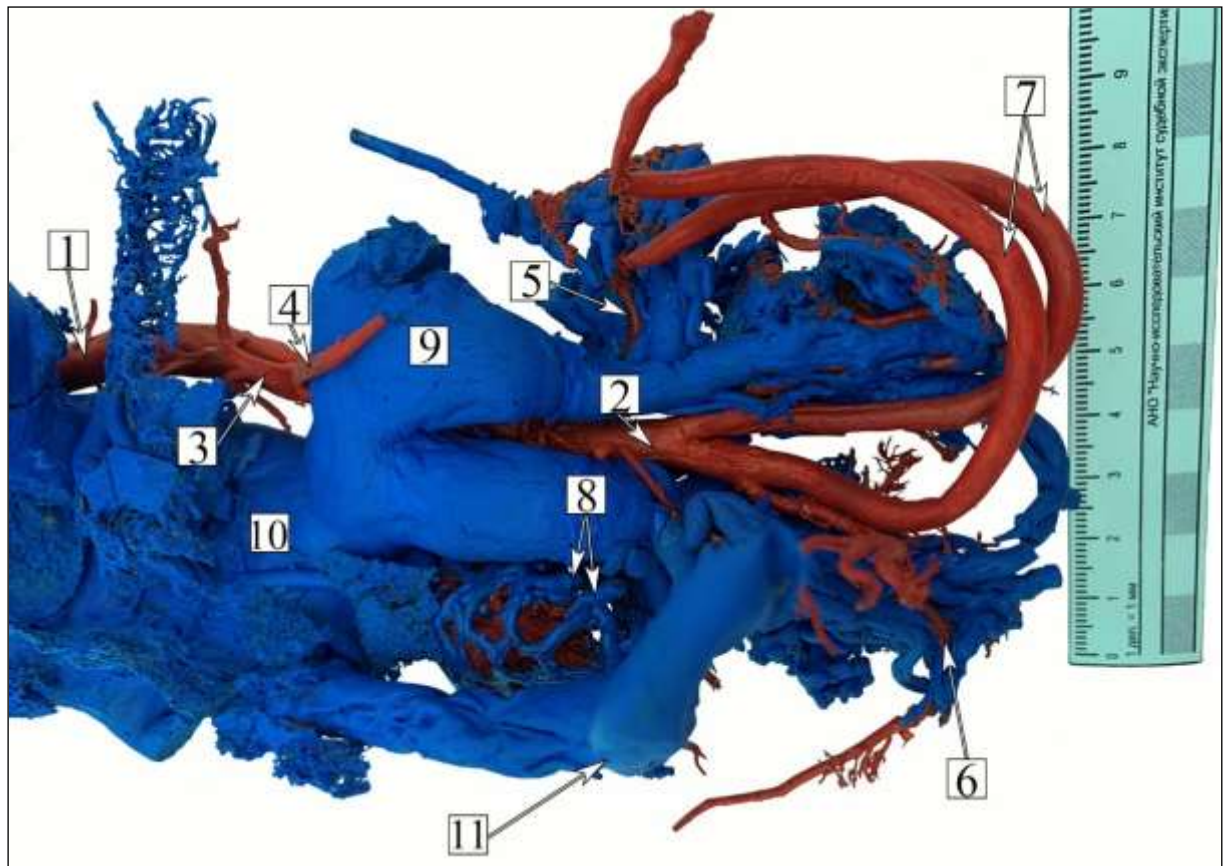


Рисунок 39– Пупочные артерии и вена новорожденной нерпы: 1 – грудная аорта; 2 – брюшная аорта; 3 – чревная артерия; 4 – краниальная брыжеечная артерия; 5 – глубокая окружная подвздошная артерия; 6 – вторая глубокая окружная подвздошная артерия; 7 – пупочные артерии; 8 – почечные вены; 9 – левая каудальная полая вена; 10 – общая каудальная полая вена; 11 – пупочная вена

При исследовании гистологического строения пупочных артерий новорожденных нерп было обнаружено, что последние лежат в слизисто-студенистой ткани пупочного канатика (рисунок 40). Снаружи пупочный канатик покрыт амниотическим эпителием. Слизисто-студенистая ткань содержит ретикулярные волокна, мезенхимные клетки и множество капилляров. В ткани пупочного канатика новорожденных нерп также были

обнаружены пупочная вена с открытым просветом и вторая пупочная вена, которая уже закрыта. Стенка пупочных артерий складчатая. Их интима представлена плоским эндотелием. Внутренняя часть меди образована гладкими миоцитами лежащими продольно. Между гладкими миоцитами лежат рыхло расположенные коллагеновые волокна и единичные фибробласты.

В средней части меди пучки гладких миоцитов лежат в основном циркулярно и чередуются с прослойками рыхлой соединительной ткани. В наружной части циркулярные пучки гладких миоцитов чередуются с продольными, при чем они также окружены рыхлой волокнистой соединительной тканью.

В адвентиции пупочных артерий лежат тонкие пучки коллагеновых волокон (которые расположены даже реже, чем в пупочном канатике), клетки мезенхимы и сосуды. Такое строение стенки артерий позволяет им закрываться в последующие периоды, у новорожденных нерп артерии еще открыты, однако мы уже отмечаем складчатость и выраженное сужение их просвета.

Гистологическое исследование аорты проводилось в следующих ее участках: в основании аорты (d_2); в ампулообразном расширении (луковице) аорты (d_3); в аорте перед отхождением левой сонной артерии (d_6); в начальном участке грудной аорты после отхождения левой подключичной артерии на уровне 2-3 грудных позвонков (у новорожденных, бельков и сеголеток) или на уровне 4-5 грудных позвонков (у неполовозрелых и половозрелых нерп) (d_{10}) (рисунок 6), брюшной аорты на уровне почечных артерий.

Дуга аорты байкальской нерпы, как восходящая, так и нисходящая ее части, имеет гистологические особенности характерные для сосудов эластического типа. Брюшная аорта нерпы имеет признаки сосуда мышечно-эластического типа. В стенке аорты хорошо выражены три слоя: интима, медиа и адвентиция.

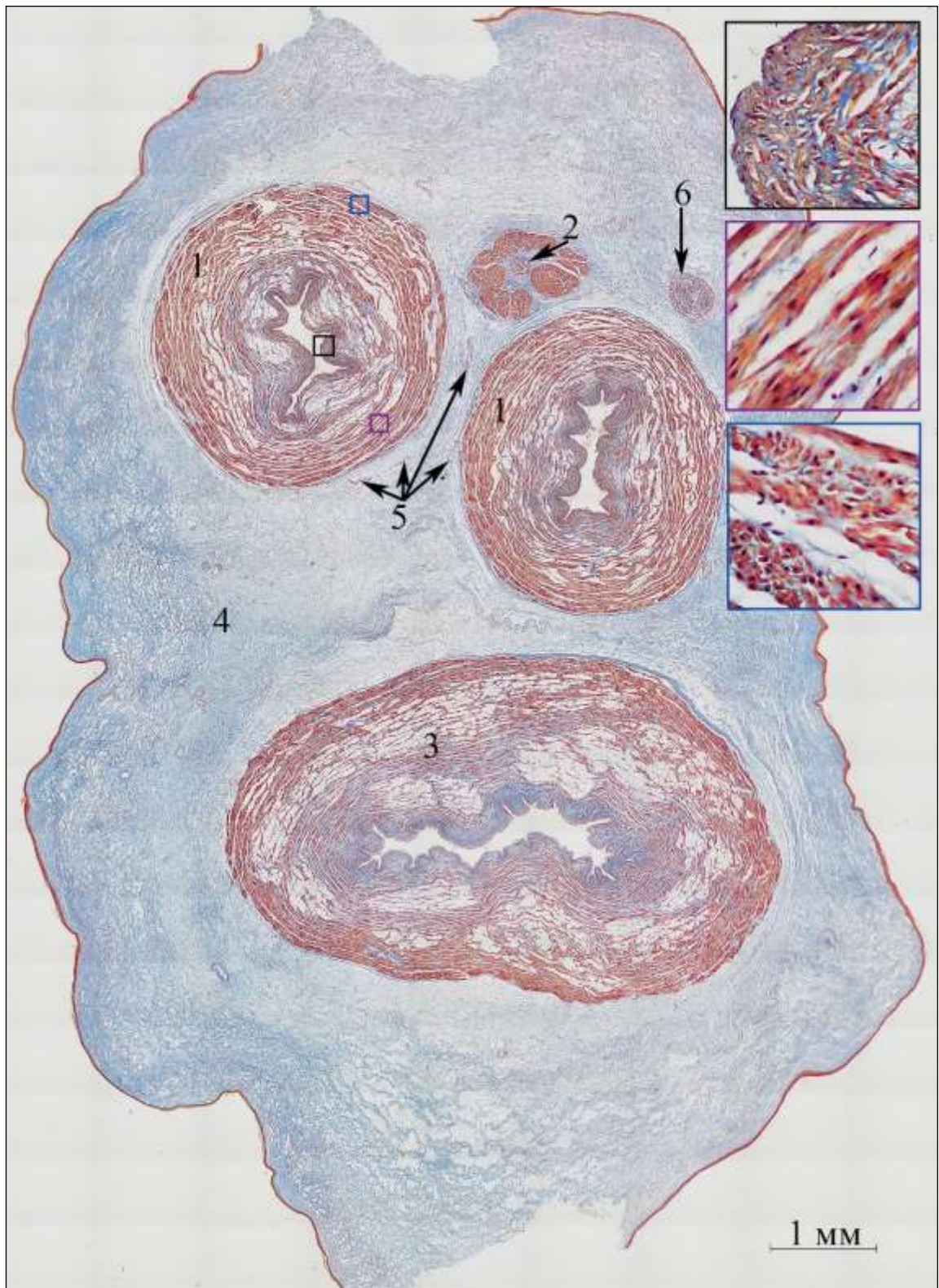


Рисунок 40 – Микроструктура сосудов пупочного канатика новорожденной байкальской нерпы: 1 – пупочные артерии; 2 – остаток аллантоиса; 3 – пупочная вена; 4 – слизисто-студенистая ткань пупочного канатика; 5 – микрососуды; 6 – запустевшая вена. Во вставках увеличенные участки среза, верхний – интима и часть меди; средний – средняя часть меди; нижний – внешняя часть меди

У новорожденных нерп толщина стенки аорты была одинакова в ее основании, в ампулообразном расширении и в месте отхождения от нее левой сонной артерии (таблица 5). Снижение толщины стенки аорты в 1,43 раза отмечалось в начале грудной аорты, а затем в 2,04 раза в брюшной аорте на уровне отхождения почечных артерий в сравнении с основанием аорты. Важно отметить, что в большей степени это связано с изменением толщины средней оболочки аорты новорожденных.

В остальных возрастных группах, включая бельков, наибольшая толщина стенки отмечалась в основании и луковице аорты, затем перед отхождением левой сонной артерии она достоверно снижалась. В то же время у бельков далее толщина стенки аорты достоверно не изменялась, а у сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп минимальная толщина стенки аорты отмечалась в начальной части грудной аорты. При этом толщина стенки аорты в указанном участке сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп достоверно не отличалась от толщины стенки грудной аорты, расположенной перед диафрагмой, и от брюшной аорты.

Стенка основания и ампулообразного расширения аорты у новорожденных нерп, бельков и сеголеток достоверно не отличалась по толщине. В то же время она увеличилась у неполовозрелых нерп в 1,46 раза, а у половозрелых в 1,75 раза в сравнении с сеголетками.

У бельков толщина стенки грудной аорты до вхождения ее в диафрагму меньше, чем у новорожденных животных.

У сеголеток толщина стенки аорты перед отхождением левой сонной артерии, а также грудной аорты в ее начале и конце также были ниже в сравнении с новорожденными нерпами. При сравнении толщины стенки у сеголеток с бельками было обнаружено, что она достоверно не отличается в указанных группах в большинстве исследуемых участков аорты. Однако в участке до отхождения левой сонной артерии и в начальной части грудной аорты толщина стенки сосуда выше у бельков, в сравнении с сеголетками.

У неполовозрелых нерп увеличивается толщина стенки аорты по сравнению с новорожденными, бельками и сеголетками в таких ее участках как основание, луковица и перед отхождением левой сонной артерии, в сравнении с новорожденными, бельками и сеголетками. В то же время стенка грудной аорты в обоих измеренных участках у неполовозрелых нерп была тоньше, чем у новорожденных нерп. Стенка брюшной аорты у нерп данной группы была толще, чем у сеголеток, хотя и не отличалась достоверно от таковой у новорожденных и бельков.

У половозрелых нерп толщина стенки основания, луковицы аорты и брюшной аорты была максимальной в сравнении с остальными возрастными группами. Толщина стенки аорты перед отхождением левой сонной артерии и грудной аорты, как в ее начале, так и перед диафрагмой у половозрелых нерп и новорожденных нерп достоверно не отличается. Толщина стенки исследуемых участков аорты у половозрелых нерп выше, чем у бельков, за исключением начала грудной аорты. При этом толщина стенки аорты у половозрелых нерп достоверно выше в сравнении с соответствующими участками аорты сеголеток. Стенка аорты у половозрелых нерп толще в сравнении с неполовозрелыми нерпами во всех участках, кроме аорты перед отхождением левой сонной артерии и грудной аорты перед диафрагмой, в данных участках толщина стенки аорты в указанных группах достоверно не отличалась.

Как говорилось выше, у водных и полуводных животных были отмечены три основных физиологических реакции на ныряние: апноэ (задержка дыхания), брадикардия, периферическая вазоконстрикция и гиперперфузия периферических тканей (Irving L. et al., 1935; Scholander P.F., 1940; Joyse W., Wang T., 2020). Снижение частоты сердечных сокращений при погружении необходимо компенсировать таким образом, чтобы жизненно важные органы не испытывали недостаток питательных веществ и кислорода, кроме того, после выныривания и восстановления дыхания следующей проблемой является реперфузия миокарда и других тканей.

Важной анатомической особенностью, которая позволяет избежать последствий погружения является луковица аорты. Во всех исследуемых возрастных группах байкальской нерпы (за исключением новорожденных нерп) толщина стенки основания и луковицы аорты в сравнении с остальными участками дуги являлась максимальной. Мы связываем данную особенность со способностью нерп указанных возрастов к длительному погружению. Подтверждает данный факт и значительное увеличение толщины стенки в указанных участках с возрастом исследуемых животных.

Отношение толщины стенки исследуемых участков аорты к стенке основания аорты у новорожденных нерп представлено соотношением 1,1 (луковица аорты): 1,0 (аорта перед отхождением левой сонной артерии): 0,7 (начало грудной аорты): 0,7 (грудная аорта перед диафрагмой): 0,5 (брюшная аорта на уровне почечных артерий); у бельков – 1,4: 1,0: 0,8: 0,5: 0,6; у сеголеток – 1,2: 0,9: 0,5: 0,5: 0,5; у неполовозрелых нерп – 1,2: 1,0: 0,4: 0,4: 0,4, а у половозрелых зверей 1,2: 0,8: 0,5: 0,4: 0,5. Таким образом, стенка луковицы аорты у новорожденных толще основания аорты всего в 1,1 раза, у сеголеток, неполовозрелых и половозрелых байкальских нерп – в 1,2 раза, а у бельков в 1,4 раза.

В ходе анализа представленных соотношений было выявлено, что у новорожденных стенка аорта сильно изменяется в брюшной аорте, в то время как стенка дуги аорты и грудной аорты уменьшается плавно в сравнении с остальными группами. Мы полагаем, это связано с тем, что в данном возрасте нерпы не совершают регулярных погружений (только в крайнем случае) и сосудистая система еще не адаптирована к изменению кровотока при погружении. Кроме того, нерпы в этом возрасте имеют небольшую массу и ОЦК, следовательно, и объем крови, который должна вмещать луковица аорты.

У бельков стенка луковицы аорты относительно ее основания увеличивалась наиболее выражено в сравнении с другими изучаемыми группами. Уменьшение стенки в участке аорты перед отхождением левой

сонной артерии в данной группе также достаточно быстрое, а вот уменьшение толщины стенки грудной и брюшной аорты достаточно плавное и не столь выражено как у животных старшего возраста. В данном возрасте отмечается интенсивный рост нерп, по данным Петрова Е.А. длина тела животных увеличивается на 34%, а вес тела в 5-6 раз (Петров Е.А., 2009). Увеличение массы тела бельков влечет за собой и увеличение ОЦК. Кроме того, у бельков происходит перестройка сосудистой системы, связанная с закрытием овального окна, а также Аранциева и Боталлова протоков. Через 1,5-2 недели у животных данного возраста начинается первая линька, продолжающаяся 7-14 дней (Петров Е.А., 2009). Хотя процесс линьки и его регуляция не изучены у байкальской нерпы, у других ластоногих данный процесс является энергозатратным и сложным с точки зрения регуляции (Ling J.K., 2012; Ling J.K., 2018; Walcott S.M. et al., 2020). В связи с чем, логично предположить, что сосудистая система бельков испытывает большую нагрузку, особенно аорта, несущая оксигенированную кровь ко всем клеткам и тканям, видимо, поэтому относительный размер стенки луковицы аорты у бельков являлся максимальным в сравнении с остальными группами.

У половозрелых нерп отмечается более резкое уменьшение стенки аорты перед отхождением левой сонной артерии, в то время как меньшие относительные размеры стенки начального отдела грудной аорты и брюшной аорты отмечались у неполовозрелых нерп.

Интима всех участков аорты состоит из одного слоя эндотелиальных клеток с уплощенными или овальными ядрами и подэндотелиального слоя (рисунки 41, 42).

Таблица 5 – Морфометрические показатели стенки аорты байкальской нерпы в возрастном аспекте, М±m

Показатель	Интима, мкм	Медиа, мкм	Адвентиция, мкм	Стенка аорты, мкм	Количество эластических волокон, ед.	Толщина волокон, мкм
Участки аорты						
1	2	3	4	5	6	7
Новорожденные нерпы						
Основание аорты	4,08±0,46	890,85±12,36	57,88±16,26	949,25±20,64	83,80±1,38	1,43±0,14
Луковица аорты	3,81±0,36	945,01±41,46	113,49±10,80	1061,83±51,28	81,23±5,40	1,52±0,22
Аорта перед отхождением левой сонной артерии	4,89±0,84	896,51±8,13	51,79±10,15	952,38±4,36	55,12±7,74 ^μ	1,60±0,19
Грудная аорта (ее начальная часть)	5,63±0,37 *	601,58±42,06 * ^μ	55,03±12,43	662,23±34,08 * ^μ	69,33±3,90	1,39±0,03
Грудная аорта перед диафрагмой	5,52±0,38 *	598,19±41,14 *	66,49±13,32	670,58±28,64 *	67,80±4,94	1,39±0,03
Брюшная аорта на уровне отхождения почечных артерий	6,18±1,40	344,35±26,28 * ^μ	116,94±13,88	466,45±39,01 * ^μ	24,05±1,71* ^μ	1,65±0,31
Бельки						
Основание аорты	7,76±0,37 ^h	793,02±34,29	98,62±11,20	898,33±35,58	86,53 ±2,12	1,57±0,13
Луковица аорты	13,67±0,94 * ^h	1150,77±52,70 * ^h	74,92±13,96	1238,83±46,83 *	94,40±2,70	1,66±0,04
Аорта перед отхождением левой сонной артерии	13,76±1,28 * ^h	821,32±17,55 ^{μ h}	67,54±8,54	902,96 ±16,45 ^μ	77,83±7,27	2,00±0,09 * ^μ
Грудная аорта (ее начальная часть)	10,57±0,84 * ^h	586,63 ±81,67 ^μ	77,97 ±16,76	677,60±98,54	48,53±4,78 * ^{μ h}	2,06±0,09 * ^h
Грудная аорта перед диафрагмой	11,09±0,66 * ^h	393,91±31,40 * ^h	84,68±5,17	489,40±29,42 * ^h	35,33±3,65 * ^{μ h}	1,73±0,22
Брюшная аорта на уровне отхождения почечных артерий	13,73±1,32 * ^h	416,16±65,39 *	89,52±6,66	519,68±68,64 *	32,80±5,63 *	1,52±0,20

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7
Сеголетки						
Основание аорты	11,67±0,71 ^{h m}	742,28±30,60 ^h	108,64±16,94	863,05±36,35	76,59±3,22	1,88±0,08 ^h
Луковица аорты	11,94±1,31 ^h	956,17±40,92* ^m	108,21±16,29	1077,20±45,88*	94,70±3,71*	1,90±0,05 ^{h m}
Аорта перед отхождением левой сонной артерии	9,82±1,37	645,33±25,69 ^{μ h m}	85,76±11,35	739,89±34,08* ^{μ h m}	61,42±3,80 * ^{μ m}	1,86±0,05
Грудная аорта (ее начальная часть)	11,35±1,47	357,75±22,58* ^{μ h m}	77,35±9,95	447,76±29,55 * ^{μ h m}	43,89±1,33* ^{μ h}	1,80±0,14
Грудная аорта перед диафрагмой	19,25±1,51 * ^{μ h m}	297,85±23,22* ^{h m}	89,36±9,97	405,56±25,62 * ^h	33,41±2,50* ^{μ h}	1,82±0,10 ^h
Брюшная аорта на уровне отхождения почечных артерий	13,70±2,79	307,33±16,94 * ^m	96,87±10,08	417,11±19,62*	26,05±1,19* ^μ	1,39±0,05* ^μ
Неполовозрелые нерпы						
Основание аорты	16,44±2,09 ^{h m κ}	1078,03±67,50 ^{m κ}	172,29±17,30 ^{h m κ}	1261,34±72,91 ^{h m κ}	102,78±5,15 ^κ	2,45±0,10 ^{h m κ}
Луковица аорты	14,03±0,75 ^h	1407,29±71,29 * ^{h κ}	148,21±16,93 ^m	1576,42±77,38 * ^{h m κ}	173,23±8,05 * ^{h m κ}	2,16±0,06* ^{h m κ}
Аорта перед отхождением левой сонной артерии	12,42±1,15 ^h	1128,62±40,73 ^{μ h m κ}	111,76±5,66* ^{h m}	1252,75±43,02 ^{μ h m κ}	100,99±5,83 ^{h m μ κ}	2,33±0,06 ^{h m κ}
Грудная аорта (ее начальная часть)	11,69±2,12	442,49±12,71 * ^{μ h m κ}	80,98±5,71* ^μ	531,28±16,92 * ^{μ h m κ}	63,80±4,49* ^{μ κ}	1,83±0,13* ^μ
Грудная аорта перед диафрагмой	22,54±1,79 * ^{μ h m}	416,14±15,82 * ^{h κ}	152,21±7,71 ^{μ h m κ}	562,77±16,84 * ^{h m κ}	46,68±2,60* ^{μ h m κ}	2,35±0,11 ^{μ h m κ}
Брюшная аорта на уровне отхождения почечных артерий	14,49±2,86 ^μ	390,95±25,92* ^κ	138,00±11,07 ^{m κ}	539,75±29,23 * ^κ	35,70±2,27 * ^{μ h κ}	1,55±0,05* ^{μ κ}

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7
Половозрелые нерпы						
Основание аорты	15,55±1,72 ^{h m}	1318,27±70,32 ^{h m κ}	196,09±28,31 ^{h κ}	1536,21±88,05 ^{h m κ n}	115,86±7,21 ^{h m κ}	2,14±0,05 ^{h m κ n}
Луковица аорты	15,03±1,20 ^h	1627,60±82,38 ^{* h m κ}	246,35±28,81 ^{h m κ n}	1893,17±94,06 ^{* h m κ n}	117,74±8,42 ^{h κ n}	2,38±0,12 ^{h m κ}
Аорта перед отхождением левой сонной артерии	14,07±0,81 ^{h κ}	1021,53±69,81 ^{* μ κ}	177,36±12,86 ^{μ h m κ n}	1210,94±66,96 ^{* m κ}	69,10±4,20 ^{* μ n}	2,03±0,06 ^{h κ n}
Грудная аорта (ее начальная часть)	14,95±1,13 ^{h m}	606,92±36,46 ^{* μ κ n}	143,12±19,36 ^{h κ n}	760,44±39,19 ^{* κ n}	60,60±1,77 ^{* h m κ}	1,97±0,11 ^h
Грудная аорта перед диафрагмой	30,47±4,79 ^{* μ h m κ}	481,43±17,73 ^{* μ h m κ n}	101,66±6,42 ^{* h n}	601,14±19,78 ^{* m κ}	40,83±1,26 ^{* μ h κ}	1,76±0,10 ⁿ
Брюшная аорта на уровне отхождения почечных артерий	12,18±1,12 ^{μ h}	630,12±42,57 ^{* μ h m κ n}	124,20±12,55 [*]	766,77±33,66 ^{* h m κ n}	37,38±2,40 ^{* h κ}	1,66±0,14

Примечание: * – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с основанием аорты; ^μ – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с предшествующим участком аорты; ^h – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями аорты у новорожденных нерп; ^m – достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями аорты у бельков; ^κ – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями аорты у сеголеток; ⁿ – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями аорты у неполовозрелых нерп.

Минимальная толщина интимы всех изучаемых участков аорты была выявлена у новорожденных нерп, у бельков толщина интимы аорты увеличивается в сравнении с новорожденными (таблица 6). У сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп интима основания аорты и грудной аорты перед диафрагмой была достоверно толще в сравнении с новорожденными нерпами и бельками. Интима луковицы аорты сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп также была больше, чем у новорожденных нерп. У неполовозрелых и половозрелых нерп больше была интима и в аорте перед отхождением левой сонной артерии в сравнении с новорожденными. Также толщина интимы начальной части грудной аорты у половозрелых нерп была больше в сравнении с новорожденными и бельками, а интимы брюшной аорты данной группы в сравнении с новорожденными.

Интима таких участков аорты, как ее основание, максимальное расширение, перед отхождением левой сонной артерии, после ответвления левой подключичной артерии, а также брюшной аорты, достоверно не отличалась у сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп.

В этих же группах, наибольшая толщина интимы отмечалась в грудной аорте перед диафрагмой.

Толщина эндотелия различных участков аорты колебалась от $1,20 \pm 0,11$ до $2,36 \pm 0,07$ мкм у изучаемых возрастных групп (таблица 6). У новорожденных и бельков достоверных отличий толщины эндотелия между разными участками аорты не было обнаружено.

Максимальное значение толщины эндотелия $2,36 \pm 0,07$ мкм отмечалось у неполовозрелых нерп в луковице аорты. У половозрелых нерп наибольшую толщину $2,25 \pm 0,09$ мкм имел эндотелий дуги аорты перед отхождением левой сонной артерии. Также в данной группе толщина эндотелия восходящей части дуги аорты была больше в сравнении с новорожденными нерпами.

Таблица 6 – Толщина эндотелия и подэндотелиального слоя интимы аорты байкальской нерпы в возрастном аспекте, $M \pm m$

Участок аорты	Основание аорты	Луковица аорты	Дуга аорты перед отхождением левой сонной артерии	Грудная аорты после отхождения левой подключичной артерии	Грудная аорта перед диафрагмой	Брюшная аорта
Показатели, мкм						
Новорожденные нерпы						
Эндотелий	1,20±0,11	1,50±0,34	1,53±0,15	1,67±0,12	1,67±0,11	1,50±0,17
Подэндотелиал. слой	2,93±0,40	2,29±0,31	3,30±0,74	3,93±0,29	3,85±0,30	4,65±1,44
Бельки						
Эндотелий	2,22±0,19 ^h	2,04±0,27	2,24±0,20 ^h	1,97±0,09	1,87±0,11	1,78±0,23
Подэндотелиал. слой	5,57±0,40 ^h	11,63±0,70 ^{μh}	11,54±1,35 ^h	8,56±0,95 ^h	9,21±0,59 ^h	11,95±1,45 ^h
Сеголетки						
Эндотелий	1,69±0,09 ^{hm}	1,87±0,09	1,74±0,09 ^m	1,65±0,08 ^m	1,79±0,14	1,68±0,14
Подэндотелиал. слой	9,98±0,72 ^{hm}	10,07±1,28 ^h	8,08±1,33	9,70±1,46	17,45±1,53 * ^{μhm}	12,02±2,77
Неполовозрелые нерпы						
Эндотелий	2,00±0,04 ^{hk}	2,36±0,07 * ^{hk}	1,96±0,16 ^μ	1,71±0,05 * ^m	2,09±0,05 ^{μh}	1,88±0,05 ^{μh}
Подэндотелиал. слой	14,44±2,08 ^{hm}	11,67±0,68 ^h	10,46±1,02 ^h	9,98±2,09	20,45±1,77 * ^{μhm}	12,60±2,82 ^μ
Половозрелые нерпы						
Эндотелий	2,16±0,10 ^{hk}	1,97±0,07 ^{hn}	2,25±0,09 ^{μhk}	2,16±0,34	1,91±0,11	1,67±0,09 *
Подэндотелиал. слой	13,39±1,64 ^{hm}	13,06±1,16 ^h	11,83±0,77 ^{hk}	12,79±0,98 ^{hm}	28,57±4,73 * ^{μhmκ}	10,51±1,06 ^{μh}

Примечание: * – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с основанием аорты; μ – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с предшествующим участком аорты; h – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у новорожденных нерп; m – достоверность различий по сравнению с показателями у бельков; κ – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у сеголеток; n – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у неполовозрелых нерп.

У бельков толщина подэндотелиального слоя увеличивается в луковице аорты и не изменяется в последующих участках аорты. Подэндотелиальный слой у сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп имел наибольшую толщину в участке грудной аорты перед вхождением в диафрагму, достигая максимального размера у половозрелых нерп – $28,57 \pm 4,73$ мкм. При этом у неполовозрелых и половозрелых нерп толщина подэндотелиального слоя затем достоверно снижается в брюшной аорте, а у сеголеток имеет тенденцию к снижению.

В подэндотелиальном слое обнаружены очень тонкие эластические и коллагеновые волокна, формирующие паутинообразную структуру (рисунки 42, 43, 44, 45, 46). Интима во всех участках дуги аорты отделяется от меди эластичной мембраной. Тем не менее, наиболее выраженная внутренняя эластическая мембрана в брюшной аорте, причем в данном участке она сильно извита (рисунок 46).

Средняя оболочка имеет максимальный размер в стенке основания и луковице аорты у нерп всех возрастных групп, за исключением новорожденных. У новорожденных толщина меди в основании, луковице и аорте перед отхождением левой сонной артерии была одинакова. Размер меди во всех возрастных группах уменьшался в начальной части грудной аорты (таблица 5, рисунок 45). При этом у бельков, сеголеток и неполовозрелых нерп толщина меди далее в грудной и брюшной аорте не изменяется, у половозрелых нерп уменьшается в грудной аорте перед вхождением в диафрагму и затем увеличивается в 1,3 раза в брюшной аорте в сравнении с предыдущим участком. У новорожденных минимальную толщину имела средняя оболочка брюшной аорты, что закономерно, поскольку брюшная аорта новорожденных нерп несет смешанную кровь к пупочным артериям и еще не несет такой функциональной нагрузки как у нерп других возрастов.

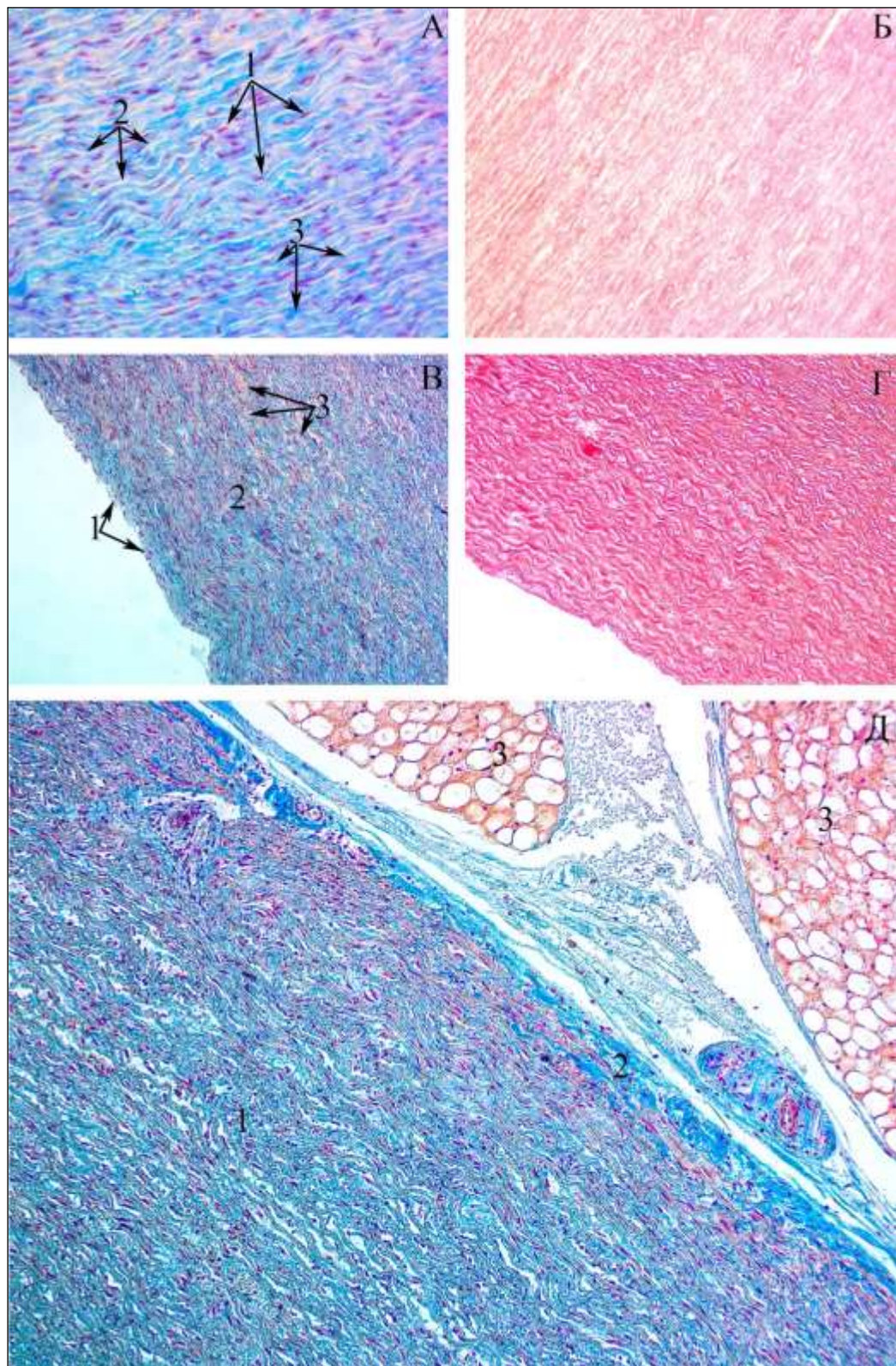


Рисунок 41 – Медия основания аорты у новорожденных (А – окрашивание по Маллори, Б – окраска орсеином эластических волокон) и стенка ампулообразного расширения аорты у белки (В, Д – окрашивание по Маллори, Г – окраска орсеином эластических волокон), ув. ок. $\times 10$, об. $\times 100$.

А: 1 – ядра гладкомышечных клеток; 2 – эластические волокна; 3 – коллагеновые волокна. В: 1 – интима; 2 – медия; 3 – сосуды сосудов. Д: 1 – медия; 2 – адвентиция; 3 – островки васкуляризованной жировой ткани

Медия всех участков аорты у новорожденных достаточно мощная, у бельков в сравнении с новорожденными происходит увеличение средней оболочки в ампулообразном расширении аорты, и уменьшение в аорте перед отхождением левой сонной артерии и грудной аорте перед диафрагмой.

У сеголеток происходит уменьшение толщины медиі исследуемых участков аорты в сравнении с новорожденными и бельками. С одной стороны, у сеголеток значительно возрастает длина аорты и ее диаметр, таким образом при интенсивном росте происходит растяжение и уменьшение толщины медиі и стенки аорты. С другой стороны, обращает внимание, что у новорожденных и бельков эластические волокна прерывистые, располагаются менее плотно, кроме того, коллагеновые волокна также более рыхлые (рисунок 41). Важно также, что и гладкомышечные клетки лежат отдельно, не формируя слои, как в пластинчатых единицах у сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп. Мы полагаем, что у сеголеток происходит уплотнение волокон, зрелые коллагеновые и эластические волокна формируют непрерывные пластинчатые единицы, обладающие большой плотностью и прочностью, при этом уменьшается толщина медиі.

У неполовозрелых нерп увеличивается толщина медиі восходящей части аорты в сравнении с новорожденными и бельками, в то же время средняя оболочка грудной аорты в данной группе напротив меньше. Толщина медиі всех исследованных участков аорты у неполовозрелых и половозрелых нерп достоверно выше в сравнении с сеголетками.

У половозрелых особей средняя оболочка основания и ампулообразного расширения аорты больше в сравнении с новорожденными, бельками, сеголетками, но не отличается от неполовозрелых нерп (таблица 5). В то же время при сравнении толщины медиі дуги аорты у неполовозрелых и половозрелых особей достоверные отличия обнаружены в грудной и брюшной аорте, имеющих больший размер у половозрелых животных.

Соотношение меди и исследуемых участков аорты к средней оболочке основания аорты у новорожденных нерп было 1,1: 1,0: 0,7: 0,7: 0,4, у бельков – 1,5: 1,0: 0,7: 0,5: 0,5, у сеголеток – 1,3: 0,9: 0,5: 0,4: 0,4, у неполовозрелых – 1,3: 1,0: 0,4: 0,4: 0,4, а у половозрелых – 1,2: 0,8: 0,5: 0,4: 0,5. У новорожденных нерп изменение толщины меди аорты в дуге и грудной аорте было достаточно плавным, резкое снижение отмечалось только в брюшной аорте. У половозрелых нерп отмечено меньшее увеличение меди в луковице аорты в сравнении со всеми группами, за исключением новорожденных нерп. В то время как максимальное увеличение толщины средней оболочки отмечалось у бельков. В то же время сужение медиальной оболочки перед отхождением левой сонной артерии напротив более выражено у половозрелых нерп в сравнении с остальными группами.

Медия исследованных участков дуги и грудной аорты у новорожденных нерп и бельков характеризуется менее плотно расположенными в ней эластическими и коллагеновыми волокнами, а эластические волокна прерывистые. Важно также, что в указанных участках меди гладкомышечные клетки располагаются по отдельности.

В то же время медия основания аорты у сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп сформирована плотно расположенными, циркулярными эластическими волокнами, которые чередуются также с непрерывно расположенными гладкомышечными клетками и лежащими между ними коллагеновыми волокнами. Последние ориентированы аналогично эластическим волокнам. Такой комплекс эластических волокон, гладких мышц и коллагеновых волокон носит название пластинчатых единиц (рисунок 42).

В ампулообразном расширении дуги пластинчатые единицы чередуются с продольно ориентированными эластическими волокнами (рисунок 43). Циркулярные эластические волокна пластинчатых единиц имеют плавный волнообразный изгиб, как в основании, так и в расширенном участке аорты.

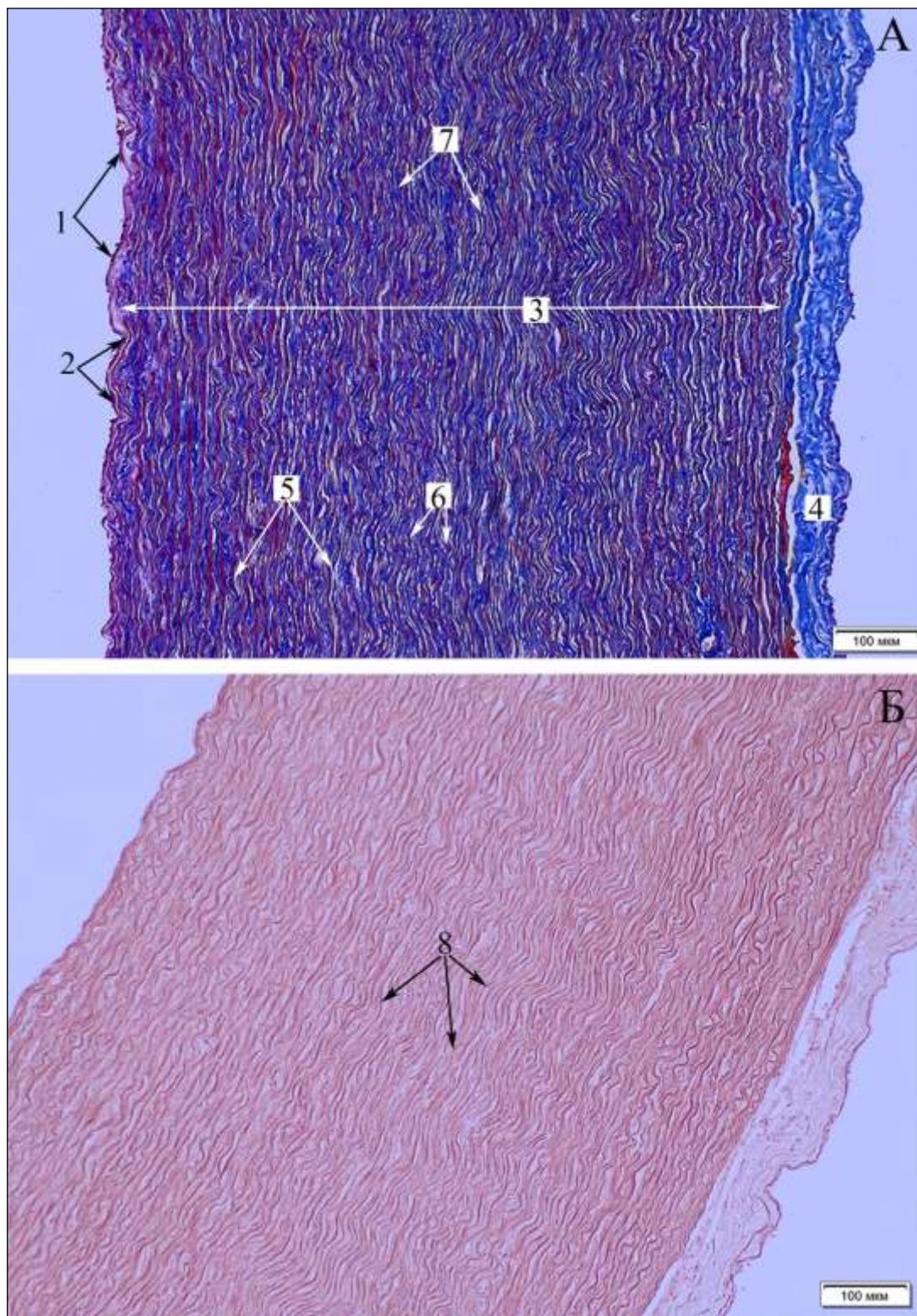


Рисунок 42 – Микроструктура основания аорты байкальской нерпы (самец, возраст 4⁺ года): А – окрашивание по Маллори: 1 – эндотелий интимы; 2 – подэндотелиальный слой интимы; 3 – медиа; 4 – адвентиция; 5 – эластические волокна (розовые); 6 – гладкие миоциты; 7 – коллагеновые волокна (синие). Б – окраска орсеином: 8 – эластические волокна

Количество эластических мембран значительно возрастает в луковице аорты у сеголеток на 23,6% и у неполовозрелых животных на 68,5% в

сравнении с ее основанием, в то время как у новорожденных, бельков и половозрелых байкальских нерп не обнаружена достоверная разница между их количеством в указанных участках аорты.

У хохлача в луковице аорты годовалых животных количество эластических волокон составило $23,9 \pm 0,8$, а половозрелых – $32,1 \pm 1,1$ (Drabek С.М., Burns J.M., 2002). У нерпы количество эластических волокон в луковице аорты у неполовозрелых особей больше в 4,3 раза, а у половозрелых – в 3,7 раза, хотя хохлач гораздо крупнее по массе и достаточно глубоко ныряет. Мы полагаем, что у хохлача эластические волокна могли быть толще, чем у нерпы.

Толщина эластических волокон не изменялась в основании и ампулообразном расширении аорты у новорожденных, бельков и половозрелых нерп (таблица 5). В то же время у неполовозрелых нерп и сеголеток отмечалось увеличение толщины волокон в ампулообразном расширении. В то же время максимальные значения толщины эластических мембран были отмечены у неполовозрелых животных в корне аорты ($2,45 \pm 0,12$ мкм), у половозрелых животных – в ампулообразном расширении ($2,38 \pm 0,12$ мкм).

У бельков увеличение толщины эластических волокон происходило в аорте перед отхождением левой сонной артерии, и затем отмечалась тенденция к снижению их толщины в грудной и брюшной аорте.

Уменьшение толщины волокон в дуге аорты отмечалось у неполовозрелых байкальских нерп в луковице аорты ($2,16 \pm 0,06$ мкм) и далее толщина волокон остается неизменной до отхождения левой сонной артерии.

Таким образом, у исследуемых животных более плотное расположение пластинчатых единиц отмечено в основании и луковице аорты – участках дуги, подвергающихся наибольшему давлению. Такое расположение эластических и коллагеновых волокон, а также гладких миоцитов в пластинчатых единицах обеспечивает высокую эластичность и прочность стенки аорты.

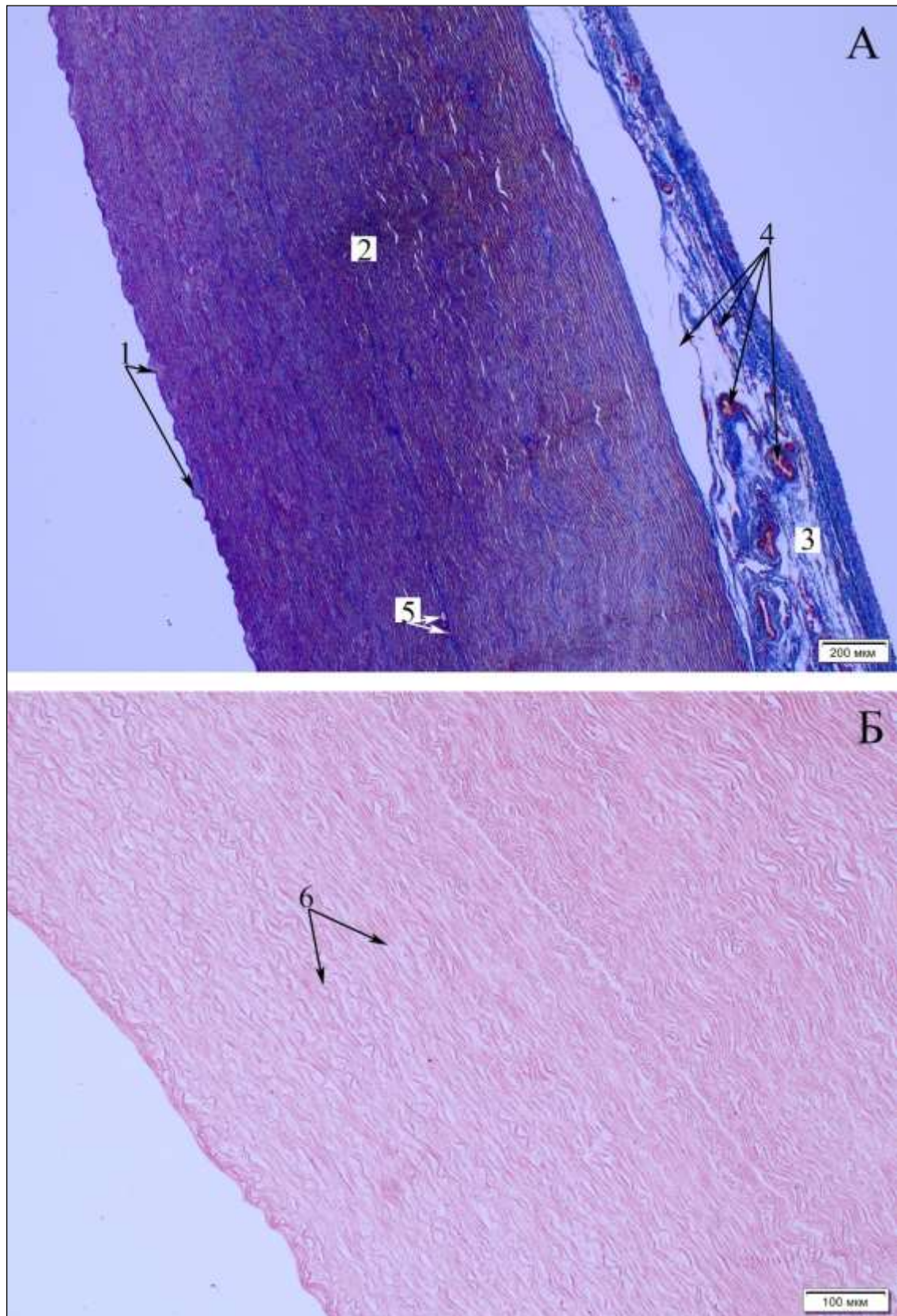


Рисунок 43 – Микроструктура ампулообразного расширения аорты байкальской нерпы (самец, возраст 4⁺ года): А – окрашивание по Маллори: 1 – интима; 2 – медиа; 3 – адвентиция; 4 – сосуды адвентиции (тонкостенные вены и артерии); 5 – сосуды стенки аорты (vasa vasorum). Б – окраска орсеином (интима и часть медики): 6 – эластические волокна

Согласно Blix A.S. с соавторами (2016) луковица аорты обеспечивает «эффект резервуара» (нем. Windkessel effekt) и сохраняет ударный объем при каждом сокращении сердца, не позволяя чрезмерно увеличивать систолическое давление (Blix A.S. et al., 2016). Данный факт объясняет, почему именно стенка корня и луковицы аорты у байкальской нерпы больше во всех возрастных группах, а также содержит плотно расположенные пластинчатые комплексы на протяжении всей меди и в отличие от других участков дуги.

В аорте перед отхождением левой сонной артерии во внутренней части меди (примерно в одной третьей ее части) эластические мембраны становятся более тонкими, прерывистыми, пластинчатые единицы более плотно расположены в участках, прилегающих к адвентиции сосуда (рисунок 44). Количество эластических мембран стенки аорты перед отхождением левой сонной артерии достоверно ниже в сравнении с луковицей аорты во всех возрастных группах, за исключением бельков, в данной группе оно остается неизменным. У сеголеток и половозрелых животных оно было ниже и в сравнении с ее основанием. У бельков средняя толщина эластических волокон в описанном участке увеличивалась в сравнении с предыдущими, в остальных группах не отличалась от таковых в участках восходящей аорты.

Тонкостенные капилляры, доходящие практически до внутренней части меди, были обнаружены практически на всем протяжении дуги аорты, за исключением ее нисходящей части (грудной аорты) и брюшной аорты. Аналогичные сосуды в меди были описаны у обыкновенного тюленя и тюленя Уэдделла (Smodlaka H. et al., 2010; Rhode E.A. et al., 1986). При исследовании дуги аорты хохлача для лучшей визуализации микрососудов (*vasa vasorum interna*) стенка восходящей дуги аорты промывалась сульфатом бария под обычным для нее артериальным давлением. Оказалось, что данные сосуды начинаются в просвете аорты, а заканчиваются в адвентициальной оболочке аорты, присоединяясь к сосудам обычного артериального дерева.

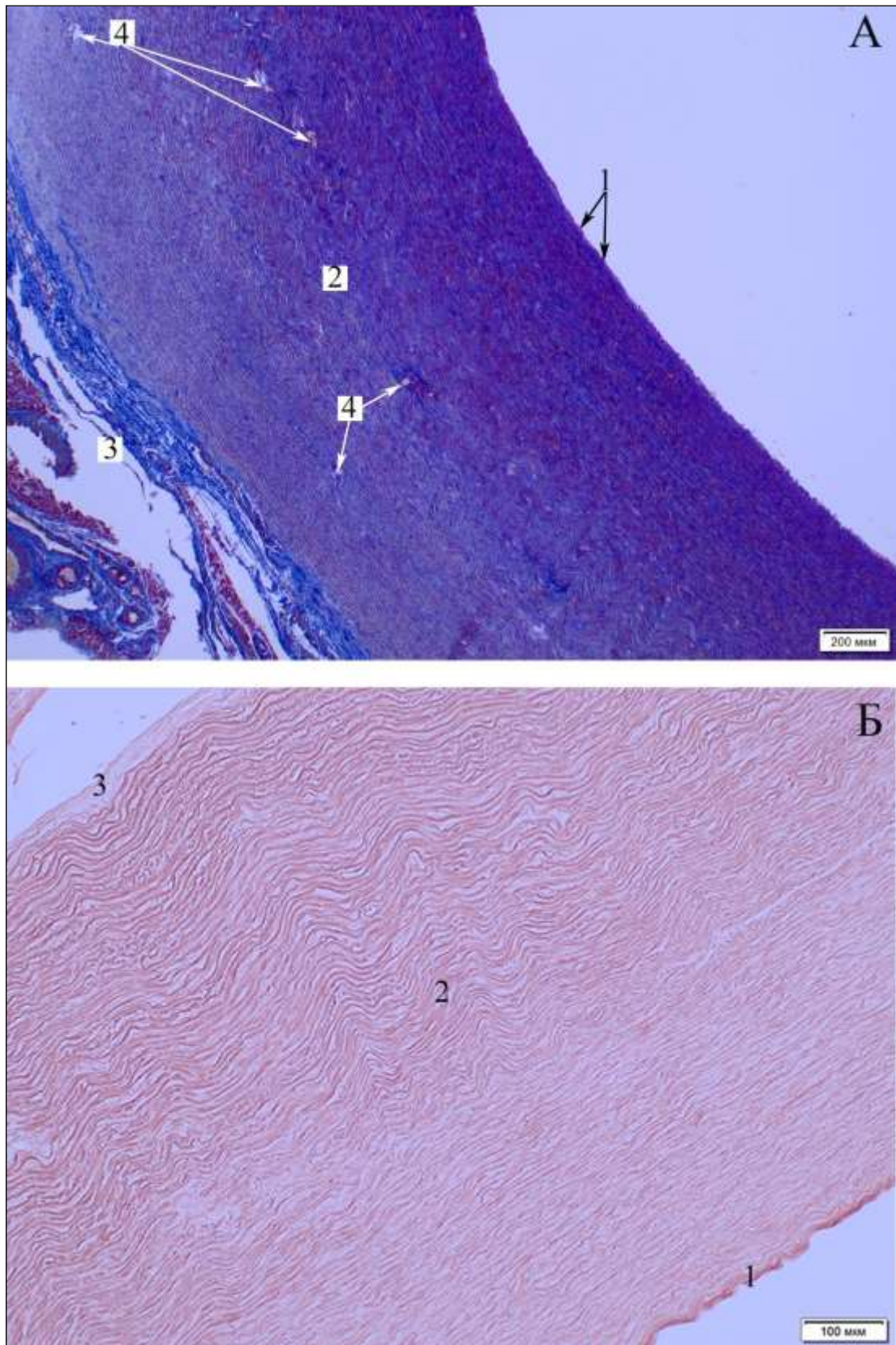


Рисунок 44 – Гистологическая структура аорты перед отхождением левой сонной артерии байкальской нерпы (самец, возраст 4⁺ года): А – окрашивание по Маллори: 1 – интима; 2 – медиа; 3 – адвентиция; 4 – сосуды адвентиции (тонкостенные вены и артерии); 5 – сосуды стенки аорты (vasa vasorum). Б – окраска орсеином (интима и часть медики): 6 – эластические волокна

Сосуды имеют разный диаметр, и их стенка в основном представлена только эндотелием. По мнению авторов несмотря на то, что поток крови через сосудистую сеть *vasa vasorum interna* может быть довольно небольшим, он может иметь решающее значение, обеспечивая необходимое питание и участвуя в поддержании целостности стенки аорты (Blix A.S. et al., 2016). Мы полагаем, что при расширении аорты данные сосуды увеличиваются в диаметре, способствуя, таким образом, снижению давления на стенку аорты, а также обеспечивая более эффективное кровоснабжение в стенке сосуда.

Как указано выше, толщина медиі грудной аорты значительно уменьшается в сравнении с участками восходящей части аорты, при этом наименьшую величину она имеет у сеголеток – $357,75 \pm 22,58$ мкм, наибольшую у половозрелых байкальских нерп – $606,92 \pm 36,46$ мкм.

Резкое уменьшение толщины грудной аорты (практически в два раза, в сравнении с основанием аорты) байкальской нерпы и увеличение в ее стенке количества гладких миоцитов, также играет важную роль в адаптации к нырянию. Мы полагаем, что благодаря сужению и увеличению количества гладкомышечных клеток во внутренней части медиі нисходящей аорты, кровенаполнение магистральных сосудов, питающих голову, шею, а также передние конечности (ласты) нерпы будет сохранено в любых условиях.

В средней оболочке грудной аорты эластические волокна ориентированы циркулярно, при этом в части прилегающей к интимае, эластические волокна тонкие, в то время как слои гладкомышечных клеток напротив увеличиваются (рисунок 45). Эластические волокна сильно извитые, формируют окончатые мембраны. Пластинчатые единицы характерные для других участков дуги располагаются только в наружной части медиі.

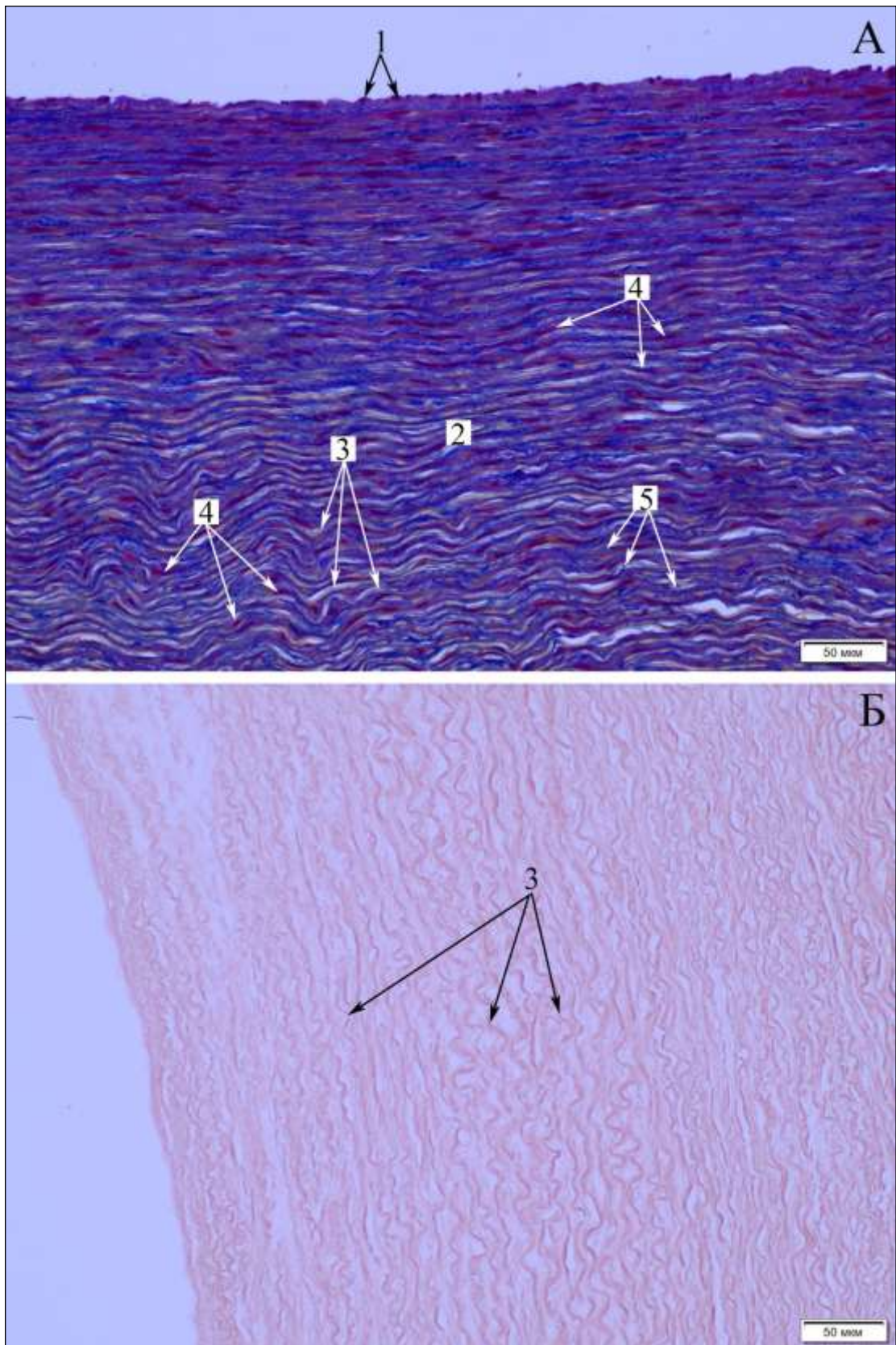


Рисунок 45 – Интима и медиа грудной аорты байкальской нерпы (самка, 6 лет). А – окрашивание по Маллори: 1 – интима; 2 – медиа; 3 – эластические волокна (светло-розовые); 4 – ядра гладких миоцитов (фиолетовые); 5 – коллагеновые волокна – синие. Б – окрашенные орсеином эластические волокна (3) интимы и части медиа

Количество эластических волокон уменьшается в начальной части грудной аорты, а затем и в ее участке перед диафрагмой у бельков, сеголеток и неполовозрелых особей, у половозрелых животных количество волокон уменьшается только в грудной аорте перед диафрагмой. Количество эластических волокон в луковице аорты байкальской нерпы было выше в сравнении с основанием только у неполовозрелых животных и сеголеток. Также мы обнаружили, что толщина эластических волокон в корне и перед отхождением левой сонной артерии от аорты была больше у неполовозрелых животных, чем у новорожденных, бельков, сеголеток и половозрелых нерп.

Исследования физиологии ныряния байкальской нерпы свидетельствуют о том, что длительное погружение является очень энергозатратным, что предполагает возможность существования у нерп метаболической депрессии в условиях резко повышенного гликолиза. Нерпы чаще совершают короткие, не длительные погружения, чем продолжительные и глубоководные (Баранов Е.А. и др., 1997; Shoshenko K.A. et al., 1997). Кроме того, исследователи отмечают, что больше приспособлены к глубоким и длительным погружениям половозрелые животные (Weise M.J., Costa D.P., 2007). Мы предполагаем, что хотя неполовозрелые нерпы и приобрели способность к длительному погружению и являются более опытными ныряльщиками, чем новорожденные нерпы, бельки и сеголетки. Однако гормональная регуляция сосудистого тонуса при погружении у них еще не совершенна, что связано с половым созреванием в том числе. И такая адаптивная особенность как более толстые и многочисленные эластические волокна в восходящей аорте, позволяет ей эффективнее реализовывать эффект Виндкесселя при погружении. Важно отметить, что хотя нервная регуляция погружения изучена подробно, влияние вазоактивных гормонов на тонус и расширение сосудов до сих пор практически не исследовано. В доступной нам литературе была обнаружена только одна работа, посвященная исследованию уровней вазоактивных веществ (ангиотензина II, вазопрессина и предсердного натрийуретического

пептида) у спящих детенышей северного морского слона и тюленя Уэдделла во время обычного дыхания (эупноэ) и во время апноэ. Апноэ у детенышей во время сна сопровождалось брадикардией, повышением уровня вазодилататора – натрийуретического пептида и снижением уровней вазоконстрикторов – вазопрессина и ангиотензина II (Zenteno-Savin T., Castellini M.A., 1998). Авторы отмечают, что факторы, оказывающие влияние на кардиореспираторную функцию, могут изменяться в процессе онтогенеза, что подтверждает наше предположение. С другой стороны, большая толщина эластических волокон в луковице аорты неполовозрелых животных, может быть связана с меньшей толщиной стенки у данной возрастной группы в сравнении с половозрелыми нерпами и является компенсаторным механизмом, позволяющим аорте выдерживать давление.

Во внутренней части медиі брюшной аорты байкальской нерпы гладкие миоциты лежат более плотно и формируют непрерывные циркулярные слои (рисунок 46). Слои гладкомышечных клеток сильно варьируют даже в пределах одного среза, от двух до восьми клеток в одном слое, и чередуются с коллагеновыми волокнами. При этом в указанной части средней оболочки эластические мембраны тонкие, извитые, прерывистые и располагаются на значительном расстоянии друг от друга.

В средней части медиі гладкомышечные клетки и извитые эластические пластинки формируют прерывистые слои, между которыми располагаются коллагеновые волокна.

Медия брюшной аорты была одинакова у новорожденных, бельков и неполовозрелых нерп, у сеголеток ее толщина была меньше, чем у бельков. В то же время медиа указанного участка аорты у половозрелых нерп была максимальной в сравнении с остальными возрастными группами. Возможно, у сеголеток толщина медиі была несколько ниже, чем у бельков, из-за интенсивного роста сосуда в длину в связи с активным ростом тела животного.

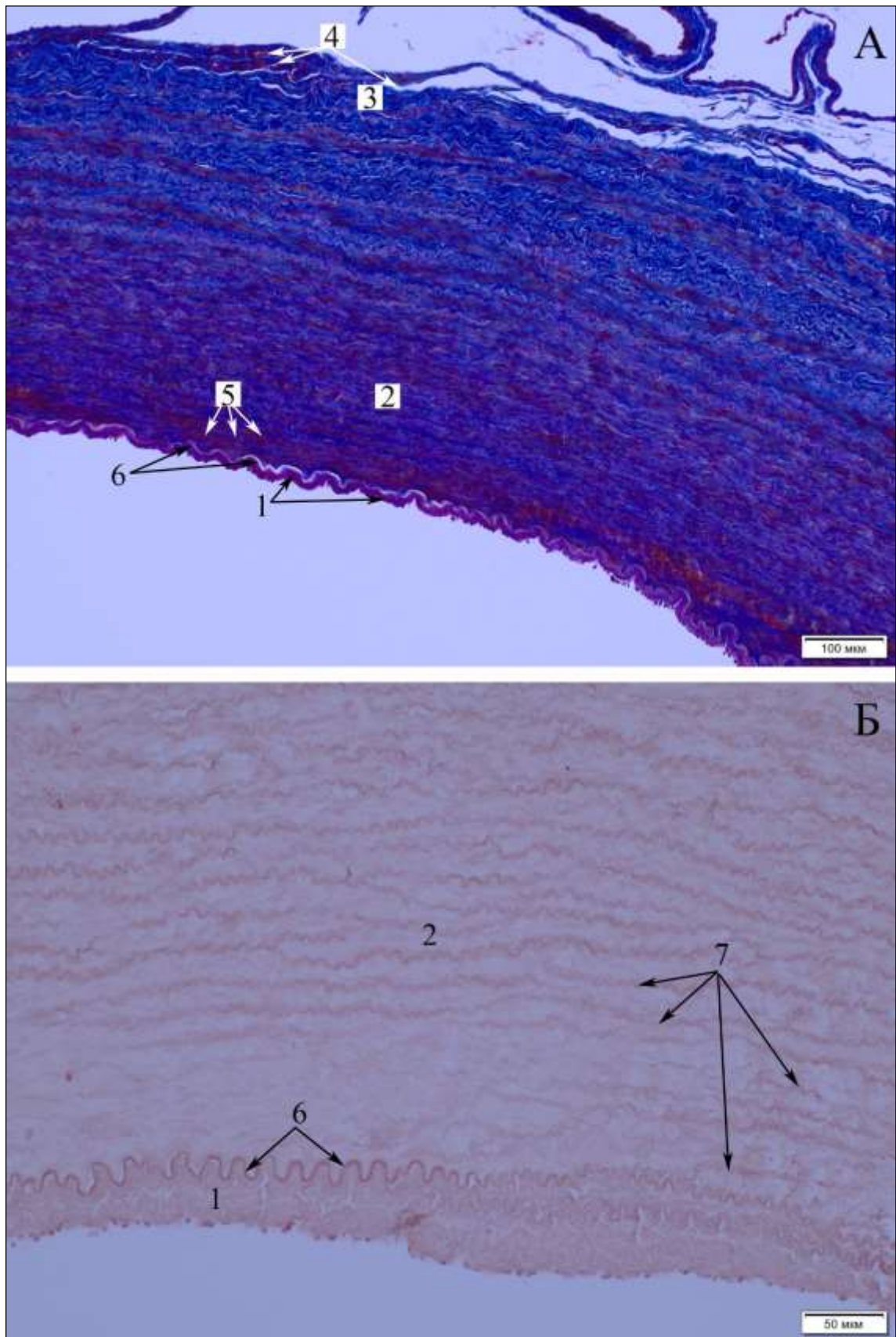


Рисунок 46 – Строение стенки брюшной аорты байкальской нерпы (самка 3⁺).

А – окрашивание по Маллори: 1 – интима; 2 – медиа; 3 – адвентиция; 4 – сосуды; 5 – гладкие миоциты; 6 – внутренняя эластическая мембрана. Б – окрашивание орсеином: 1, 2, 6 – обозначения те же; 7 – эластические волокна

Минимальная толщина эластических волокон отмечалась в брюшной аорте во всех возрастных группах, за исключением новорожденных нерп, которых она не менялась в участках восходящей и нисходящей частях аорты.

Наружная оболочка дуги аорты во всех возрастных группах хорошо васкуляризована, образована рыхлой соединительной тканью, состоящей главным образом из коллагеновых волокон с небольшим количеством тонких эластических волокон и фибробластов.

Начиная с адвентиции луковицы аорты и далее в нисходящей дуге, отмечалось наличие жировых клеток, миелинизированных нервных волокон. У новорожденных и бельков жировая ткань, расположенная в адвентиции сосудов, была обильно васкуляризована (рисунок 41). В адвентициальной ткани рядом с брюшной аортой у животных всех возрастов лежали нервный узел почечного сплетения и гемолимфатический узел, через который протекает не только лимфа, но и кровь (рисунок 47).

У новорожденных нерп, бельков и сеголеток адвентиция аорты имеет меньший размер в сравнении с неполовозрелыми и половозрелыми нерпами, кроме того, у них не выявлены значимые различия в исследуемых участках дуги. У неполовозрелых нерп наружная оболочка основания дуги аорты достоверно толще, чем у сеголеток. Адвентиция имеет максимальную толщину в основании аорты, уменьшаясь перед отхождением левой сонной артерии и достигая минимального значения в нисходящей аорте. У половозрелых особей адвентиция имеет большую толщину по сравнению с сеголетками и неполовозрелыми особями, максимальная толщина обнаружена в луковице аорты – $246,35 \pm 28,81$ мкм, уменьшаясь в размере к грудной аорте. В онтогенезе толщина адвентиции была максимальной у половозрелых животных, что вероятно, связано с увеличением размера тела и сосудов животных.

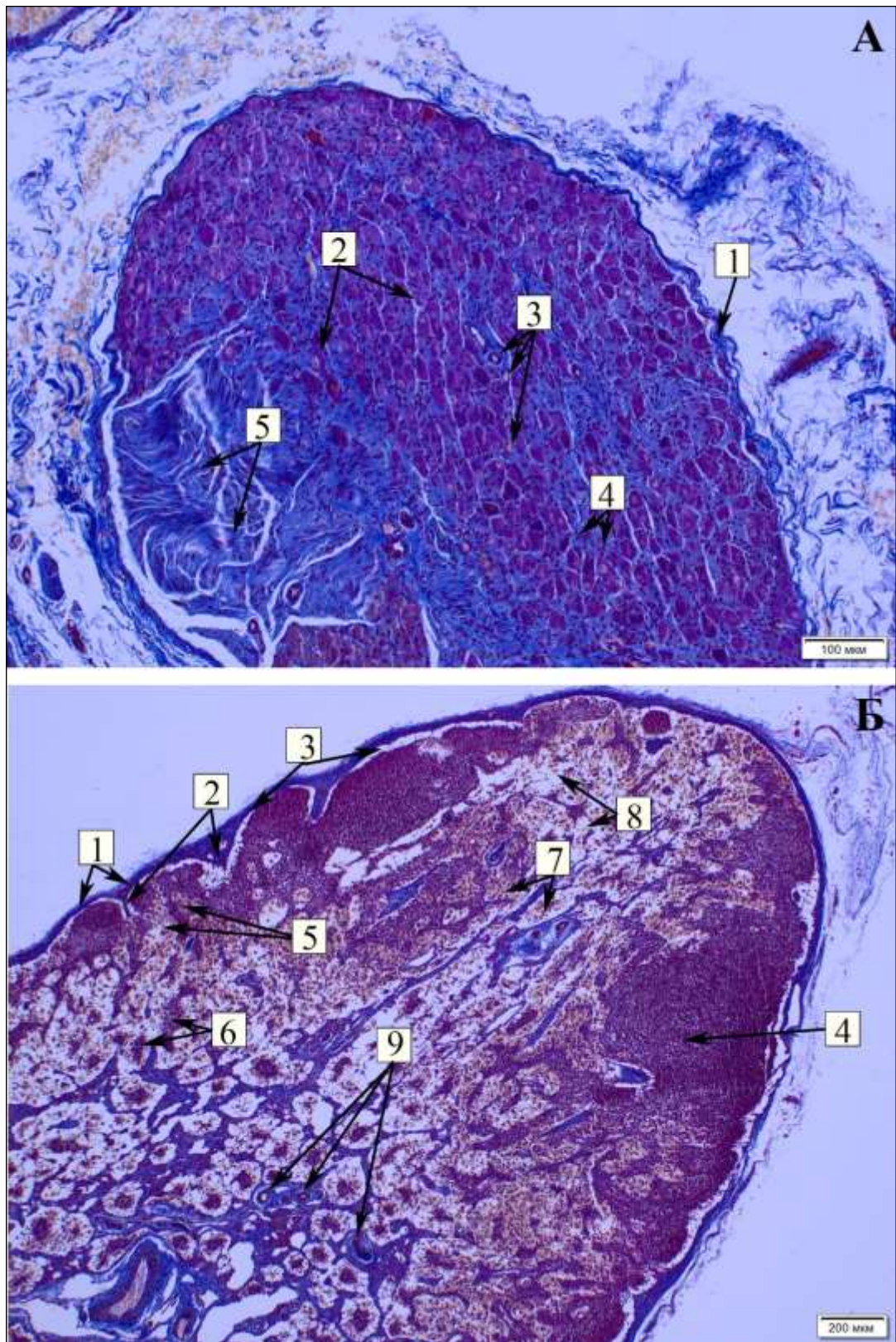


Рисунок 47 – Нервный узел (А) и гемолимфатический узел (Б) адвентиции брюшной аорты. А: 1 – капсула; 2 – псевдоуниполярные нейроны; 3 – кровеносные сосуды; 4 – мантийные глиоциты; 5 – нервные волокна. Б: 1 – капсула; 2 – трабекулы; 3 – краевой лимфатический синус; 4 – лимфоидный фолликул; 5 – промежуточные лимфатические синусы; 6 – мозговые тяжи; 7 – мозговые синусы; 8 – эритроциты; 9 – кровеносные сосуды

При анализе корреляции между диаметрами различных участков дуги аорты (основание аорты, максимальный и минимальный диаметры дуги аорты и начальная часть грудной аорты) и морфометрическими показателями гистологической структуры ее стенки было установлено, что у новорожденных перп корреляция между указанными показателями отсутствовала, что может быть связано с отсутствием в данной группе выраженного ампулообразного расширения аорты (таблица 7).

У бельков диаметр основания аорты положительно связан с высотой эндотелия в основании аорты и в аорте перед отхождением левой сонной артерии. Эндотелий играет важную роль в регуляции диаметра сосудов (Бабушкина И.В. и др., 2015), мы предполагаем, что увеличение высоты эндотелия сопровождалось увеличением количества вазодилататоров в крови, способствующих расширению основания аорты. Положительная связь диаметра основания аорты отмечалась также с количеством эластических волокон в брюшной аорте на уровне отхождения почечных артерий. Диаметр ампулообразного расширения аорты был отрицательно связан с толщиной стенки основания аорты, интимы луковицы аорты и толщиной эластических волокон в грудной аорте перед диафрагмой (таблица 7). Диаметр аорты после отхождения левой подключичной артерии (минимальный диаметр дуги аорты у бельков) имел две положительные и две отрицательные связи с гистологическими показателями.

У сеголеток было выявлено 7 положительных корреляционных связей. Диаметр луковицы аорты был связан с высотой ее эндотелия, а также с толщиной эластических волокон в грудной аорте перед диафрагмой. Минимальный диаметр дуги аорты сеголеток имел 4 положительные корреляционные связи. В данной группе, по всей видимости, уменьшение диаметра дуги аорты, как и ампулообразное расширение аорты, играло важную роль в регуляции кровотока.

Самое большое количество корреляционных связей отмечалось у неполовозрелых животных (18). В этой же группе диаметр ампулообразного

расширения аорты был связан 6 достоверными положительными связями с показателями основания аорты, аорты перед отхождением левой сонной артерии и брюшной аорты на уровне почечных артерий и 6 отрицательными – с толщиной интимы и высотой эндотелия в аорте перед отхождением левой сонной артерии, количеством эластических волокон и толщиной стенки начальной части грудной аорты, а также с промерами эластических волокон в грудной аорте до диафрагмы (таблица 7). Уменьшение количества и толщины эластических волокон в грудной аорте сопровождается увеличением в них количества гладких мышц и возрастанием роли данного сосуда в продвижении крови по сосудистому руслу, а луковицы аорты – во вмещении большого количества крови, что объясняет выявленные отрицательные связи. Высота эндотелия, толщина интимы и количество эластических волокон луковицы аорты положительно связаны с диаметром основания аорты. Диаметр начальной части грудной аорты также имел корреляционные связи с гистологическими показателями дуги аорты, он был связан с медией основания аорты и брюшной аорты ($r=0,68$ в обоих случаях; $p<0,05$), а также с количеством и толщиной эластических волокон в грудной аорте перед диафрагмой ($r=-0,68$; $-0,78$ соответственно; $p<0,05$).

У половозрелых нерп положительные связи средней силы отмечались между диаметром ампулообразного расширения аорты и медией аорты перед отхождением левой сонной артерии, а также со стенкой начальной части грудной аорты (таблица 7). Минимальный диаметр дуги аорты имел отрицательную и положительную связи с показателями микроструктуры основания аорты и аорты перед отхождением левой сонной артерии. Диаметр начальной части грудной аорты имел отрицательные связи с интимой основания и луковицы аорты. Сужение грудной аорты, по всей видимости, было связано с большей толщиной интимы, и соответственно, с большей высотой эндотелия, которая сопровождалась большим растяжением основания и луковицы аорты, вмещающих значительное количество крови.

Таблица 7 – Характер корреляционной связи между диаметрами и морфометрическими показателями микроструктуры дуги аорты у нерп разного возраста

Бельки			
Показатели	Диаметр корня аорты, мм (d ₂)	Диаметр ампулообразного расширения аорты, мм (d ₃)	Диаметр аорты после отхождения левой подключичной артерии, мм (d ₉)
Эндотелий/ толщина стенки основания (корня) аорты	0,87/ —	—/ -0,89	-0,97/ —
Интима луковицы аорты	—	-0,88	—
Эндотелий аорты перед отхождением левой сонной артерии	0,90	—	0,97
Толщина эластических волокон грудной аорты перед диафрагмой	—	-0,90	-0,96
Кол-во эластических волокон брюшной аорты на уровне почечных артерий	0,90	—	0,94
Сеголетки			
Показатели	Диаметр корня аорты, мм (d ₂)	Диаметр ампулообразного расширения аорты, мм (d ₃)	Диаметр аорты после отхождения левой подключичной артерии, мм (d ₉)
Эндотелий луковицы аорты	—	0,85	0,76
Стенка начальной части грудной аорты	—	—	0,65
Толщина эластических волокон в грудной аорте перед диафрагмой	—	0,67	0,70
Адвентиция брюшной аорты на уровне почечных артерий	0,67	—	0,76

Примечание: в таблице представлены коэффициенты ранговой корреляции Спирмена ($p < 0,05$)

Продолжение таблицы

Неповозрелые			
Показатели	Диаметр корня аорты, мм (d ₂)	Диаметр ампулообразного расширения аорты, мм (d ₃)	Диаметр аорты перед отхождением левой подключичной артерии, мм (d ₈)
Медиа/ количество эластических волокон основания (корня) аорты	—/ —	0,82/ 0,67	—/ —
Эндотелий/ интима/ кол-во эластических волокон луковицы аорты	0,68/ 0,66/ 0,66	—	—
Эндотелий/ интима/ количество эластических волокон аорты перед отхождением левой сонной артерии	—/ —/ —	-0,79/ -0,84/ 0,71	-0,66/ —/ —
Количество эластических волокон/ толщина стенки начальной части грудной аорты	—/ —	-0,76/ -0,68	—/ —
Кол-во/ толщина эластических волокон в грудной аорте до диафрагмы	—	-0,73/ -0,78	-0,66/ -0,68
Эндотелий/ интима/ медиа брюшной аорты на уровне отхождения почечных артерий	—/ —/ —	0,72/ 0,71/ 0,81	—/ —/ —
Половозрелые			
Показатели	Диаметр ампулообразного расширения аорты, мм (d ₃)	Диаметр аорты после отхождения левой подключичной артерии, мм (d ₉)	Диаметр начальной части грудной аорты (d ₁₀)
Интима основания (корня) аорты	—	-0,68	-0,72
Интима луковицы аорты	—	—	-0,65
Медиа аорты перед отхождением левой сонной артерии	0,65	0,70	—
Стенка начальной части грудной аорты	0,64	—	—

Таким образом, для каждой возрастной группы характерен определенный характер корреляционных связей, отражающих особенности изменения диаметра дуги аорты в зависимости от гистологической структуры.

2.2.1.2 Плечеголовной ствол

От дуги аорты млекопитающих отходит плечеголовной ствол, ветви которого кровоснабжают часть грудной стенки, шею, голову и передние конечности. В классической анатомической литературе понятие «плечеголовной ствол» используют при описании ветвления магистральных сосудов дуги аорты (Акаевский А.И., 1975; Зеленовский Н.В., Зеленовский К.Н., 2022). Плечеголовной ствол как таковой выражен у копытных, жвачных животных (Зеленовский Н.В., Зеленовский К.Н., 2022) и крайне редко встречается у хищников, в частности у евразийской рыси (Зеленовский и др., 2022), являясь, по сути, единственной ветвью дуги аорты.

У байкальской нерпы первой ветвью от дуги аорты справа отходила плечеголовная артерия (рисунок 48), диаметр которой увеличивался в онтогенезе, достигая максимального значения у неполовозрелых и половозрелых нерп (таблица 8). Плечеголовная артерия, отдав правую общую сонную артерию, следует как правая подключичная артерия (рисунки 48, 50).

Правая общая сонная артерия следует вдоль длинной мышцы головы и длинной мышцы шеи и отделяет три-четыре достаточно крупные ветви в указанные мышцы, а также две крупных и множество мелких ветвей в грудинно-щитовидную мышцу (данная мышца у байкальской нерпы крепится к первому ребру) (рисунок 48). У нерпы правая общая сонная артерия также отдает вторую глубокую шейную артерию (рисунок 49).

Таблица 8 – Диаметр (мм) ветвей плечевого ствола байкальской нерпы в возрастном аспекте

Сосуды правой стороны		Сосуды левой стороны	
Новорожденные нерпы (n=3)			
Плечеголовная а.	5,51±0,36	—	
Подключичная а.	3,81±0,42	Подключичная а.	5,04±0,58*
Общая сонная а.	3,43±0,30	Общая сонная а.	3,88±0,15
Реберно-шейный ствол	1,81±0,17	Реберно-шейный ствол	2,10±0,75
Плечешейная а.	1,66±0,20	Плечешейная а.	1,89±0,20
Внутренняя грудная а.	2,00±0,14	Внутренняя грудная а.	2,40±0,34
Наружная грудная а.	0,81±0,09	Наружная грудная а.	0,60±0,03
Бельки (n=4)			
Плечеголовная а.	7,47±0,32 ^h	—	
Подключичная а.	5,63±0,29 ^h	Подключичная а.	7,75±0,39* ^h
Общая сонная а.	4,62±0,19 ^h	Общая сонная а.	4,15±0,07*
Реберно-шейный ствол	3,25±0,27 ^h	Реберно-шейный ствол	2,82±0,25
Плечешейная а.	3,00±0,20 ^h	Плечешейная а.	3,05±0,22 ^h
Внутренняя грудная а.	3,55±0,25 ^h	Внутренняя грудная а.	2,98±0,14
Наружная грудная а.	1,05±0,03 ^h	Наружная грудная а.	0,80±0,02* ^h
Сеголетки (n=10)			
Плечеголовная а.	11,51±0,64 ^{h m}	—	—
Подключичная а.	7,14±0,33 ^{h m}	Подключичная а.	8,77±0,30* ^h
Общая сонная а.	5,44±0,28 ^h	Общая сонная а.	6,30±0,48* ^{h m}
Реберно-шейный ствол	4,99±0,22 ^{h m}	Реберно-шейный ствол	4,01±0,13* ^{h m}
Плечешейная а.	3,67±0,20 ^h	Плечешейная а.	3,57±0,28 ^h
Внутренняя грудная а.	4,96±0,25 ^{h m}	Внутренняя грудная а.	4,64±0,29 ^{h m}
Наружная грудная а.	2,11±0,27 ^{h m}	Наружная грудная а.	1,26±0,07* ^{h m}
Неполовозрелые нерпы (n=10)			
Плечеголовная а.	15,34±0,33 ^{h m k}	—	—
Подключичная а.	8,44±0,41 ^{h m k}	Подключичная а.	9,66±0,29 ^{h m k}
Общая сонная а.	7,10±0,18 ^{h m k}	Общая сонная а.	7,21±0,29 ^{h m}
Реберно-шейный ствол	6,25±0,09 ^{h m k}	Реберно-шейный ствол	5,32±0,23* ^{h m k}
Плечешейная а.	3,91±0,22 ^{h m}	Плечешейная а.	4,21±0,13 ^{h m k}
Внутренняя грудная а.	5,79±0,15 ^{h m k}	Внутренняя грудная а.	5,39±0,18 ^{h m k}
Наружная грудная а.	2,40±0,06 ^{h m}	Наружная грудная а.	2,11±0,07* ^{h m k}
Половозрелые нерпы (n=10)			
Плечеголовная а.	16,54±0,55 ^{h m k}	—	—
Подключичная а.	10,17±0,33 ^{h m k n}	Подключичная а.	13,98±0,82* ^{h m k n}
Общая сонная а.	7,64±0,23 ^{h m k}	Общая сонная а.	9,16±0,54* ^{h m k n}
Реберно-шейный ствол	6,33±0,12 ^{h m k}	Реберно-шейный ствол	5,83±0,17* ^{h m k}
Плечешейная а.	4,85±0,14 ^{h m k n}	Плечешейная а.	5,39±0,06* ^{h m k n}
Внутренняя грудная а.	7,82±0,17 ^{h m k n}	Внутренняя грудная а.	7,00±0,28* ^{h m k n}
Наружная грудная а.	2,64±0,09 ^{h m n}	Наружная грудная а.	2,49±0,10 ^{h m k n}

Примечание: * – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с соответствующими сосудами правой стороны; ^h – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у новорожденных нерп; ^t – достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у бельков; ^k – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у сеголеток; ⁿ – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у неполовозрелых нерп

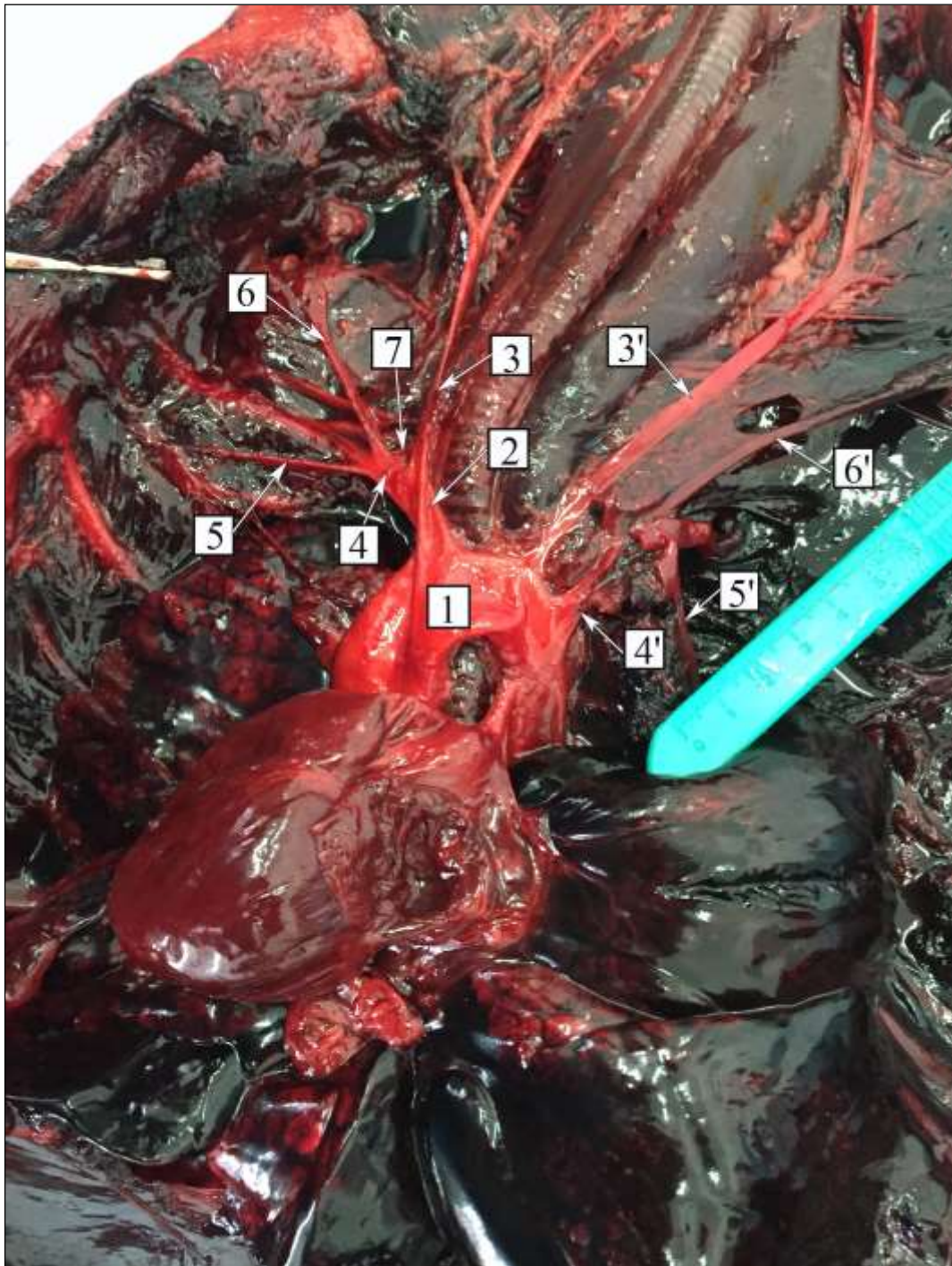


Рисунок 48 – Плечеголовной ствол неполовозрелой нерпы: 1 – дуга аорты; 2 – плечеголовная артерия; 3, 3' – правая и левая общие сонные артерии; 4, 4' – правая и левая подключичные артерии; 5, 5' – правая и левая внутренние грудные артерии; 6, 6' - правая и левая плечешейные (поверхностные шейные) артерии; 7' – левый реберно-шейный ствол

Диаметр второй глубокой шейной артерии справа был у новорожденных $1,31 \pm 0,24$ мм, у бельков $2,06 \pm 0,10$ мм, у сеголеток $3,57 \pm 0,31$ мм, у неполовозрелых $4,05 \pm 0,25$ мм и у половозрелых нерп $4,59 \pm 0,29$ мм, и

слева – $0,76 \pm 0,16$ мм, $1,69 \pm 0,37$ мм, $3,38 \pm 0,45$ мм, $3,86 \pm 0,29$ мм, $4,06 \pm 0,22$ мм, соответственно.

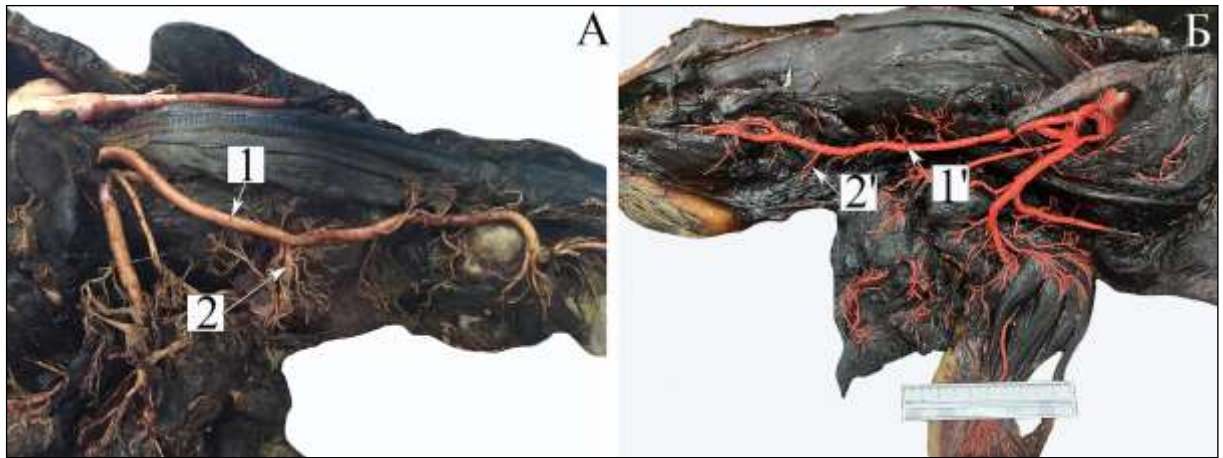


Рисунок 49 – Ветви левой и правой общих сонных артерий у половозрелой (А) и неполовозрелой (Б) особей байкальской нерпы (инъекция сосудов монтажной пеной): 1, 1' – левая и правая общие сонные артерии; 2, 2' – левая и правая вторые глубокие шейные артерии

Диаметр правой общей сонной артерии увеличивается с возрастом, при этом у неполовозрелых и половозрелых нерп он достоверно не отличается (таблица 8, рисунки 50, 51, 52).

Краниально от правой подключичной артерии отделяется реберно-шейный ствол, который через $7,43 \pm 0,23$ мм у новорожденных, $8,33 \pm 0,18$ мм у бельков, $13,01 \pm 1,83$ мм у сеголеток, $14,66 \pm 0,38$ мм у неполовозрелых и $23,62 \pm 0,78$ мм у половозрелых нерп, разделяется на позвоночную и глубокую шейную артерии (рисунки 48, 50, 51, 52). Глубокая шейная артерия, ответвляясь от ствола между седьмым шейным и первым грудным позвонками, направляется каудально, проходит в межреберном пространстве дорсально к позвоночному столбу и на уровне второго ребра отдает краниальную и каудальную ветви, кровоснабжающие дорсальные мышцы шеи и первых трех сегментов грудного отдела.

Плечешейная (поверхностная шейная) артерия отходит от правой подключичной артерии на уровне первого ребра в область плеча и участвует у байкальской нерпы в кровоснабжении передней конечности (ласта). Данная

артерия достаточно мощная и имеет максимальный диаметр у половозрелых нерп – $4,85 \pm 0,14$ мм (таблица 8).

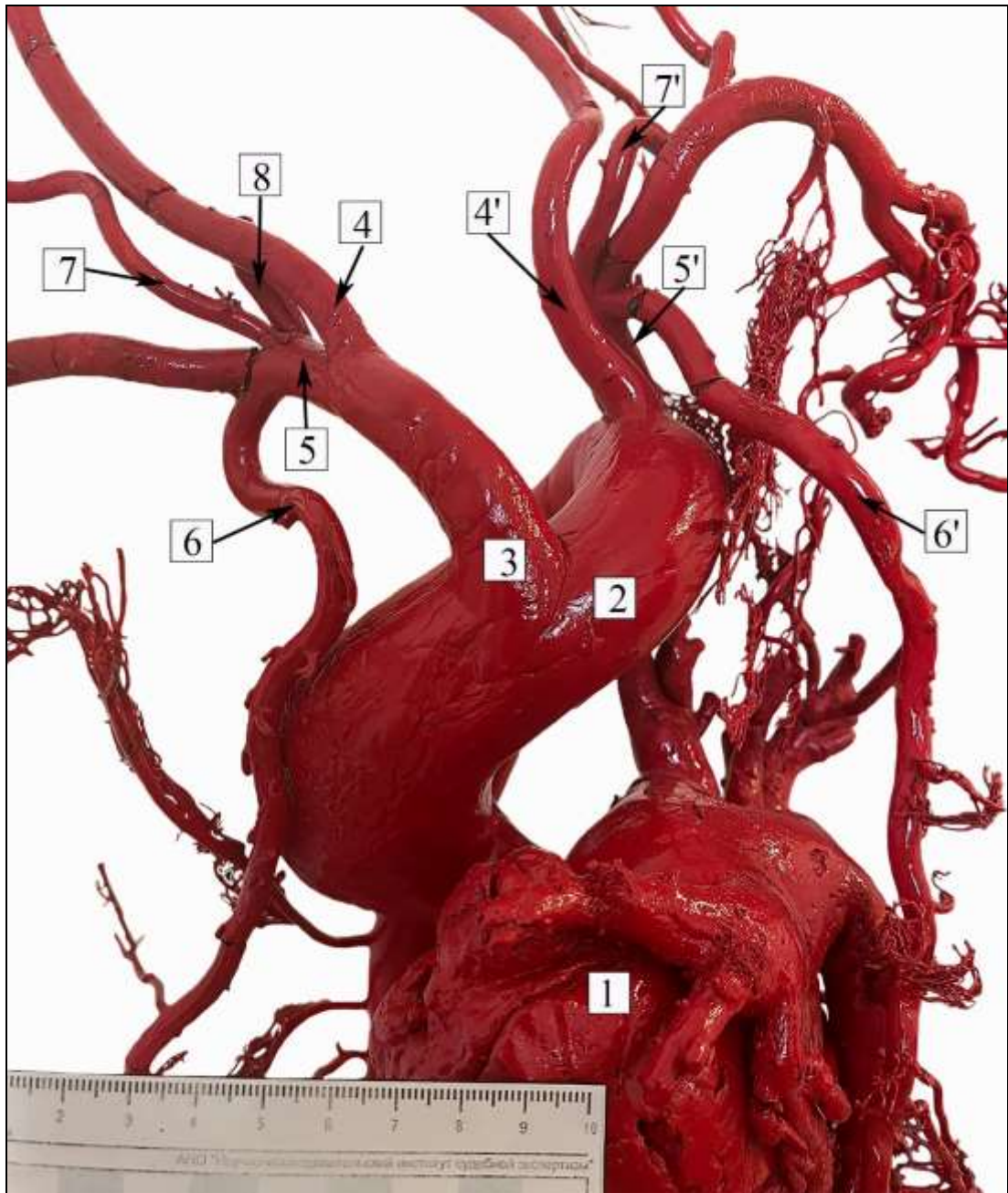


Рисунок 50– Ветви плечевого ствола половозрелой нерпы (коррозионный препарат): 1 – левый желудочек сердца; 2 – дуга аорты; 3 – плечево-головная артерия; 4, 4' – правая и левая общие сонные артерии; 5, 5' – правая и левая подключичные артерии; 6, 6' – правая и левая внутренние грудные артерии; 7, 7' – правая и левая плечевые (поверхностные шейные) артерии; 8 – правый реберно-шейный ствол

Каудально от правой подключичной артерии ответвляется внутренняя грудная артерия, которая следует по поперечному грудному мускулу и начиная с четвертого подреберья отдает по своему ходу межреберные

артерии (рисунок 52). Первая ветвь внутренней грудной артерии отдает сосуд к тимусу в предсердном средостении, а на медиальной поверхности питает межреберную мышцу, на уровне второго ребра данный сосуд прободает грудную клетку и отдает ветви в прямую мышцу груди, а также на реберную часть лестничного мускула.

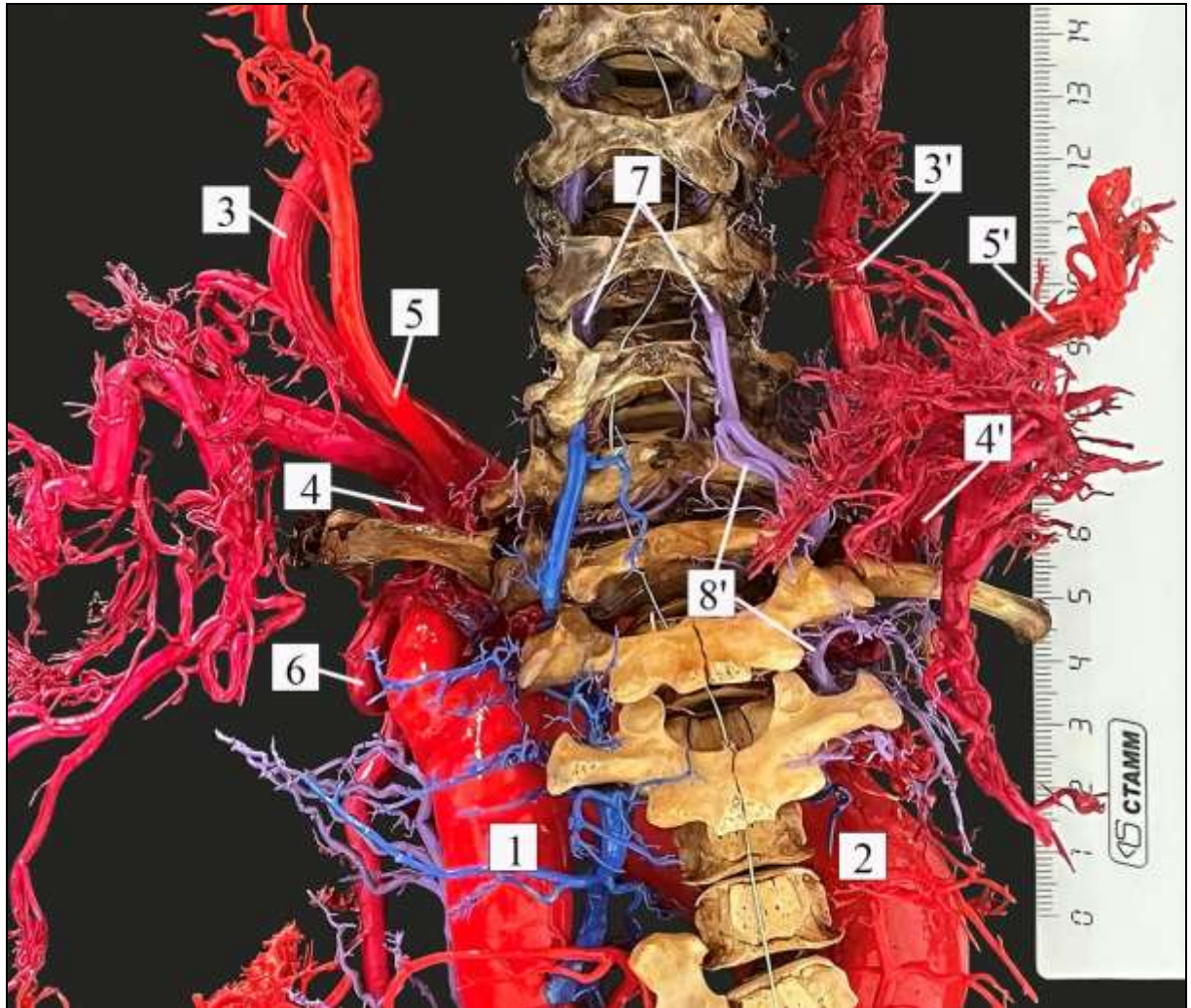


Рисунок 51 – Ветвление дуги аорты у неполовозрелой особи байкальской нерпы на дорсальной поверхности: 1 – грудная аорта; 2 – луковица аорты; 3, 3' – левая и правая общие сонные артерии; 4, 4' – левая и правая подключичные артерии; 5, 5' – левая и правая плечешейные артерии (поверхностные шейные); 6 – левая внутренняя грудная артерия; 7 – позвоночные артерии слева и справа, 8' – ветви правой глубокой шейной артерии

Второй прободающий грудную клетку сосуд отходит от внутренней грудной артерии на уровне третьего межреберья и кровоснабжает глубокую грудную мышцу и прямой мускул живота (рисунок 52).

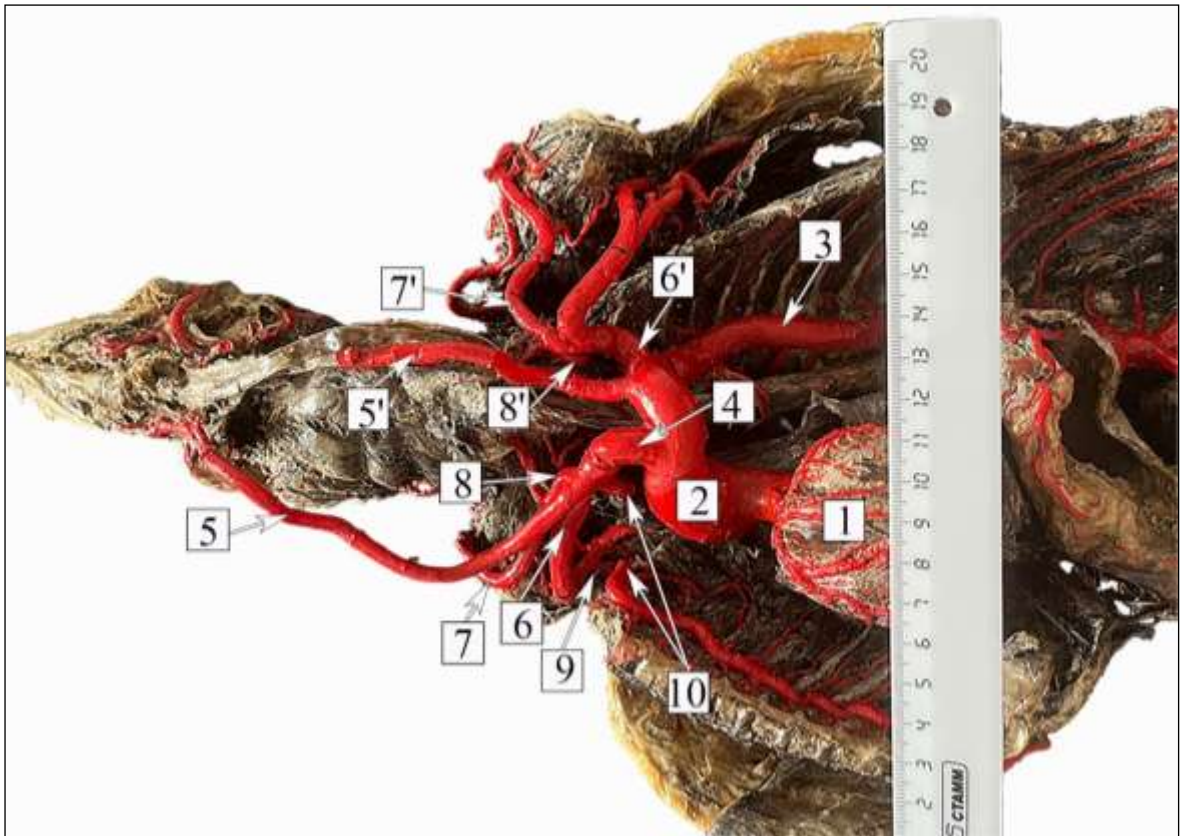


Рисунок 52 – Ветвление плечеголового ствола у сеголеток, вентральная поверхность (инъекция сосудов монтажной пеной): 1 – левый желудочек; 2 – дуга аорты; 3 – грудная аорта; 4 – плечеголовая артерия; 5, 5' – правая и левая сонные артерии; 6, 6' – правая и левая подключичные артерии; 7, 7' – правая и левая плечешейные (поверхностные шейные) артерии; 8, 8' – правый и левый реберно-шейные стволы; 9 – правая наружная грудная артерия; 10 – правая внутренняя грудная

Межреберные артерии идут и по медиальной, и по латеральной поверхности грудной клетки, кровоснабжая внутренние и наружные межреберные мышцы по очереди. Предпоследняя межреберная артерия прободает диафрагму и питает ее грудинную часть, уходя на реберную поверхность. Последняя межреберная артерия следует по реберной дуге за последним ребром и заканчивается в прямой мышце живота. Вентрально внутренняя грудная артерия отделяет грудинные артерии, которые идут к грудине, затем на уровне ее сегментов прободают ее, выходят на поверхность и отдают многочисленные артерии по рассыпному типу, кровоснабжающие прямые мускулы груди и живота, а также глубокий грудной мускул.

Наружная грудная артерия, отдающая ветви в межреберные мышцы и заканчивающаяся в краниальной части прямого мускула груди, очень

небольшая по диаметру в сравнении с остальными сосудами плечеголовного ствола (таблица 8) и может отходить у байкальской нерпы как от правой подключичной, так и от внутренней грудной артерии (рисунок 53).

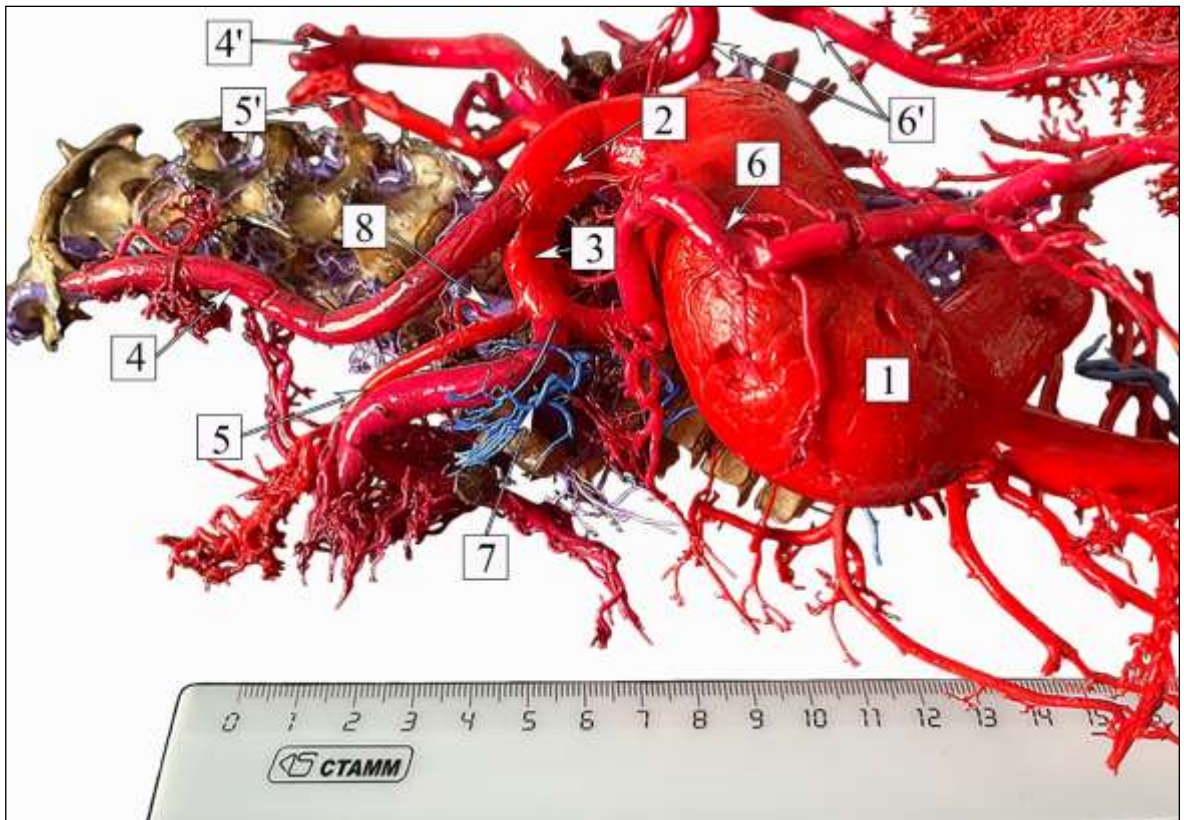


Рисунок 53 – Сосуды плечеголовного ствола неполовозрелой нерпы (ангиостоотипический препарат): 1 – дуга аорты; 2 – плечеголовная артерия; 3 – подключичная артерия; 4, 4' – правая и левая сонные артерии; 5, 5' – правая и левая плечешейные (поверхностные шейные) артерии; 6, 6' – правая и левая внутренние грудные артерии; 7 – правая наружная грудная артерия; 8 – правый реберно-шейный ствол

С левой стороны от дуги аорты отходит левая общая сонная артерия. Как и правая общая сонная артерия, она отдает дополнительную глубокую шейную артерию и мышечные ветви в длинные мышцы головы и шеи, а также в грудинно-щитовидную мышцу. В одном случае у неполовозрелой особи мы наблюдали, что от основания левой сонной артерии следовала бронхопищеводная артерия, которая у других особей являлась ветвью грудной аорты (рисунок 54). Такой вариант отхождения бронхопищеводной артерии был описан у кольчатой нерпы (Smodlaka H. et al., 2009). Также Smodlaka H. с соавторами (2009) описал и другой вариант отхождения

указанной артерии, не встречаемый у байкальской нерпы, от краниальной части дуги аорты перед отхождением левой общей сонной артерии.

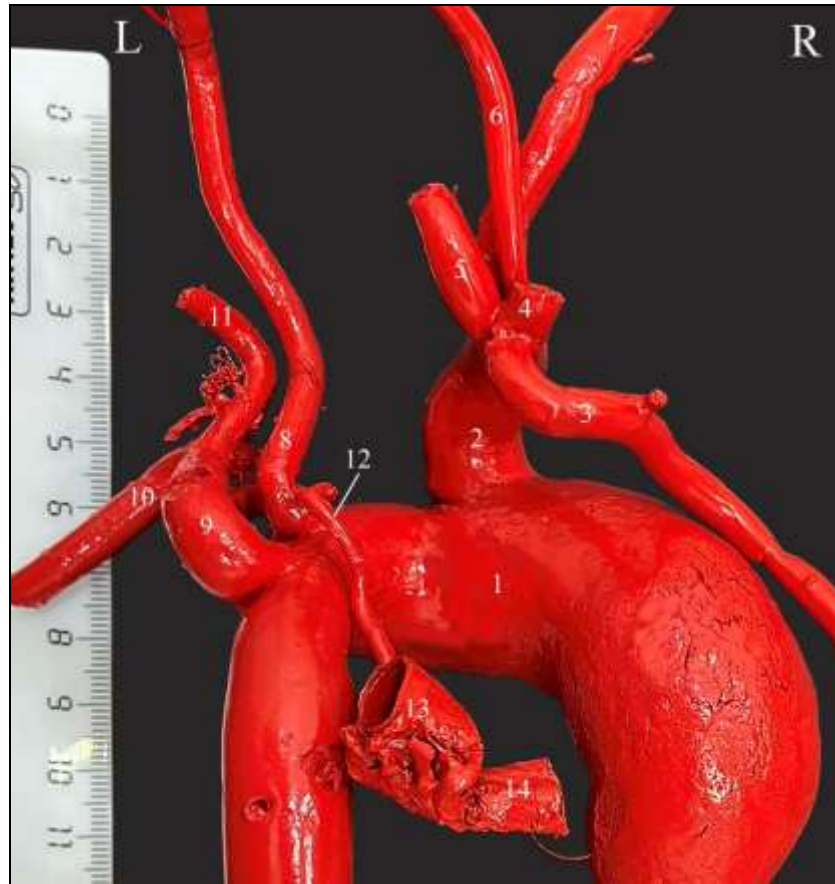


Рисунок 54 – Артерии плечеголового ствола неполовозрелой особи (дорсальная поверхность): 1 – аорта; 2 – плечеголовая артерия; 3 – правая внутренняя грудная артерия; 4 – правая подключичная артерия; 5 – реберно-шейный ствол справа; 6 – правая плечешейная артерия; 7 – правая общая сонная артерия; 8 – левая общая сонная артерия; 9 – левая подключичная артерия; 10 – левая подключичная артерия; 11 – реберно-шейный ствол слева; 12 – бронхопищеводная артерия; 13 – фрагмент трахеи; 14 – фрагмент пищевода

Третьей ветвью от дуги аорты отходит левая подключичная артерия, от которой первым отделяется короткий реберно-шейный ствол, одновременно делящийся на глубокую шейную и позвоночную. Затем левая подключичная артерия отдает в краниальном направлении мощную плечешейную артерию, а каудально – внутреннюю грудную. Наружная грудная артерия отделяется так же, как и справа, но у бельков, сеголеток и неполовозрелых нерп менее развита в сравнении с правой стороной (таблица 8), что компенсируется ветвями глубокой шейной артерии. У новорожденных нерп отмечалась

выраженная симметричность артерий плечевого ствола, исключением являлись только подключичные артерии (диаметр левой подключичной артерии был больше). В то же время у половозрелых нерп отмечалась выраженная асимметричность практически всех сосудов, кроме наружных грудных артерий (таблица 8). Мы полагаем, что асимметричность связана с увеличением двигательной активности мышц шеи, грудной клетки и ростом органов краниальной части туловища.

У наземных хищников – бурого медведя, лисицы обыкновенной, соболя, волка, а также у кошек и собак, от дуги аорты отделяются такие магистральные сосуды как плечеголовная артерия и левая подключичная артерия (Былинская Д.С. и др., 2022; Зеленовский Н.В. и др., 2022; Зеленовский Н.В., Зеленовский К.Н., 2022; Былинская Д.С. и др., 2023; Былинская Д.С., Хватов В.А., 2024).

У большинства представителей настоящих и ушастых тюленей от дуги аорты отделяются три сосуда: правая плечеголовная артерия, левая общая сонная и левая подключичная артерии (King J.E., 1977; Drabek C.M., Burns J.M., 2002; Smodlaka H. et al., 2009; Diaz A. et al., 2024). У байкальской нерпы мы наблюдали аналогичный порядок отхождения магистральных сосудов от дуги аорты.

В статье King J.E. (1977) указывал на наличие других вариантов ветвления дуги аорты у представителей ластоногих: у некоторых морских котиков и морских львов наблюдаются два сосуда как у наземных хищников, у тюленя-монаха (*Monachus monachus*, Hermann 1779) и моржа – четыре сосуда (King J.E., 1977). У северного морского котика встречается множество вариантов ветвления сосудов дуги аорты: левая и правая подключичная могут отходить самостоятельно, так и от плечеголовной артерии, левая и правая сонная также могут отходить как отдельно, так и единым стволом, варьирует и расстояние между указанными ветвями (Мужчинкин В.Ф., 1971). Плечеголовная артерия новозеландских и австралийских морских львов отдает сонную артерию, продолжаясь как подключичная артерия, от которой

отходят позвоночная, внутренняя грудная, лопаточно-шейная и подмышечная артерии (King J.E., 1977). У северного морского котика подключичная артерия последовательно отдает сонную, позвоночную, внутреннюю грудную и плечешейную артерию. Плечешейная артерия отдает в свою очередь реберно-шейную и шейную артерии, отделяющие артериальные ветви к мышцам шеи и плеча, в том числе самую крупную ветвь – наружную грудную артерию (Кузин А.Е., 1999).

В доступной нам литературе не были обнаружены особенности архитектоники плечевого ствола у настоящих тюленей. Отличия в ветвлении сосудов дуги аорты и плечевого ствола у байкальской нерпы и северного морского котика, по нашему мнению, связаны не только с особенностями обитания и движения, но и различиями в эволюции настоящих и ушастых тюленей.

Исследование гистологического строения основных артерий плечевого ствола байкальской нерпы показало, что стенки его магистральных сосудов имеют строение характерное для сосудов эластического типа (рисунок 55).

Как видно на рисунке интима плечевого, левой сонной и левой подключичной артерий тонкая и представлена уплощенными эндотелиальными клетками и подэндотелиальным слоем, состоящим из рыхлых коллагеновых волокон.

Средняя оболочка указанных сосудов представлена плотно расположенными пластинчатыми единицами, в которых между эластическими пластинками лежат коллагеновые волокна и циркулярно расположенные гладкомышечные клетки. Такая структура придает прочность стенкам этих сосудов. Наружная оболочка магистральных ветвей плечевого ствола состоит из рыхло расположенных коллагеновых волокон, одиночных эластических волокон и большого количества микрососудов, питающих стенку. Мы полагаем, что такое строение данных сосудов связано у байкальской нерпы с их отделением от дуги аорты

(соответственно и близостью к сердцу) и большой нагрузкой на них при погружении и выныривании.

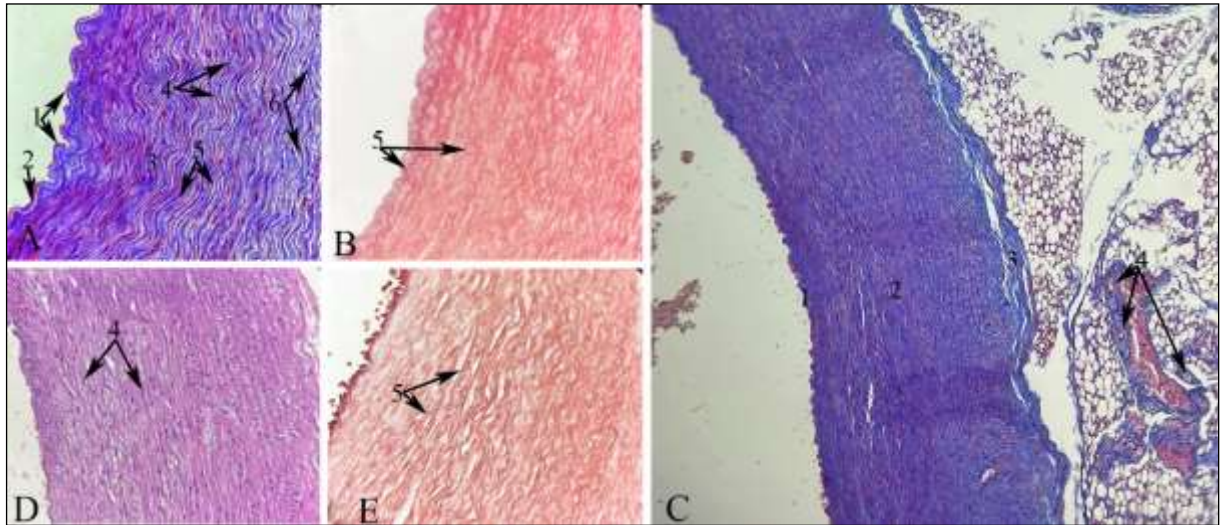


Рисунок 55 – Гистологическая структура ветвей плечевого ствола половозрелой особи байкальской нерпы. Плечеголовная артерия (А – окрашивание по Маллори, В – окраска орсеином; ув. $\times 400$, В); левая подключичная артерия (D – окрашивание гематоксилином с эозином, Е – окрашивание по Маллори; ув. $\times 400$): 1 – эндотелий; 2 – подэндотелиальный слой; 3 – медиа; 4 – ядра гладкомышечных клеток; 5 – эластические волокна; 6 – коллагеновые волокна. Левая сонная артерия (С – окрашивание по Маллори; ув. $\times 100$): 1 – интима; 2 – медиа; 3 – адвентиция; 4 – сосуды адвентиции

Такие крупные ветви, как правая подключичная и правая общая сонная артерии имеют стенку характерную для сосудов промежуточного типа с мышечно-эластическим типом строения, когда в медиальной оболочке примерно одинаковое содержание эластических волокон и гладкомышечных элементов (рисунок 56).

Важно отметить, что правая и левая общие сонные артерии ближе к месту ответвления от них внутренней сонной артерии правой и левой стороны могут иметь черты сосудов мышечного типа.

К сосудам мышечного типа относятся также внутренняя грудная артерия, реберно-шейный ствол, плечешейная артерия, наружная грудная артерия правой и левой сторон (рисунок 56).

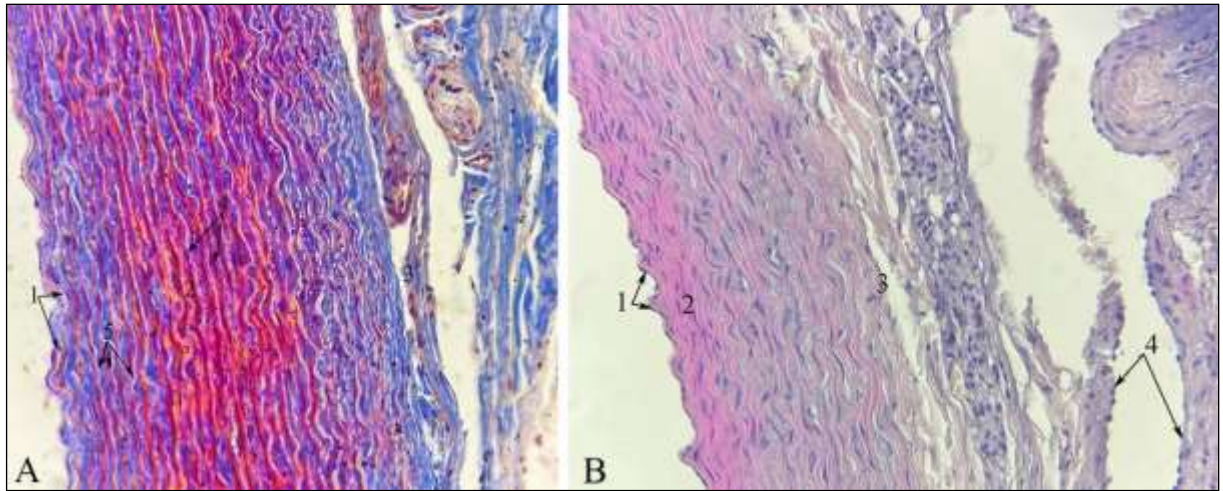


Рисунок 56 – Стенка правой общей сонной артерии (А) и внутренней грудной артерии (В) половозрелой байкальской нерпы. А (окрашивание по Маллори, ув. $\times 400$): 1 – внутренняя эластическая мембрана; 2 – медиа; 3 – адвентиция; 4 – гладкомышечные клетки с ядрами; 5 – эластические волокна. В (окрашивание гематоксилин с эозином, ув. $\times 400$): 1 – внутренняя эластическая мембрана; 2 – медиа со слоем гладкомышечных клеток; 3 – адвентиция; 4 – интима венозного сосуда

В их стенке тонкая интима отделяется внутренней эластической мембраной от меди, содержащей несколько слоев гладких миоцитов. Затем следует адвентиция из рыхлой соединительной ткани с сосудами, нервами и иногда с отдельными жировыми клетками.

2.2.1.3 Артерии головы

Кровоснабжение головы начинается от общей сонной артерии, которая бифуркационно делится на внутреннюю и наружную сонные артерии правой и левой сторон. В месте бифуркации на наружную и внутреннюю сонную артерии диаметр общей сонной артерии справа и слева у новорожденных нерп составлял $3,42 \pm 0,09$ мм, $3,45 \pm 0,04$ мм, у бельков – $3,80 \pm 0,05$ мм, $3,73 \pm 0,05$ мм, у сеголеток – $4,60 \pm 0,06$ мм, $4,56 \pm 0,10$ мм, у неполовозрелых животных – $5,37 \pm 0,11$ мм, $4,97 \pm 0,38$ мм, у половозрелых – $5,91 \pm 0,05$ мм, $5,73 \pm 0,06$ мм соответственно. Диаметр общей сонной артерии достоверно увеличивается с возрастом.

Кроме наружной и внутренней сонных артерий в кровоснабжении головы принимают участие позвоночные артерии.

У байкальской нерпы позвоночные артерии справа и слева заходят в большое затылочное отверстие и, направляясь к сагиттальной плоскости под углом $52-82^\circ$, образуют базилярную артерию (рисунок 57). Внутри черепа диаметр позвоночных артерий во всех возрастных группах уменьшается (таблица). В области треугольного отверстия тела затылочной кости, затянутого мембраной, позвоночные артерии образуют анастомозы, в которых принимают участие ветви вентральной спинномозговой артерии (рисунки 57, 59).

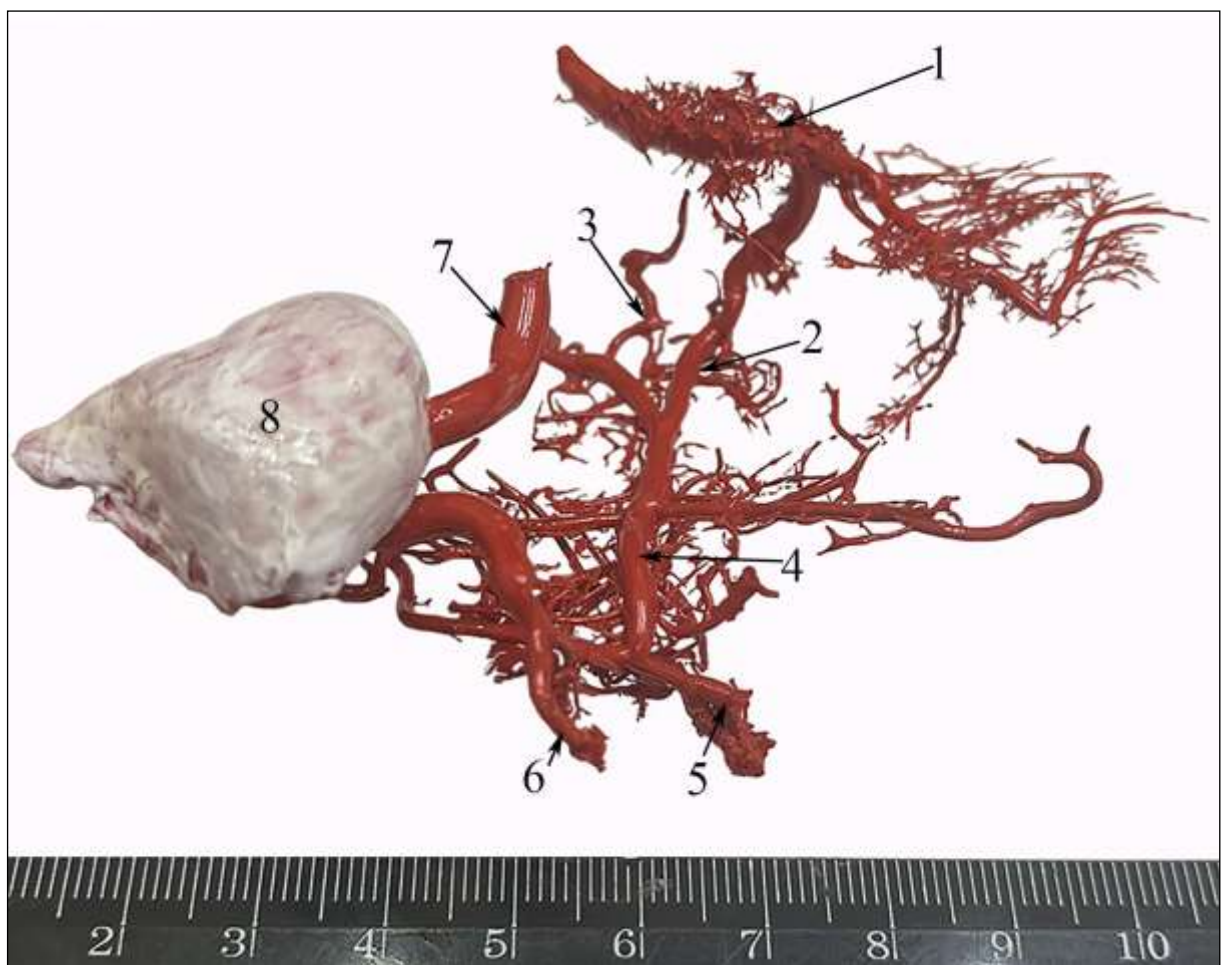


Рисунок 57– Артерии мозговой базальной поверхности головного мозга половозрелой нерпы (ангиоостеотопический препарат): 1 – позвоночная артерия (шейная часть); 2 – позвоночная артерия (внутричерепная часть); 3 – вентральная спинномозговая артерия; 4 – базилярная артерия, 5 – левая ростральная соединительная артерия; 6 – правая аборальная соединительная артерия; 7 – правая внутренняя сонная артерия; 8 – барабанный пузырь

Базилярная артерия следует по телу затылочной кости до спинки ямки турецкого седла. От базилярной артерии через $6,08 \pm 0,26$ мм у

новорожденных, $7,62 \pm 0,36$ мм у бельков, $8,35 \pm 0,73$ мм у сеголеток, $10,96 \pm 1,07$ мм у неполовозрелых и $14,85 \pm 1,48$ мм у половозрелых нерп отделяются симметрично две артерии лабиринта внутреннего уха, следующие вправо и влево в полости сосцевидных костей, соединяющихся отверстиями с полукружными каналами и улиткой (рисунки 58, 59). Они могут отделяться и от Виллизиева круга (в 13,5% случаев). Диаметр указанных артерий справа и слева увеличивается с возрастом (таблица). Мы полагаем, что артерии лабиринта внутреннего уха участвуют в депонировании крови во время погружения, о чем свидетельствует и их значительный диаметр.

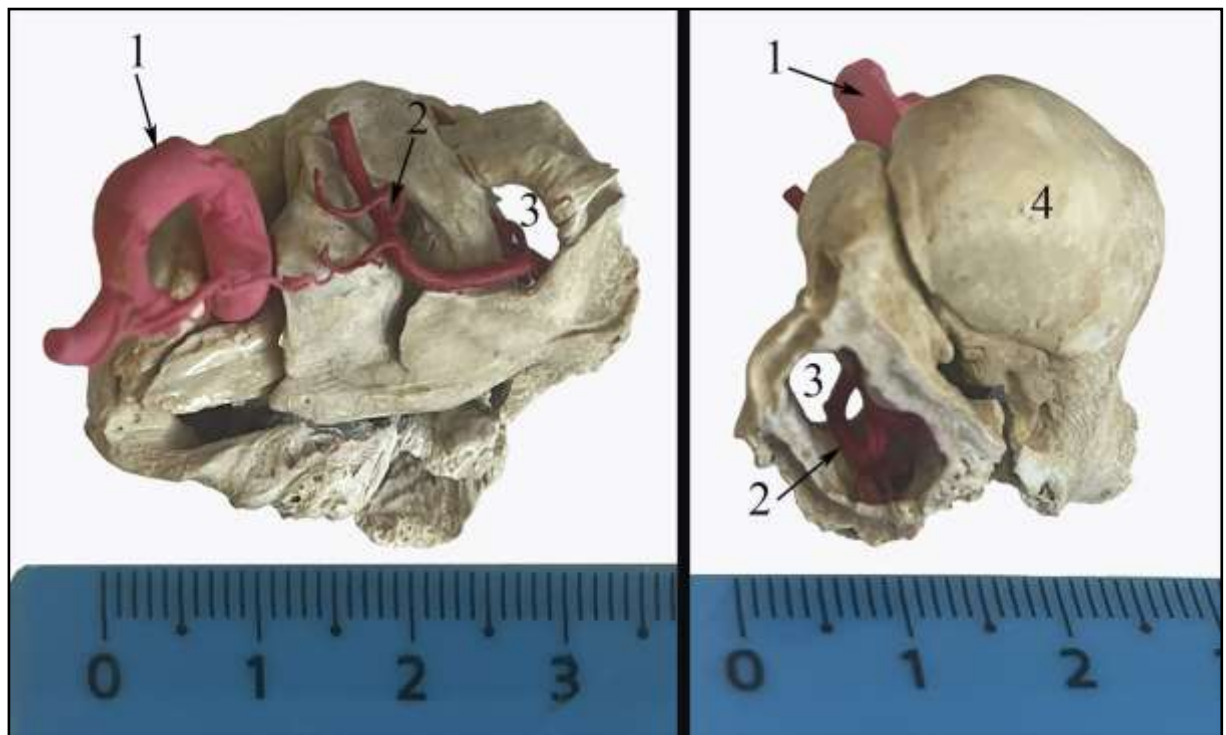


Рисунок 58 – Артерия лабиринта внутреннего уха (ангиоостеотопический препарат) на медиальной (А) и латеральной (Б) поверхностях черепа: 1 – внутренняя сонная артерия; 2 – артерия лабиринта внутреннего уха; 3 – сосцевидная полость; 4 – барабанный пузырь. Сосцевидная полость вскрыта для визуализации ветвей артерии.

Базиллярная артерия также отделяет артерии, принимающие участие в кровоснабжении мозговых оболочек, мозжечка, моста и продолговатого мозга и вливается в Виллизиев круг, который образован ветвями внутренней сонной артерии (рисунок 59).

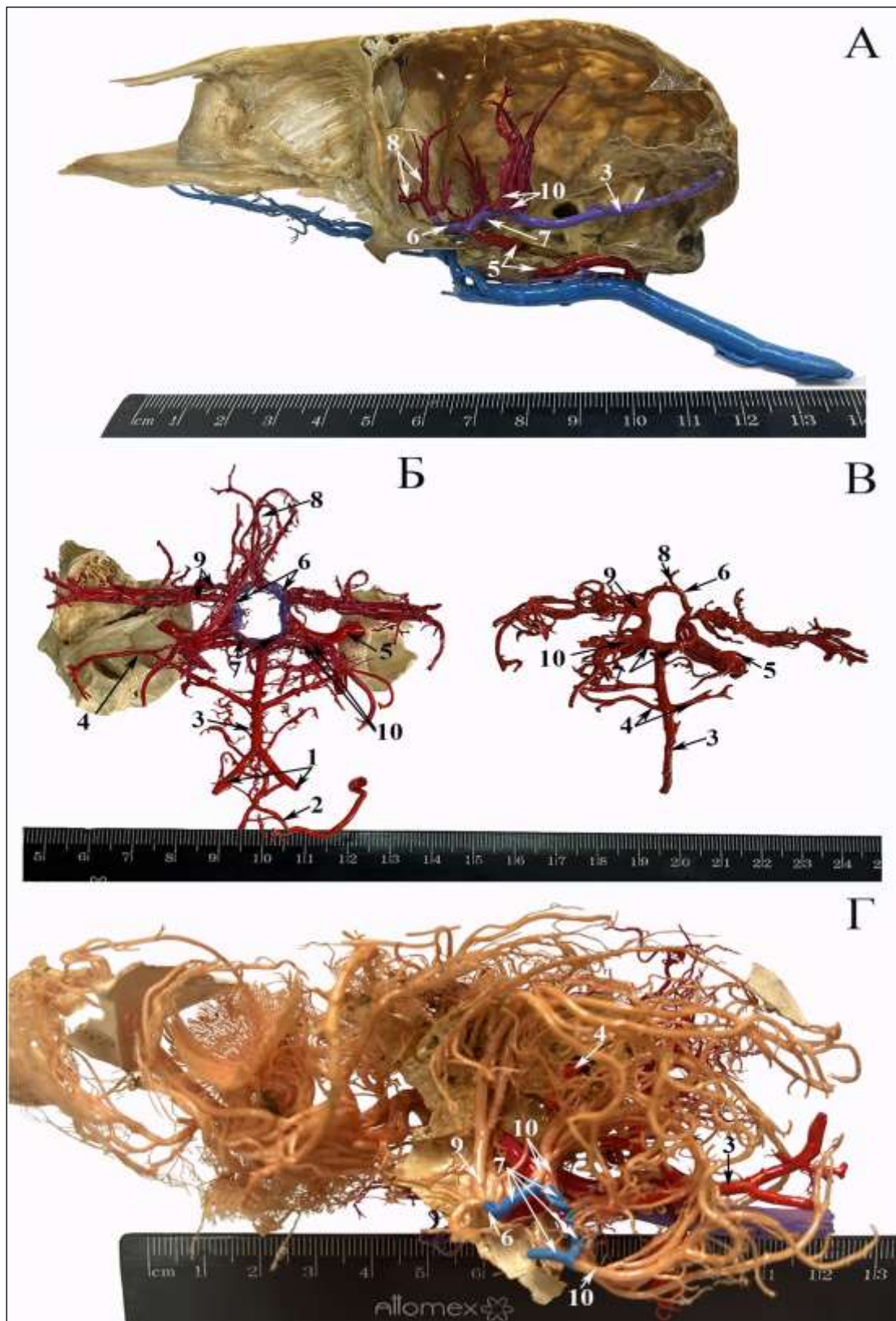


Рисунок 59– Артериальное русло головного мозга сеголетка (А – справа), половозрелой нерпы (Б – дорсальная поверхность), неполовозрелых нерп (В – базальная поверхность, Г – справа) (коррозионные и ангиоостеотопические препараты): 1 – позвоночная артерия; 2 – ветви вентральной спинномозговой артерии; 3 – базилярная артерия; 4 – артерия лабиринта внутреннего уха; 5 – внутренняя сонная артерия; 6 – роstralная соединительная артерия; 7 – аборальная соединительная артерия; 8 – роstrальные артерии; 9 –ветви роstrальной соединительной артерии; 10 – ветви аборальной соединительной артерии

**Таблица 9 – Морфометрические показатели сосудов
вертебробазилярного бассейна головного мозга в возрастном онтогенезе**

Возрастные группы	Позвоночные артерии			
	Правая сторона		Левая сторона	
	Диаметр, мм	Длина, мм	Диаметр, мм	Длина, мм
Новорожденные	1,19±0,04	7,89±0,23	1,17±0,02	7,90±0,14
Бельки	1,32±0,02*	9,91±0,46*	1,29±0,02*	9,87±0,41*
Сеголетки	12,42±0,35* ^т	1,71±0,07* ^т	12,49±0,35* ^т	1,66±0,07* ^т
Неполовозрелые нерпы	14,01±0,14* ^{т к}	2,17±0,02* ^{т к}	14,25±0,16* ^{т к}	2,04±0,03* ^{т к}
Половозрелые нерпы	15,24±0,26* ^{т к п}	2,31±0,02* ^{т к п}	15,60±0,16* ^{т п}	2,27±0,04* ^{т к п}
	Базилярная артерия			
	Диаметр, мм		Длина, мм	
Новорожденные	1,23±0,02		15,97±0,31	
Бельки	1,54±0,07*		17,69±0,29*	
Сеголетки	1,96±0,06* ^т		22,45±0,74* ^т	
Неполовозрелые нерпы	2,31±0,03* ^{т к}		28,36±1,19* ^{т к}	
Половозрелые нерпы	2,63±0,03* ^{т к п}		36,34±3,69* ^{т к}	
	Артерия лабиринта внутреннего уха			
	Диаметр справа, мм		Диаметр слева, мм	
Новорожденные	0,95±0,03		0,92±0,02	
Бельки	1,14±0,03*		1,07±0,01*	
Сеголетки	1,23±0,02* ^т		1,15±0,03*	
Неполовозрелые нерпы	1,36±0,04* ^{т к}		1,34±0,05* ^{т к}	
Половозрелые нерпы	1,61±0,07* ^{т к п}		1,59±0,07* ^{т к п}	

Примечание: * – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у новорожденных нерп; т – достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у бельков; к – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у сеголеток; п – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у неполовозрелых нерп

Внутренняя сонная артерия у новорожденных животных отделялась от общей сонной артерии в области аборального края барабанного пузыря (рисунок 60). А у бельков, сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп – на уровне вентрального края большого затылочного отверстия, краниально от мышцелков затылочной кости, не доходя 5,21-20,03 мм до барабанного пузыря (рисунок 63).

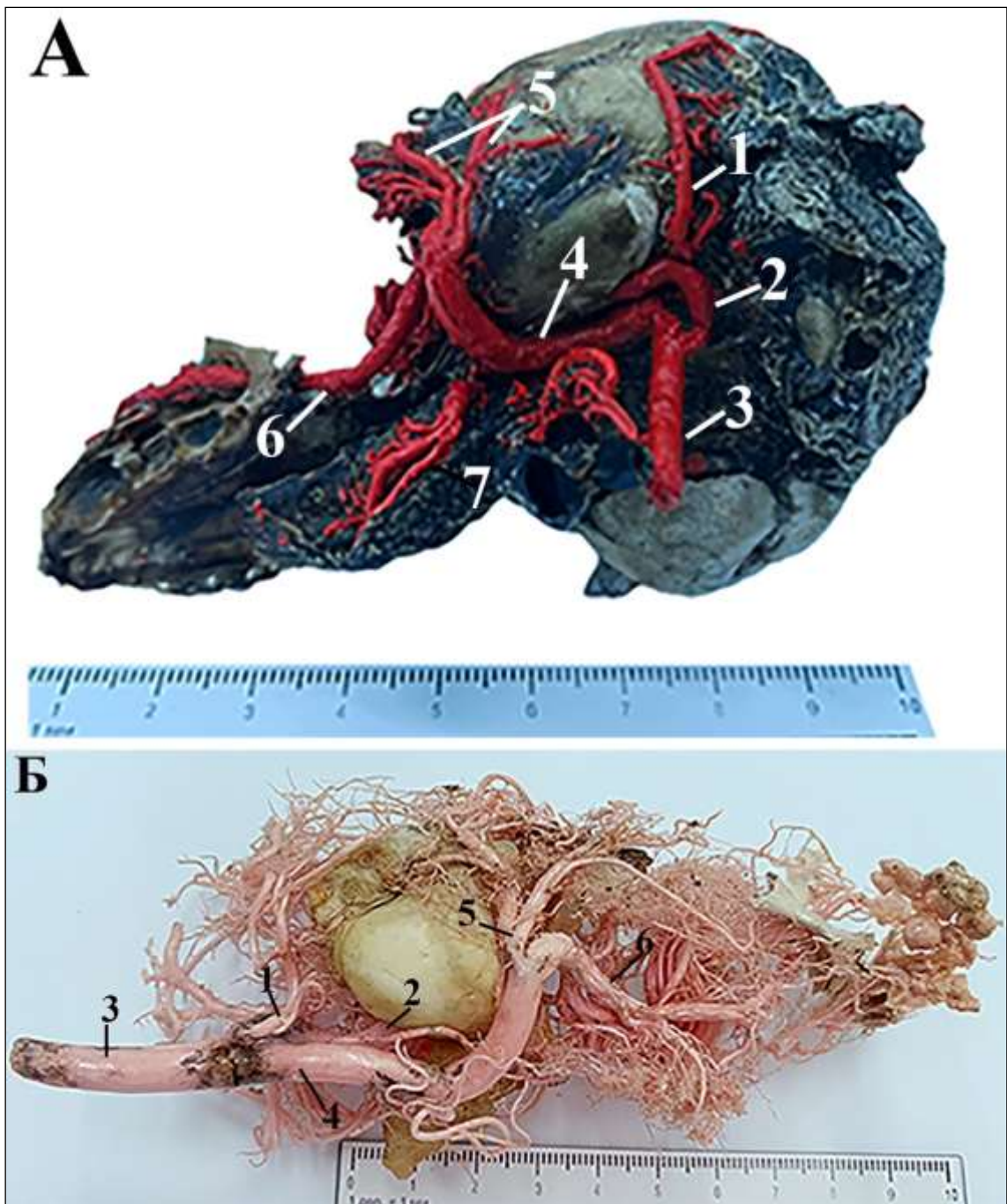


Рисунок 60 – Артерии головы (А – новорожденная нерпа, препарирование с предварительной инъекцией сосудов монтажной пеной; Б – неполовозрелая нерпа, коррозионный препарат): 1 – затылочная артерия; 2 – внутренняя сонная артерия; 3 – общая сонная артерия; 4 – наружная сонная артерия; 5 – ушные артерии; 6 – верхнечелюстная артерия; 7 – язычная артерия

Внутренняя сонная артерия следует рядом с затылочной артерией, которая является первой ветвью наружной сонной артерии. Диаметр внутренней сонной артерии справа и слева составлял у новорожденных $2,19 \pm 0,06$ мм, $2,03 \pm 0,03$ мм, у бельков – $2,16 \pm 0,03$ мм, $2,22 \pm 0,02$ мм, у сеголеток – $2,61 \pm 0,06$ мм, $2,54 \pm 0,05$ мм, у неполовозрелых – $3,08 \pm 0,09$ мм,

2,75±0,05 мм и у половозрелых – 3,33±0,12 мм и 3,27±0,05 мм соответственно. Диаметр внутренней сонной у бельков увеличивался с левой стороны, у сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп с обеих сторон в сравнении с новорожденными нерпами.

Далее внутренняя сонная артерия продолжает свой ход дорсально над наружной сонной артерией и входит в отверстие барабанного пузыря. Данное отверстие располагается на медиальной поверхности барабанного пузыря, с которого начинается костный канал для внутренней сонной артерии. Канал проходит в барабанной полости и в его основании нами были отмечены отверстия для мелких артерий, кровоснабжающих барабанную полость. Внутренняя сонная артерия входит в черепную полость из канала через отверстие и направляется латерально к сагиттальной плоскости, проходя в желобе перекреста зрительных нервов. Данный желоб у байкальской нерпы начинается на границе тел затылочной и клиновидной (базисфеноид) костей в мозговой полости и далее следует под крыльями гребня, располагающегося на аборальном крае базисфеноида (рисунок 61).

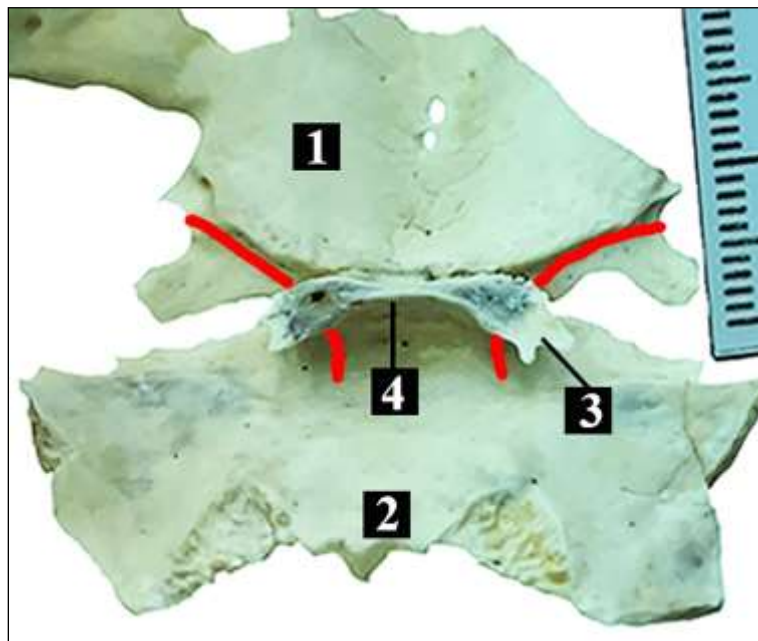


Рисунок 61 – Основание черепа с мозговой поверхностью (красной линией показано прохождение внутренних сонных артерий): 1 – тело затылочной кости; 2 – базисфеноид; 3 – крылья гребня; 4 – гребень

Крылья гребня лежат в горизонтальной плоскости и направлены дорсолатерально, формируя сосудистые желоба с правой и левой стороны для внутренней сонной артерии. Выйдя из указанного желоба, внутренняя сонная артерия отдает два сосуда Виллизиева круга. Причем, первый сосуд поднимается дорсоабораально, анастомозируя с одноименным сосудом другой стороны, второй направляется орально (рисунок 59).

В месте объединения ростральных соединительных артерий дорсально отходят две артерии самостоятельно или общим стволом (рисунок 62). Первая ростральная артерия меньшего диаметра (таблица 10) отдает ветви в лобную долю, к обонятельным луковицам и мозговым оболочкам. Вторая на уровне мозолистого тела направляется каудально, проходя между полушариями в продольной щели и кровоснабжает также мозговые оболочки и мозолистое тело. Диаметр указанного сосуда одинаков у новорожденных, бельков и сеголеток и достоверно увеличивается у неполовозрелых и половозрелых нерп (таблица 10).

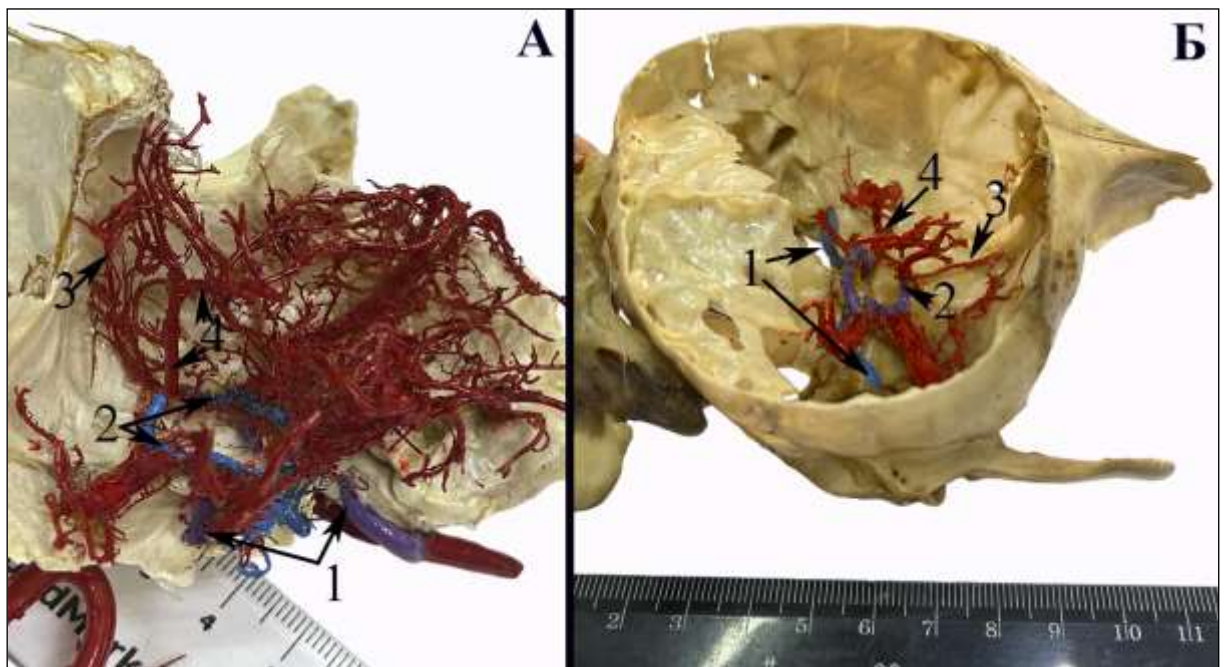


Рисунок 62 – Каротидный бассейн головного мозга неполовозрелой нерпы (А) и сеголетка (Б): 1 – внутренняя сонная артерия, 2 – артериальное кольцо (Виллизиев круг); 3, 4 – ростральные артерии

Таблица 10 – Морфометрические показатели сосудов каротидного бассейна головного мозга в возрастном онтогенезе

Диаметр, мм	Новорожденные	Бельки	Сеголетки	Неполовозрелые нерпы	Половозрелые нерпы
Внутренние сонные артерии при формировании Виллизиева круга:					
справа	1,29±0,04	1,64±0,09*	2,16±0,08* ^т	2,42±0,05* ^{т к}	2,73±0,03* ^{т к п}
слева	1,35±0,03	1,68±0,06*	2,17±0,07* ^т	2,36±0,10* ^т	2,78±0,04* ^{т к п}
Ростральные соединительные артерии:					
справа	1,46±0,02	1,52±0,03	1,78±0,03* ^т	1,98±0,06* ^{т к}	2,14±0,07* ^{т к}
слева	1,20±0,04	1,34±0,04	1,52±0,03* ^т	1,69±0,04* ^{т к}	1,79±0,02* ^{т к п}
Аборальные соединительные артерии:					
справа	1,25±0,02	1,45±0,02*	1,66±0,07*	1,78±0,05* ^т	1,85±0,04* ^{т к}
слева	1,50±0,05	1,53±0,02	1,52±0,03	1,64±0,03*	1,93±0,04* ^{т к п}
Ростральные артерии:					
	0,74±0,04	0,78±0,05	0,81±0,04	0,88±0,04	0,91±0,03* ^т
	1,41±0,01	1,55±0,05*	1,58±0,02	1,71±0,02* ^{т к}	1,85±0,03* ^{т к п}
Латеральные артерии от ростральных соединительных артерий (справа и слева по два сосуда)	1,17±0,04; 0,46±0,03; 0,88±0,04; 1,46±0,06	1,30±0,01; 0,54±0,02; 1,01±0,04; 1,65±0,05	1,51±0,05* ^т ; 1,16±0,08* ^т ; 1,26±0,07*; 1,07±0,07* ^т	1,71±0,03* ^{т к} ; 1,50±0,10* ^{т к} ; 1,38±0,07* ^т ; 1,16±0,06* ^т	1,93±0,04* ^{т к п} ; 1,64±0,07* ^{т к} ; 1,44±0,04* ^т ; 1,70±0,05* ^{к п}
Латеральные артерии от аборальных соединительных артерий (справа и слева по два сосуда)	1,23±0,03; 0,69±0,03; 1,06±0,03; 0,71±0,02	1,51±0,07; 0,80±0,03; 1,19±0,02*; 0,84±0,02*	1,62±0,02* ^т ; 0,91±0,05; 1,23±0,04*; 1,18±0,07* ^т	1,74±0,05; 1,34±0,05* ^к ; 1,36±0,09; 1,33±0,03 ^т	1,67±0,06* ^{к п} ; 2,04±0,05* ^{к п} ; 2,15±0,02* ^{т к п} ; 2,03±0,09* ^{т к п}

Примечание: * – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у новорожденных нерп; т – достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у бельков; к – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у сеголеток; п – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у неполовозрелых нерп.

Латерально справа и слева от роstralной соединительной артерии сначала по базальной поверхности, а затем по латеральной, в области сильвиевой борозды отходят 2 (иногда 3) артерии, разветвляющиеся в бороздах больших полушарий (рисунки 59, 62).

От аборальной соединительной артерии Виллизиева круга также отходят 2-3 ветви в височную область. Диаметр указанных сосудов значительно варьирует даже внутри возрастной группы. В таблице 10 указаны диаметры двух ветвей, поскольку третья артерия встречается в 10,8 % случаев. Артериальное русло базальной поверхности мозга байкальской нерпы ранее описывали и другие авторы (Усов Л.А., Усова Н.Ф., 2009; А.А. Молькова, Н.И. Рядинская, 2020). Нами были уточнены и дополнены данные по ветвлению артерий мозга байкальской нерпы, а также представлены новые сведения по изменению их морфометрических показателей у нерп разного возраста.

Диаметр наружной сонной артерии превышал диаметр внутренней сонной артерии во всех исследуемых группах. Так у новорожденных справа ее диаметр был $2,96 \pm 0,40$ мм, слева – $3,18 \pm 0,09$ мм, у бельков – $3,22 \pm 0,04$ мм, $3,31 \pm 0,05$, у сеголеток – $3,69 \pm 0,11$ мм, $3,83 \pm 0,17$ мм, у неполовозрелых нерп – $4,59 \pm 0,08$ мм, $4,42 \pm 0,09$ мм, у половозрелых нерп – $4,97 \pm 0,09$ мм и $4,54 \pm 0,10$ мм соответственно. У новорожденных и бельков диаметр наружной сонной артерии был одинаков, у сеголеток в сравнении с новорожденными ее диаметр возрастал с правой стороны. У неполовозрелых и половозрелых нерп сосуд увеличивался в диаметре с обеих сторон в сравнении, как с новорожденными, так и бельками.

Дорсально первым сосудом от указанной артерии отходит затылочная артерия на одном уровне с внутренней сонной артерией. Встречается и другой вариант отхождения затылочной артерии, когда она отделяется от внутренней сонной артерии и, в таком случае, одновременно с затылочной артерией медиально отходит мышечная ветвь, следующая дорсально и параллельно наружной сонной артерии, питающая пласты большой

жевательной и крыловидной мышц, заходящих у байкальской нерпы в глазницу и формирующих ее вентральную стенку (рисунок 63).

Пройдя 4,11-13,45 мм затылочная артерия у нерп всех возрастов отделяет оболочечную артерию, проходящую через рваное отверстие в мозговые оболочки.

Таким образом у байкальской нерпы важную роль в кровоснабжении головного мозга играют внутренняя сонная артерия, позвоночная артерия, а также оболочечные сосуды затылочной артерии. В то же время по данным литературы в кровоснабжении головного мозга северного морского котика принимает участие только внутренняя сонная артерия (Кузин А.Е., 1999).

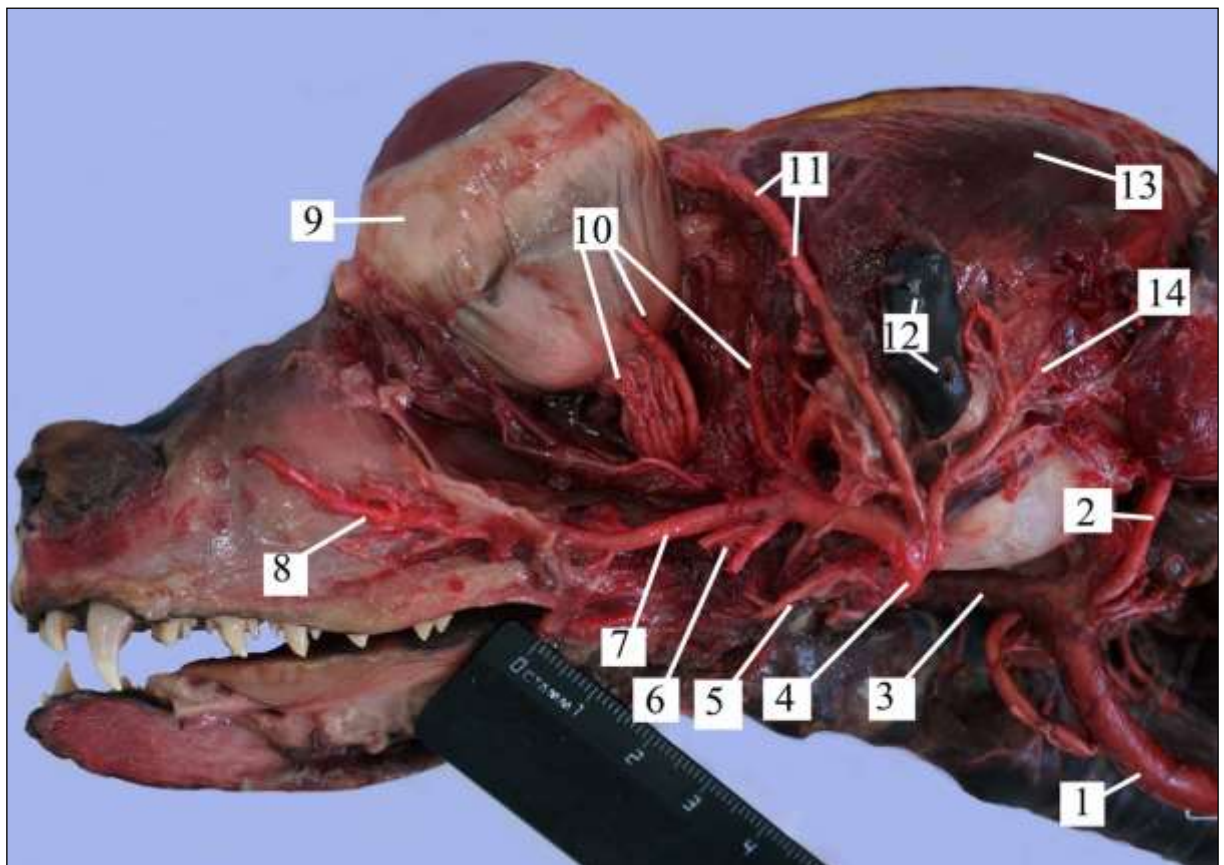


Рисунок 63 – Артерии головы неполовозрелой нерпы (препарирование с предварительной инъекцией сосудов монтажной пеной): 1 – общая сонная артерия; 2 – затылочная артерия; 3 – наружная сонная артерия; 4 – внутренняя челюстная артерия; 5 – артерия двубрюшного мускула; 6 – небные артерии; 7 – верхнечелюстная артерия; 8 – продолжение верхнечелюстной артерии (подглазничная артерия); 9 – глазное яблоко; 10 – глазничные артерии; 11 – назальная ушная артерия; 12 – наружный слуховой проход; 13 – височный мускул; 14 – аборальная ушная артерия

Кроме оболочечной артерии второй ветвью затылочной артерии является мышечная ветвь направленная аборально и разветвляющаяся на мелкие сосуды в мышцы шеи. Третья ветвь – мышечковая артерия, следующая назально на границе между сосцевидной частью каменистой кости и латеральным краем барабанного пузыря, питает мышелки затылочной кости.

Вентрально от наружной сонной артерии отходит вторая ветвь – тонкая гортанная артерия. Следом за гортанной артерией ответвляется артерия двубрюшного мускула, которая отдает две ветви в брюшки данного мускула. Ранее показано, что у байкальской нерпы двубрюшной мускул образован двумя параллельными брюшками, начинающимися на сосцевидном отростке и поверхности барабанного пузыря, а заканчивающимися на латеральной и медиальной поверхностях нижних челюстей (Иконникова Д.Р., 2023; Рядинская Н.И. и др., 2024б).

Следующей ветвью наружной сонной артерии является язычная артерия, которая находится на расстоянии 3,01-7,21 мм от артерии двубрюшного мускула и отделяется на уровне середины барабанного пузыря, направляясь вентрально. В то время как у новорожденных она отходит на уровне назального края пузыря. От язычной артерии первыми дорсально и вентрально идут щечные артерии. В толще языка она имеет прямой ход и ветвится по магистральному типу, отделяя тонкие извитые ветви (рисунок 64). Последняя ветвь язычной артерии извитая и идет вдоль медиальной поверхности языка.

Большая жевательная мышца кровоснабжается несколькими мышечными ветвями наружной сонной артерии, которые отходят от последней на уровне орального края барабанного пузыря через нижнечелюстную вырезку. Перед входом в глазницу дорсально отходит ушная артерия либо общим стволом, бифуркационно делящимся на мощные назальную и аборальные артерии, отделяющие поверхностные и глубокие

ветви, анастомозирующие между собой, либо отдельными ушными артериями (рисунки 60, 63).

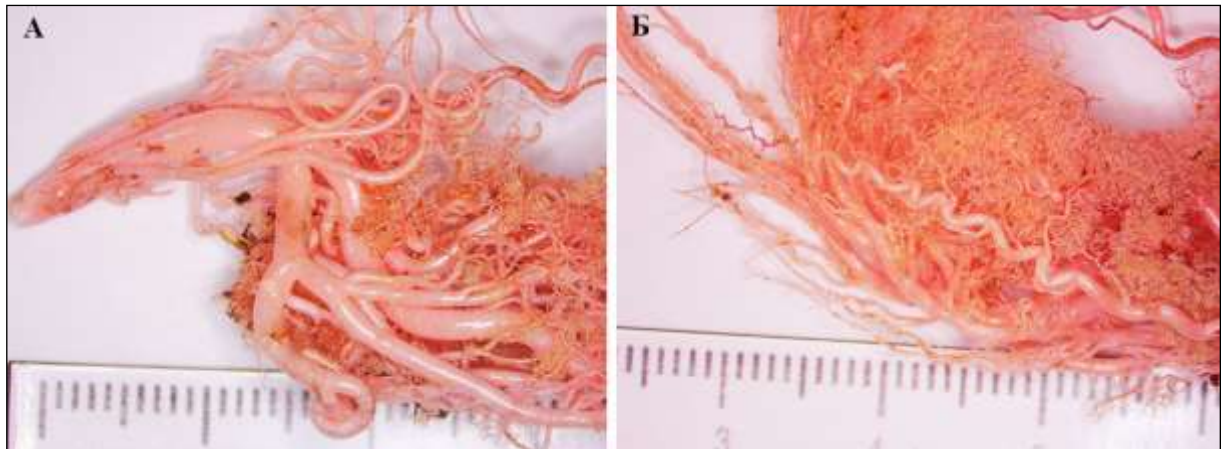


Рисунок 64 – Язычная артерия (коррозионный препарат, увеличение под бинокулярным микроскопом, масштабная линейка). А – в месте отхождения, Б – ветви язычной артерии

Ушные артерии кровоснабжают наружный слуховой проход, височный мускул. От аборальной артерии также отходит сосуд в отверстие для выхода лицевого нерва барабанной кости, по своему ходу он отдает мышечные ветви в начальную часть двубрюшного мускула.

Далее от наружной сонной артерии отходит тонкая ветвь, кровоснабжающая скуловую дугу.

Наружная сонная артерия продолжается в глазнице как внутренняя челюстная артерия диаметром у новорожденных справа $2,87 \pm 0,07$ мм, слева $2,88 \pm 0,04$ мм, у бельков – $2,93 \pm 0,05$ мм и $2,92 \pm 0,02$ мм, у сеголеток – $3,38 \pm 0,07$ мм и $3,50 \pm 0,12$ мм, у неполовозрелых нерп – $3,81 \pm 0,29$ мм и $3,91 \pm 0,21$ мм, у половозрелых нерп – $4,58 \pm 0,09$ мм и $4,25 \pm 0,15$ мм соответственно. От внутренней челюстной артерии у новорожденных отходит первая оболочечная артерия до деления ее на верхнечелюстную и глазничную, а от последней – вторая оболочечная ветвь.

У сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп внутренняя челюстная артерия бифуркационно делится на глазничную и верхнечелюстную. В свою очередь глазничная артерия у них отдает первую ветвь – оболочечную артерию, которая идет в черепную полость через

крыловое отверстие (в основании отверстия для костной слуховой трубы на крыловой кости). Ее вторая ветвь кровоснабжает височный мускул и височно-челюстной сустав. Отдав указанные ветви, глазничная артерия оплетает множественными веточками зрительный нерв и расходится веерообразно в сосудистой оболочке глаза (рисунок 65). Перед отхождением ветвей глазничного нерва от глазничной артерии отходит решетчатая артерия, следующая по орбите до решетчатого отверстия, заходит в лабиринт решетчатой кости и отдает ветви в аборальную часть носовой полости.

У байкальской нерпы нами отмечены и другие варианты ветвления глазничной артерии. Она отходит двумя отдельными ветвями, первая из которых отходит на границе с верхнечелюстной, а вторая глазничная отходит от верхнечелюстной. Тогда от первой глазничной артерии сначала отделяется оболочечная ветвь, а первая и вторая глазничные артерии оплетают зрительный нерв. При другом варианте первая глазничная артерия отходит на границе с верхнечелюстной артерией, а вторая и третья от самой верхнечелюстной.

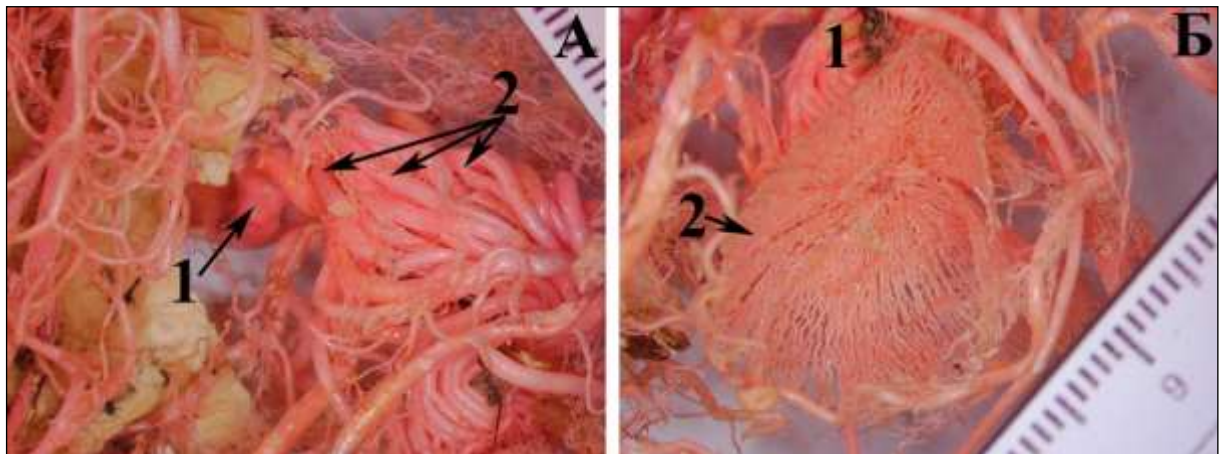


Рисунок 65 – Глазничная артерия (коррозионный препарат, увеличение под бинокулярным микроскопом, масштабная линейка). А: 1 – глазничная артерия; 2 – ветви глазничной артерии вокруг глазничного нерва. Б: 1 – ветви вокруг нерва; 2 – артерии сосудистой оболочки глаза

Верхнечелюстная артерия в глазнице идет до короткого верхнечелюстного канала вдоль вентральной поверхности крыловидного мускула. Диаметр верхнечелюстной артерии у новорожденных справа и

слева был $1,89 \pm 0,09$ мм и $1,87 \pm 0,03$ мм, у бельков – $1,98 \pm 0,03$ мм и $1,89 \pm 0,09$ мм, у сеголеток – $2,29 \pm 0,06$ мм и $2,27 \pm 0,06$ мм, у неполовозрелых нерп – $2,81 \pm 0,06$ мм и $2,58 \pm 0,06$. У половозрелых животных ее диаметр был максимальным и составлял справа – $3,06 \pm 0,06$ мм и слева – $2,83 \pm 0,09$ мм. Верхнечелюстная артерия в самом начале отдает две тонкие мышечные ветви для питания самой орбиты и поверхностных мышц глаза, а перед входом в верхнечелюстной канал – клинонебную артерию, которая направляется в носовую полость, где отдает тонкие сосуды лабиринта решетчатой кости и более крупную ветвь. Последняя следует в носовой полости, где разделяется четыре артерии по рассыпному типу, образуя в каждом носовом ходу и раковине соответствующие параллельные прямолинейные пучки сосудов (рисунок 66).

Мягкое небо кровоснабжается малой небной артерией – второй сосуд верхнечелюстной артерии. Также от верхнечелюстной артерии отходит и большая небная артерия, направляющаяся в небный канал для кровоснабжения твердого неба и затем к резцам верхней челюсти.



Рисунок 66 – Клинонебная артерия и ее ветви (увеличение под бинокулярным микроскопом, масштабная линейка)

При выходе из короткого верхнечелюстного канала верхнечелюстная артерия идет на латеральную поверхность верхней челюсти, где

кровооснабжает мимические мышцы и через мелкие отверстия – коренные зубы. Коренные зубы нижней челюсти, а также резцы нижней челюсти и подбородочная и язычная поверхности получают питание от нижней альвеолярной артерии, которая отходит на границе наружной сонной и внутренней челюстной артерий через нижнечелюстной канал.

Таким образом, у байкальской нерпы внутренняя сонная артерия проходит в барабанной полости в костном канале, в черепной полости при образовании Виллизиева круга – в желобе перекреста зрительных нервов. Затылочная артерия может отходить как от наружных, так и от внутренних сонных артерий. Хорошо развиты артерии двубрюшного мускула. Мощная язычная артерия имеет прямой ход и в толще языка отдает сосуды по магистральному типу, из которых только последняя ветвь извитая. Ушная артерия отходит либо одним или двумя стволами, кровооснабжающими наружный слуховой проход и височный мускул. Глазничные артерии (ветви внутренней челюстной артерии) могут отходить двумя-тремя отдельными артериями. Они имеют множество ветвей: первая из них является оболочечной артерией, вторая – мышечной ветвью, питающей височный мускул и височно-челюстной сустав, третья – решетчатой артерией, а последующие – оплетают зрительный нерв. Верхнечелюстная артерия проходит по глазнице, затем через короткий верхнечелюстной канал и продолжается непосредственно в толще верхнечелюстной кости в узком подглазничном канале.

2.2.1.4 Артерии грудной конечности (ласта)

У байкальской нерпы в кровооснабжении грудной конечности принимают участие подмышечные и плечешейные артерии, отделяющиеся от правой и левой подключичных артерий.

По медиальной поверхности плечевого сустава идет плечешейная артерия, которая в подлопаточную мышцу направляет мышечную ветвь (рисунок 67). Было показано, что указанная мышца у байкальской нерпы

чрезвычайно развита, что связано с использованием грудной конечности на суше и на льду (Рядинская Н.И., 2015). Затем плечешейная артерия проходит вдоль краниального края подлопаточной мышцы, где делает изгиб до сустава. Далее она резко поворачивает и следует по латеральной поверхности сустава вдоль предостной мышцы, доходит до краниального угла лопатки, где снова изгибается в краниокаудальном направлении, питая шейную часть ромбовидной и трапецевидной мышц.

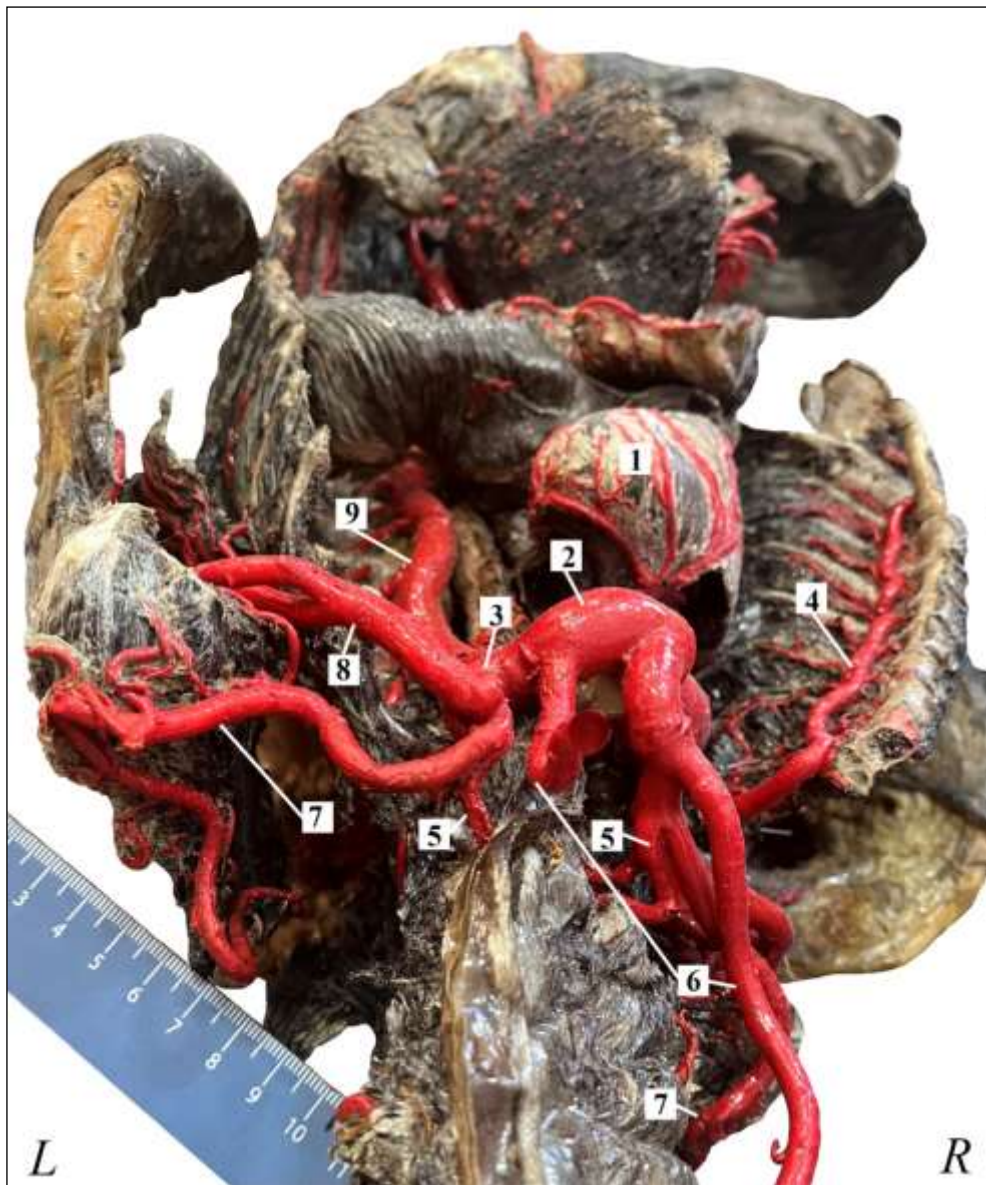


Рисунок 67 – Сосуды дуги аорты байкальской нерпы (сеголеток):
 1 – левый желудочек сердца; 2 – дуга аорты; 3 – подключичная артерия; 4 – внутренняя грудная артерия; 5 – позвоночная артерия; 6 – сонная артерия; 7 – плечешейная артерия; 8 – подмышечная артерия; 9 – грудная аорта

Диаметр плечевой артерии с правой и левой стороны составил у новорожденных $1,66 \pm 0,20$ мм, $1,89 \pm 0,20$ мм, у бельков – $3,00 \pm 0,20$ мм, $3,05 \pm 0,22$ мм, у сеголеток – $3,67 \pm 0,20$ мм, $3,57 \pm 0,28$ мм, у неполовозрелых нерп – $3,91 \pm 0,22$ мм, $4,21 \pm 0,13$ мм, у половозрелых нерп – $5,39 \pm 0,06$ мм, $4,85 \pm 0,14$ мм, соответственно.

У бельков и сеголеток с обеих сторон ее диаметр достоверно увеличивался в сравнении с новорожденными. У неполовозрелых нерп диаметр указанного сосуда с правой стороны был больше в сравнении с новорожденными и бельками, а с левой стороны – также и в сравнении с сеголетками. Максимальный диаметр плечевой артерии был отмечен у половозрелых нерп в сравнении со всеми возрастными группами.

Подмышечная артерия, кровоснабжающая грудной ласт является продолжением подключичной артерии, она направляется по медиальной поверхности плечевого сустава и на каудальном крае сустава происходит ее разделение на общий ствол грудоспинной и подлопаточной артерий и плечевую артерию (рисунок 68). Диаметр подмышечной артерии достоверно увеличивается с возрастом и имеет минимальный размер – у новорожденных (справа $2,84 \pm 0,31$ мм, слева $2,92 \pm 0,34$ мм), максимальный – у половозрелых нерп (справа $7,56 \pm 0,23$ мм, слева $7,46 \pm 0,27$ мм). При этом наиболее быстрое увеличение диаметра подмышечной артерии отмечалось у сеголеток (справа $5,59 \pm 0,16$ мм, слева $5,32 \pm 0,16$ мм).

Нами отмечено, что у некоторых особей байкальской нерпы (5,41% случаев) кровоснабжение поверхностной и глубокой грудных мышц осуществлялось двумя крупными и множеством мелких ветвей второй наружной грудной артерии, отходящей от медиальной поверхности подмышечной артерии (рисунок 69).

От общего ствола грудоспинной и подлопаточной артерий следует две ветви: краниальная окружная плечевая артерия и мышечная ветвь. Окружная плечевая медиальная артерия следует по медиальной поверхности шейки

плечевой кости и кровоснабжает своими ветвями двуглавый и коракоидно-плечевой мускулы.

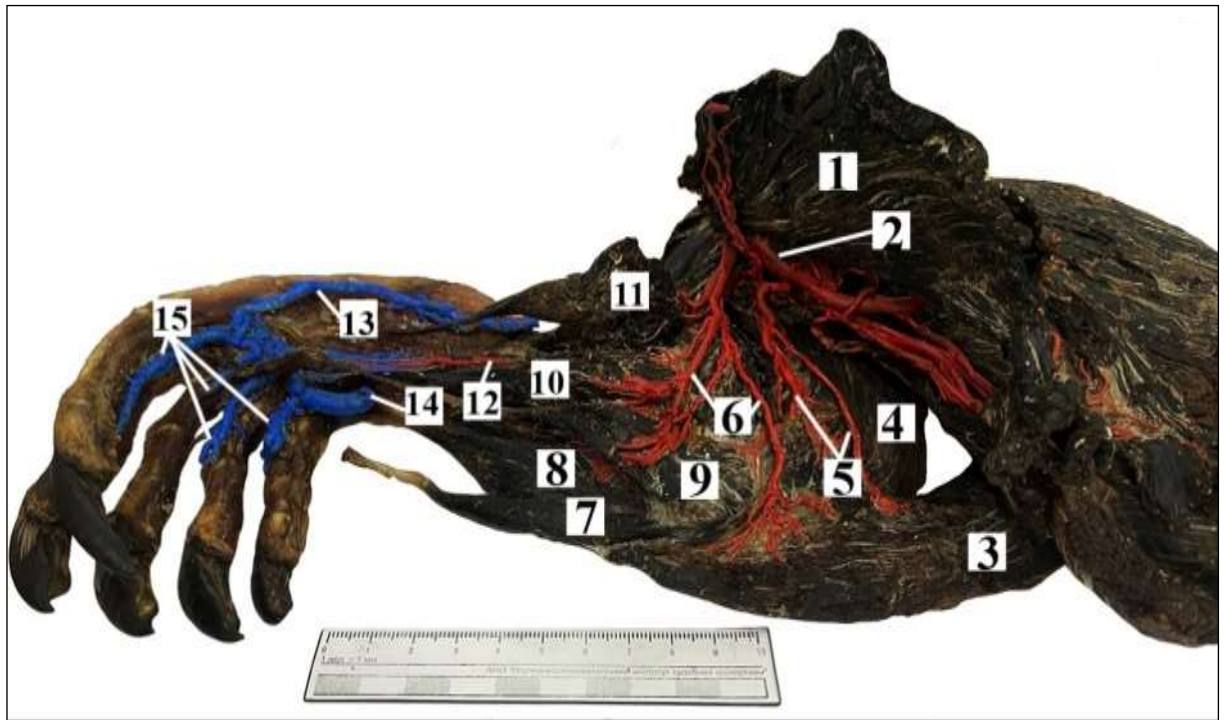


Рисунок 68 – Артерии и вены медиальной поверхности лапы байкальской нерпы (половозрелая особь): 1 – широчайший мускул; 2 – грудоспинная артерия; 3 – лопаточно-локтевой мускул; 4 – трёхглавый мускул; 5 – мышечные ветви трёхглавого и лопаточно-локтевого мускула; 6 – ветви коллатеральной локтевой артерии; 7 – сгибатель пятого пальца; 8 – глубокий сгибатель пальцев; 9 – локтевой сгибатель запястья; 10 – поверхностный сгибатель пальцев; 11 – лучевой сгибатель запястья (отогнут); 12 – срединная артерия; 13 – лучевая вена; 14 – локтевая вена; 15 – вены пальцев

У наземных хищников краниальная окружная плечевая артерия отходит от плечевой артерии (Зеленевский Н.В. и др., 2018; Щипакин М.В. и др., 2019; Газизова А.И., Кулик Н.В., 2020).

Мышечная ветвь нерпы выходит на латеральную поверхность, отдаёт ветви в дельтовидный мускул, а затем идет между длинной головкой трёхглавого мускула и поперечной мышцей локтя и по своему ходу отделяет множественные мелкие ветви во внутренний плечевой и лучевой разгибатели запястья, в общий разгибатель пальцев, поперечный мускул локтя.

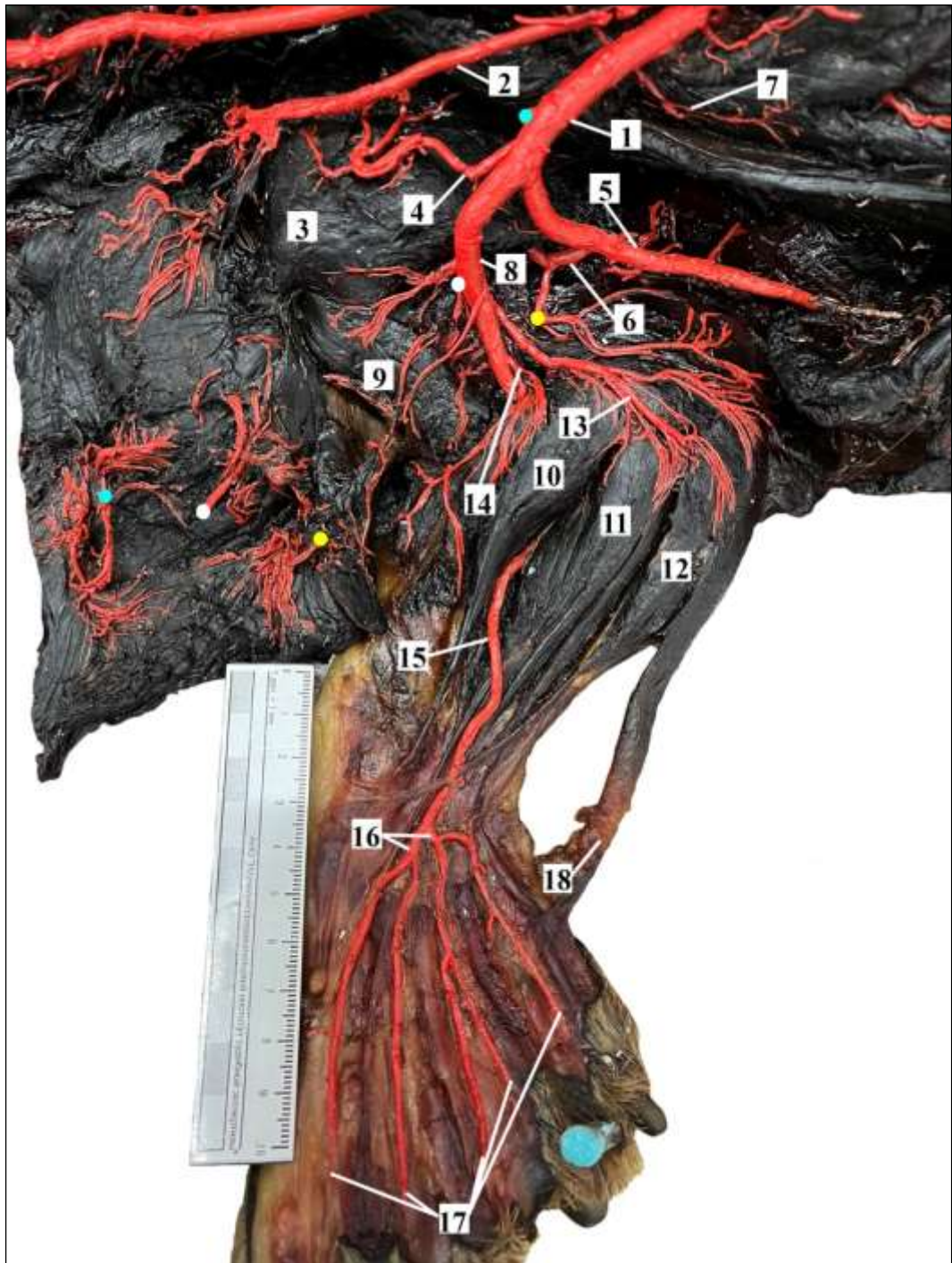


Рисунок 69– Кровоснабжение грудной конечности (ласта) неполовозрелой байкальской нерпы: 1 – подмышечная артерия; 2 – плечешейная артерия; 3 – подлопаточный мускул; 4 – мышечная ветвь на подлопаточный мускул; 5 – грудоспинная артерия; 6 – подлопаточная артерия; 7 – вторая наружная грудная артерия; 8 – плечевая артерия; 9 – двуглавый мускул; 10 – лучевой сгибатель запястья; 11 – поверхностный сгибатель пальцев; 12 – локтевой сгибатель запястья; 13 – коллатеральная локтевая артерия; 14 – коллатеральная лучевая артерия; 15 – срединная артерия; 16 – общие волярные пальцевые артерии; 17 – волярные пальцевые артерии, 18 – сгибатель пятого пальца

Подлопаточная артерия имеет диаметр справа и слева у новорожденных $1,54 \pm 0,17$ мм, $1,50 \pm 0,17$ мм, у бельков $2,79 \pm 0,37$ мм, $2,73 \pm 0,36$ мм, у сеголеток $2,81 \pm 0,09$ мм, $2,75 \pm 0,09$ мм, у неполовозрелых нерп $3,50 \pm 0,12$ мм, $2,96 \pm 0,05$ мм, у половозрелых нерп $3,88 \pm 0,16$ мм, $3,72 \pm 0,12$ мм, соответственно. Ее первой ветвью является окружная плечевая каудальная артерия, которая идёт вместе с мышечной ветвью, описанной выше, но в отличие от неё, заходит на латеральную поверхность шейки лопатки.

Подлопаточная артерия байкальской нерпы идет вдоль каудального края лопатки по подлопаточной ямке, разветвляясь на большой круглой мышце, и кровоснабжает лопатку окружными лопаточными артериями, которые отходят общим стволом, расположенным на расстоянии от 4,01 мм до 35,21 мм от окружной плечевой каудальной артерии (рисунки 69, 71). Окружные лопаточные артерии кровоснабжают подлопаточную, предостную, заостную и дельтовидную мышцы. Кроме этого, от подлопаточной артерии отходят медиальная и латеральная мышечные ветви, кровоснабжающие большую круглую, а также вышеперечисленные мышцы.

Затем подлопаточная артерия краниально уходит на латеральную поверхность, выныривает между заостной мышцей и латеральной головкой трёхглавого мускула (рисунок 70). Её латеральная ветвь через 5,32-15,11 мм делится на два ствола, идущих под заостной мышцей, отводящей конечность, каждый ствол ещё разделяется на три сосуда. Краниальный ствол всё время идёт под заостной мышцей, а каудальный следует между заостной и большой круглой мышцами, отдавая ветви в последнюю.

Грудоспинная артерия в основном направлена на кровоснабжение широчайшего мускула спины, ее диаметр превышает диаметр подлопаточной артерии и составляет с правой и левой стороны у новорожденных $2,00 \pm 0,22$ мм, $1,90 \pm 0,22$ мм, у бельков $2,44 \pm 0,32$ мм, $2,26 \pm 0,30$ мм, у сеголеток – $3,53 \pm 0,12$ мм, $3,35 \pm 0,09$ мм, у неполовозрелых нерп – $4,72 \pm 0,17$ мм, $4,32 \pm 0,14$ мм, у половозрелых нерп – $5,48 \pm 0,14$ мм, $4,85 \pm 0,21$ мм, соответственно.

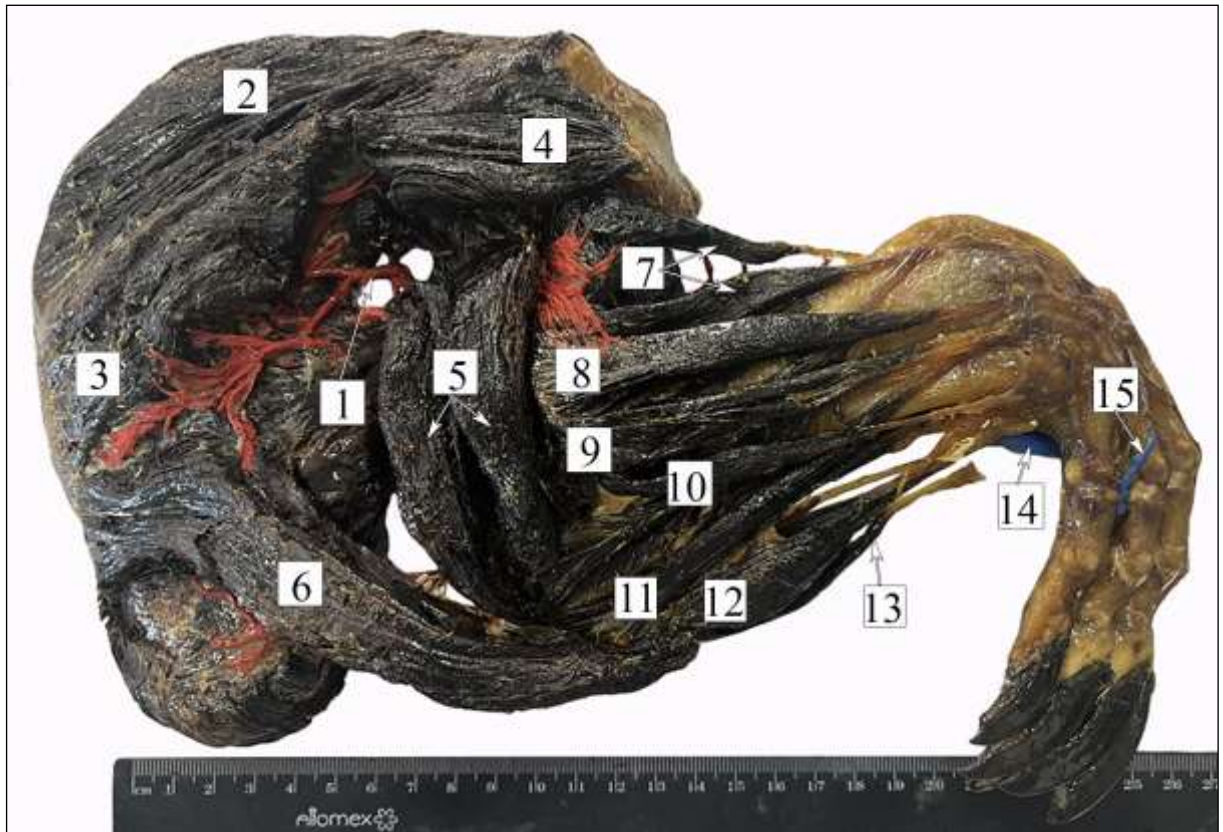


Рисунок 70 – Латеральная поверхность грудной конечности половозрелой байкальской нерпы: 1 – подлопаточная артерия; 2 – предостная мышца, 3 – заостная мышца; 4 – дельтовидная мышца; 5 – трёхглавый мускул; 6 – лопаточно-локтевая мышца; 7 – лучевой разгибатель запястья; 8 – общий разгибатель пальцев; 9 – боковой разгибатель пальцев; 10 – супинатор; 11 – боковой разгибатель первого пальца; 12 – локтевой разгибатель запястья; 13 – боковой сгибатель 5-го пальца; 14 – локтевая вена; 15 – вена пальца

Грудоспинная артерия отдает несколько мышечных ветвей. Её первая ветвь делится на два артерии, кровоснабжающие широчайшую мышцу спины, вторая идёт по медиальной головке трёхглавого мускула, разветвляясь в ней и отдавая также ветвь в лопаточно-локтевую мышцу. Мы полагаем, что вторая ветвь грудоспинной артерии и мышечная ветвь, отходящая от общего ствола грудоспинной и подлопаточной артерий, являются компенсацией глубокой плечевой артерии, которая слабо у развита и хорошо у наземных хищников. По всей видимости, это связано с тем, что у байкальской нерпы короткая плечевая кость и, соответственно, плечевая артерия. Следом от грудоспинной артерии отходят еще три мышечные ветви: две формируют сеть в широчайшей мышце спины, третья на уровне шейки

лопатки кровоснабжает подлопаточную мышцу. Грудоспинная артерия через 3,5-15 мм отдает еще ряд мышечных ветвей по магистральному типу, указанные ветви направлены дорсально и ветвятся в подлопаточной, зубчатой вентральной мышцах, грудной части трапецивидной и ромбовидной мышц. Дорсокаудально от нее отходят ещё три ветви: первая в подмышечный лимфатический узел и широчайший мускул, вторая только в указанный лимфатический узел, третья крупная ветвь разветвляется в лимфоузел и в широчайший мускул (рисунки 71, 72).

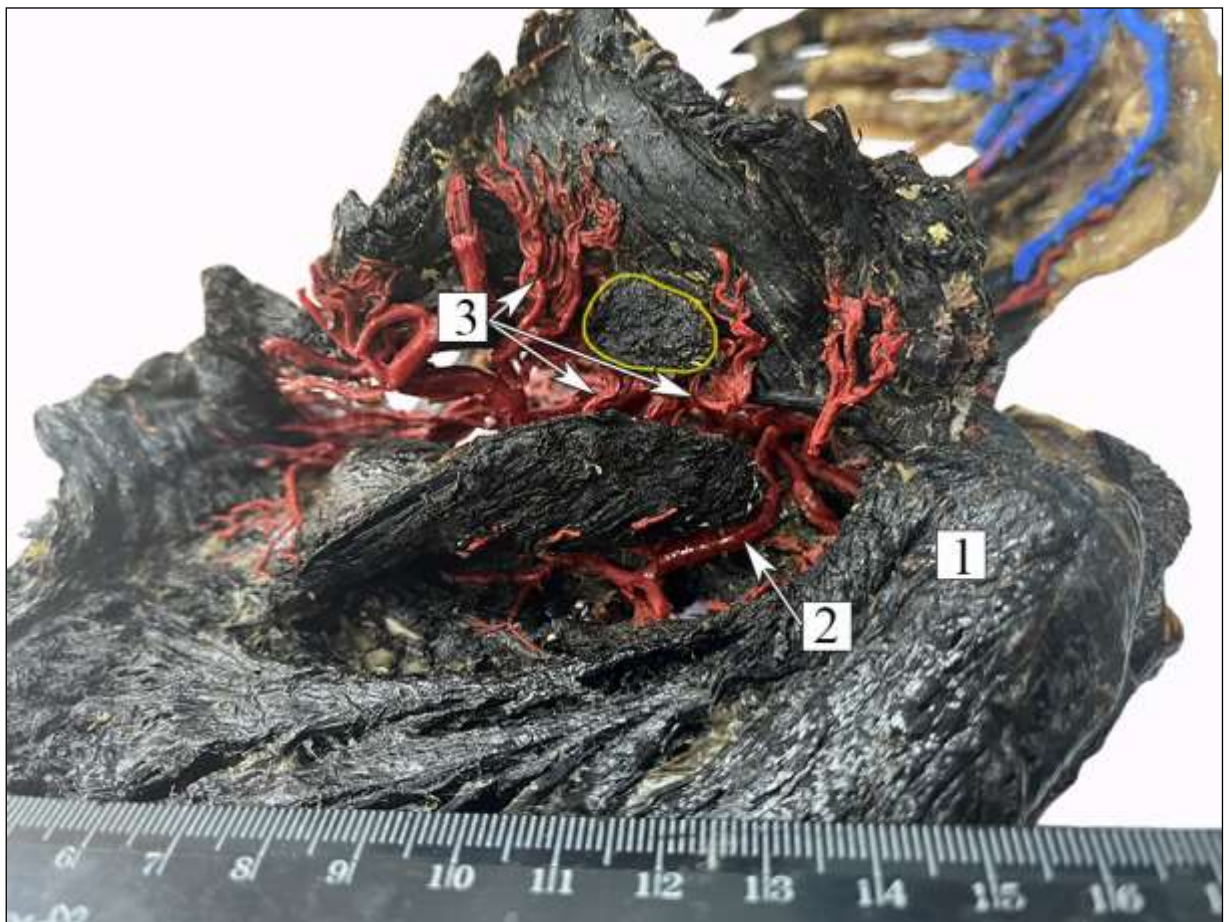


Рисунок 71 – Медиальная поверхность лапа (инъекция сосудов монтажной пеной); линией желтого цвета обозначены границы подмышечного лимфатического узла: 1 – подлопаточная мышца; 2 – подлопаточная артерия; 3 – ветви грудоспинной артерии

У бельков диаметр грудоспинной артерии был одинаков, а подлопаточной артерии увеличивался в сравнении новорожденными нерпами. У сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп увеличивался диаметр и подлопаточной и грудоспинной артерий в сравнении с

новорожденными. У половозрелых нерп указанные промеры были выше в сравнении с новорожденными, бельками и сеголетками, в то же время диаметры левой грудоспинной артерии и правой подлопаточной артерии не отличались у неполовозрелых и половозрелых нерп. Последнее свидетельствует об асимметрии в развитии указанных сосудов в постнатальном онтогенезе.

Второй ветвью подмышечной артерии является плечевая артерия, которая у байкальской нерпы очень короткая, ее максимальная длина справа и слева у половозрелых животных составляла $20,01 \pm 0,04$ мм и $21,09 \pm 0,06$. На уровне дистального отдела двуглавого мускула плечевая артерия делится на коллатеральную локтевую и срединную артерии.



Рисунок 72 – Кровоснабжение подмышечного лимфатического узла половозрелой нерпы (инфузия монтажной пеной): 1 – общий ствол грудоспинной и подлопаточной артерий; 2 – грудоспинная артерия; 3 – подлопаточная артерия; 4 – подмышечный лимфатический узел

Коллатеральная локтевая артерия у байкальской нерпы очень хорошо развита в отличие от наземных хищников. Она имеет несколько мощных мышечных ветвей. Первые две мышечные ветви коллатеральная локтевая артерия отдает в проксимальный отдел лучевого разгибателя запястья. Далее указанная артерия следует по проксимальным брюшкам лучевого сгибателя запястья, поверхностного и глубокого сгибателей пальцев, на уровне проксимального отдела брюшка лучевого сгибателя запястья она разветвляется на четыре мышечных ветви. Первая ветвь идёт по поверхности поперечного мускула локтя, поверхностного сгибателя пальцев в лопаточно-локтевой мускул, отдавая боковые ветви. Важно отметить, что лопаточно-локтевой мускул имеется только у байкальской нерпы и отсутствует у наземных хищников (Рядинская Н.И., 2015). Вторая ветвь следует в поверхностный сгибатель пальцев, разветвляясь в брюшке и в сгибателе пятого пальца, третья ветвь самая мощная образует артериальные сети, проходящие между поверхностным и глубоким сгибателем пальцев, в глубоком сгибателе пальца, локтевом сгибателе запястья, поверхностном сгибателе пальцев.

Срединная артерия является продолжением плечевой артерии (рисунок 69). Диаметр левой срединной артерии у бельков, правой и левой срединной артерии у сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп больше в сравнении с новорожденными нерпами. Первой ветвью от срединной артерии отходит коллатеральная лучевая артерия, следующая по краниомедиальной поверхности предплечья до запястья. По своему ходу коллатеральная лучевая артерия кровоснабжает мышечными ветвями круглый и квадратный пронаторы, двуглавый мускул, внутренний плечевой мускул и лучевой сгибатель запястья. Как один из вариантов ветвления встречающийся у байкальской нерпы это отхождение коллатеральной лучевой артерии непосредственно от плечевой артерии – 13,51 % случаев.

В проксимальном отделе костей предплечья срединная артерия отдаёт межкостные артерии и далее проходит между лучевым сгибателем запястья, круглым пронатором и глубоким сгибателем пальцев до запястного сустава.

У северного морского котика короткая подмышечная артерия делится на подлопаточную и плечевую артерии. Подлопаточная артерия отдает ветви в подключичную, подлопаточную, трехглавую мышцы. Плечевая артерия короткая и отдав глубокую артерию плеча делится на переднюю лучевую, срединную и межкостную артерии (Мужчинкин В.Ф., 1971). Отличия в ветвлении сосудов плеча связаны с особенностями движения ушастых и настоящих тюленей. Морской котик – представитель первых может стоять, опираясь на грудные и тазовые конечности, грудные лапы у него длинные, у байкальской нерпы – представителя вторых, грудные лапы короткие и используются только при движении вперед на твердом субстрате.

Срединная артерия байкальской нерпы, проходя по запястью, продолжается как пястная пальмарная артерия, которая у байкальской нерпы идет по медиальной поверхности.

В области дистального ряда запястья пястная артерия разветвляется, причём у байкальской нерпы обнаружено два варианта её ветвления (рисунок 73). В первом случае пястная артерия делится практически по магистральному типу отходят две общие пальмарные пальцевые артерии. Первая общая пальмарная пальцевая артерия через 6,14-12,15 мм делится на отдельные пальмарные пальцевые артерии первого и второго пальцев. Вторая общая пальмарная пальцевая артерия делится уже через 3,56-9,64 мм на общую пальмарную пальцевую артерию для третьего и четвертого пальцев, разделяющуюся позднее на каждый палец, и пальмарную артерию пятого пальца.

Во втором случае ветвление пястной артерии происходит по рассыпному типу. От нее отходит артерия, следующая поперек запястно-пястного сочленения от которой одновременно отходят четыре пальмарных пальцевых артерии. Первая пальмарная пальцевая артерия кровоснабжает

первый и второй палец, вторая пальмарная пальцевая артерия идёт между вторым и третьим пальцами. Две указанные артерии лежат на соединительной ткани перепонки ласт. Третья артерия проходит на перепонке между третьим и четвертым пальцами и дистально разделяется на две отдельные артерии указанных пальцев, четвертая пальмарная пальцевая артерия питает пятый палец.

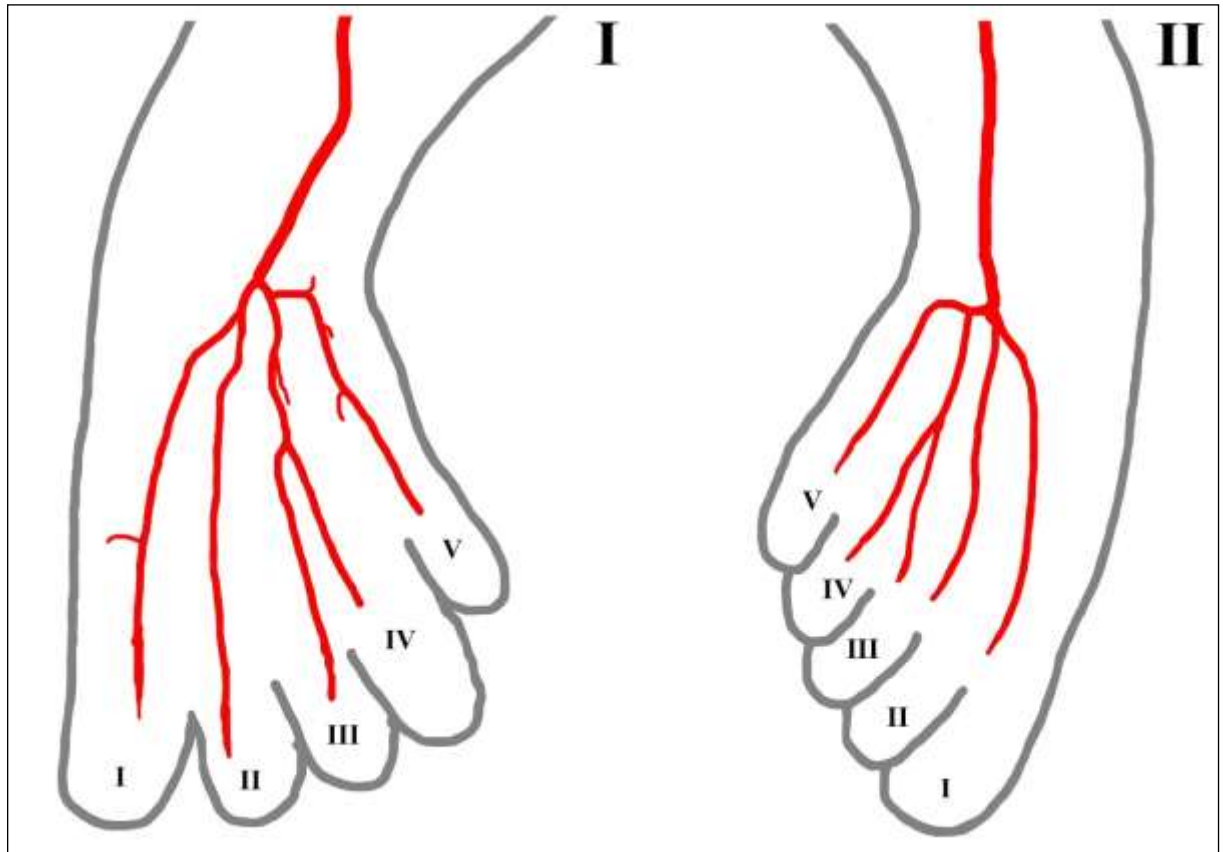


Рисунок 73 – Схемы ветвления пястной артерии у байкальской нерпы. Римскими цифрами обозначены номера пальцев.

Во всех указанных случаях пальмарные пальцевые артерии питают не только пальцы, но перепонки ласт, жировые складки, лежащие вдоль первого и последнего пальцев (данные складки формируют вогнутую плантарную поверхность).

У северного морского котика также отмечается большая вариабельность ветвления пястных артерий (Мужчинкин В.Ф., 1971). Мы полагаем, что разные внутривидовые варианты ветвления пястных артерий у

байкальской нерпы и северного морского котика связаны с индивидуальными различиями в длине пальцев, размерах перепонки и т.д.

2.2.1.5 Артерии тазовой конечности (ласта)

Вторая ветвь общего ствола внутренней и наружной подвздошной артерий – наружная подвздошная артерия кровоснабжает тазовую конечность. Внутренняя подвздошная артерия описана в главе «Аорта».

Наружная подвздошная артерия первой отделяет мышечную ветвь (справа и слева), которая анастомозирует с первой глубокой окружной подвздошной артерией, являющейся париетальным сосудом брюшной аорты (рисунок 74).

Второй ветвью она отдает каудальную бедренную артерию, которая ветвится в лонных и седалищных костях, питая наружные и внутренние запирающие мышцы. Диаметр каудальной бедренной артерии справа и слева у новорожденных и бельков был одинаков и составлял в указанных группах $1,61 \pm 0,21$ мм и $1,83 \pm 0,24$ мм, $1,88 \pm 0,13$ мм и $1,98 \pm 0,14$ мм соответственно. У сеголеток, неполовозрелых диаметр указанного сосуда правой и левой сторон увеличивался в сравнении с новорожденными и бельками, а у половозрелых нерп еще и в сравнении с сеголетками и неполовозрелыми нерпами. Каудальная бедренная артерия отдает вторую глубокую окружную подвздошную артерию.

Нами отмечено, что у байкальской нерпы вторая глубокая окружная подвздошная артерия может отделяться и непосредственно от наружной подвздошной артерии. Важно отметить, что у байкальской нерпы в отличие от наземных хищников имеются две глубокие окружные подвздошные артерии справа и слева, кровоснабжающие мощные мышцы брюшных стенок. Далее наружная подвздошная артерия продолжается как бедренная артерия, латерально от нее отходит краниальная бедренная артерия, ветвящаяся в четырехглавый мускул бедра и проксимальную часть трехглавого мускула голени.



Рисунок 74 – Артерии тазовой конечности половозрелой байкальской нерпы (инфузия монтажной пены): 1 – первая глубокая окружная подвздошная артерия; 2 – общий ствол наружной и внутренней подвздошной артерий; 3 – наружная подвздошная артерия; 4 – внутренняя подвздошная артерия; 5 – мышечная ветвь анастомозирующая с первой глубокой окружной подвздошной артерией; 6 – каудальная бедренная артерия; 7 – бедренная артерия; 8 – вторая глубокая окружная подвздошная артерия

Бедренная артерия, пройдя по трехглавому мускулу, переходит в подколенную артерию в области колена. Бедренная артерия правой и левой сторон была одинакова у новорожденных и бельков и увеличивалась в остальных возрастных группах, достигая максимального значения у половозрелых нерп с правой стороны – $5,02 \pm 0,07$ мм и с левой – $5,04 \pm 0,06$ мм. Подколенная артерия на уровне проксимального отдела диафиза большеберцовой кости отдает три сосуда по рассыпному типу (рисунок 75).

К трехглавому мускулу отклоняется самая мощная ветвь – артерия сафена, затем она идет между пяточной и таранной костями и проходит по поверхности сгибателей пальцев. Ее диаметр составил справа и слева у новорожденных нерп $1,86 \pm 0,24$ мм и $2,00 \pm 0,27$ мм, у бельков – $2,15 \pm 0,17$ мм и $2,12 \pm 0,16$ мм, у сеголеток – $3,50 \pm 0,14$ мм и $3,42 \pm 0,13$ мм, у неполовозрелых – $4,01 \pm 0,08$ мм и $3,94 \pm 0,08$ мм, у половозрелых – $4,59 \pm 0,06$ мм и $4,43 \pm 0,07$ мм соответственно. У новорожденных и бельков диаметр сосуда не отличался, а в остальных группах диаметр указанного сосуда правой и левой сторон увеличивался во всех возрастных группах. Вторая ветвь – задняя большеберцовая артерия также следует по медиальной поверхности заплюсны (продолжение подколенной артерии), а третья – передняя большеберцовая артерия проходит между малой и большой берцовыми костями. Закономерности изменения диаметра задней большеберцовой артерии справа и слева, были такими же, как и у артерии сафена. Диаметр задней большеберцовой артерии увеличивался у сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп. Минимальные значения справа и слева отмечены у новорожденных и бельков ($0,74 \pm 0,10$ мм и $0,77 \pm 0,10$ мм, $0,86 \pm 0,06$ мм и $0,85 \pm 0,06$ мм соответственно) и максимальные – у половозрелых нерп ($2,13 \pm 0,03$ мм и $2,09 \pm 0,04$ мм). Диаметр передней большеберцовой артерии правой и левой сторон был больше в сравнении с диаметром задней большеберцовой артерии во всех возрастных группах. У новорожденных диаметр передней большеберцовой артерии справа и слева был $1,04 \pm 0,09$ мм, $1,15 \pm 0,10$ мм, у бельков – $1,23 \pm 0,08$ мм, $1,24 \pm 0,09$ мм, у сеголеток – $2,72 \pm 0,11$ мм, $2,84 \pm 0,17$ мм, у неполовозрелых – $3,28 \pm 0,07$ мм, $3,20 \pm 0,06$ мм и у половозрелых нерп – $3,67 \pm 0,05$ мм, $3,61 \pm 0,05$ мм соответственно. У бельков и новорожденных диаметры данного сосуда справа и слева достоверно не отличаются, а в остальных возрастных группах происходит его увеличение, за исключением левой передней большеберцовой, которая была одинакова у сеголеток и неполовозрелых нерп.

В отличие от байкальской нерпы – представителя семейства настоящих тюленей, у северного морского котика проксимальные отделы тазовой конечности кровоснабжаются ветвями наружной подвздошной артерии (бедренной, глубокой бедренной и подколенной артериями), дистальные отделы тазовой конечности – внутренней подвздошной артерией и ее сосудами (передней и задней лодыжковыми, а также метатарсальными и пальцевыми артериями) (Мужчинкин В.Ф., 1971). Как и в случае с грудными конечностями, данные отличия связаны с особенностями движения ушастых и настоящих тюленей.

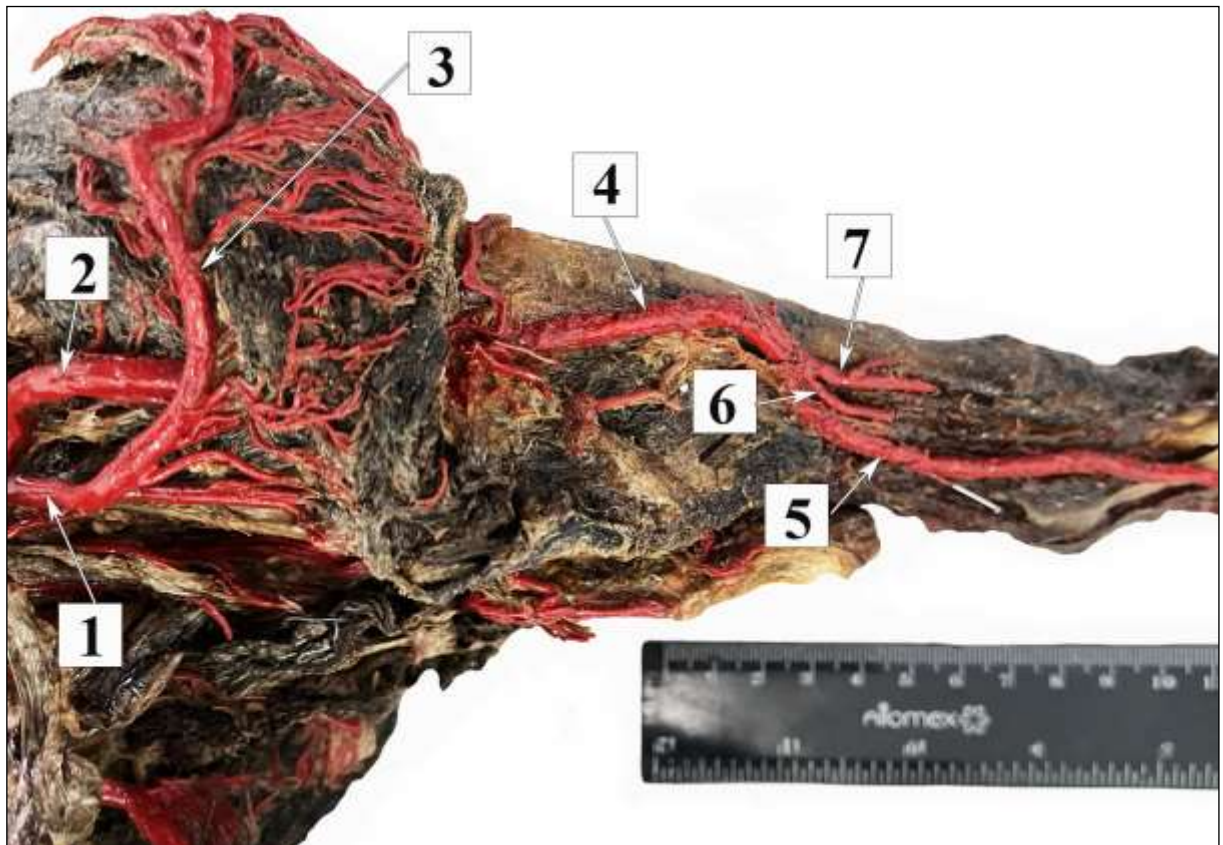


Рисунок 75 – Артерии тазовой конечности неполовозрелой нерпы (инъекция сосудов монтажной пеной): 1 – каудальная бедренная артерия; 2 – бедренная артерия; 3 – вторая окружная глубокая подвздошная; 4 – подколенная артерия; 5 – артерия сафена; 6 – задняя большеберцовая артерия; 7 – передняя большеберцовая артерия

В области среднего или дистального рядов заплюсны артерия сафена отдает две плюсневые артерии, диаметры которых были одинаковы у новорожденных нерп и бельков и увеличивались в остальных возрастных

группах (рисунок 76). У половозрелых нерп плюсневые артерии справа имели диаметр $3,18 \pm 0,04$ мм, $3,10 \pm 0,06$ мм и слева – $3,15 \pm 0,05$ мм и $3,16 \pm 0,04$ мм. Плюсневые артерии значительно варьируют по длине у байкальской нерпы и разветвляются или практически сразу или в дистальном отделе плюсны на четыре пальцевые артерии, разветвляющиеся в I-V пальцах. Каждая пальцевая артерия идет вдоль фаланг пальцев по медиальной поверхности, за исключением второй пальцевой артерии, которая отдает ветви на II и III пальцы.

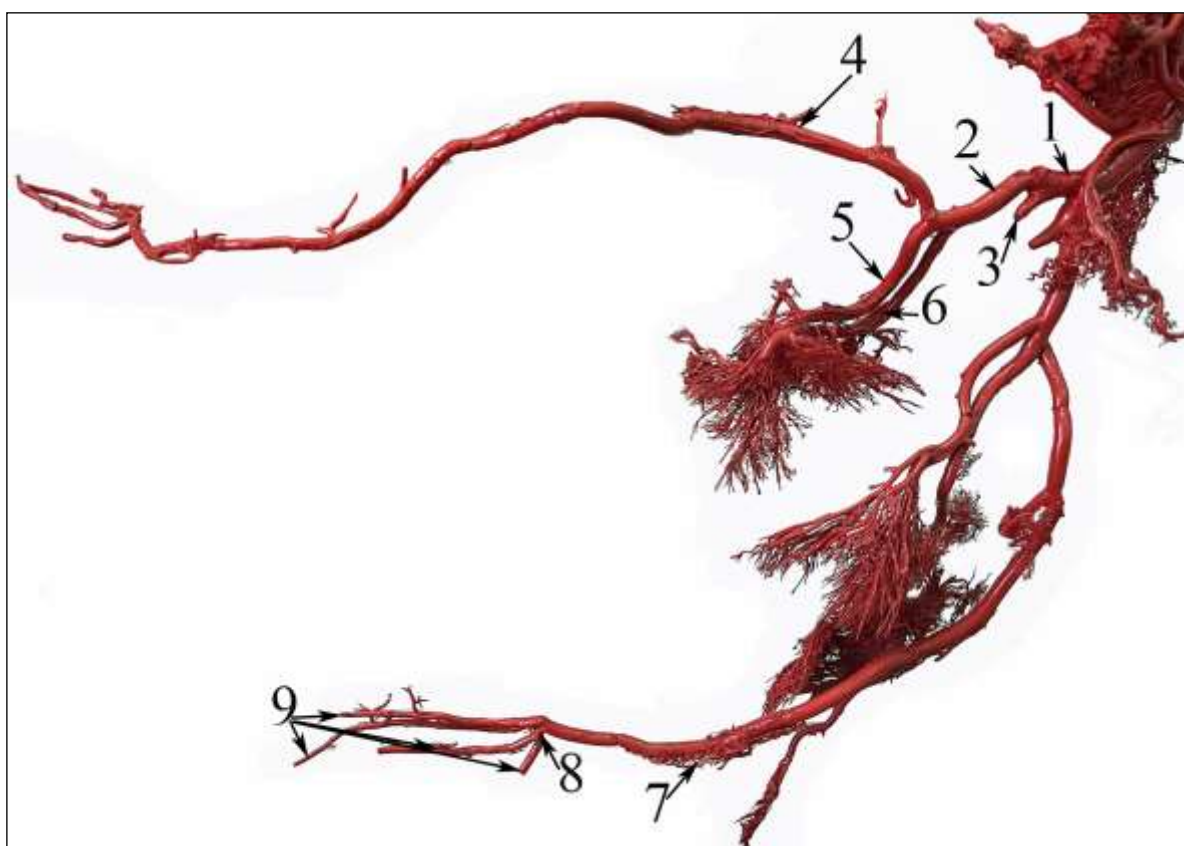


Рисунок 76 – Артерии тазовой конечности сеголетка (коррозионный препарат): 1 – общий ствол наружной и внутренней подвздошных артерий; 2 – наружная подвздошная артерия; 3 – внутренняя подвздошная артерия; 4 – подколенная артерия; 5 – краниальная бедренная артерия; 6 – каудальная бедренная артерия; 7 – артериальная чудесная сеть вокруг артерии сафена; 8 – плюсневая артерия; 9 – пальцевые артерии

Вокруг артерии сафена и плюсневых артерий формируется артериальная чудесная сеть (*rete mirabile*) их мелкими мышечными ветвями (рисунки 77, 78) анастомозирующими между собой и вливающимися обратно в указанные сосуды.

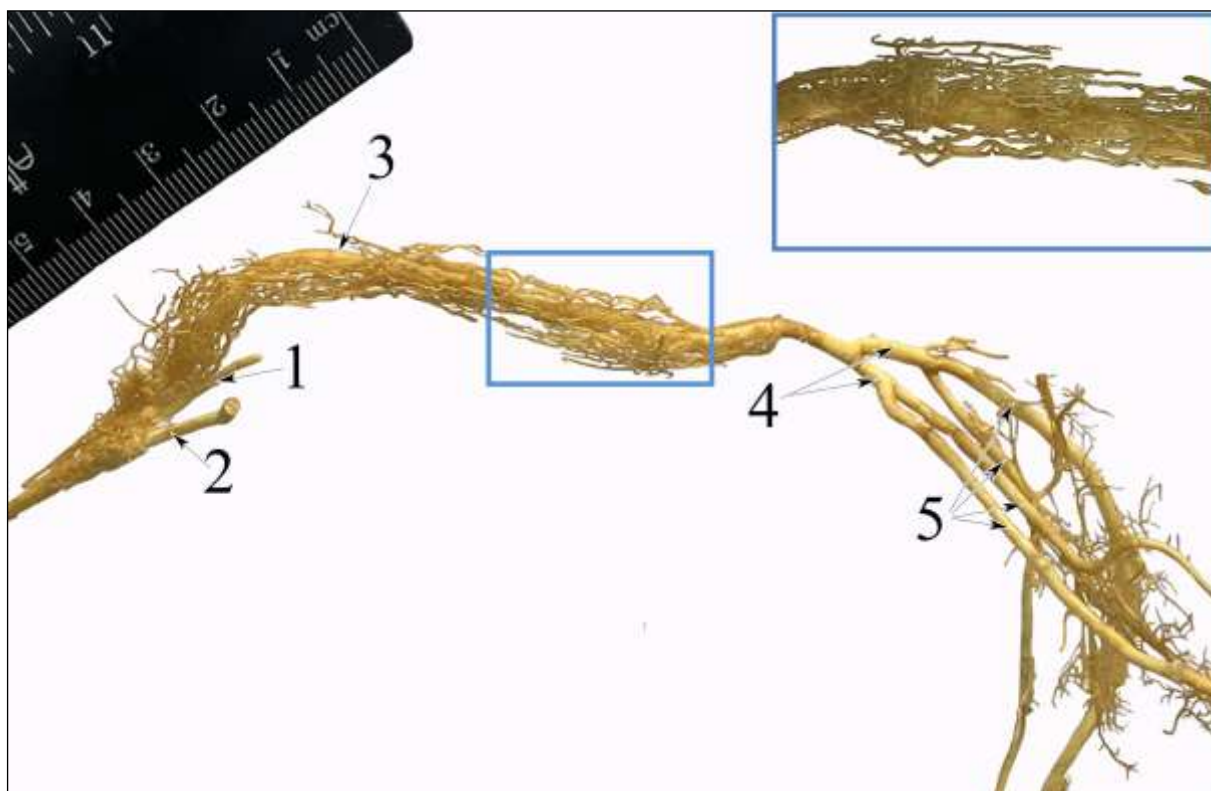


Рисунок 77 – Артериальная чудесная сеть артерии сафена не половозрелой нерпы (коррозионный препарат): 1 – задняя большеберцовая артерия; 2 – передняя большеберцовая артерия; 3 – артерия сафена; 4 – плюсневые артерии; 5 – пальцевые артерии

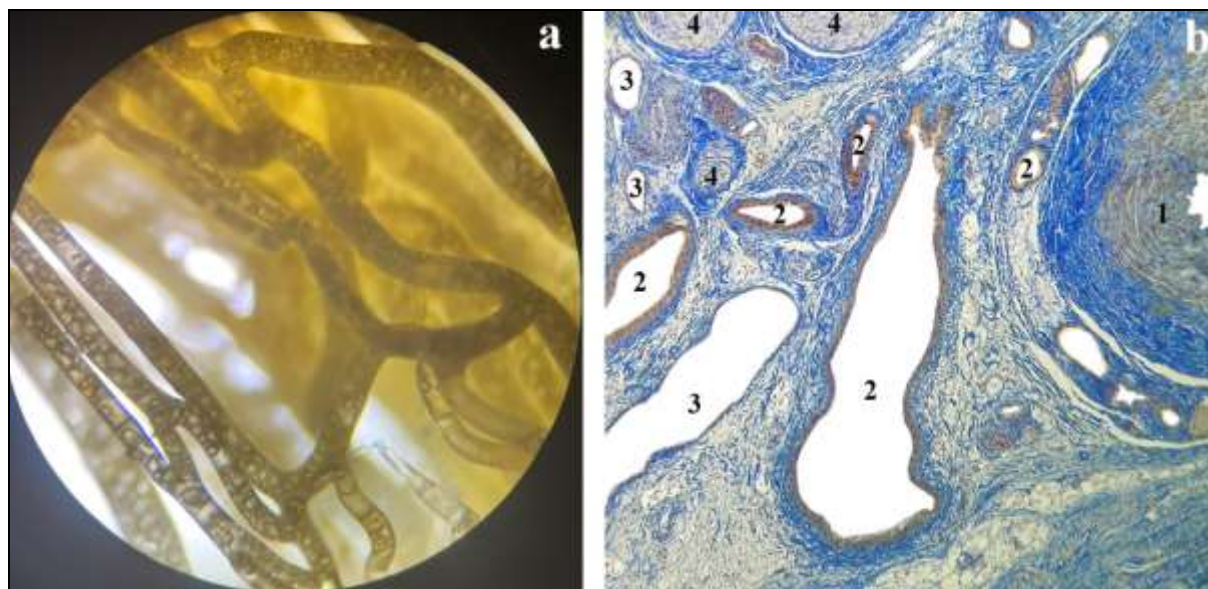


Рисунок 78 – Чудесная сеть ласт байкальской нерпы: а – сосуды rete mirabile вокруг артерии сафена предварительно инъецированные монтажной пеной (увеличение $\times 40$); б – rete mirabile плюсны: 1 – плюсневая артерия, 2 – мелкие артерии, 3 – мелкие вены, 4 – нервы (увеличение $\times 100$).

Мы полагаем, что чудесная артериальная сеть не только увеличивает сосудистую емкость ласт, но и играет важную роль в регуляции кровотока и

теплообмена в конечностях байкальской нерпы, в том числе и при погружении.

Плюсовая артерия байкальской нерпы мышечного типа с хорошо выраженной как внутренней, так и наружной эластическими мембранами и мощным мышечным слоем из гладких миоцитов (рисунок 78). В адвентиции плюсовой артерии плотно расположены коллагеновые волокна с множеством мелких артерий в ее наружном слое.

В области дистального отдела заплюсны и проксимального отдела плюсны артерии также отдают множество мелких сосудов, оплетающих основные ветви, которые анастомозируют между собой и с мелкими извитыми венами заплюсны.

Архитектоника плюсовых и пальцевых артерий тазовой конечности байкальской нерпы сходна с описанной для северного морского котика и обыкновенного тюленя (Tarasoff F.J., Fisher H.D., 1970; Мужчинкин В.Ф., 1971). При этом у эндемика Байкала чудесная сеть была обнаружена не только в предплюсно-плюсовой области, но и вокруг артерии сафена на всем ее протяжении.

2.2.1.6 Дискриминантный анализ показателей артериального русла в возрастном аспекте

Для того чтобы выявить показатели, которые определяли наиболее существенный вклад в межгрупповое различие нерп разного возраста был использован дискриминантный анализ. Поскольку количество показателей было велико для проведения анализа, исследование проводили поэтапно.

Дискриминантный анализ по морфометрическим показателям аорты у новорожденных, бельков, сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп проводился по 29 показателям. Наибольший вклад в разделение групп вносили следующие показатели: длина грудной аорты; расстояние на аорте между местами отхождения плечеголовной и левой сонной артерий; расстояние на аорте между местами отхождения левой сонной и левой

подключичной артерий; диаметр аорты перед отхождением левой сонной артерии; диаметр брюшной аорты на уровне отхождения почечных артерий; длина участка аорты в ее основании с постоянным диаметром; диаметр грудной аорты в начале; диаметр луковицы аорты (таблица 11). Указанные 8 показателей разделяли животных по возрастным группам с общим процентом дискриминации 100%.

Таблица 11 – Переменные в модели дискриминантного анализа, проведенного по морфометрическим показателям аорты, и статистика лямбда Уилкса (λ)

N=37 (кол-во перп) Переменные в модели	Discriminant Function Analysis Summary Wilks' Lambda: 0,0000032 approx. F (84,49)=13,981 p < 0,0000					
	Wilks' Лямбда	Частная Лямбда	F-remove (4,12)	p-value	Toler.	1-Toler. (R-Sqr.)
Длина участка аорты в ее основании с постоянным диаметром	0,00	0,18	13,44	0,00	0,03	0,97
Диаметр луковицы аорты	0,00	0,34	5,94	0,01	0,00	1,00
Расстояние на аорте между местами отхождения плечеголовной и левой сонной а.	0,00	0,13	19,74	0,00	0,02	0,98
Расстояние на аорте между местами отхождения левой сонной и левой подключичной а.	0,00	0,43	4,05	0,03	0,05	0,95
Диаметр аорты перед отхождением левой сонной а.	0,00	0,18	13,60	0,00	0,01	0,99
Длина грудной аорты	0,00	0,38	4,88	0,01	0,01	0,99
Диаметр грудной аорты в начале	0,00	0,40	4,55	0,02	0,02	0,98
Диаметр брюшной аорты на уровне отхождения почечных а.	0,00	0,22	10,39	0,00	0,02	0,98

При этом значение лямбды Уилкса составило 0,0000032, что свидетельствует о высоком качестве дискриминации групп по указанным показателям. Значение частной лямбды Уилкса характеризует вклад отдельных переменных в разделение групп в модели. Как видно из таблицы минимальная статистика частной лямбды Уилкса была у переменной «Расстояние на аорте между местами отхождения плечеголовной и левой сонной артерий», что свидетельствует о том, что она вносит наибольший вклад в разделение групп, следующими по значению вклада были две

переменные «Диаметр аорты перед отхождением левой сонной артерии» и «Длина участка аорты в ее основании с постоянным диаметром» и т.д.

Дискриминантный анализ по морфометрическим показателям гистологического исследования аорты проводился по 48 показателям (таблица 12). В модель дискриминации включалось семь показателей: количество эластических волокон в луковиче аорты; толщина медиі грудной аорты перед диафрагмой; толщина адвентиции в аорте перед отхождением левой сонной артерии; толщина эндотелия основания аорты; толщина эластических волокон в аорте перед отхождением левой сонной артерии; толщина эластических волокон в луковиче аорты; толщина адвентиции грудной аорты перед диафрагмой. Переменной с наибольшим вкладом в модель дискриминации являлась «Толщина медиі грудной аорты перед диафрагмой», второй по вкладу в модель была переменная «Толщина адвентиции в аорте перед отхождением левой сонной артерии» и т.д.

Таблица 12 – Переменные в модели дискриминантного анализа, проведенного по морфометрии стенки аорты, и статистика лямбда Уилкса (λ)

N=37 (кол-во перп) Переменные в модели	Discriminant Function Analysis Summary Wilks' Lambda: 0,00247 approx. F (28,95)=14,570 p < 0,0000					
	Wilks' Лямбда	Частная Лямбда	F-remove (4,26)	p-value	Toler.	1-Toler. (R-Sqr.)
Толщина эндотелия в основании аорты	0,01	0,49	6,86	0,00	0,69	0,31
Количество эластических волокон в луковиче аорты	0,00	0,51	6,26	0,00	0,70	0,30
Толщина эластических волокон в луковиче аорты	0,00	0,57	5,00	0,00	0,67	0,33
Толщина адвентиции в аорте перед отхождением левой сонной а.	0,01	0,41	9,44	0,00	0,70	0,30
Толщина эластических волокон в аорте перед отхождением левой сонной а.	0,00	0,51	6,17	0,00	0,69	0,31
Толщина медиі грудной аорты перед диафрагмой	0,01	0,25	19,78	0,00	0,72	0,28
Толщина адвентиции грудной аорты перед диафрагмой	0,00	0,69	2,91	0,04	0,87	0,13

Дискриминантный анализ, проведенный по морфометрическим показателям артерий грудной и брюшной аорты (всего 37 показателей),

показал что в модель дискриминации входили следующие показатели: диаметры печеночной, левой наружной подвздошной, правой почечной и краниальной брыжеечной артерий; длины правого и левого общих стволов наружной и внутренней подвздошных артерий, правой наружной подвздошной, левой и правой почечных артерий; расстояние от краниальной брыжеечной артерии до почечных артерий; диаметры девятой и десятой пар межреберных артерий (таблица 13).

Таблица 13 – Переменные модели дискриминации по морфометрическим показателям сосудов грудной и брюшной аорты и статистика лямбда Уилкса (λ)

N=37 (кол-во перп) Переменные в модели	Discriminant Function Analysis Summary Wilks' Lambda: 0,000055 approx. F (104,30)=21,883 p < 0,0000					
	Wilks' Лямбда	Частная Лямбда	F-remove (4,70)	p-value	Toler.	1-Toler. (R-Sqr.)
Диаметр печеночной а.	0,00	0,09	17,98	0,00	0,02	0,98
Диаметр левой наружной подвздошной а.	0,00	0,19	7,61	0,01	0,01	0,99
Длина правого общего ствола наружной и внутренней подвздошных а.	0,00	0,27	4,62	0,04	0,02	0,98
Диаметр правой почечной а.	0,00	0,14	10,42	0,00	0,03	0,97
Длина левого общего ствола наружной и внутренней подвздошных а.	0,00	0,05	34,39	0,00	0,00	1,00
Длина правой наружной подвздошной а.	0,00	0,19	7,50	0,01	0,00	1,00
Диаметр краниальной брыжеечной а.	0,00	0,21	6,45	0,02	0,02	0,98
Длина левой почечной а.	0,00	0,19	7,32	0,01	0,01	0,99
Расстояние от краниальной брыжеечной артерии до почечных а.	0,00	0,19	7,59	0,01	0,01	0,99
Длина правой почечной а.	0,00	0,28	4,59	0,04	0,01	0,99
Диаметр десятой пары межреберных а.	0,00	0,23	5,83	0,02	0,02	0,98
Диаметр девятой пары межреберных а.	0,00	0,16	8,91	0,01	0,03	0,97

Качество дискриминации по указанным 12 показателям возрастных групп также было высоким, поскольку значение лямбды Уилкса практически приближается к 0 (0,0000055), кроме того, группы по данным показателям

разделились на 100%. Интересно, что наибольший вклад в разделение групп вносил показатель «Длина левого общего ствола наружной и внутренней подвздошных артерий», а наименьший – «Длина правой почечной артерии».

В дискриминацию групп по морфометрическим показателям плечевого ствола (34 показателя) существенный вклад вносили 19 показателей (таблица 14).

Таблица 14 – Переменные модели дискриминации по морфометрическим показателям сосудов плечевого ствола и статистика лямбда Уилкса (λ)

N=37 (кол-во перп) Переменные в модели	Discriminant Function Analysis Summary Wilks' Lambda: 0,0000000 approx. F (96,38)=106,7944 p < 0,0000					
	Wilks' Лямбда	Частная Лямбда	F-remove (4,90)	p-value	Toler.	1-Toler. (R-Sqr.)
Диаметр правой позвоночной а.	0,00	0,11	18,05	0,00	0,01	0,99
Диаметр правой глубокой шейной артерии, отделяющейся от сонной а.	0,00	0,18	10,36	0,00	0,01	0,99
Диаметр правой глубокой шейной а.	0,00	0,05	40,75	0,00	0,00	1,00
Диаметр правой внутренней грудной а.	0,00	0,23	7,64	0,01	0,02	0,98
Длина правого реберно-шейного ствола	0,00	0,04	48,26	0,00	0,00	1,00
Диаметр плечевого а.	0,00	0,04	48,38	0,00	0,00	1,00
Диаметр правого реберно-шейного ствола	0,00	0,11	18,92	0,00	0,02	0,98
Длина правой плечевой а.	0,00	0,06	36,38	0,00	0,02	0,98
Диаметр правой подключичной а.	0,00	0,18	10,48	0,00	0,02	0,98
Длина правой внутренней грудной а.	0,00	0,26	6,51	0,01	0,01	0,99
Диаметр правой наружной грудной а.	0,00	0,10	19,66	0,00	0,01	0,99
Длина правой наружной грудной а.	0,00	0,16	12,04	0,00	0,01	0,99
Длина левого реберно-шейного ствола	0,00	0,03	75,06	0,00	0,01	0,99
Длина левой наружной грудной а.	0,00	0,21	8,49	0,00	0,01	0,99
Диаметр левой глубокой шейной а.	0,00	0,08	24,97	0,00	0,00	1,00
Диаметр левой внутренней грудной а.	0,00	0,19	9,78	0,00	0,01	0,99
Длина левой плечевой а.	0,00	0,23	7,38	0,01	0,04	0,96
Диаметр левой плечевой а.	0,00	0,13	14,78	0,00	0,03	0,97
Диаметр левого реберно-шейного ствола	0,00	0,13	14,76	0,00	0,01	0,99

Указанные показатели разделяли группы с общим процентом дискриминации равным 100%. Показатель «Длина левого реберно-шейного ствола» вносил наибольший вклад в разделение групп. Интересно, что вторыми по величине вклада были сразу два показателя – «Длина правого реберно-шейного ствола» и «Диаметр плечеголовной артерии».

Дискриминация возрастных групп по 44 морфометрическим показателям артерий головы имела общий процент дискриминации 100%. Наибольший вклад в модель дискриминации вносили 12 показателей (таблица 15), при этом наибольший вклад в общую дискриминацию давала переменная «Диаметр левой оболочечной артерии».

Таблица 15 – Переменные модели дискриминации по морфометрическим показателям сосудов артерий головы и статистика лямбда Уилкса (λ)

N=37 (кол-во перп) Переменные в модели	Discriminant Function Analysis Summary Wilks' Lambda: 0,0000000 approx. F (68,65)=172,2073 p < 0,0000					
	Wilks' Лямбда	Частная Лямбда	F-remove (4,16)	p-value	Toler.	1-Toler. (R-Sqr.)
Диаметр правой решетчатой а.	0,00	0,29	9,87	0,00	0,18	0,82
Диаметр правой большой небной а.	0,00	0,44	5,19	0,01	0,24	0,76
Диаметр правой общей сонной а.	0,00	0,26	11,11	0,00	0,06	0,94
Диаметр правой ушной а.	0,00	0,38	6,66	0,00	0,31	0,69
Диаметр правой глубокой височной а.	0,00	0,50	4,02	0,02	0,15	0,85
Диаметр правой клинонебной а.	0,00	0,37	6,93	0,00	0,07	0,93
Диаметр правой внутренней сонной а.	0,00	0,52	3,72	0,03	0,15	0,85
Диаметр левой оболочечной а.	0,00	0,14	23,86	0,00	0,22	0,78
Диаметр левой нижней альвеолярной а.	0,00	0,49	4,09	0,02	0,32	0,68
Диаметр левой ушной а.	0,00	0,38	6,51	0,00	0,28	0,72
Диаметр левой наружной сонной а.	0,00	0,57	3,01	0,05	0,28	0,72
Диаметр левой а. двубрюшного мускула	0,00	0,38	6,66	0,00	0,20	0,80

Дискриминантный анализ по морфометрическим показателям артерий грудной конечности проводился по 20 показателям. В модель дискриминации включались 8 показателей: диаметр правой грудоспинной артерии; диаметр правой срединной артерии; диаметр правой подлопаточной артерии; диаметр

правой подмышечной артерии; диаметр левой подлопаточной артерии; диаметр левой срединной артерии; диаметр левой грудоспинной артерии и диаметр левой подмышечной артерии (таблица 16). Наибольший вклад в разделение групп вносил диаметр правой грудоспинной артерии.

Таблица 16 – Переменные модели дискриминации по морфометрическим показателям сосудов грудной конечности и статистика лямбда Уилкса (λ)

N=37 (кол-во перп) Переменные в модели	Discriminant Function Analysis Summary Wilks' Lambda: 0,00174 approx. F (32,93)=13,486 p < 0,0000					
	Wilks' Лямбда	Частная Лямбда	F-remove (4,25)	p-value	Toler.	1-Toler. (R-Sqr.)
Диаметр правой грудоспинной а.	0,00	0,38	10,2	0,00	0,19	0,81
Диаметр правой срединной а.	0,00	0,50	6,2	0,00	0,30	0,70
Диаметр правой подлопаточной а.	0,00	0,55	5,1	0,00	0,18	0,82
Диаметр правой подмышечной а.	0,00	0,58	4,6	0,01	0,06	0,94
Диаметр левой подлопаточной а.	0,00	0,50	6,2	0,00	0,16	0,84
Диаметр левой срединной а.	0,00	0,46	7,3	0,00	0,11	0,89
Диаметр левой грудоспинной а.	0,00	0,61	4,0	0,01	0,13	0,87
Диаметр левой подмышечной а.	0,00	0,65	3,4	0,02	0,07	0,93

Дискриминация по 18 показателям диаметров артерий тазовой конечности характеризовалась общим процентом дискриминации равным 94,59%. Интересно, что вклад в дискриминацию вносили всего два показателя (таблица 17).

Таблица 17 – Переменные модели дискриминации по морфометрическим показателям сосудов тазовой конечности и статистика лямбда Уилкса (λ)

N=37 (кол-во перп) Переменные в модели	Discriminant Function Analysis Summary Wilks' Lambda: 0,00312 approx. F (40,89)=7,9723 p < 0,0000					
	Wilks' Лямбда	Частная Лямбда	F-remove (4,12)	p-value	Toler.	1-Toler. (R-Sqr.)
Диаметр правой передней большеберцовой а.	0,00	0,63	3,43	0,02	0,05	0,95
Диаметр левой бедренной а.	0,01	0,58	4,15	0,01	0,08	0,92

На втором этапе 68 переменных, включенных в модель дискриминации, использовали для выявления наиболее существенных из указанных показателей, участвующих в разделении групп. На следующих этапах дискриминантный анализ проводили до тех пор, пока количество

переменных в модели ни стало постоянным и не менялось при исключении переменных, не входящих в модель.

В итоговую модель дискриминации вошли 11 переменных (таблица 18, рисунок 79). Общий процент дискриминации составил 100%. Наибольший вклад в модель дискриминации вносила переменная «Диаметр печеночной артерии», имеющая меньшую статистику частной лямбды Уилкса (0,22), второй по значению вклада была «Толщина меди грудной аорты» (0,31), третьей – «Диаметр правого реберно-шейного ствола» (0,38) и т.д.

Таблица 18 – Переменные итоговой модели дискриминации и статистика лямбда Уилкса (λ)

N=37 (кол-во нерп) Переменные в модели	Discriminant Function Analysis Summary Wilks' Lambda: 0,00007 approx. F (44,86)=22,090 p < 0,0000					
	Wilks' Лямбда	Частная Лямбда	F-remove (4,22)	p-value	Toler.	1-Toler. (R-Sqr.)
Диаметр печеночной а.	0,00	0,22	19,72	0,00	0,42	0,58
Диаметр правого реберно-шейного ствола	0,00	0,38	8,95	0,00	0,22	0,78
Толщина меди грудной аорты перед диафрагмой	0,00	0,31	12,22	0,00	0,61	0,39
Количество эластических волокон в луковице аорты	0,00	0,39	8,47	0,00	0,60	0,40
Толщина эластических волокон в аорте перед отхождением левой сонной артерии	0,00	0,51	5,19	0,00	0,45	0,55
Диаметр брюшной аорты на уровне отхождения почечных артерий	0,00	0,50	5,46	0,00	0,37	0,63
Диаметр краниальной брыжеечной а.	0,00	0,56	4,27	0,01	0,42	0,58
Длина участка аорты в ее основании с постоянным диаметром	0,00	0,41	8,01	0,00	0,26	0,74
Диаметр левой глубокой шейной а.	0,00	0,61	3,55	0,02	0,32	0,68
Диаметр плечеголовной а.	0,00	0,44	7,07	0,00	0,10	0,90
Диаметр левой внутренней грудной а.	0,00	0,44	7,03	0,00	0,18	0,82

Как видно из таблицы, важное значение в разделении групп играют такие гистологические показатели сосудистой стенки как толщина меди грудной аорты перед диафрагмой, количество эластических волокон в луковице аорты, а также толщина эластических волокон в аорте перед

отхождением левой сонной артерии. Мы полагаем, это связано с важной ролью данных структур в механизме погружения и последующего всплытия у нерп разного возраста. Поскольку имеет место онтогенез развития способности к длительному погружению, данные показатели участвуют в классификации групп. Кроме того, в модель входили сосуды плечевого ствола, диаметр брюшной аорты, а также ее крупных сосудов – печеночной и краниальной брыжеечной артерии, очевидно, что данные сосуды играют важную роль в постнатальном развитии у байкальской нерпы.

Наибольшее расстояние между центроидами групп отмечено между новорожденными и половозрелыми нерпами, что свидетельствует о наиболее выраженных отличиях указанных групп (таблица 19). В то же время наименьшие расстояния Махаланобиса наблюдались между сеголетками и неполовозрелыми нерпами, а также между бельками и сеголетками, что говорит о том, что в указанных парах группы меньше различаются.

Таблица 19 – Квадрат расстояний между центроидами групп (D^2 – расстояние Махаланобиса)

Группы	Квадрат расстояний Mahalanobis				
	Новорожденные	Бельки	Сеголетки	Неполовозрелые	Половозрелые
Новорожденные	0,00	121,62	190,40	305,36	511,40
Бельки	121,62	0,00	69,83	133,96	227,71
Сеголетки	190,40	69,83	0,00	43,24	146,35
Неполовозрелые	305,36	133,96	43,24	0,00	124,83
Половозрелые	511,40	227,71	146,35	124,83	0,00

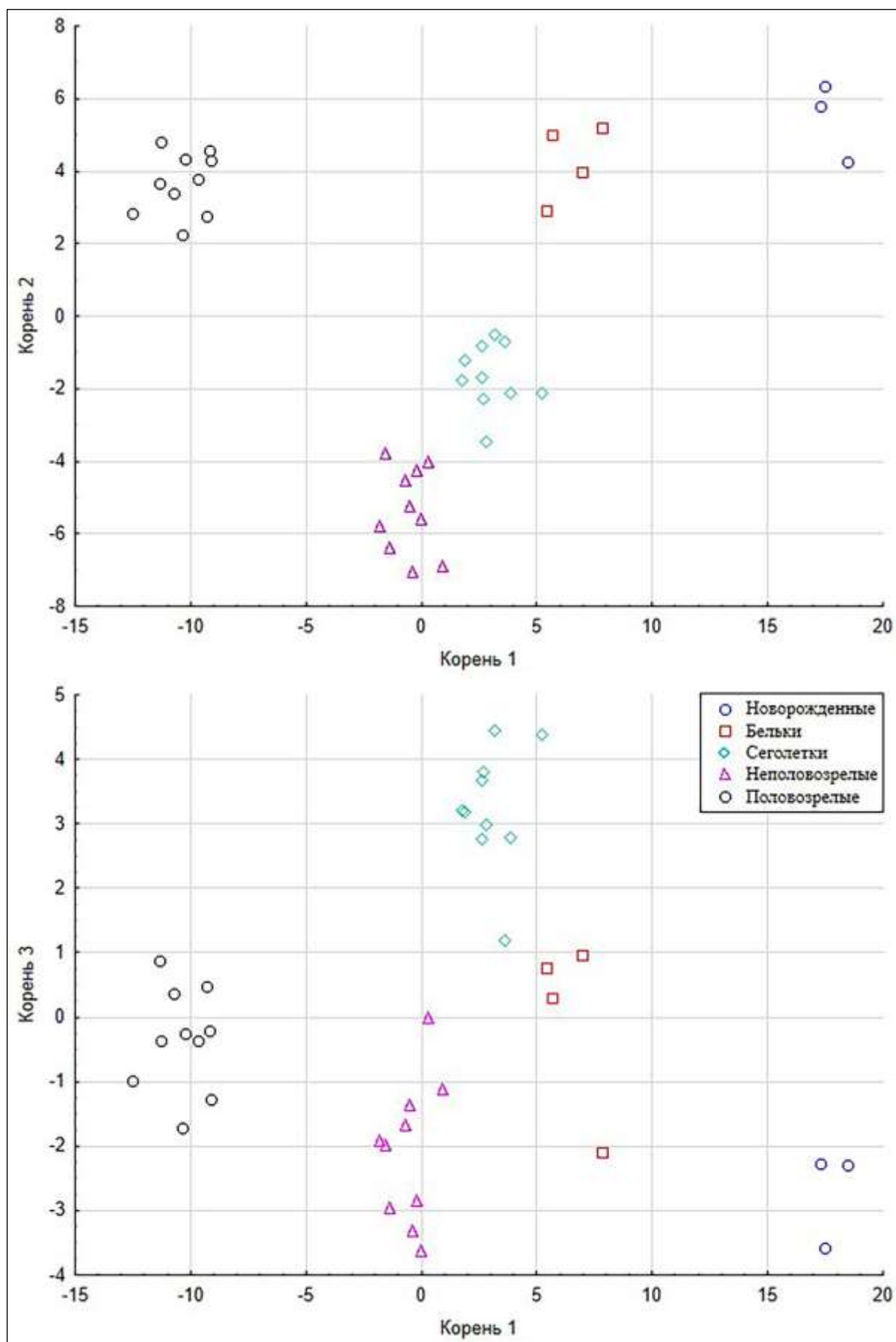


Рисунок 79 – Диаграмма распределения животных по показателям (корням) дискриминантных функций на основе показателей артериального русла возрастных групп байкальской нерпы

Формулы функций классификации для каждой возрастной группы имели следующий вид:

$$K_{\text{новорожденные}} = 42,27 * d_{\text{печ.а.}} - 0,59 * d_{\text{пр.ршс}} + 0,08 * h_{\text{м.га}} - 0,06 * n_{\text{эл.в.}} + 85,15 * h_{\text{эл.в.}} + 4,93 * d_{\text{бр.а.}} + 14,09 * d_{\text{кр.б.а.}} + 19,17 * l_{\text{а.}} + 3,28 * d_{\text{л.гш.а.}} - 7,98 * d_{\text{пл.а.}} + 6,02 * d_{\text{л.вн.га.}} - 166,11$$

$$K_{\text{бельки}} = 72,42 * d_{\text{печ.а.}} - 0,92 * d_{\text{пр.ршс}} - 0,05 * h_{\text{м.га}} - 0,06 * n_{\text{эл.в.}} + 142,30 * h_{\text{эл.в.}} + 2,79 * d_{\text{бр.а.}} + 28,87 * d_{\text{кр.б.а.}} + 55,13 * l_{\text{а.}} + 12,12 * d_{\text{л.гш.а.}} - 20,90 * d_{\text{пл.а.}} + 19,45 * d_{\text{л.вн.га.}} - 323,94$$

$$K_{\text{сеголетки}} = 64,18 * d_{\text{печ.а.}} + 30,06 * d_{\text{пр.ршс}} - 0,07 * h_{\text{м.га}} - 0,01 * n_{\text{эл.в.}} + 124,66 * h_{\text{эл.в.}} + 11,38 * d_{\text{бр.а.}} + 21,72 * d_{\text{кр.б.а.}} + 19,47 * l_{\text{а.}} + 0,83 * d_{\text{л.гш.а.}} - 18,42 * d_{\text{пл.а.}} + 15,90 * d_{\text{л.вн.га.}} - 361,04$$

$$K_{\text{неполовозрелые}} = 67,31 * d_{\text{печ.а.}} + 31,49 * d_{\text{пр.ршс}} - 0,08 * h_{\text{м.га}} - 0,20 * n_{\text{эл.в.}} + 143,89 * h_{\text{эл.в.}} + 13,32 * d_{\text{бр.а.}} + 26,48 * d_{\text{кр.б.а.}} + 18,70 * l_{\text{а.}} - 3,68 * d_{\text{л.гш.а.}} - 14,49 * d_{\text{пл.а.}} + 7,67 * d_{\text{л.вн.га.}} - 493,72$$

$$K_{\text{половозрелые}} = 104,53 * d_{\text{печ.а.}} + 29,45 * d_{\text{пр.ршс}} - 0,02 * h_{\text{м.га}} - 0,27 * n_{\text{эл.в.}} + 155,59 * h_{\text{эл.в.}} + 9,32 * d_{\text{бр.а.}} + 38,29 * d_{\text{кр.б.а.}} + 47,33 * l_{\text{а.}} + 2,35 * d_{\text{л.гш.а.}} - 27,81 * d_{\text{пл.а.}} + 30,96 * d_{\text{л.вн.га.}} - 695,53$$

где К – коэффициент канонической дискриминантной функции для каждой возрастной группы; $d_{\text{печ.а.}}$ – диаметр печеночной артерии; $d_{\text{пр.ршс}}$ – диаметр правого реберно-шейного ствола; $h_{\text{м.га}}$ – толщина меди грудной аорты перед диафрагмой; $n_{\text{эл.в.}}$ – количество эластических волокон в луковиче аорты; $h_{\text{эл.в.}}$ – толщина эластических волокон в аорте перед отхождением левой сонной артерии; $d_{\text{бр.а.}}$ – диаметр брюшной аорты на уровне отхождения почечных артерий; $d_{\text{кр.б.а.}}$ – диаметр краниальной брыжеечной артерии; $l_{\text{а.}}$ – длина участка аорты в ее основании с постоянным диаметром; $d_{\text{л.гш.а.}}$ – диаметр левой глубокой шейной артерии; $d_{\text{пл.а.}}$ – диаметр плечеголовной артерии; $d_{\text{л.вн.га.}}$ – диаметр левой внутренней грудной артерии.

Подставив переменные конкретной особи в уравнения, можно определить в какую возрастную группу она относится по результату – большему классификационному числу в одном из уравнений.

Поскольку проблема определения возрастной группы у живых нерп или по останкам в которых отсутствует голова (соответственно, мы не можем определить возраст по спилу основания клыка) является актуальной не

только в судебно-ветеринарной медицине, но и при реабилитации диких животных, используя основные морфометрические показатели диаметров артериальных сосудов при помощи дискриминантного анализа был определен коэффициент, рассчитываемый как каноническая величина:

$$K = 2,16 \times d_{\text{печ.а.}} + 1,87 \times d_{\text{реб.ш.ст.}} - 0,66 \times d_{\text{плеч.а.}} + 0,51 \times d_{\text{кр.брыж.а.}} + 0,28 \times d_{\text{бр.а.}} + 0,91 \times d_{\text{вн.гр.а.}} - 21,50, \text{ где}$$

K – коэффициент принадлежности к определенной возрастной группе;

$d_{\text{печ.а.}}$ – диаметр печеночной артерии;

$d_{\text{реб.ш.ст.}}$ – диаметр правого реберношейного ствола;

$d_{\text{плеч.а.}}$ – диаметр плечеголовной артерии;

$d_{\text{кр.брыж.а.}}$ – диаметр краниальной брыжеечной артерии;

$d_{\text{бр.а.}}$ – диаметр брюшной аорты на уровне почечных артерий;

$d_{\text{вн.гр.а.}}$ – диаметр левой внутренней грудной артерии;

«-21,50» – константа уравнения.

При величине K от минус 12,78 до минус 11,27 байкальская нерпа относится к новорожденным с возрастом 1-2 суток, от минус 11,26 до минус 5,47 – к белькам с возрастом 2-3 недели, от минус 5,46 до минус 0,86 – к сеголеткам с возрастом от 1 месяца до 1 года, от минус 0,85 до плюс 2,35 – к неполовозрелым нерпам с возрастом от 1 года до 4 лет, от плюс 2,36 до плюс 8,71 – к половозрелым нерпам с возрастом от 4 лет и старше.

Таким образом, предложен способ определения принадлежности байкальской нерпы (как посмертно, так и при жизни) к возрастной группе по морфометрическим параметрам артериальных сосудов. Он позволяет быстро, точно и объективно определить возрастную принадлежность байкальской нерпы не только по фрагментам туши без головы, но и у нерп при жизни (Заявка на патент №2025136648 от 26.01.2026. Статус: завершена формальная экспертиза).

В данном разделе изложены результаты научных исследований, опубликованные в научных статьях И.В. Аникиенко (2025а, 2025б, 2025г,

2026б), И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская (2022, 2024, 2025а, 2025б, 2025г, 2026); И.В. Аникиенко, О.П. Ильина (2020); И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская, О.П. Ильина (2018); И.В. Аникиенко, С.А. Сайванова, О.П. Ильина И.В. (2020); Аникиенко, Н.И. Рядинская, В.Н. Тарасевич Н.И. (2021); Рядинская, И.В. Аникиенко, О.П. Ильина (2024); Н.И. Рядинская, О.П. Ильина, И.В. Аникиенко (2025); И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская, Х.Х. у. Вохидов, Д.Р. Иконникова (2025); N.I. Ryadinskaya, I.V. Anikienko, O.P. Ilyina, D.R. Ikonnikova (2020); S.A. Sayvanova, N.I. Ryadinskaya, I.V. Anikienko, O.P. Ilyina (2020); С.А. Сайванова, И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская, О.П. Ильина (2020); И.В. Бабушкина, А.С. Сергеева, Ю.И. Пивоваров Н.И. и др. (2015); Рядинская, И.В. Аникиенко, А.А. Молькова и др. (2020); Н.И. Рядинская, И.В. Аникиенко, Д.Р. Иконникова и др. (2020); Н.И. Рядинская, И.В. Аникиенко, О.П. Ильина и др. (2024); И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская, Е.А. Петров и др. (2025), Н.И. Рядинская, И.В. Аникиенко, О.П. Ильина и др. (2025), Н.И. Рядинская, Е.А. Петров, И.В. Аникиенко и др. (2025), которые содержат уточненные, расширенные и новые сведения.

2.2.2 Венозное русло

2.2.2.1 Система краниальной поллой вены

Отток крови от головы начинается с верхнечелюстной вены, следующей из короткого подглазничного канала, небной вены из небного отверстия и клинонебной вены с носовой полости. Указанные вены собираются в лицевую вену. Диаметр лицевой вены увеличивается с возрастом, максимальное его значение справа и слева отмечалось у половозрелых нерп (таблица 20).

В лицевую вену байкальской нерпы на уровне беззубого края нижней челюсти вливается несколькими корнями глазничная вена, выходящая из глазничного венозного сплетения вентральной поверхности глазницы (рисунки 80, 81, 82). Глазничное венозное сплетение осуществляет отток крови с структур глаза, а также с крыловидной и большой жевательных мышц.



Рисунок 80– Глазничное сплетение неполовозрелой нерпы (ангиоостеотопический препарат): 1 – глазничное венозное сплетение; 2 – ушная вена; 3 – латеральная наружная яремная вена

В верхней точке скуловой дуги начинается латеральная наружная яремная вена. Нами отмечен мощный анастомоз между лицевой и

латеральной наружной яремной венами. Последняя собирает кровь от поверхностной ушной и через 6,25 – 25,61 мм (у новорожденных и половозрелых нерп) от височной вен, указанные сосуды анастомозируют между собой. Поверхностная ушная вена собирает кровь несколькими анастомозирующими корнями следуя вдоль наружного слухового прохода. У бельков ее диаметр справа и слева увеличивался в 1,10 и 1,15 раза, у сеголеток – в 2,00 и 1,95 раза, у неполовозрелых нерп – в 2,35 и 2,32 раза и у половозрелых – в 2,79 и 2,71 раза соответственно в сравнении с новорожденными (таблица 20).

Лицевая вена, собрав кровь, следует вдоль массетера (рисунок 81). Она сопровождается венами спутницами, анастомозирующими с ней и собирающими кровь с большой жевательной, крыловидной и щечной мышц. На уровне середины барабанного пузыря между лицевыми венами правой и левой сторон при переходе в медиальную наружную яремную вену обнаружен анастомоз. Он осуществляет отток крови несколькими корнями с медиального и латерального брюшек двубрюшного мускула, с языка язычной веной, а также венами с мышц гортани. Диаметры указанных вен увеличиваются с возрастом (таблица 20).

Латеральная и медиальная наружные яремные вены объединяются на уровне мыщелков затылочной кости или атлантно-затылочного сустава в общую наружную яремную вену (рисунок 82). Диаметр медиальной наружной яремной вены сеголеток и половозрелых нерп достоверно больше, чем латеральной наружной яремной вены обеих сторон, у бельков и неполовозрелых нерп – только слева, у новорожденных нерп достоверные отличия в их диаметрах не выявлены, хотя и имеется тенденция к увеличению медиальной яремной вены (таблица 20).

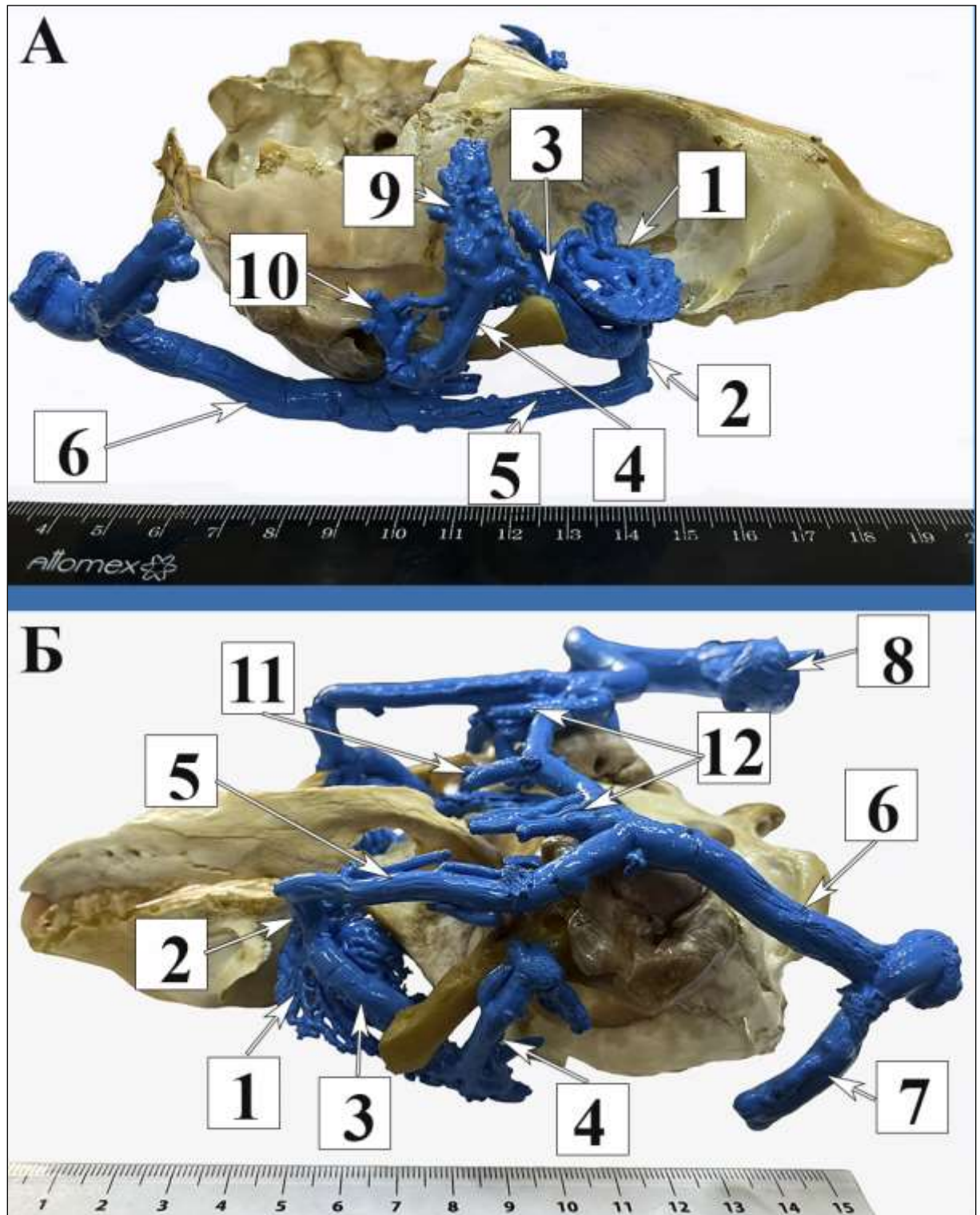


Рисунок 81 – Вены головы неполовозрелой нерпы (А – латеральная поверхность справа; Б – вентролатеральная поверхность черепа; ангиоостеотопический препарат): 1 – глазничное сплетение; 2 – корень лицевой вены; 3 – анастомоз между лицевой и латеральной наружной яремной венами; 4 – латеральная наружная яремная вена; 5 – лицевая вена; 6 – медиальная наружная яремная вена; 7 – продолжение латеральной наружной яремной вены; 8 – общая наружная яремная вена; 9 – ушная вена; 10 – височная вена; 11 – язычная вена; 12 – мышечные ветви

Таблица 20 – Морфометрические показатели вен головы байкальской нерпы

Диаметр, мм	Новорожденные	Бельки	Сеголетки	Неполовозрелые нерпы	Половозрелые нерпы
Правая лицевая вена	2,50±0,03	2,58±0,08	4,88±0,21 ^{h m}	5,87±0,26 ^{h m к}	6,87±0,32 ^{h m к n}
Левая лицевая вена	2,55±0,06	2,84±0,09 ^h	4,98±0,16 ^{h m}	5,84±0,28 ^{h m к}	6,94±0,28 ^{h m к n}
Правая глазничная вена	1,56±0,11	1,82±0,08	3,30±0,15 ^{h m}	3,85±0,17 ^{h m к}	4,58±0,25 ^{h m к n}
Левая глазничная вена	1,66±0,12	1,84±0,07	3,21±0,17 ^{h m}	3,78±0,17 ^{h m к}	4,53±0,33 ^{h m к}
Правая язычная вена	1,62±0,12	1,95±0,07	3,37±0,10 ^{h m}	3,99±0,10 ^{h m к}	4,74±0,16 ^{h m к n}
Левая язычная вена	1,75±0,08	2,16±0,08 ^h	3,27±0,16 ^{h m}	3,75±0,35 ^{h m}	4,69±0,14 ^{h m к n}
Правая поверхностная ушная вена	2,12±0,07	2,33±0,06	4,23±0,11 ^{h m}	4,99±0,13 ^{h m к}	5,92±0,17 ^{h m к n}
Левая поверхностная ушная вена	2,14±0,06	2,47±0,09 ^h	4,17±0,12 ^{h m}	4,97±0,12 ^{h m к}	5,79±0,24 ^{h m к n}
Правая височная вена	1,64±0,08	1,81±0,06	3,38±0,09 ^{h m}	4,00±0,09 ^{h m к}	4,75±0,15 ^{h m к n}
Левая височная вена	1,57±0,07	1,93±0,08 ^h	3,28±0,10 ^{h m}	3,91±0,09 ^{h m к}	4,59±0,21 ^{h m к n}
Правая медиальная наружная яремная вена	2,92±0,10	3,60±0,14 ^h	6,09±0,23 ^{h m}	6,88±0,17 ^{h m к}	8,28±0,20 ^{h m к n}
Левая медиальная наружная яремная вена	3,14±0,28	3,74±0,04	5,99±0,21 ^{h m}	6,93±0,16 ^{h m к}	8,06±0,22 ^{h m к n}
Правая латеральная наружная яремная вена	2,56±0,12	3,26±0,14 ^h	5,41±0,14 ^{h m}	6,36±0,18 ^{h m к}	7,55±0,18 ^{h m к n}
Левая латеральная наружная яремная вена	2,64±0,13	3,43±0,03 ^h	5,35±0,07 ^{h m}	6,42±0,18 ^{h m к}	7,36±0,20 ^{h m к n}

Примечание: *h* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у новорожденных нерп; *m* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у бельков; *к* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у сеголеток; *n* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у неполовозрелых нерп

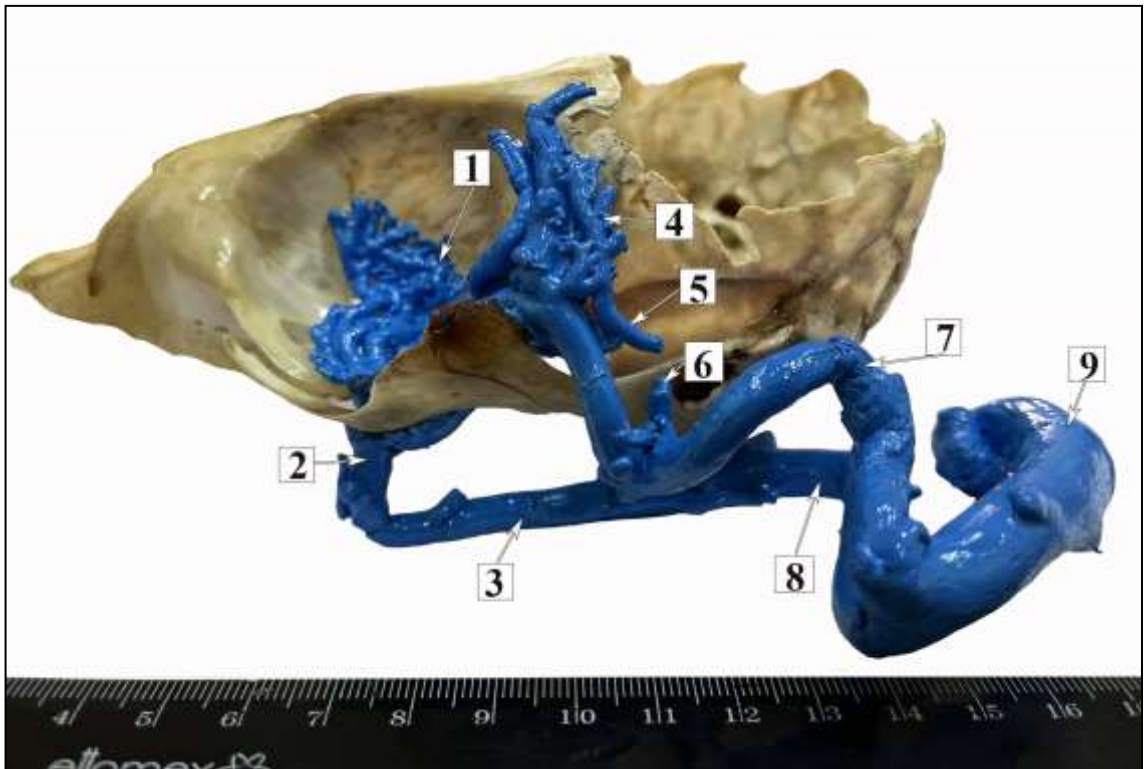


Рисунок 82– Формирование наружной яремной вены у неполовозрелой нерпы (левая латеральная поверхность; ангиоостеотопический препарат): 1 – глазничное сплетение; 2 – корень лицевой вены; 3 – лицевая вена; 4 – ушная вена; 5 – анастомоз ушной и височной вен; 6 – височная вена; 7 – латеральная наружная яремная вена; 8 – медиальная наружная яремная вена; 9 – общая наружная яремная вена

Корни вен головного мозга повторяют ход артерий, проходящих в бороздах больших полушарий и продольной щели.

Нами отмечено, что правый и левый кавернозные синусы принимают кровь с борозд полушарий головного мозга и с глазничного сплетения. Синусы связаны между собой рострально и аборально межкавернозными синусами (рисунки 83, 84). Образуемый указанными синусами циркулярный синус лежит дорсально над Виллизиевым кругом.

Отток крови от циркулярного синуса осуществляется по правой и левой внутренним яремным венам, проходящим по желобам внутри черепной полости и выходящим через рваные отверстия несколькими ветвями, образующими сплетения тонких вен соответствующих сторон.

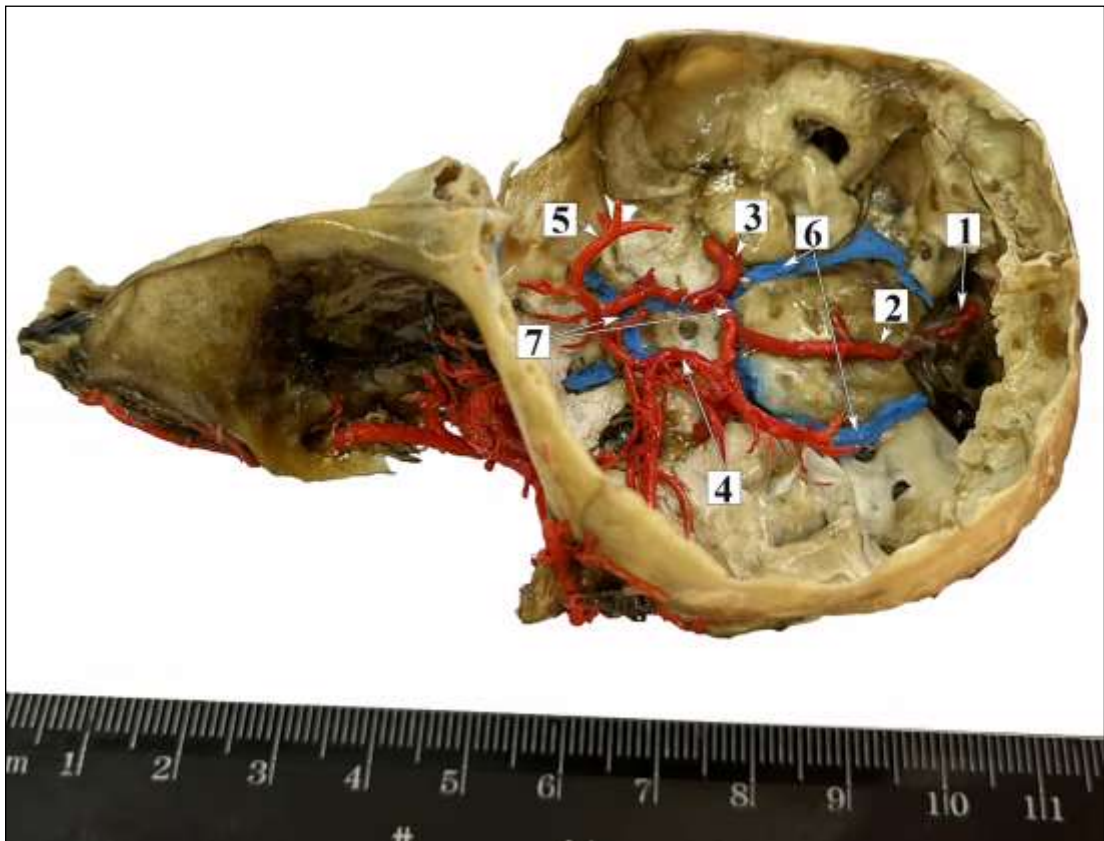


Рисунок 83 – Артерии и вены мозговой базальной поверхности черепа новорожденной нерпы (ангиоостеотопический препарат): 1 – позвоночная артерия правой стороны; 2 – базилярная артерия; 3 – внутренняя сонная артерия; 4 – Виллизиев круг; 5 – роstralная артерия; 6 – правый и левый кавернозные синусы; 7 – роstralный и аборальный межкавернозные синусы

Диаметры ветвей внутренних яремных вен правой и левой сторон составляли в среднем у новорожденных $1,36 \pm 0,04$ мм и $1,35 \pm 0,09$, у бельков $1,49 \pm 0,05$ мм и $1,42 \pm 0,05$ мм, у сеголеток $2,26 \pm 0,08$ мм и $2,22 \pm 0,09$ мм, у неполовозрелых нерп $2,70 \pm 0,12$ мм и $2,59 \pm 0,12$ мм и у половозрелых нерп $3,09 \pm 0,14$ мм и $3,15 \pm 0,14$ мм соответственно.

Внутренние яремные вены вливаются в вентральное шейное сплетение (рисунок 84Б).

Еще в черепной полости нами отмечены тонкие анастомозы между внутренней яремной и эпидуральной венами. Эпидуральная вена начинается в полостях затылочных мышечелков.

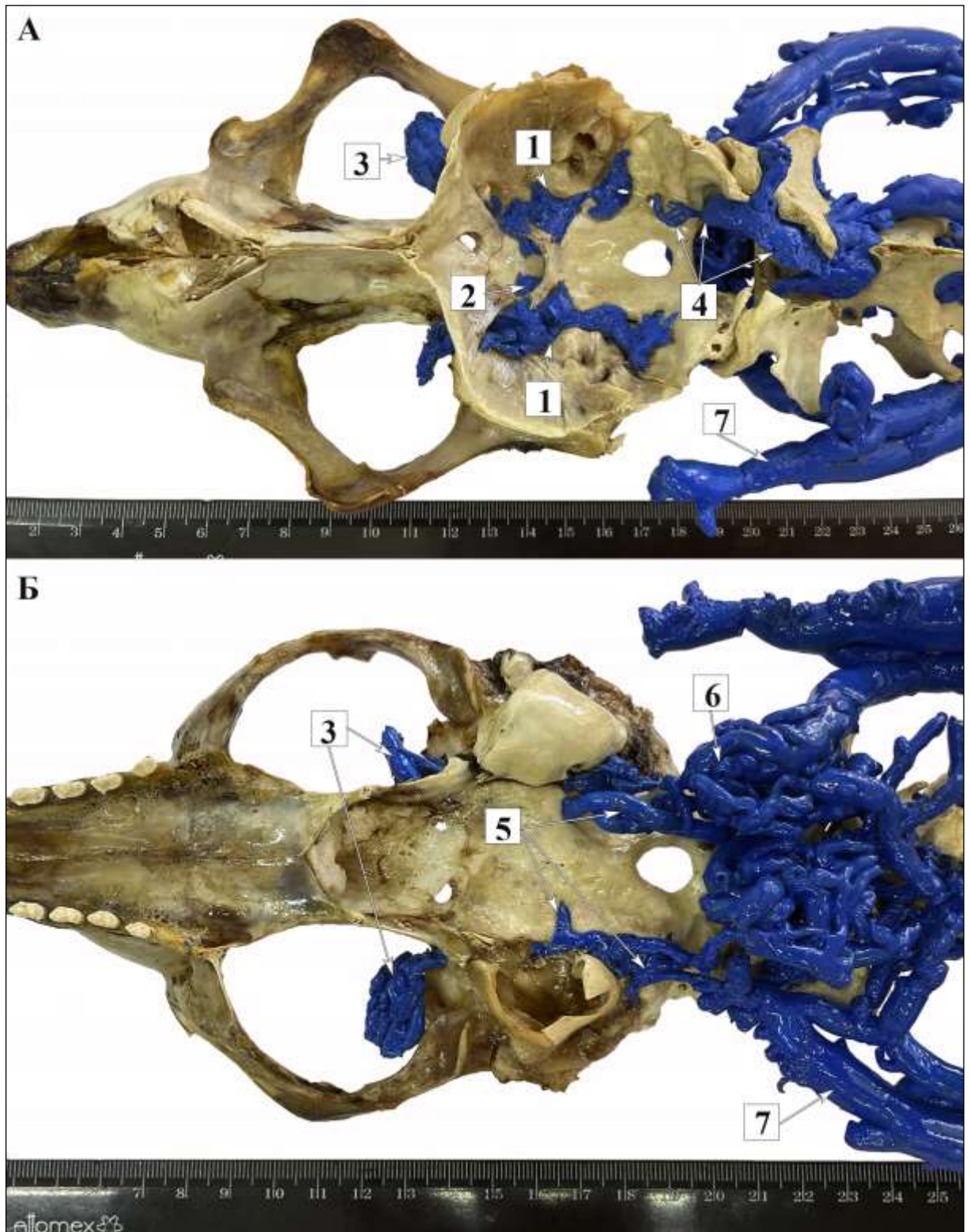


Рисунок 84 – Вены мозговой и базальной поверхностей черепа половозрелой нерпы (ангиоостеотопический препарат): 1 – правый и левый кавернозные синусы; 2 – аборальный межкавернозный синус; 3 – глазничное венозное сплетение; 4 – эпидуральная вена и ее ветви; 5 – внутренняя яремная вена; 6 – вентральное шейное сплетение; 7 – наружная яремная вена

В доступной нам литературе описание венозного оттока головы было обнаружено только для детеныша морского льва. King J.E. (1977) указывает, что отток крови у него осуществляется наружной яремной веной, образующейся слиянием внутренней и наружной верхнечелюстных вен. Последняя указанная вена принимает кровь от лицевой, язычной и короткой ветви от нижнечелюстной железы. Вены, осуществляющие отток крови от мозга, выходят через заднее крыловидное отверстие и среднее рваное отверстие, анастомозируя между собой. Орально от места прикрепления прямой мышцы головы указанные вены образуют небольшое базилярное сплетение между барабанными пузырями. От этого сплетения отходят две небольшие вены между местами прикрепления мышц. От базилярного сплетения основная вена продолжается аборально и к ней присоединяется крупная вена, выходящая из яремного отверстия, соединясь они образуют короткую внутреннюю верхнечелюстную вену. Таким образом, у морского льва отток крови от головы осуществляется наружной яремной веной.

Harrison R.J. и Tomlinson J.D.W. (1956) указывают, что у настоящих тюленей (к которым относится и байкальская нерпа) отток крови осуществляется экстрадуральной (эпидуральной) веной. Система яремных вен развита слабо: наружная яремная вена образована венулами, отводящими кровь от головы, и увеличивается в диаметре только после присоединения вен шейного венозного сплетения (Harrison R.J., Tomlinson J.D.W., 1956).

В то же время наши исследования убедительно доказывают, что у байкальской нерпы отток крови от головы осуществляют в основном хорошо развитые наружные яремные и внутренние яремные вены, а эпидуральная вена принимает кровь от мозга тонкими венозными ветвями.

На вентральной поверхности гортани у байкальской нерпы между наружной и внутренней яремными венами правой и левой сторон имеется мощное венозное сплетение (далее мы его называем вентральное шейное сплетение), которое принимает кровь от вентральных мышц шеи и позвоночных корней эпидуральной вены (рисунок 85). На уровне

крыловидной ямки атланта осуществляется связь вентрального шейного сплетения, позвоночных вен, внутренних и наружных яремных вен и эпидуральной вены.

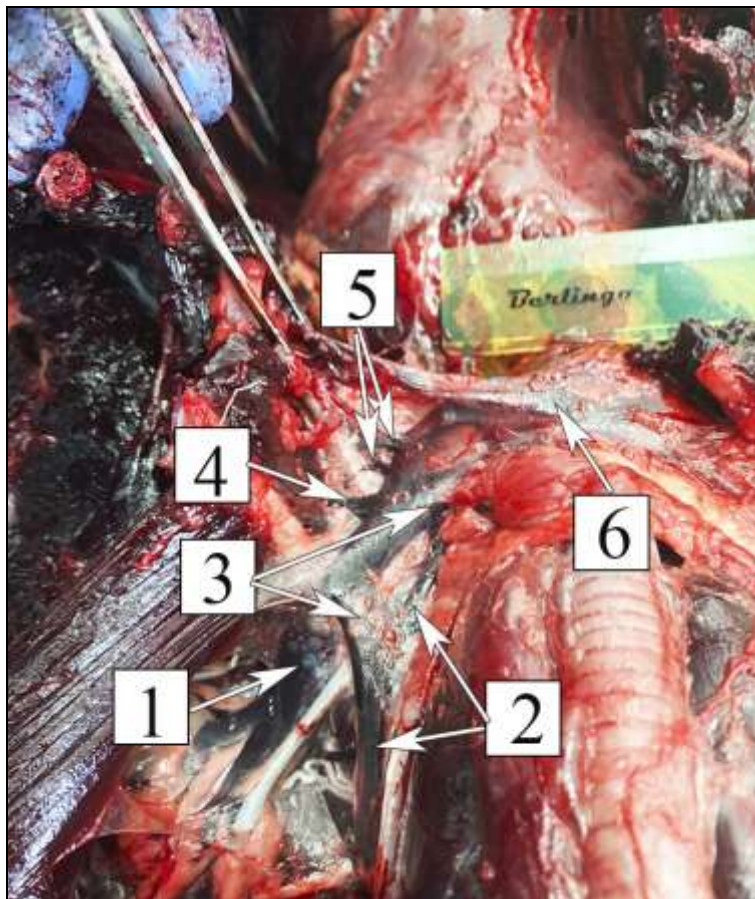


Рисунок 85 – Яремные вены неполовозрелых особей байкальской нерпы с латеральной (А) и вентральной поверхностей (Б). А: 1 – наружная яремная вена; 2 – внутренняя яремная вена; 3 – анастомоз между наружной и внутренней яремными венами. Б: 1 – наружная яремная вена; 2 – внутренняя яремная вена; 3 – венозные анастомозы; 4 – вторая глубокая шейная вена; 5 – корни дорсального венозного коллектора; 6 – шейное венозное сплетение

На уровне атлантно-осевого сустава корни мощного дорсального венозного коллектора (в его формировании также принимают участие позвоночная, эпидуральная и вторая глубокая шейная вены) вливаются в наружную и внутреннюю яремные вены (рисунок 86). Венозный коллектор отличается от сплетения тем, что представляет собой единую венозную структуру, образующуюся слиянием неравномерно расширенных вен, собирающих кровь от мышц и внутренних органов.

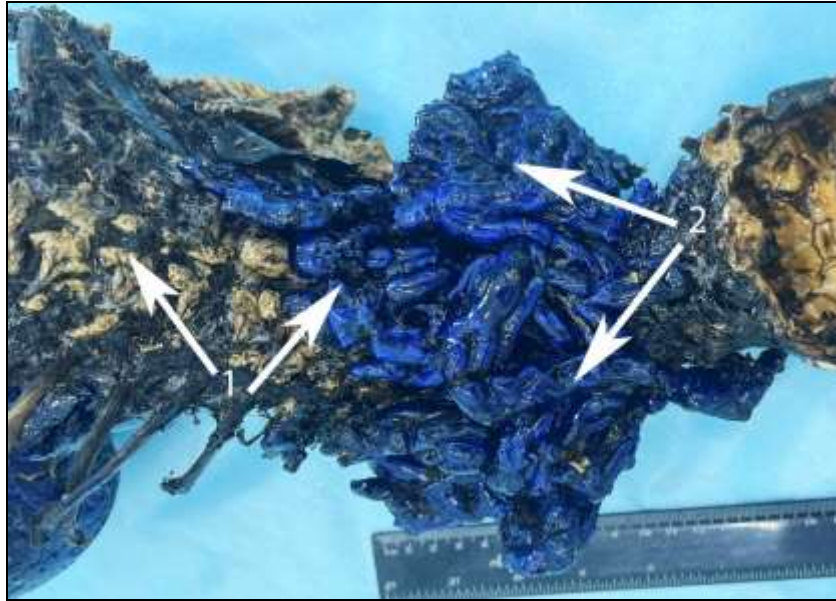


Рисунок 86 – Дорсальный венозный коллектор (2) и эпидуральная вена (1) неполовозрелой нерпы

Сеть дорсального коллектора простирается от чешуи затылочной кости до уровня 3-4 межреберья и собирает кровь от плечеголового, трапецевидного и пластыревидного мускулов. Корни дорсального коллектора имели диаметр у новорожденных от 1,40 до 6,03 мм, у бельков от 1,56 до 7,12 мм, у сеголеток от 2,03 до 8,18 мм, у неполовозрелых от 2,12 до 13,22 мм и у половозрелых нерп от 2,45 до 13,38 мм. Было отмечено, что анастомозы между корнями дорсального коллектора также были достаточно мощными и их максимальный диаметр у половозрелых нерп составлял в среднем $6,25 \pm 0,75$ мм.

Дорсальный венозный коллектор также анастомозирует с ветвями непарной вены на уровне 1-3 ребра, связываясь таким образом через них и с краниальной поллой веной (рисунок 87).

Далее яремные вены следуют вдоль общих сонных артерий и пищевода, формируя многочисленные анастомозы между собой (рисунок 87). Диаметр анастомозов у новорожденных варьировал от 1,15 до 3,08 мм, у бельков от 1,21 до 3,12 мм, у сеголеток от 1,40 до 3,21 мм, у неполовозрелых нерп от 1,87 до 5,21 мм и у половозрелых от 2,14 до 6,05 мм.

Латерально наружная яремная вена граничит с грудинно-щитовидным мускулом. Наружная яремная вена значительно изменяла свой диаметр по своему ходу. С правой стороны диаметр наружной яремной вены в начале и середине у новорожденных составляли $4,83 \pm 0,44$ мм и $4,98 \pm 0,46$, у бельков – $6,28 \pm 0,07$ мм и $6,36 \pm 0,19$ мм, у сеголеток – $6,65 \pm 0,66$ мм и $10,19 \pm 0,49$ мм, у неполовозрелых – $8,33 \pm 0,36$ мм и $13,33 \pm 0,48$ мм и у половозрелых нерп – $10,78 \pm 0,53$ мм и $17,18 \pm 0,85$ мм.

С левой стороны указанные морфометрические параметры наружной яремной вены у новорожденных были $4,80 \pm 0,36$ мм и $5,52 \pm 0,42$ мм, у бельков – $6,11 \pm 0,09$ мм и $6,97 \pm 0,08$ мм, у сеголеток – $9,04 \pm 0,36$ мм и $8,55 \pm 0,32$ мм, у неполовозрелых – $11,19 \pm 0,65$ мм и $11,94 \pm 0,60$ мм и у половозрелых нерп – $14,44 \pm 0,72$ мм и $15,43 \pm 0,76$ мм. Как видно по указанным промерам, диаметр наружной яремной вены достоверно увеличивается ($p < 0,05$) в возрастном аспекте.

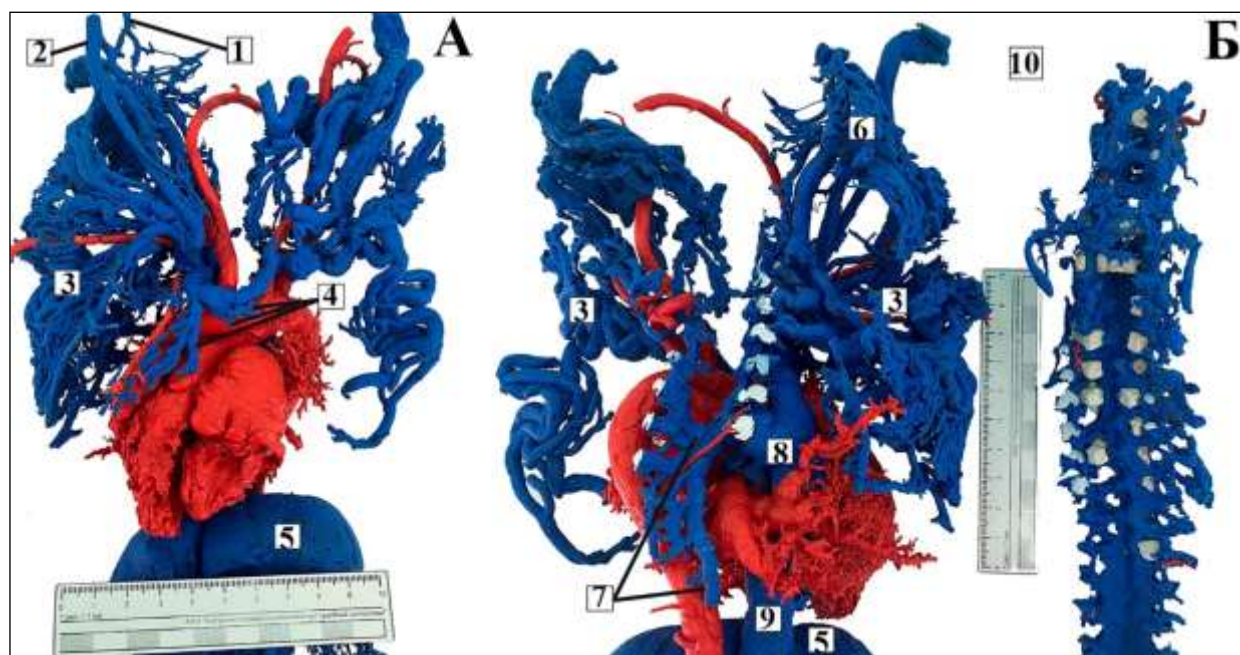


Рисунок 87 – Бассейн краниальной полой вены новорожденной байкальской нерпы с вентральной (А) и дорсальной стороны (Б, рядом показана также вентральная сторона эпидуральной вены, связанная с непарной веной) (коррозионный препарат): 1 – внутренняя яремная вена; 2 – наружная яремная вена; 3 – вены вентро-латерального коллектора; 4 – внутренние грудные вены; 5 – печеночный синус; 6 – вены дорсального коллектора; 7 – непарная вена; 8 – краниальная полая вена; 9 – каудальная полая вена; 10 – эпидуральная вена

Внутренняя яремная вена меньше наружной яремной вены и имеет диаметр справа и слева у новорожденных $2,50 \pm 0,23$ мм и $2,64 \pm 0,20$ мм, у бельков $3,82 \pm 0,41$ мм и $3,93 \pm 0,37$ мм, у сеголеток $6,55 \pm 0,34$ мм и $6,67 \pm 0,36$ мм, у неполовозрелых $8,69 \pm 0,77$ мм и $8,85 \pm 0,77$ мм и у половозрелых нерп $11,22 \pm 0,56$ мм и $11,42 \pm 0,57$ мм.

Приняв вены дорсального коллектора, внутренняя яремная вена байкальской нерпы соединяется с наружной яремной веной мощными анастомозами в виде петель, далее они обе резко опускаются вентрально к трахее. Наружная яремная вена на уровне 3-4 шейных позвонков разделяется на две крупные вены, которые опять соединяются и формируют петлю, от первой ветви которой разветвляется по магистральному типу на 5 крупных вен, анастомозирующих по ходу между собой и формирующих замкнутые петли. От этих длинных петель формируется венозная сеть на уровне плечеголовного ствола.

У байкальской нерпы был обнаружен еще один мощный вентролатеральный коллектор в вентральной трети шеи и вентролатеральной части грудной клетки, который простирается от 4-5 шейных позвонков до 6-7 межреберья (рисунки 87, 88). В формировании данного коллектора принимают участие левая подключичная, плечешейная, первая глубокая шейная, наружная грудная, подмышечная и поверхностная плечевая вены. Вентролатеральный коллектор имеет мощные анастомозы с дорсальным коллектором. Вены вентролатерального коллектора на уровне плечеголовного ствола анастомозируют с сетью яремных вен и непарной веной посредством связи с дорсальным стволом сети яремных вен. Их диаметр у новорожденных варьировал от 0,84 мм до 4,75 мм, у бельков от 1,24 мм до 5,13 мм, у сеголеток от 1,65 мм до 5,41 мм, у неполовозрелых от 1,80 мм до 9,58 мм и у половозрелых нерп от 2,03 мм до 11,11 мм. Поверхностная и глубокая грудная мышцы покрывают вентролатеральный коллектор. Внутри коллектора между петлями яремных вен и самим

коллектором проходят сосуды, собирающие кровь от атланта-акромиальной мышцы.

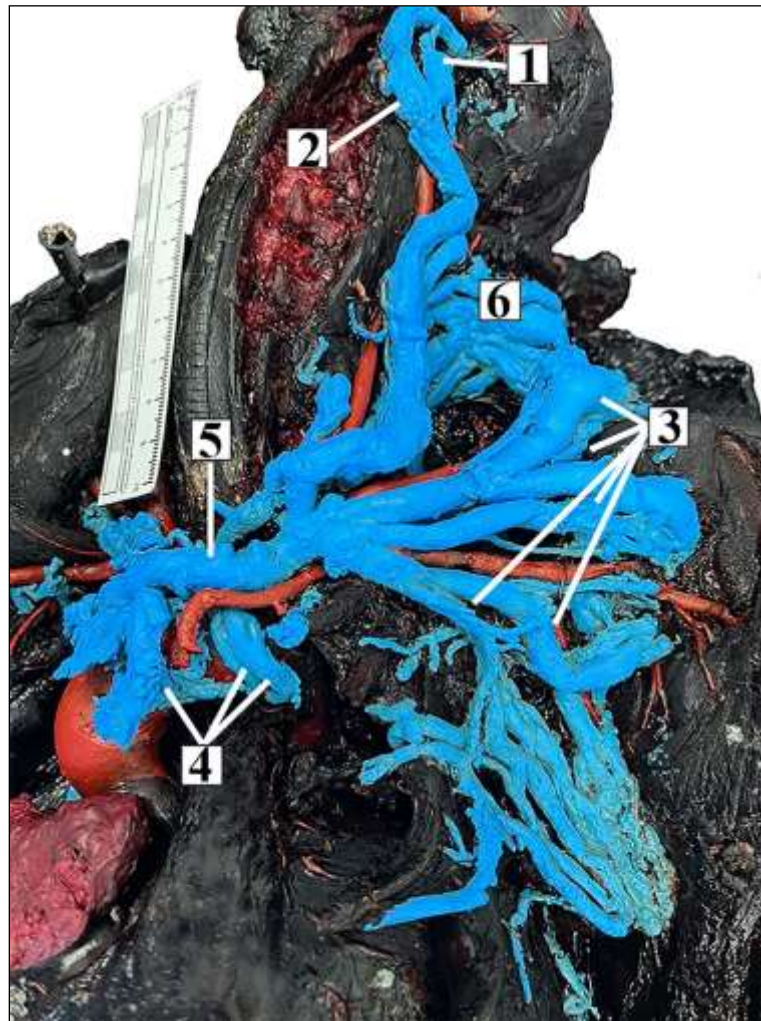


Рисунок 88 – Вены сеголетка левой стороны (инъекция вен монтажной пеной): 1 – внутренняя яремная вена; 2 – наружная яремная вена; 3 – вены вентролатерального коллектора; 4 – внутренние грудные вены; 5 – левая подключичная вена; 6 — вены дорсального коллектора

На уровне артериального плечевого ствола из сети яремных вен правой стороны кровь собирается двумя венами (рисунок 87): правой подключичной веной, а также отдельной веной, идущей из указанной сети. Правая и левая подключичная вены собирают кровь от вентролатеральных коллекторов правой и левой сторон, а также от анастомозирующих наружной и внутренней яремных вен правой и левой сторон.

Правая подключичная вена у новорожденных нерп имеет диаметр $4,54 \pm 0,73$ мм, длину $9,07 \pm 0,35$ мм, у бельков – $6,07 \pm 0,23$ мм, $13,43 \pm 1,22$ мм, у

сеголеток – $8,62 \pm 0,37$ мм, $19,81 \pm 1,08$ мм, у неполовозрелых нерп – $11,97 \pm 0,86$ мм, $23,71 \pm 1,61$ мм, у половозрелых нерп – $14,98 \pm 0,67$ мм, $30,26 \pm 1,36$ мм соответственно.

Левая подключичная вена принимает кровь на уровне первого ребра одной ветвью от яремных вен левой стороны и вентролатерального коллектора. Левая подключичная вена следует к краниальной полую вене по сегментальной плоскости вентрально под аортой, делает наклон в каудальном направлении и заканчивается на уровне 1-2 межреберья. Левая подключичная вена у нерп всех возрастов имела большую длину в сравнении с правой подключичной и составляла у новорожденных нерп $41,13 \pm 1,22$ мм, у бельков – $54,71 \pm 1,98$, у сеголеток – $58,20 \pm 1,51$ мм, у неполовозрелых нерп – $70,77 \pm 2,89$ мм, у половозрелых – $89,55 \pm 4,40$ мм.

Диаметры левой подключичной вены в начале, середине и в конце у новорожденных $4,05 \pm 0,42$ мм, $5,86 \pm 0,52$ мм, $6,17 \pm 0,07$ мм, у бельков $5,76 \pm 0,41$ мм, $7,11 \pm 0,14$ мм, $8,21 \pm 0,30$ мм, у сеголеток $9,66 \pm 0,34$ мм, $8,87 \pm 0,53$ мм, $8,01 \pm 0,33$ мм, у неполовозрелых нерп $13,34 \pm 0,79$ мм, $12,31 \pm 0,47$ мм, $10,92 \pm 0,38$ мм и у половозрелых нерп $17,20 \pm 0,86$ мм, $15,77 \pm 0,78$ мм и $13,96 \pm 0,74$ мм соответственно. Таким образом, у новорожденных и бельков максимальный диаметр левой подключичной вены был в конце сосуда, а у сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп в начале. Возможно, это связано с тем, что в указанных группах левая подключичная вена принимает больше крови от развитых мышц шеи и грудной стенки.

Также левая подключичная вена принимает кровь от 3-5 внутренних грудных вен байкальской нерпы, которые следуют параллельно внутренней грудной артерии.

Левая и правая подключичные вены одновременно вливаются в краниальную полую вену диаметром $8,66 \pm 1,28$ мм у новорожденных животных, $11,74 \pm 0,54$ мм у бельков, $13,96 \pm 0,93$ мм у сеголеток, $20,02 \pm 1,26$ мм у неполовозрелых нерп, $25,89 \pm 1,28$ мм у половозрелых нерп. Кроме

данных вен краниальная полая вена собирает кровь от отдельной вены, идущей из сети яремных вен, а также непарной вены (рисунок 89).

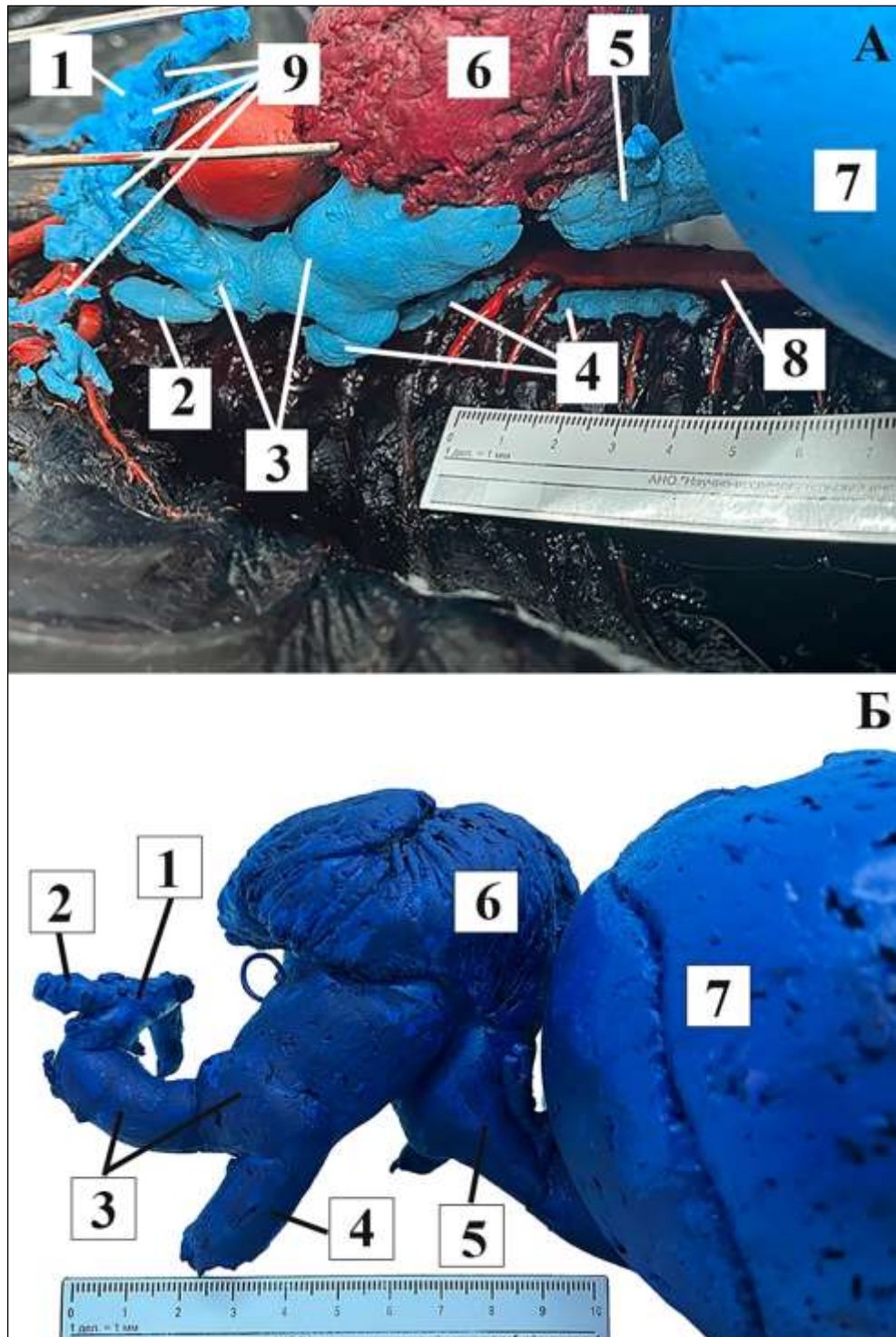


Рисунок 89 – Краниальная и каудальная полые вены байкальской нерпы (А – сеголетка, Б – неполовозрелой особи; инъекция вен монтажной пеной): 1 – левая подключичная вена; 2 – правая подключичная вена; 3 – краниальная полая вена; 4 – непарная вена; 5 – каудальная полая вена; 6 – правое предсердие; 7 – печеночный синус; 8 – грудная аорта; 9 – внутренние грудные вены

Стенка краниальной поллой вены состоит из интимы, меди и адвентиции, ее толщина значительно варьирует даже у одного животного (таблица 21, рисунок 90). Внутренняя оболочка представлена эндотелием и подэндотелиальным слоем. Медиа содержит 3-7 слоев гладких миоцитов, которые могут чередоваться с коллагеновыми волокнами (рисунок 90). Толщина меди одинакова у новорожденных, бельков и сеголеток, достоверно увеличиваясь у неполовозрелых и половозрелых нерп в 1,39 и 2,04 раза в сравнении с сеголетками соответственно (таблица 21). Наружная оболочка состоит из плотной волокнистой неоформленной соединительной ткани с кровеносными сосудами, представленными тонкостенными венами разного диаметра. Наружная оболочка бельков, сеголеток и неполовозрелых нерп одинакова по толщине и больше, чем у новорожденных нерп. У половозрелых нерп наблюдалась максимальная толщина наружной оболочки вены. В средней и наружной оболочках краниальной поллой вены были обнаружены эластические волокна, которые в основном располагались циркулярно, хотя встречались и единичные волокна лежащие продольно. Указанные особенности строения краниальной поллой вены связаны с ее способностью расширяться и вмещать большое количество крови.

Таблица 21 – Морфометрия общей каудальной поллой вены байкальской нерпы в возрастном аспекте

Группы животных	Морфометрические показатели (мкм)			
	Стенка вены	Интима	Медиа	Адвентиция
Новорожденные	113,48 ± 3,67	3,92 ± 0,05	15,05 ± 0,17	94,77 ± 3,88
Бельки	137,62 ± 2,71 ^h	5,80 ± 0,28 ^h	15,81 ± 0,67	116,01 ± 5,07 ^h
Сеголетки	152,95 ± 5,08 ^h	7,31 ± 0,28 ^{h m}	21,16 ± 1,93	124,58 ± 5,78 ^h
Неполовозрелые нерпы	171,00 ± 4,66 ^{h m k}	9,57 ± 0,24 ^{h m k}	30,12 ± 2,27 ^{h m k}	131,41 ± 4,92 ^h
Половозрелые нерпы	195,20 ± 5,30 ^{h m k n}	10,54 ± 0,17 ^{h m k n}	43,26 ± 1,33 ^{h m k n}	141,40 ± 5,53 ^{h m k}

Примечание: *h* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с новорожденными; *m* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у бельков; *k* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у сеголеток; *n* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у неполовозрелых нерп

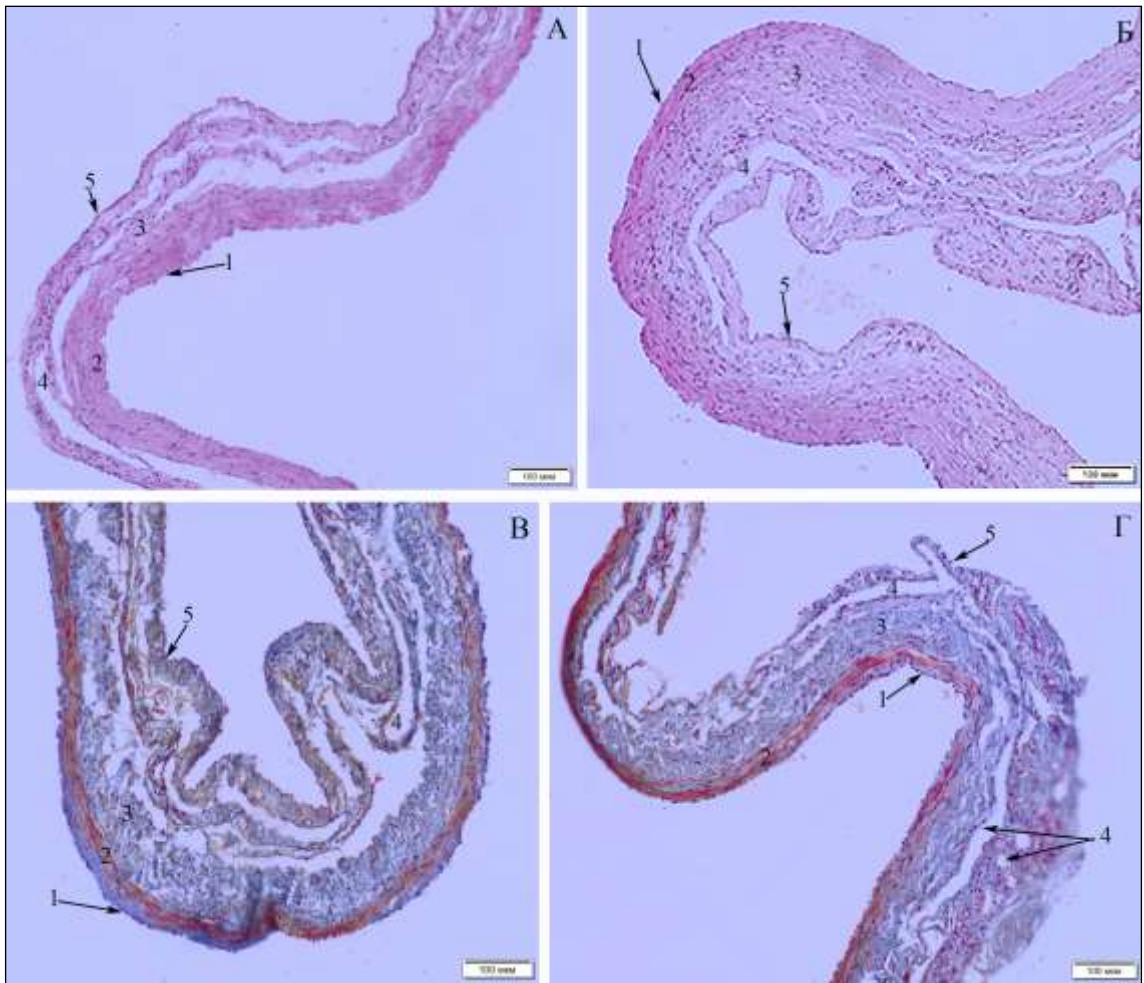


Рисунок 90 – Гистологическое строение краниальной полую вены байкальской нерпы (А – сеголетка; Б, В – половозрелой нерпы; Г – неполовозрелой нерпы): 1 – эндотелий; 2 – гладкие миоциты медию вены; 3 – адвентиция; 4 – вены адвентиции; 5 – однослойный плоский эпителий. А, Б – окрашивание гематоксилин с эозином; В, Г – по Маллори.

Непарная вена осуществляет отток крови с межреберных вен до 5-6 межреберья двумя анастомозирующими ветвями слева и справа, которые образуют на этом уровне общую вену, принимающую еще 3-4 корня с краниальных межреберьев и эпидуральной вены (рисунки 87, 91). Ее диаметр в месте вливания в краниальную полую вену у бельков был больше в 1,21 раза, у сеголеток в 1,25 раза, у неполовозрелых нерп в 1,82 раза и у половозрелых нерп в 2,35 раза в сравнении с новорожденными нерпами. Стенка непарной вены имеет три оболочки: внутренняя образована тонким слоем эндотелия, средняя содержит гладкие миоциты с тонкими коллагеновыми волокнами между ними, наружная – рыхло расположенные коллагеновые волокна с фибробластами, адипоцитами, а также сосудами

(рисунок 91). Наружная оболочка непарной вены дорсально сращена с наружной оболочкой аорты. Двустворчатые клапаны непарной вены имеют расширенные валикообразные основания створок с гладкими миоцитами и сужающиеся к вершине створки. Створки клапанов состоят из соединительной ткани и покрыты эндотелием в участках, контактирующих с кровью. Мы полагаем, что непарная вена, имеющая небольшой объем, при помощи клапанов обеспечивает ток крови в направлении краниальной поллой вены.

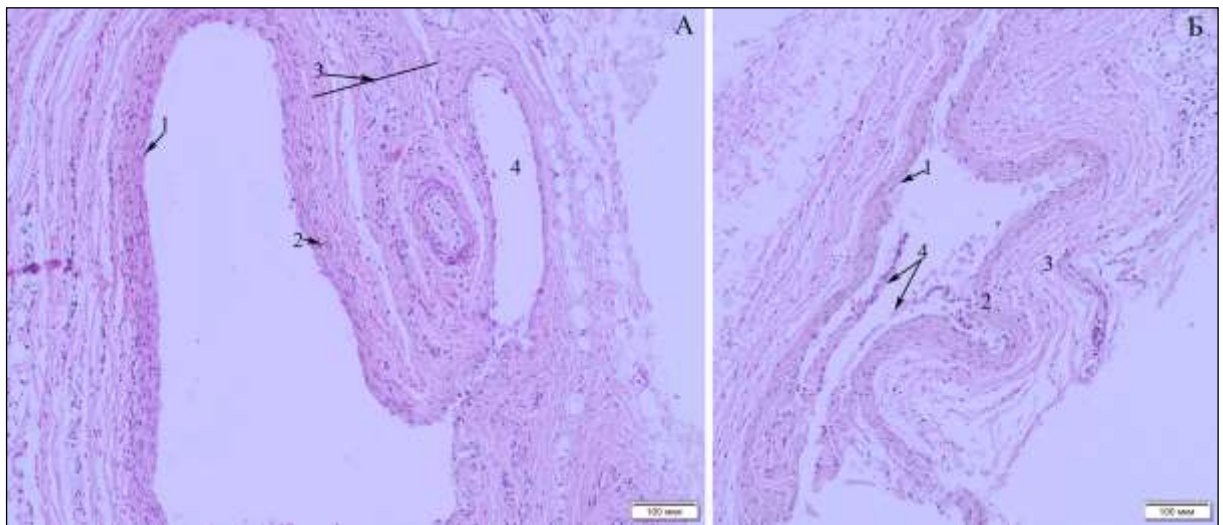


Рисунок 91 – Непарная вена с клапанами сеголетка. Окрашивание гематоксилин с эозином. А: 1 – эндотелий; 2 – средняя оболочка с гладкими миоцитами; 3 – наружная оболочка; 4 – просвет межреберной вены. Б: 1 – интима; 2 – медиа; 3 – адвентиция; 4 – створки клапана

После вхождения непарной вены в краниальную полую вену, последняя ампулообразно расширяется и имеет диаметр у новорожденных нерп $15,43 \pm 1,74$ мм, у бельков – $19,79 \pm 0,34$ мм, у сеголеток – $23,05 \pm 1,27$ мм, у неполовозрелых нерп – $33,22 \pm 1,16$ мм, у половозрелых – $42,77 \pm 2,08$ мм.

В ветвях яремных вен и вен вентролатерального коллектора левой стороны в месте их вливания в левую подключичную вену, в правой и левой непарных венах (до 5-6 межреберья), а также венах головы (лицевой, язычной венах, мышечных венах гортани) мы наблюдали двустворчатые венозные клапаны (рисунки 91, 92). Данные клапаны необходимы для однонаправленного тока крови в указанных венах.

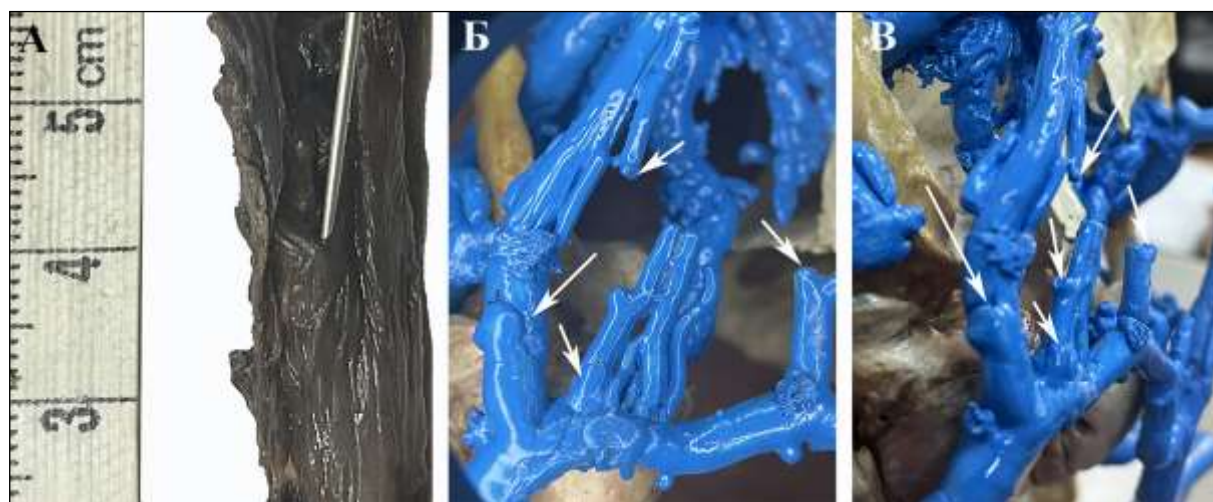


Рисунок 92 – Венозные клапаны непарной вены сеголетка (А, фиксированная в формалине вена) и вен головы неполовозрелой нерпы (Б, В; клапаны лицевой, язычной и мышечных вен)

Как видно из данных таблицы 22 у половозрелых нерп достоверно увеличивается количество клапанов в перечисленных венах. В то же время клапанный индекс достоверно увеличивался у половозрелых нерп в сравнении с новорожденными только в мышечных венах, собирающих кровь от гортани и нижней челюсти. В остальных венах наблюдалась тенденция к увеличению клапанного индекса с возрастом (таблица 22). В мышечных, язычной и лицевой венах наблюдалась тенденция к быстрому увеличению их клапанного индекса у бельков, а в остальных группах наблюдалось либо плавное увеличение этого индекса, либо он практически не изменялся. Возможно, это связано с особенностями роста и изменением сосудистой системы бельков (закрываются Боталов проток и овальное окно).

Характер корреляционных связей между диаметрами вен бассейна краниальной поллой вены у нерп разных возрастов определяется по всей видимости особенностями перераспределения крови и ОЦК (таблица 23). У новорожденных не были обнаружены корреляционные связи между изучаемыми показателями. У бельков основными емкостными сосудами являются правая и левая наружные яремные вены, имеющие связи между собой, и со всеми исследуемыми венами бассейна краниальной поллой вены. Единственной веной, с которой не были выявлены корреляционные связи являлась вена, выходящая из сети яремных вен.

Таблица 22 – Возрастные изменения количества клапанов и клапанного индекса бассейна краниальной поллой вены байкальской нерпы

Название вены	Показатели	Возрастные группы				
		Новорожденные	Бельки	Сеголетки	Неполовозрелые нерпы	Половозрелые нерпы
Лицевая в.: справа	Количество клапанов	0,25±0,13	0,50±0,29	0,90±0,10 ^h	1,10±0,10 ^{h m}	1,30±0,15 ^{h m κ}
	Клапанный индекс	0,06±0,03	0,12±0,07	0,17±0,02	0,14±0,01	0,14±0,02
слева	Количество клапанов	0,25±0,13	0,50±0,29	1,00±0,00 ^{h m}	1,20±0,13 ^{h m}	1,30±0,15 ^{h m}
	Клапанный индекс	0,06±0,03	0,12±0,07	0,19±0,01 ^h	0,15±0,02	0,15±0,02
Язычная в.	Количество клапанов	0,25±0,13	0,50±0,29	0,80±0,13	1,30±0,15 ^{h m κ}	1,40±0,16 ^{h m κ}
	Клапанный индекс	0,19±0,19	0,30±0,17	0,34±0,06	0,41±0,05	0,39±0,04
Мышечные в. гортани справа	Количество клапанов	0,25±0,13	0,75±0,25	0,80±0,13	1,40±0,27 ^h	1,70±0,21 ^{h m κ}
	Клапанный индекс	0,17±0,17	0,50±0,17	0,41±0,07	0,61±0,12	0,72±0,10 ^{h κ}
слева	Количество клапанов	0,25±0,13	0,75±0,25	0,90±0,18	1,50±0,27 ^h	1,70±0,21 ^{h m κ}
	Клапанный индекс	0,18±0,18	0,50±0,17	0,46±0,09	0,66±0,12 ^h	0,71±0,09 ^h
Непарная в. справа	Количество клапанов	1,25±0,48	1,75±0,48	2,20±0,20 ^h	2,80±0,25 ^h	3,20±0,20 ^{h m κ}
	Клапанный индекс	0,21±0,08	0,22±0,06	0,20±0,02	0,23±0,02	0,25±0,01
слева	Количество клапанов	1,25±0,48	1,75±0,25	2,10±0,18	2,90±0,23 ^{h m κ}	3,10±0,23 ^{h m κ}
	Клапанный индекс	0,21±0,08	0,22±0,03	0,20±0,02	0,24±0,02	0,24±0,02
В. от яремных в. и в. вентролатерального коллектора левой стороны	Количество клапанов	1,00±0,41	1,50±0,29	1,90±0,18 ^h	2,40±0,16 ^{h m}	2,70±0,21 ^{h m κ}
	Клапанный индекс	0,79±0,31	1,10±0,21	1,10±0,11	1,12±0,07	1,09±0,09

Примечание: *h* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у новорожденных нерп; *m* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у бельков; *κ* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у сеголеток; *n* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у неполовозрелых нерп

У сеголеток корреляционные связи между наружной и внутренней яремными венами правой и левой сторон отсутствовали, но обнаружена связь диаметра вены из сети яремных вен с диаметрами наружной яремной и подключичной вен левой стороны. В этой группе изменился и характер связей с венами вентролатерального коллектора, корреляции наблюдались с венами соответствующей стороны (за исключением диаметра правой подключичной вены, с ним корреляция не наблюдалась).

У неполовозрелых нерп сильные корреляции отмечались между диаметрами магистральных вен (наружной и внутренней яремными, подключичными венами), а также между названными венами правой и левой сторон. Диаметр вены из сети яремных вен коррелирует с правой и левой подключичными венами. Диаметры вен вентролатерального коллектора левой стороны имеют корреляции со всеми сосудами кроме диаметра правой подключичной вены. Вместе с тем, диаметры вен вентролатерального коллектора правой стороны коррелируют с диаметрами правой и левой подключичных, правой наружной яремной вен и вены из сети яремных вен (таблица 23).

У половозрелых нерп диаметры правой и левой подключичных вен, а также вены из сети яремных вен имеют корреляции с высокой силой связи с всеми венами бассейна краниальной поллой вены, указанными в таблице 23 (включая вены вентролатерального коллектора). Эти связи свидетельствуют о важной роли указанных сосудов в распределении крови, при этом важно отметить, что у половозрелых животных значительно возрастает ОЦК в сравнении с остальными группами.

При этом роль наружных и внутренних яремных вен в перераспределении крови от вен краниальной части тела у половозрелых нерп по всей видимости имеет меньшее значение в сравнении с остальными группами, особенно с бельками.

Таблица 23 – Характер корреляционной связи между диаметрами сосудов бассейна краниальной поллой вены

Показатели	Левая наружная яремная вена	Левая внутренняя яремная вена	Левая подключичная вена	Правая наружная яремная вена	Правая внутренняя яремная вена	Вена из сети яремных вен	Правая подключичная вена
Бельки							
Левая наружная яремная вена	—	0,82	0,80	0,80	0,80	—	0,82
Левая внутренняя яремная вена	0,82	—	—	0,82	—	—	0,82
Левая подключичная вена	0,80	—	—	0,82	—	—	—
Правая наружная яремная вена	0,80	0,82	0,82	—	0,82	—	0,79
Правая внутренняя яремная вена	0,80	—	—	0,82	—	—	—
Правая подключичная вена	0,82	—	—	0,79	—	—	—
Вены венролатерального коллектора левой стороны	0,80-0,82	—	0,82	0,80-0,82	—	0,79	—
Вены венролатерального коллектора правой стороны	0,80-0,82	0,82	0,82	0,82	0,80	—	0,80
Сеголетки							
Левая наружная яремная вена	—	0,85	0,81	—	—	0,75	—
Левая внутренняя яремная вена	0,85	—	0,75	—	—	—	—
Левая подключичная вена	0,81	0,75	—	—	—	0,96	0,75
Правая наружная яремная вена	—	—	—	—	0,66	—	—
Правая внутренняя яремная вена	—	—	—	0,66	—	—	—
Вена из сети яремных вен	0,75	—	0,96	—	—	—	—
Правая подключичная вена	—	—	0,75	—	—	—	—
Вены венролатерального коллектора левой стороны	0,93	0,68	0,66-0,96	—	—	0,65-0,67	—
Вены венролатерального коллектора правой стороны	—	—	0,67	0,79- 0,96	0,72-0,73	—	—

Примечание: в таблице представлены коэффициенты ранговой корреляции Спирмена ($p < 0,05$); при исследовании связи с венами венролатерального коллектора использовали диаметры глубокой шейной, плечевой, подмышечной и поверхностной плечевой вен

Продолжение таблицы

	Левая наружная яремная вена	Левая внутренняя яремная вена	Левая подключичная вена	Правая наружная яремная вена	Правая внутренняя яремная вена	Вена из сети яремных вен	Правая подключичная вена
Неполовозрелые нервы							
Левая наружная яремная вена	—	0,95	—	0,84	0,90	—	—
Левая внутренняя яремная вена	0,95	—	—	0,79	0,81	—	—
Левая подключичная вена	—	—	—	0,91	—	0,82	0,99
Правая наружная яремная вена	0,84	0,79	0,91	—	0,93	—	—
Правая внутренняя яремная вена	0,90	0,81	—	0,93	—	—	—
Вена из сети яремных вен	—	—	0,82	—	—	—	0,99
Правая подключичная вена	—	—	0,75	—	—	0,99	—
Вены венролатерального коллектора левой стороны	0,71-0,84	0,67	0,75-0,84	0,87-0,96	0,82-0,93	0,99	—
Вены венролатерального коллектора правой стороны	—	—	0,66-0,96	0,66-0,75	—	0,66-0,75	0,66-0,82
Половозрелые нервы							
Левая наружная яремная вена	—	—	0,99	—	—	0,99	0,88
Левая внутренняя яремная вена	—	—	0,96	—	—	0,99	0,80
Левая подключичная вена	0,96	0,96	—	0,96	0,99	0,98	0,87
Правая наружная яремная вена	—	—	0,96	—	—	0,99	0,85
Правая внутренняя яремная вена	—	—	0,99	—	—	0,97	0,88
Вена из сети яремных вен	0,99	0,99	0,98	0,99	0,97	—	0,87
Правая подключичная вена	0,88	0,80	0,87	0,85	0,88	0,87	—
Вены венролатерального коллектора левой стороны	—	—	0,95-0,99	—	—	0,94-0,99	0,84-0,88
Вены венролатерального коллектора правой стороны	—	—	0,96- 0,99	—	—	0,94-0,98	0,84-0,88

Особенности венозного русла были описаны у разных видов наземных млекопитающих (Былинская Д.С., 2014; Теленков В.Н. и др., 2020; Korim F. et al., 2023; Martre P. et al., 2024).

Венозная емкость у млекопитающих способных к нырянию значительно больше за счет расширения вен, появления синусов (пазух) и сплетений. Так у обыкновенного дельфина имеются мощные шейные венозные сплетения, имеющие анастомозы с краниальной полой веной (Hoogland P.V.J.M. et al., 2012). Исследование венозной системы афалин показало, что их вены занимают всё доступное пространство в полостях и между тканями. В голове и шее венозные сплетения расположены между мышечными волокнами, между фасциями, в черепных пазухах, глазнице, носовых ходах, в слизистой оболочке трахеи и пищевода, эпидуральных пространствах и черепной коробке (Иванова Е.И., 1984; Costidis A., Rommel S.A., 2012).

У обыкновенного тюленя, ларги и кольчатой нерпы описано обширное венозное сплетение с множественными анастомозами в области шеи (Galantsev V.P., 1991). Яремная венозная система у таких представителей настоящих тюленей, как обыкновенный тюлень, тюлень-крабодед и серый тюлень, развита слабо, наружные яремные вены незначительно увеличивают диаметр только после присоединения к ним сосудов дорсального шейного сплетения (Harrison R.J., Tomlinson J.D.W., 1956).

У байкальской нерпы нами были обнаружены кроме шейного сплетения, дорсальный и вентролатеральный коллекторы, описанные выше и имеющие связь через эпидуральную вену с краниальной полой веной. Кроме того, у байкальской нерпы хорошо развиты наружная и внутренняя яремная вены, формирующие сеть.

Таким образом, у байкальской нерпы имеются анатомические отличия в архитектонике и количестве венозных коллекторов в сравнении с другими изученными представителями семейства настоящие тюлени.

2.2.2.2 Вены грудной конечности (ласта)

Кровь от перепонки и пальцев байкальской нерпы собирается в четыре пальцевых вены (рисунок 93).



Рисунок 93 – Рентгенограмма пальцевых вен грудной конечности неполовозрелой байкальской нерпы

Два корня с дорсальной поверхности пясти и с когтя второго пальца объединяются на уровне сустава между второй и первой фаланг пальцев в пальцевую вену, следующую по перепонке ласт на пальмарную поверхность между первым и вторым пальцами. По пальмарной поверхности кровь от третьего пальца собирает вторая вена, а от четвертого пальца – третья вена.

В следующую – четвертую вену вливается кровь корнями с дорсальной поверхности пясти и с пятого пальца, собрав кровь указанная вена между четвертым и пятым пальцами уходит на пальмарную поверхность пятого

пальца. Четыре пальцевые вены вливаются в пястное венозное сплетение, расположенное в дистальном отделе костей пясти.

Кровь из пястной венозной сети собирается с латеральной поверхности тремя-четырьмя корнями в лучевую вену, с медиальной – одним корнем в локтевую вену (рисунок 94).

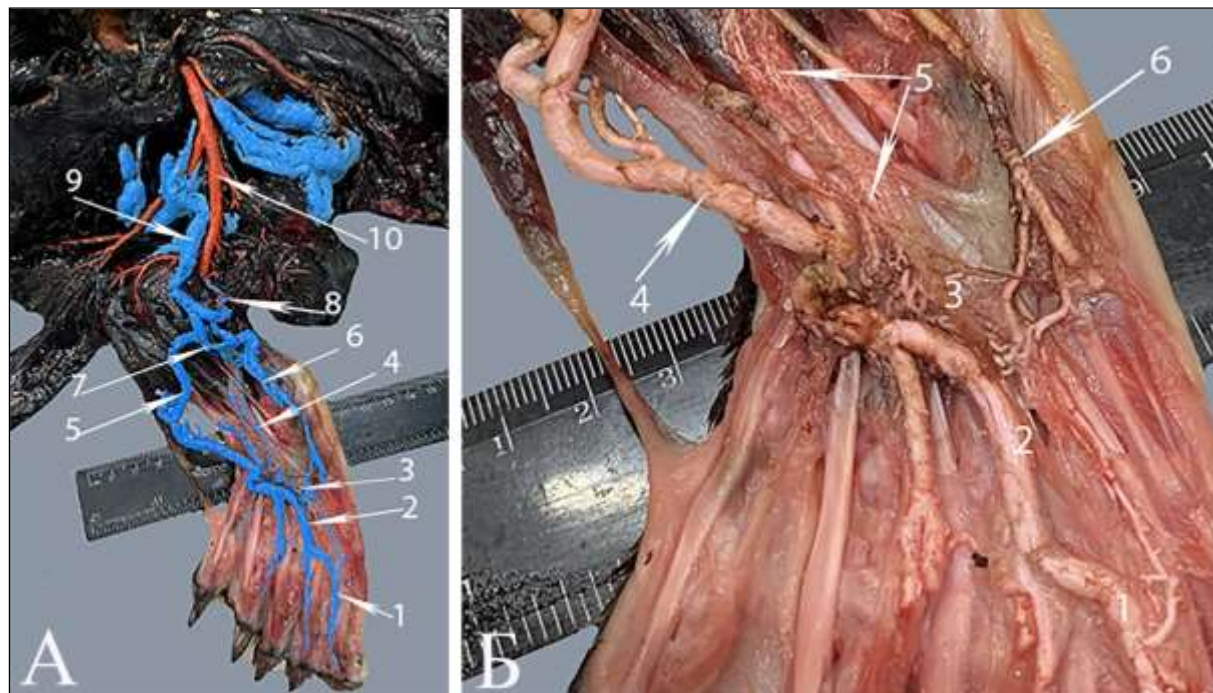


Рисунок 94 – Вены грудной лапы сеголетка байкальской нерпы (инъекция сосудов монтажной пеной). А: 1 – пальцевые пальмарные вены; 2 – пястные пальмарные вены; 3 – пястная венозная сеть; 4 – венозное сплетение; 5 – локтевая вена; 6 – лучевая вена; 7 – венозный анастомоз; 8 – артерио-венозный анастомоз; 9 – плечевая вена; 10 – плечевая артерия. Б: 1 – пальцевая пальмарная вена; 2 – пястная пальмарная вена; 3 – венозная сеть; 4 – локтевая вена; 5 – венозное сплетение; 6 – лучевая вена

Кроме того, от данной сети следуют тонкие извитые вены, формирующие сплетение вдоль срединной артерии и анастомозирующие с мелкими артериальными ветвями последней. Венозное сплетение несколькими корнями вливается в лучевую вену на уровне середины костей предплечья и продолжается до плечевой вены. Проксимальнее между локтевой и лучевой венами имеется мощный венозный анастомоз, а между плечевой веной и плечевой артерией – артериовенозный анастомоз, представленный пучком тонких сосудов (рисунок 95).

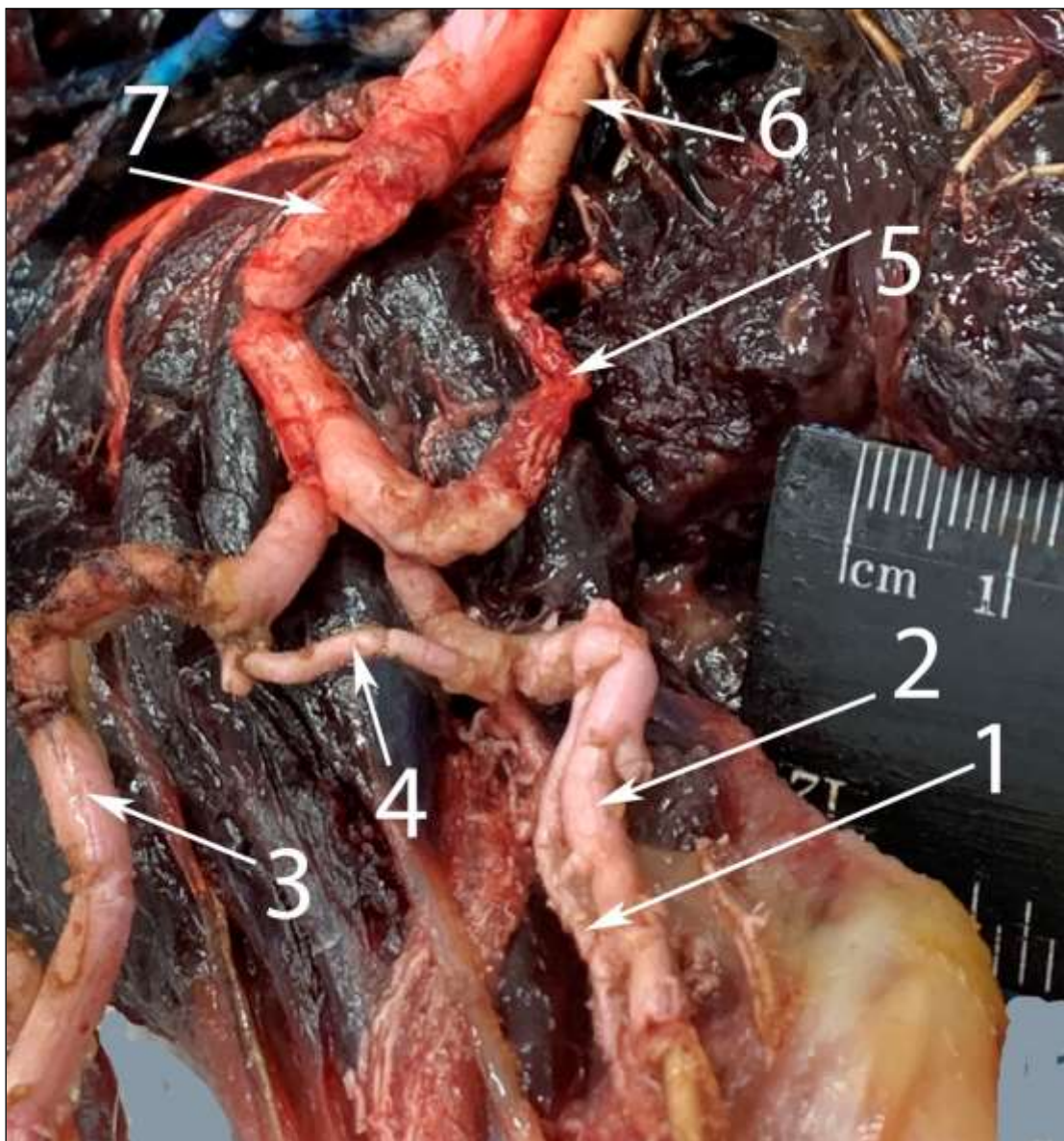


Рисунок 95 – Артериовенозные и венозные анастомозы грудной лапы сеголетка байкальской нерпы (инъекция сосудов монтажной пеной): 1 – коллатеральный сосуд лучевой вены; 2 – лучевая вена; 3 – локтевая вена; 4 – венозный анастомоз; 5 – артериовенозный анастомоз; 6 – плечевая артерия; 7 – плечевая вена

По ходу локтевой и лучевой вены могут встречаться коллатеральные сосуды, анастомозирующие с основными ветвями. Лучевая, локтевая и венозная сеть, окружающая срединную артерию, вливаются в плечевую вену, которая впадает в подмышечную вместе с подлопаточной и грудоспинной венами. Подмышечная вена вливается в вентролатеральный венозный коллектор.

Диаметр локтевой, лучевой и плечевой вен увеличивается с возрастом, за исключением плечевой вены, которая имела одинаковый диаметр у

бельков и сеголеток (таблица 24). Сосуды грудной конечности правой и левой сторон достоверно не отличались во всех возрастных группах. Подмышечная вена также увеличивалась с возрастом и имела максимальный диаметр у половозрелых нерп (справа – $6,98 \pm 0,40$ мм и слева $7,04 \pm 0,44$ мм).

Таблица 24 – Диаметр магистральных вен грудной конечности в возрастном аспекте, мм

Группы	Вены	Правая сторона	Левая сторона
Новорожденные	Локтевая	$1,67 \pm 0,12$	$1,67 \pm 0,13$
	Лучевая	$1,22 \pm 0,04$	$1,22 \pm 0,05$
	Плечевая	$1,83 \pm 0,05$	$1,83 \pm 0,06$
Бельки	Локтевая	$2,69 \pm 0,10^h$	$2,74 \pm 0,10^h$
	Лучевая	$1,98 \pm 0,04^h$	$1,96 \pm 0,04^h$
	Плечевая	$2,98 \pm 0,14^h$	$2,95 \pm 0,13^h$
Сеголетки	Локтевая	$3,34 \pm 0,16^{hm}$	$3,30 \pm 0,16^{hm}$
	Лучевая	$2,46 \pm 0,12^{hm}$	$2,43 \pm 0,10^{hm}$
	Плечевая	$3,72 \pm 0,22^h$	$3,69 \pm 0,23^h$
Неполовозрелые	Локтевая	$4,74 \pm 0,13^{hmk}$	$4,78 \pm 0,14^{hmk}$
	Лучевая	$3,46 \pm 0,16^{hmk}$	$3,49 \pm 0,12^{hmk}$
	Плечевая	$5,18 \pm 0,32^{hmk}$	$5,21 \pm 0,27^{hmk}$
Половозрелые	Локтевая	$5,98 \pm 0,18^{hmk n}$	$5,92 \pm 0,19^{hmk n}$
	Лучевая	$4,32 \pm 0,22^{hmk n}$	$4,35 \pm 0,25^{hmk n}$
	Плечевая	$6,54 \pm 0,42^{hmk n}$	$6,47 \pm 0,39^{hmk n}$

Примечание: $h - p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у новорожденных нерп; $m - p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у бельков; $k - p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у сеголеток; $n - p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у неполовозрелых нерп

Поверхностная магистраль формируется на дорсолатеральной поверхности ласт слиянием корней первой пальцевой и четвертой пальцевой вен (рисунок 96). В области дистального ряда костей запястья или проксимальной части четвертой и пятой костей пясти пальцевые вены сливаются в короткую поверхностную пястную вену, которая на уровне проксимального ряда костей запястья разделяется на две поверхностные вены предплечья – латеральную и медиальную вену, переходящие в области плеча в плечевые латеральные и медиальные вены, формирующие между собой крупные анастомозы.

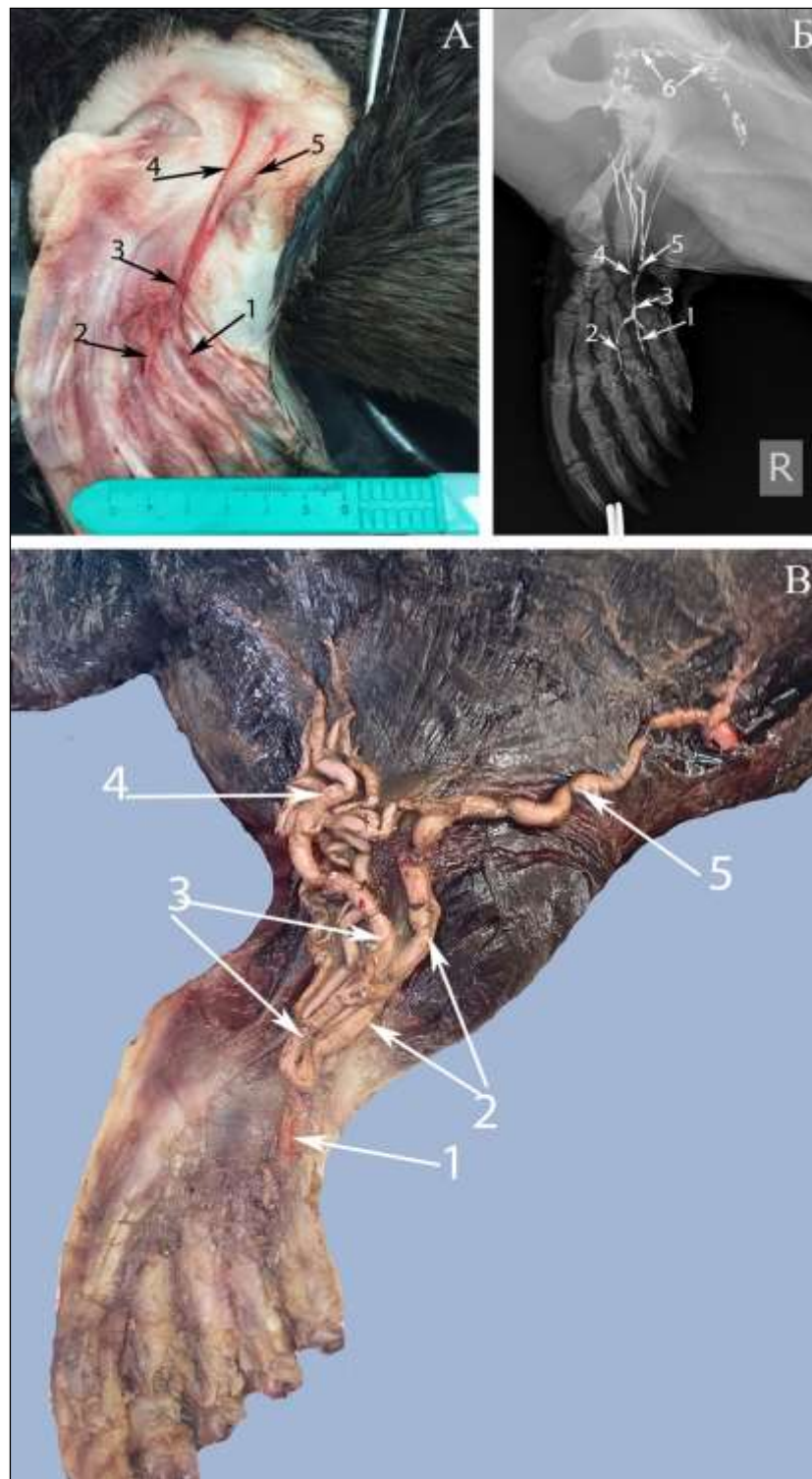


Рисунок 96 – Поверхностная магистраль вен грудной конечности (ласта) неполовозрелых перп (А, Б) и сеголетка (В) (А – препарирование; Б – рентгенограмма; В – инфузия сосудов монтажной пеной). А: 1 – четвертая пальцевая вена; 2 – первая пальцевая вена; 3 – пястная вена; 4 – медиальная вена предплечья; 5 – латеральная вена предплечья. Б: 1-5 обозначения те же, 6 – вентролатеральный венозный коллектор. В: 1 – пястная вена; 2 – латеральная вена предплечья, 3 – медиальная вена предплечья; 4 – медиальная вена плеча; 5 – латеральная вена плеча

Поверхностные вены предплечья и плеча многочисленными корнями собирают кровь с разгибателей запястья и пальцев. Плечевые вены по своему ходу имеют многочисленные анастомозы и несут кровь в венозные коллекторы.

В локтевой и лучевой венах, а также в поверхностных медиальной и латеральной венах плеча были обнаружены клапаны. В плечевой вене мы не наблюдали клапаны, что возможно связано с небольшой длиной указанной вены у байкальской нерпы. Количество клапанов увеличивалось в возрастном аспекте во всех указанных венах, в то время как клапанный индекс достоверно увеличивался только в латеральной вене плеча (таблица 25). Важно отметить, что наибольшее количество клапанов в поверхностных венах грудной конечности наблюдалось в месте вливания их в вентролатеральный коллектор.

У основания грудных ласт хохлача были обнаружены артериовенозные анастомозы между плечевой артерией и веной, а также описаны крупные поверхностные вены (Blix A.S. et al., 2010). Авторы полагают, что скорость охлаждения мозга будет определяться тем, направлен ли кровоток через артериовенозные шунты или расширенные поверхностные вены.

У байкальской нерпы, как и у хохлача, имеются артериовенозные шунты между плечевой веной и артерией. В то же время в доступной литературе отсутствует описание анатомических особенностей кровоснабжения запястья, пясти, фаланг пальцев у представителей настоящих тюленей. Тем не менее, мы полагаем что расположение и ветвление сосудов грудных ласт у байкальской нерпы значительно отличается от других представителей семейства, что связано в том числе с особенностями анатомического строения мышц грудной конечности, изученными ранее (Нетак А.Р., 2015; Рядинская Н.И., 2015).

Таблица 25 – Количество клапанов и клапанный индекс в венах грудной конечности байкальской нерпы

Возрастные группы	Правая сторона		Левая сторона	
	Количество клапанов	Клапанный индекс	Количество клапанов	Клапанный индекс
Локтевая вена				
Новорожденные	1,75±0,25	0,39±0,05	1,75±0,25	0,39±0,05
Бельки	2,25±0,48	0,34±0,07	1,75±0,25	0,27±0,04
Сеголетки	3,00±0,26*	0,30±0,04	3,10±0,31* ^т	0,31±0,04
Неполовозрелые нерпы	3,50±0,31* ^{т к}	0,29±0,03	3,60±0,34* ^{т к}	0,30±0,03
Половозрелые нерпы	4,20±0,25* ^{т к}	0,32±0,02	4,20±0,20* ^{т к}	0,32±0,02
Лучевая вена				
Новорожденные	1,00±0,41	0,32±0,13	0,75±0,48	0,23±0,15
Бельки	1,00±0,41	0,17±0,07	1,25±0,25	0,22±0,04
Сеголетки	1,90±0,23	0,23±0,04	1,90±0,18*	0,22±0,03
Неполовозрелые нерпы	3,10±0,23* ^т	0,28±0,02	3,20±0,25* ^т	0,29±0,02
Половозрелые нерпы	3,60±0,27* ^{т к}	0,32±0,02 ^т	3,70±0,21* ^{т к}	0,33±0,02 ^{т к}
Медиальная вена плеча				
Новорожденные	1,50±0,29	0,37±0,07	1,50±0,29	0,37±0,07
Бельки	1,75±0,25	0,32±0,05	1,75±0,25	0,32±0,05
Сеголетки	2,40±0,22*	0,31±0,03	2,30±0,21	0,31±0,03
Неполовозрелые нерпы	3,00±0,37*	0,32±0,04	3,10±0,3* ^{т к}	0,33±0,03
Половозрелые нерпы	3,70±0,26* ^{т к}	0,32±0,02	3,60±0,27* ^{т к}	0,31±0,02
Латеральная вена плеча				
Новорожденные	1,25±0,48	0,25±0,09	1,25±0,48	0,25±0,10
Бельки	2,00±0,41	0,32±0,07	2,00±0,41	0,32±0,07
Сеголетки	2,20±0,25	0,22±0,03	2,20±0,25	0,22±0,03
Неполовозрелые нерпы	3,30±0,26* ^{т к}	0,28±0,02	3,30±0,26* ^{т к}	0,28±0,02
Половозрелые нерпы	4,80±0,25* ^{т к п}	0,36±0,02 ^{к п}	4,80±0,25* ^{т к п}	0,36±0,02 ^{к п}

Примечание: * – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у новорожденных нерп; т – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у бельков; к – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у сеголеток; п – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у неполовозрелых нерп

При исследовании сосудистых реакций у байкальской нерпы было обнаружено, что при длительных ныряниях во время анаэробной фазы половина минутного объема крови поступает в мозг, а в других структурах (органах пищеварения, выделения и опорно-двигательных) количество крови заметно уменьшается (Петров Е.А. и др., 1998б).

Передние ласты байкальской нерпы используются при плавании для изменения направления движения и при стабилизации тела в воде. Во время погружения мышцы ласт используют в качестве основного источника O_2 миоглобин, поскольку и в артериальных и венозных сосудах наблюдается констрикция. В ластах байкальской нерпы были обнаружены артериовенозные шунты, венозные сплетения (в том числе расположенные вокруг артериальных сосудов) и поверхностные вены, связанные между собой анастомозами. Вены ласт связаны с вентролатеральным венозным коллектором, поэтому при погружении кровь из ласт собирается в коллекторы. Этот факт подтверждает и наличие корреляционных связей между диаметрами вен ласт и диаметрами вен краниального и каудального бассейнов. У бельков наблюдалась отрицательная корреляция между диаметрами вен ласт и венами вентролатерального коллектора, подключичными венами, непарной и краниальной поллой венами ($r = -0,92$; $-0,94$; $p < 0,05$). У сеголеток и неполовозрелых нерп количество корреляционных связей было меньше и отрицательные связи диаметров вен ласт наблюдались с правой и левой каудальными полыми и эпидуральной венами (у сеголеток r от $-0,64$ до $-0,78$, $p < 0,05$; у неполовозрелых нерп r от $-0,66$ до $-0,68$; $p < 0,05$). У половозрелых нерп диаметр вен передних ласт имел обратную связь с диаметрами вен бассейна каудальной поллой вены и эпидуральной вены (r от $-0,66$ до $-0,88$; $p < 0,05$). Наличие отрицательных корреляционных связей во всех группах свидетельствует о том, что при уменьшении диаметра вен ласт (при констрикции) увеличиваются диаметры магистральных вен и вен, входящих в состав коллекторов. Обращает внимание тот факт, что в разных возрастных группах перераспределение

крови значительно отличается и связано с большим развитием краниальной или каудальной частей тела нерпы в определенный период онтогенеза.

Артериовенозные шунты грудной лапы по всей видимости участвуют в обогащении O_2 венозной крови как в лапах, так в магистральных венах и коллекторах тела нерпы. Наше предположение поддерживается данными Tift M.S. с соавторами (2018), согласно которым количество O_2 в краниальной полый вене не только не уменьшается, но и поддерживается на высоком уровне во время погружения. Снижение количества O_2 в краниальной полый вене происходило только при выныривании. Авторы предположили, что содержание O_2 в венах поддерживается практически на уровне артериального насыщения благодаря наличию артериовенозных шунтов в грудных лапах (Tift M.S. et al., 2018).

Описано участие артериовенозных анастомозов и поверхностных вен морских котиков в процессе теплообмена (Blix A.S. et al., 2010).

Венозные сплетения, имеющиеся у нерпы вдоль срединной артерии, также выполняют функцию теплообменных сосудов, благодаря которым регулируются потери тепла в окружающую среду, поскольку в лапах нерпы отмечен тонкий слой жировой клетчатки.

2.2.2.3 Система каудальной полый вены

У байкальской нерпы каудальная полая вена начинается двумя ассиметричными венами на уровне между пятым поясничным и первым крестцовым позвонками.

Правая и левая каудальные полые вены ассиметричны и собирают кровь от правых и левых внутренних подвздошных вен и наружных подвздошных вен (рисунок 97). У новорожденных нерп наблюдается тенденция к увеличению длины левой каудальной полый вены, а у бельков и сеголеток она достоверно длиннее правой (таблица 26). В то же время длины правой и левой каудальных полых вен достоверно не отличаются у неполовозрелых и половозрелых нерп.



Рисунок 97 – Венозное русло неполовозрелой особи байкальской нерпы (инъекция вен монтажной пеной): 1 – правая каудальная полая вена; 2 – левая каудальная полая вена; 3 – печеночный синус; 4 – грудная часть каудальной полых вены; 5 – вентро-латеральный коллектор; 6 – наружные яремные вены; 7 – вены дорсального коллектора

Промеры каудальной полых вены справа и слева отличались по большому количеству показателей у бельков, что по всей видимости связано с интенсификацией и неравномерностью роста внутренних органов в указанной группе. Асимметрия правой и левой каудальных полых вен во всех возрастных группах отмечалась и в локализации их максимального расширения, справа оно наблюдалось на уровне ворот почки, слева – на уровне краниолатеральной почечной вены.

У нерп всех возрастов минимальный средний диаметр правой и левой каудальных полых вен отмечался в месте впадения наружных и внутренних подвздошных вен.

Максимальные значения длины левой и правой каудальных полых вен наблюдались у половозрелых нерп и составили $93,05 \pm 1,79$ мм и $93,46 \pm 2,27$ мм соответственно в сравнении с другими группами. Максимальными в данной группе были и диаметры указанных вен правой и левой сторон.

У байкальской нерпы отток крови от мышц брюшных стенок справа и слева осуществляют мощные поясничные коллекторы, с дорсальной стороны они тесно граничат с венозной сетью почек, однако не анастомозируют с ней напрямую (рисунок 98).

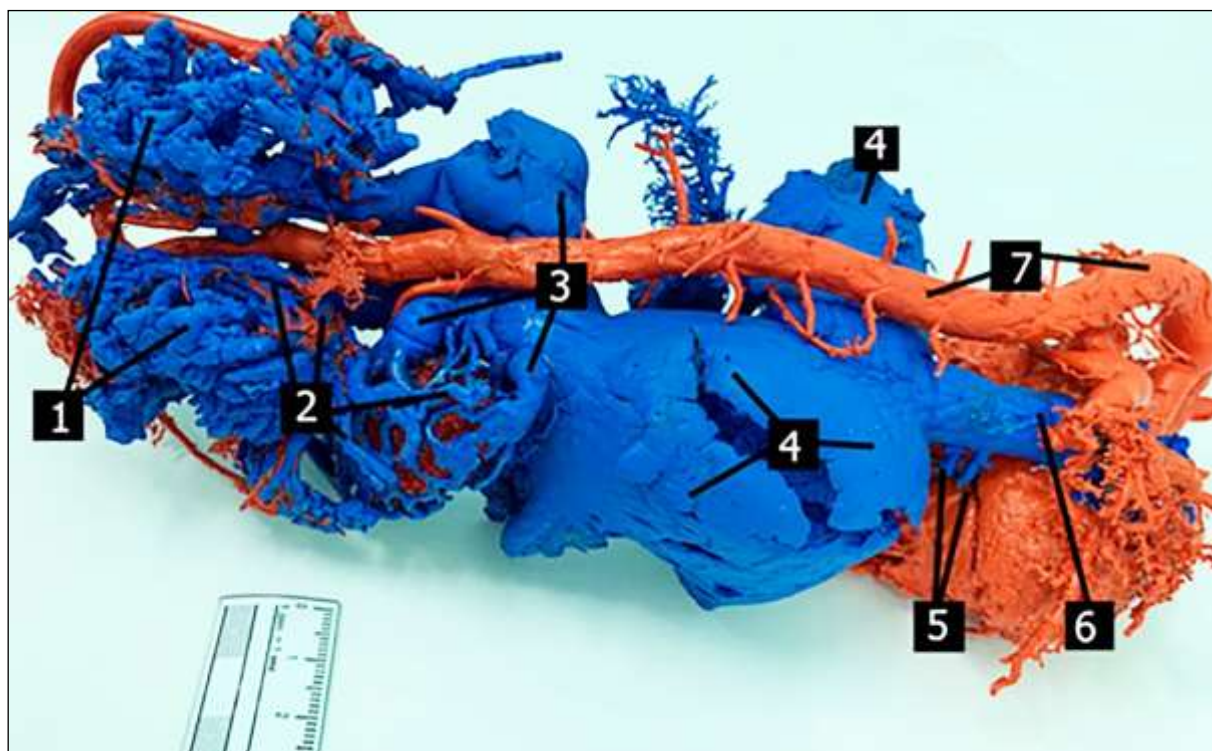


Рисунок 98 – Каудальная полая вена новорожденной байкальской нерпы (дорсальная поверхность). Коррозионные препараты, инфузия монтажной пеной: 1 – венозные коллекторы из мышц брюшных стенок; 2 – поясничные вены; 3 – почечные вены; 4 – печеночный синус; 5 – краниальные диафрагмальные вены; 6 – грудная часть каудальной полый вены; 7 – аорта

У новорожденных были отмечены пучки из пяти корней с правой ($1,32 \pm 0,30$ мм; $3,35 \pm 0,67$ мм; $2,22 \pm 0,23$ мм; $3,05 \pm 0,40$ мм; $2,81 \pm 0,27$ мм) и левой стороны ($3,16 \pm 0,27$ мм; $2,90 \pm 0,77$ мм; $2,74 \pm 0,42$ мм; $3,99 \pm 1,00$ мм; $3,84 \pm 0,51$ мм), при чем диаметр поясничных вен левой стороны, меньше чем правой. У бельков, сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп насчитывается 5-7 корней в поясничных коллекторах правой и левой сторон диаметрами от 1,85 мм до 6,72 мм, от 4,11 мм до 13,71 мм, от 4,66 мм до 14,01 мм и от 5,78 мм до 15,98 мм соответственно.

Между последними 2-3 парами межреберных вен и венами поясничного коллектора были обнаружены анастомозы (рисунок 99). Мы полагаем, что несмотря на то, что ветви анастомозов очень тонкие (у половозрелых нерп их средний диаметр всего $0,89 \pm 0,12$ мм), они могут выступать в качестве шунта, обеспечивающего поступление крови в непарную вену.

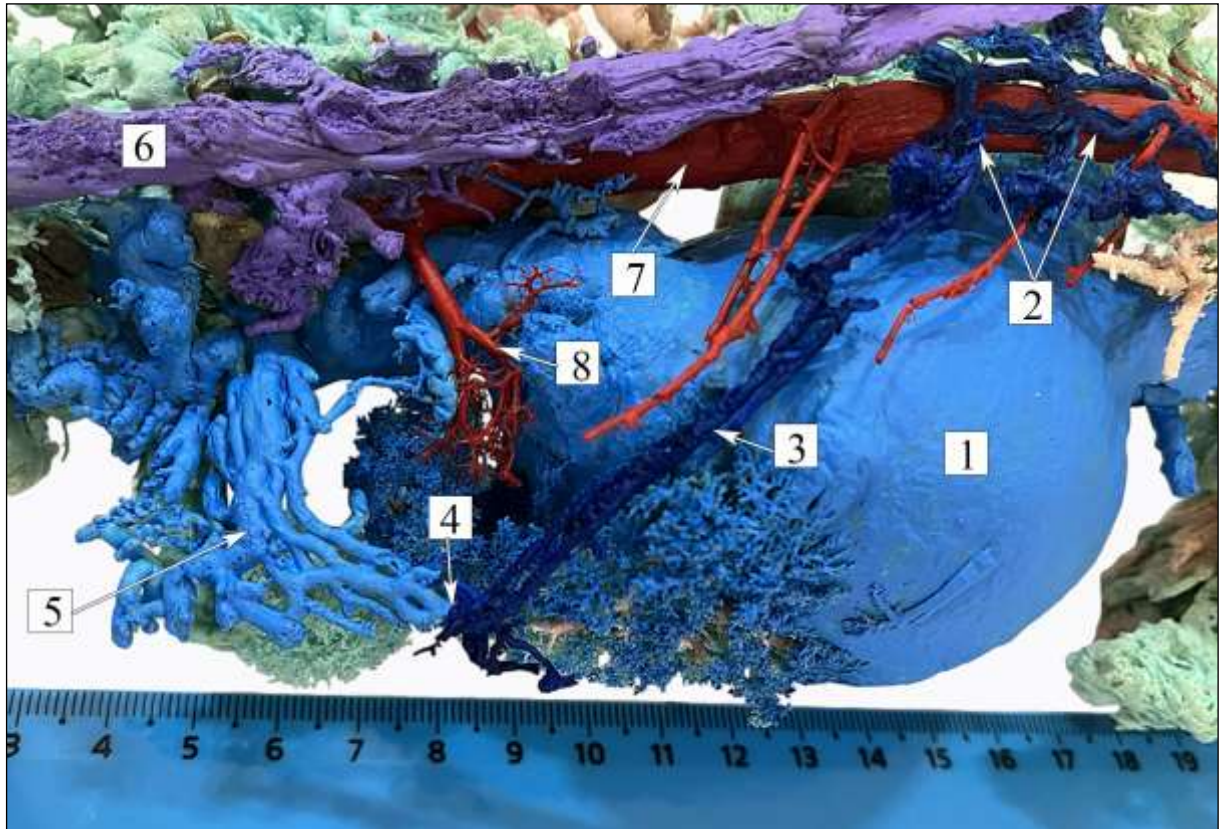


Рисунок 99 – Дорсальная поверхность вен и артерий новорожденной нерпы: 1 – печеночный синус; 2 – непарная вена; 3 – межреберные вены; 4 – анастомоз между межреберными венами и венами поясничного коллектора; 5 – поясничный коллектор; 6 – эпидуральная вена; 7 – аорта; 8 – почечная артерия

Были обнаружены разные способы ветвления яичниковых вен. В первом случае яичниковые вены идут от яичника по краям широкой маточной связки и вливаются в почечную вену двумя корнями слева и одним корнем справа, также справа наблюдается самостоятельная яичниковая вена, вливающаяся в правую каудальную полую вену краниовентрально по отношению к почечной вене (рисунок 100). Важно отметить, что яичниковые вены анастомозируют одним-двумя тонкими корнями с венозными поясничными коллекторами.

Во втором случае, правые и левые яичниковые вены минимальной длиной у новорожденных от $11,51 \pm 0,44$ до $15,24 \pm 0,52$ мм, диаметром $3,77 \pm 0,62$ мм могут следовать вместе с пучком поясничного венозного коллектора, впадая в соответствующие каудальные полые вены на уровне 5-го поясничного позвонка (рисунок 101).

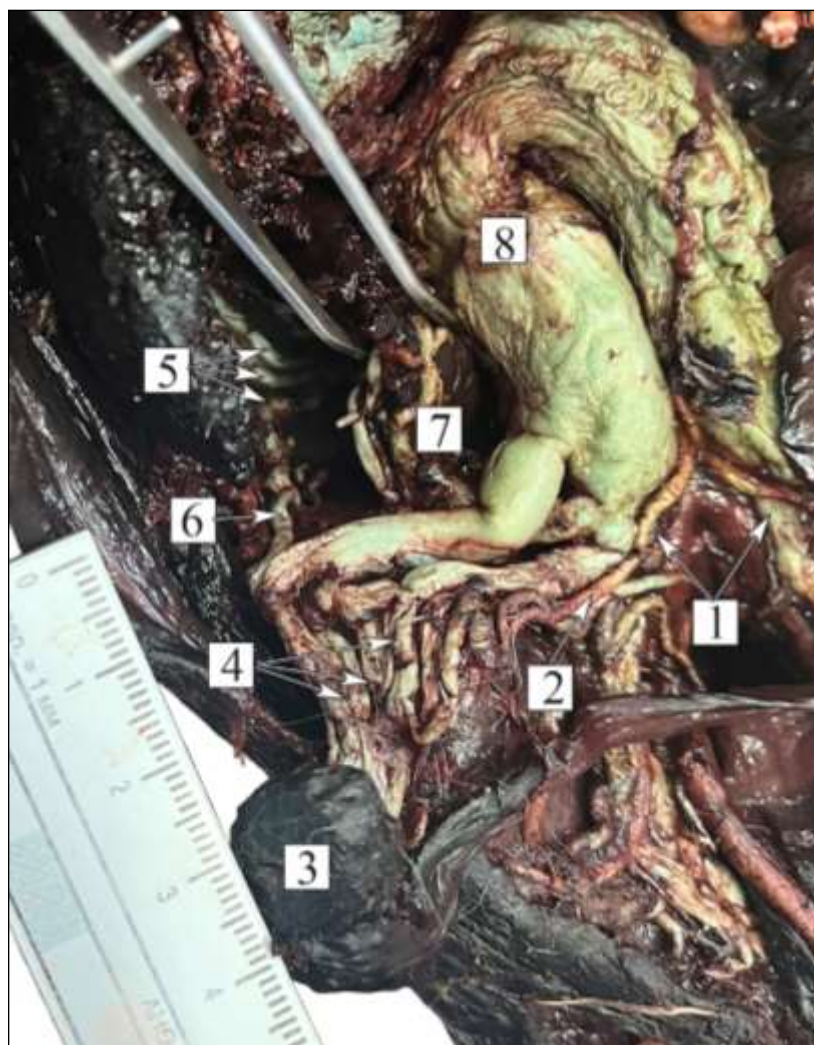


Рисунок 100 – Яичниковые вены новорожденной нерпы (инъекция вен монтажной пеной): 1 – наружные подвздошные вены; 2 – правая яичниковая артерия; 3 – яичник; 4 – яичниковые вены; 5 – вены поясничного коллектора; 6 – анастомозирующая вена поясничного коллектора и яичниковых вен; 7 – венозное сплетение почек; 8 – правая каудальная полая вена

У бельков, сеголеток, неполовозрелых и половозрелых особей байкальской нерпы справа и слева в соответствующие каудальные полые вены вливаются по две-три почечных вены, в 2% случаев от левой почки отток крови может осуществляться четырьмя почечными венами (Помойницкая Т.Е., Рядинская Н.И., 2020; Помойницкая Т.Е., Рядинская Н.И., 2022).

При исследовании вен почек у животных указанных возрастных групп наши данные согласовывались с полученными ранее. Однако у новорожденных особей отток крови с венозной сети почек с левой стороны осуществлялся четырьмя венами, двумя дорсолатеральными диаметром

4,58±1,46 мм, 4,42±1,53 мм, и двумя вентролатеральными 2,36±0,46 мм, 6,26±2,27 мм. С правой – семью венами, четырьмя дорсолатеральными 5,65±1,38 мм, 0,86±0,29 мм, 2,10±0,65 мм, 3,84±1,09 мм и тремя вентролатеральными 2,24±0,99 мм, 3,28±0,51 мм, 3,42±0,86 мм (рисунок 98). Мы полагаем, что при развитии в постнатальном онтогенезе указанные вены сливаются в меньшее количество корней почечных вен. Венозная сеть почек исследуемых животных имела разную форму, как уже описанную у нерпы звездчатую (сотообразную), так и образованную продольно расположенными венами.

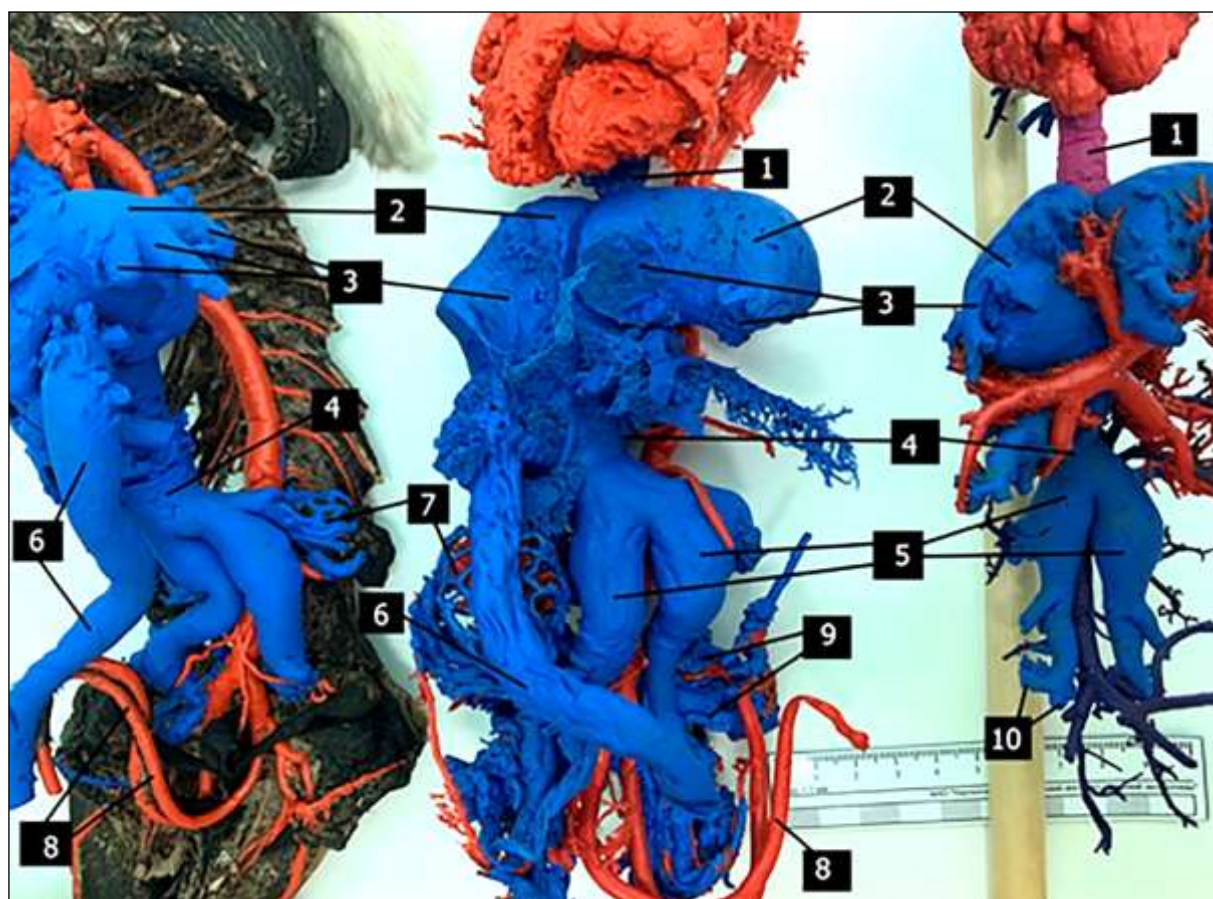


Рисунок 101 – Каудальная полая вена новорожденных особей байкальской нерпы (вентральная поверхность). Коррозионные препараты, инфузия монтажной пеной: 1 – грудная часть каудальной полой вены; 2 – печеночный синус; 3 – печеночные вены, впадающие в печеночный синус; 4 – общая каудальная полая вена; 5 – левая и правая каудальные полые вены; 6 – пупочная вена; 7 – венозная сеть почек; 8 – пупочные артерии; 9 – поясничный коллектор; 10 – слияние внутренней и наружной подвздошных вен

На уровне первых поясничных позвонков (1-3) или на уровне последних грудных позвонков (13-14) левая и правая каудальные полые вены вливаются в короткую общую каудальную полую вену.

Smolaka H. (2004) указывает, что у половозрелых особей кольчатой нерпы каудальная полая вена начинается в тазовой полости двумя парными сосудами, которые объединяются в общую вену на уровне третьего поясничного позвонка (Smolaka H., 2004).

Максимальный диаметр общей каудальной поллой вены наблюдался у половозрелых нерп в месте объединения правой и левой вен – $91,13 \pm 2,54$ мм (таблица 26). После того как общая каудальная полая вена проходит небольшое расстояние, у половозрелых нерп всего $30,13 \pm 0,94$ мм, она переходит в мощное венозное расширение – печёночный синус.

Длина общей каудальной поллой вены у новорожденных, бельков, сеголеток, и неполовозрелых нерп достоверно не отличалась. У половозрелых нерп длина общей каудальной поллой вены увеличивается в 1,43 раза в сравнении с остальными возрастными группами. Диаметры указанных участков общей каудальной поллой вены новорожденных и бельков не отличались, увеличиваясь в возрастном аспекте у сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп. Между синусом и общей каудальной поллой веной имеется перетяжка, поэтому перед впадением в печеночный синус диаметр каудальной поллой вены немного уменьшается.

Венозный (печеночный) синус формируется в правом подвздохе мезогастрия на уровне от 1-го поясничного до 12-грудного позвонков (рисунки 97, 98, 101, 102). Синус расширяется от сагиттальной плоскости в левое и в правое подреберья и на уровне 12 межреберья имеет максимальную ширину во всех возрастных группах (рисунок 102, таблица 27).

Общая длина печеночного синуса (с 8 грудного по 1 поясничный позвонки) у новорожденных составляла $59,02 \pm 4,24$ мм.

Таблица 26 – Морфометрические показатели вен бассейна каудальной поллой вены, М±m

Вены	Длина, мм	Локализация места измерения	Диаметр, мм
1	2	3	4
Новорожденные			
Левая каудальная полая вена	46,99±1,92	- впадение подвздошных вен	6,60±1,05
		- у краниолатеральной почечной вены	16,52±3,48
		- перед слиянием в общую вену	12,16±1,75
Правая каудальная полая вена	38,03±1,86	- впадение подвздошных вен	6,18±0,76
		- на уровне ворот почки	11,94±1,69
		- перед слиянием в общую вену	9,94±1,52*
Общая каудальная полая вена до печеночного синуса	16,41±3,71	- слияние правой и левой каудальных полых вен	21,24±3,82
		- впадение в печеночный синус	14,13±2,00
Бельки			
Левая каудальная полая вена	51,76±0,52	- впадение подвздошных вен	8,79±0,36
		- у краниолатеральной почечной вены	24,51±0,74
		- перед слиянием в общую вену	23,07±0,75 ^h
Правая каудальная полая вена	43,10±0,78 ^{h*}	- впадение подвздошных вен	9,01±0,36 ^{h*}
		- на уровне ворот почки	18,63±0,70 ^{h*}
		- перед слиянием в общую вену	16,74±0,62 ^{h*}
Общая каудальная полая вена до печеночного синуса	20,44±0,51	- слияние правой и левой каудальных полых вен	35,31±4,46
		- впадение в печеночный синус	22,63±3,35
Сеголетки			
Левая каудальная полая вена	58,57±1,72 ^{h m}	- впадение подвздошных вен	16,97±1,41 ^{h m}
		- у краниолатеральной почечной вены	37,77±3,31 ^{h m}
		- перед слиянием в общую вену	32,68±3,02 ^h
Правая каудальная полая вена	54,56±1,81 ^{h m*}	- впадение подвздошных вен	16,38±0,93 ^{h m}
		- на уровне ворот почки	28,39±1,46 ^{h m*}
		- перед слиянием в общую вену	27,42±1,51 ^{h m*}

Продолжение таблицы

1	2	3	4
Сеголетки			
Общая каудальная полая вена до печеночного синуса	21,60±3,30	- слияние правой и левой каудальных полых вен	51,80±3,64 ^{h m}
		- впадение в печеночный синус	31,41±0,77 ^{h m}
Неполовозрелые нерпы			
Левая каудальная полая вена	72,94±3,28 ^{h m k}	- впадение подвздошных вен	23,03±0,58 ^{h m k}
		- у краниолатеральной почечной вены	38,67±2,04 ^{h m}
		- перед слиянием в общую вену	35,40±2,50 ^{h m}
Правая каудальная полая вена	71,34±4,04 ^{h m k}	- впадение подвздошных вен	20,44±0,69 ^{h m k *}
		- на уровне ворот почки	33,84±1,20 ^{h m k *}
		- перед слиянием в общую вену	30,98±0,81 ^{h m}
Общая каудальная полая вена до печеночного синуса	24,13±3,15	- слияние правой и левой каудальных полых вен	64,59±1,77 ^{h m k}
		- впадение в печеночный синус	35,89±0,92 ^{h m k}
Половозрелые нерпы			
Левая каудальная полая вена	93,05±1,79 ^{h m k n}	- впадение подвздошных вен	26,29±0,69 ^{h m k n}
		- у краниолатеральной почечной вены	61,40±4,58 ^{h m k n}
		- перед слиянием в общую вену	48,73±2,53 ^{h m k n}
Правая каудальная полая вена	93,46±2,27 ^{h m k n}	- впадение подвздошных вен	29,17±1,59 ^{h m k n}
		- на уровне ворот почки	55,41±4,01 ^{h m k n *}
		- перед слиянием в общую вену	45,08±2,43 ^{h m k n *}
Общая каудальная полая вена до печеночного синуса	30,13±0,94 ^{h m k n}	- слияние правой и левой каудальных полых вен	91,13±2,54 ^{h m k n}
		- впадение в печеночный синус	77,82±5,56 ^{h m k n}

Примечание: * – $p < 0,05$ достоверность различий структур правой и левой сторон; h – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у новорожденных нерп; t – достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у бельков; k – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у сеголеток; n – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с соответствующими показателями у неполовозрелых нерп

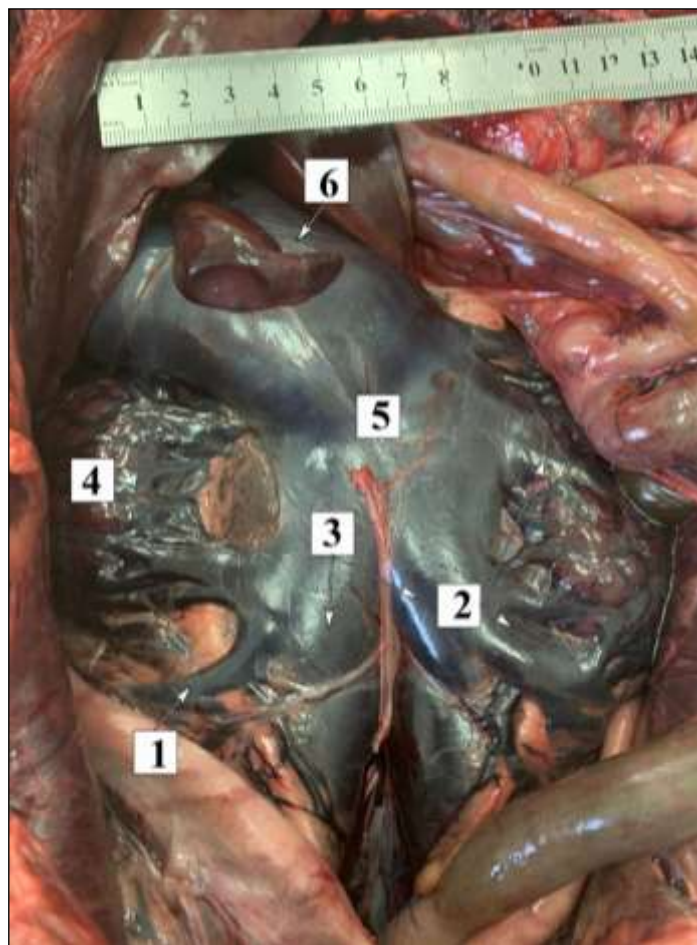


Рисунок 102 – Каудальная полая вена и печеночный синус половозрелой нерпы: 1 – поясничные вены; 2 – почечные вены; 3 – правая и левая каудальные полые вены; 4 – венозное почечное сплетение; 5 – общая каудальная полая вена; 6 – печеночный синус

В остальных возрастных группах происходило увеличение его длины, максимальное значение длины синуса отмечено у половозрелых животных – $199,44 \pm 7,32$ мм. В то же время максимальная ширина печеночного синуса у новорожденных и бельков была одинакова и увеличивалась в 2,36 раза у сеголеток, в 2,67 раза у неполовозрелых нерп (при этом между группами нет достоверного отличия) и в 3,64 раза у половозрелых нерп.

В печеночном синусе краниально в месте расширения четко выделяются две части, уходящие в соответствующие подреберья. У новорожденных и бельков левая часть широкая ($36,39 \pm 7,06$ мм и $45,50 \pm 2,47$ мм) и короткая ($27,38 \pm 3,03$ мм и $35,02 \pm 1,12$ мм), а правая – узкая ($23,94 \pm 4,74$ мм и $32,73 \pm 1,31$ мм) и длинная ($56,72 \pm 4,23$ мм и $73,72 \pm 1,39$ мм) (рисунок

101). В то же время у сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп правая часть также достаточно длинная, а ширина правой части либо не отличается от левой (у сеголеток и половозрелых нерп), либо немного меньше – в 1,02 раза.

У новорожденных нерп от каждой доли печени в печеночный синус расширяясь ампулообразно впадают печеночные вены: 3–5 от правой латеральной доли (диаметром от 2 до 9,8 мм), от правой медиальной, хвостатой, квадратной, левой медиальной долей по одной (диаметром от 6,1 до 13,4 мм), от левой латеральной три вены (диаметром от 4,2 до 9,3 мм).

В других возрастных группах от правой латеральной доли печени в синус вливается одна вена (диаметром от $10,25 \pm 0,42$ мм до $20,01 \pm 0,51$ мм), от правой медиальной доли – две вены, одна из которых собирает кровь и от квадратной доли (диаметром от $7,87 \pm 0,24$ мм до $21,32 \pm 0,55$ мм – первая, от $8,43 \pm 0,33$ мм до $22,08 \pm 0,49$ мм – вторая), от левых медиальной и латеральной долей – по одной вене (от $12,57 \pm 0,44$ мм до $28,05 \pm 1,02$ мм и от $11,02 \pm 0,56$ мм до $19,89 \pm 0,40$ мм соответственно).

Указанные пять вен имеют ампулообразные расширения в месте впадения в печеночный синус. Также от тела хвостатой доли в печеночный синус вливается одна вена, не имеющая ампулообразного расширения (от $5,23 \pm 0,24$ до $9,12 \pm 0,34$ мм). Вена от хвостатого отростка диаметром от $9,87 \pm 0,33$ мм до $15,01 \pm 0,41$ мм вливается в каудальную полую вену, данный сосуд не имел ампулообразного расширения. Данные по количеству и диаметру печеночных вен у бельков, сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп согласуются с данными, полученными Табаковой М.А. (Табакова М.А., Рядинская Н.И., 2018б; Табакова М.А., 2020; Рядинская Н.И. и др., 2020). Максимальный объем синуса, описанный для байкальской нерпы по данным Петрова Е.А. (2009) составил 3,5 л, а по данным Табаковой М.А. (2017) до 3,8 л.

Таблица 27 – Морфометрические показатели печеночного синуса в возрастном аспекте, $M \pm m$

Группы животных Проекционн. промеры, мм	Новорожденные	Бельки	Сеголетки	Неполовозрелые нерпы	Половозрелые нерпы
Максимальная длина печеночного синуса	59,02±4,24	75,71±2,23 ^h	135,91±6,32 ^{h m}	158,54±3,10 ^{h m k}	199,44±7,32 ^{h m k n}
Максимальная ширина печеночного синуса	58,30±11,74	78,35±1,97	161,11±6,96 ^{h m}	182,60±7,52 ^{h m}	248,83±7,94 ^{h m k n}
Длина левой части печеночного синуса	27,38±3,03	35,02±1,12	64,02±4,05 ^{h m}	83,70±1,74 ^{h m k}	107,66±2,99 ^{h m k n}
Ширина левой части печеночного синуса	36,39±7,06	45,50±2,47	70,87±3,50 ^{h m}	91,13±1,46 ^{h m k}	128,82±6,13 ^{h m k n}
Длина правой части печеночного синуса	56,72±4,23*	73,72±1,39* ^h	139,27±6,37* ^{h m}	158,35±3,07* ^{h m k}	199,32±7,30* ^{h m k n}
Ширина правой части печеночного синуса	23,94±4,74*	32,73±1,31*	70,41±3,33 ^{h m}	93,16±1,44* ^{h m k}	122,87±3,64 ^{h m k n}

Примечание: * – $p < 0,05$ достоверность различий в сравнении с промерами синуса левой стороны; ^h – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями печеночного синуса у новорожденных нерп; ^m – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями печеночного синуса у бельков; ^k – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями печеночного синуса у сеголеток; ⁿ – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями печеночного синуса у неполовозрелых нерп

Табакова М.А. также отметила, что синус у нерп разного возраста прилегает краниально к диафрагме и наполняясь может расширяться, занимая полностью правое и левое подреберья эпигастрия, смещая печень. Такие линейные промеры как длина, ширина, толщина и объем синуса имели тенденцию к увеличению с возрастом (Табакова М.А., 2017б). Наши данные согласуются с данными Табаковой М.А., однако мы отметили особенности правой и левой частей синуса в возрастном аспекте.

Пупочная вена у новорожденных нерп функционирует и не закрыта, она направляется к воротам печени, где сливается с левой ветвью воротной вены и вливается в аранциев проток (рисунок 103). Аранциев проток в месте отхождения от пупочной вены имеет длину $25,33 \pm 3,52$ мм и диаметр $3,90 \pm 0,36$ мм, в месте впадения в печеночный синус его диаметр увеличивается до $6,01 \pm 0,70$ мм.

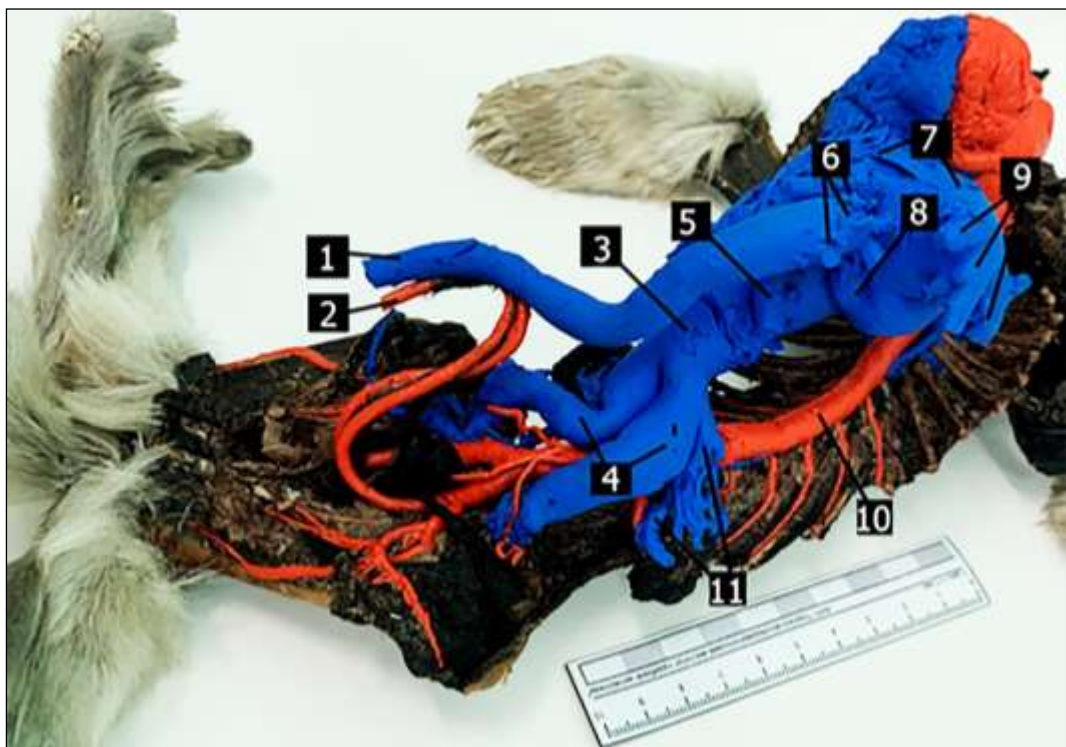


Рисунок 103 – Аранциев проток и печеночные вены от пупочной вены новорожденной байкальской нерпы. Инфузия монтажной пеной Макрофлекс: 1 – пупочная вена; 2 – пупочные артерии; 3 – общая каудальная полая вена; 4 – правая и левая каудальные полые вены; 5 – воротная вена; 6 – печеночные вены от пупочной вены; 7 – печеночный синус; 8 – аранциев проток; 9 – печеночные вены, впадающие в печеночный синус; 10 – аорта; 11 – почечные вены

Краниальная расширенная часть печеночного синуса плотно прилегает к диафрагме. По центру или немного ближе к правому краю диафрагмы на уровне 11-12 межреберья располагается диафрагмальный сфинктер. Данный сфинктер представляет собой отверстие в сухожильном центре диафрагмы для каудальной поллой вены, на которую куполообразно налегают кольцевые пучки мышечных волокон (рисунок 104). Ранее диафрагмальный сфинктер был описан у 2-3 месячных щенков и взрослых нерп, авторы указывали что мышцы сфинктера налегают с дорсальной стороны грудной полости как «косынка» на каудальную полую вену (Баранов В.И. и др., 1992).

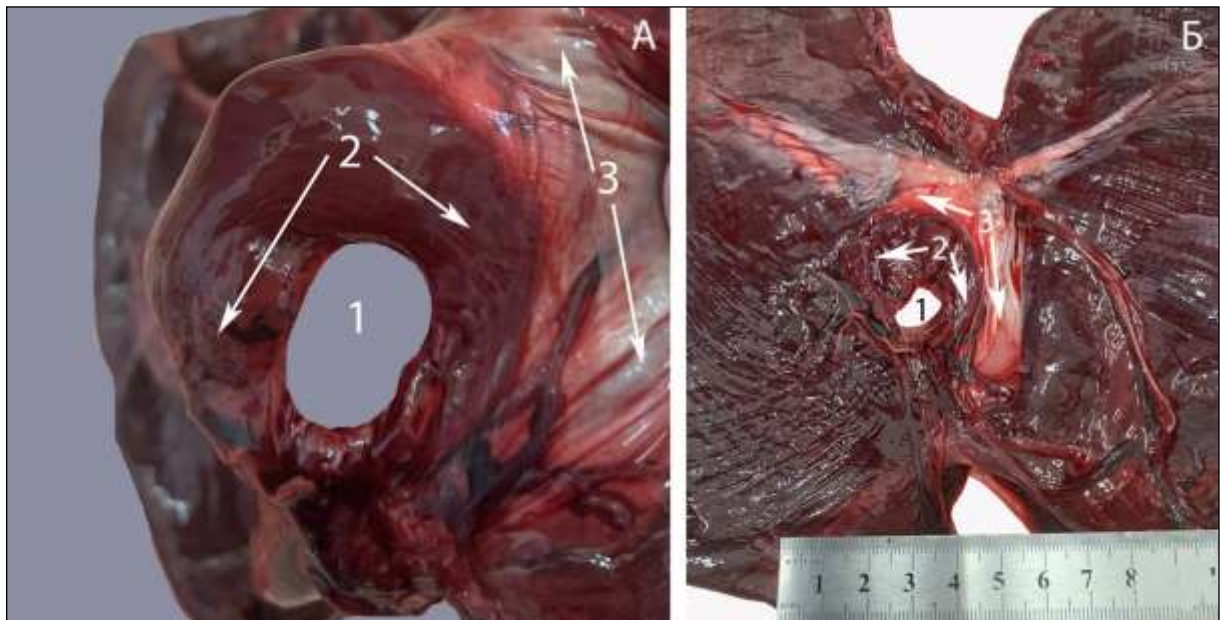


Рисунок 104 – Диафрагмальный сфинктер половозрелой (А) и новорожденной нерпы (Б): 1 – просвет каудальной поллой вены; 2 – пучки мышц, 3 – сухожильный центр диафрагмы

После прохождения через сфинктер на уровне 8-го грудного позвонка начинается грудная часть каудальной поллой вены. Диаметр каудальной поллой вены после прохождения сфинктера увеличивается с возрастом, достигая максимального значения $34,69 \pm 1,18$ мм у половозрелых нерп (таблица 28). Важно отметить, что вентральная длина грудной части каудальной поллой вены меньше дорсальной у новорожденных в 1,36 раза, у бельков – в 1,39 раза, у сеголеток – в 1,47 раза, у неполовозрелых – 1,91 раза и у половозрелых нерп – в 1,93 раза.

За диафрагмой в каудальную полую вену вливаются две краниальные диафрагмальные вены диаметром у новорожденных $1,86 \pm 0,24$ мм и $2,70 \pm 0,12$ мм, у бельков – $2,23 \pm 0,06$ мм и $3,77 \pm 0,32$, у сеголеток – $3,39 \pm 0,22$ мм и $4,18 \pm 0,46$ мм, у неполовозрелых – $4,73 \pm 0,15$ мм и $5,62 \pm 0,18$ мм и у половозрелых нерп – $4,83 \pm 0,20$ мм и $7,24 \pm 0,36$ мм.

Печеночный синус имеется у всех настоящих тюленей (антура, обыкновенного тюленя, серого тюленя, крылатки, северного морского слона и др.) с момента рождения (King, J.E., 1989; Урманов М.И., 1971a; Урманов М.И., 1971; Thornton S.J. et al., 2001; Thornton S.J., Hochachka P.W., 2004). Подробно описана каудальная полая вена у обыкновенного тюленя, тюленя-крабоеда и серого тюленя (Harrison R.J., Tomlinson J.D.W., 1956). Хотя есть сходства в строении каудальной поллой вены байкальской нерпы с другими представителями настоящих тюленей, нами были обнаружены и значительные анатомические отличия. У байкальской нерпы правая и левая каудальные полые вены, а также правая и левая половины печеночного синуса ассиметричны. У нее отсутствует перикардальное венозное сплетение, описанное у обыкновенного тюленя, крабоеда и серого тюленя, начинающееся кольцом вен вокруг перикарда и заполняющего сосудами угол между перикардом и диафрагмой. Также у нерпы между почечным венозным сплетением и венами брюшной стенки нет анастомозов. Данные отличия являются видовыми и связаны как мы полагаем с длительной эволюцией эндемика Байкала в замкнутом пресноводном водоеме.

При анализе характера корреляционных связей между морфометрическими показателями каудальной поллой вены (левой и правой каудальных полых вен, общей каудальной поллой вены, печеночного синуса, грудной части каудальной поллой вены) и диаметрами краниальной поллой вены и непарной вены определено, что у новорожденных и бельков связи между данными показателями отсутствуют (таблица 29). Во всех возрастных группах отсутствовали связи краниальной поллой и непарной вен с общей каудальной поллой веной и ее грудной частью.

Таблица 28 – Морфометрические показатели грудной части каудальной полой вены, $M \pm m$

Сосуды системы каудальной полой вены	Длина, мм	Локализация места измерения	Диаметр, мм
1	2	3	4
Новорожденные			
Грудная часть каудальной полой вены -вентральное измерение	19,24±3,98	- у отхождения от печеночного синуса	10,82±0,99
-дорсальное измерение	26,19±4,04	- при вхождении в предсердия	9,65±0,73
Бельки			
Грудная часть каудальной полой вены - вентральное измерение	22,31±1,02	- у отхождения от печеночного синуса	14,62±0,65 ^h
- дорсальное измерение	31,06±1,00	- при вхождении в предсердия	12,77±0,43 ^h
Сеголетки			
Грудная часть каудальной полой вены -вентральное измерение	22,43±1,18	- у отхождения от печеночного синуса	18,13±0,75 ^{h m}
-дорсальное измерение	32,94±2,42	- при вхождении в предсердия	20,30±1,51 ^{h m}
Неполовозрелые нерпы			
Грудная часть каудальной полой вены - вентральное измерение	25,33±1,34	- у отхождения от печеночного синуса	25,11±0,85 ^{h m k}
- дорсальное измерение	48,43±2,08 ^{h m k}	- при вхождении в предсердия	29,97±1,24 ^{h m k}
Половозрелые нерпы			
Грудная часть каудальной полой вены -вентральное измерение	32,76±1,62 ^{h m k n}	- у отхождения от печеночного синуса	34,69±1,18 ^{h m k n}
-дорсальное измерение	63,28±0,95 ^{h m k n}	- при вхождении в предсердия	37,06±1,83 ^{h m k n}

Примечание: *h* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у новорожденных нерп; *m* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у бельков; *k* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у сеголеток; *n* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у неполовозрелых нерп

Наибольшее количество связей между показателями выявлено у сеголеток (таблица 29). Отрицательные связи наблюдались между диаметрами краниальной поллой вены и участками каудальной поллой вены. Диаметр непарной вены обратно коррелировал с диаметрами правой и левой каудальных полых вен. По всей видимости данные связи характеризуют особенности перераспределения крови в венах у сеголеток, при расширении диаметра каудальной поллой вены количество крови в непарной и краниальной полых венах уменьшается, снижая тем самым нагрузку на сердце.

В данной группе также отмечались положительные связи диаметров краниальной поллой вены с непарной веной и правой каудальной поллой вены с левой каудальной поллой веной.

Аналогичные связи между показателями с высокой силой связи были выявлены у неполовозрелых нерп (таблица 29). У них также была обнаружена прямая связь между диаметром непарной вены и шириной печеночного синуса.

У половозрелых нерп отмечалась только одна положительная корреляционная связь между диаметрами краниальной поллой вены и непарной вены.

Мы полагаем, что большое количество корреляционных связей у сеголеток объясняется быстрым ростом тела, а вследствие этого и ОЦК. Кроме того, нерпы данной группы уже активно участвуют в добыче пищи и погружении, в связи с чем возникает необходимость в возникновении механизма регуляции перераспределения крови во время ныряния. В то же время у неполовозрелых и половозрелых нерп увеличивается объем венозных сосудов и прирост ОЦК уже не столь значителен, что приводит к уменьшению количества связей между диаметрами исследуемых сосудов.

Таблица 29 – Характер корреляционной связи между диаметрами сосудов бассейна каудальной полой вены и магистральными венами бассейна краниальной полой вены

Показатели	Диаметр краниальной полой вены	Диаметр непарной вены	Диаметр правой КПВ	Диаметр левой КПВ	Печеночный синус (ширина, длина)
Сеголетки					
Диаметр краниальной полой вены	—	0,75	-0,73	-0,78	-0,50/ -0,68
Диаметр непарной вены	0,75	—	-0,87	-0,67	—
Диаметр правой КПВ	-0,73	-0,87	—	0,95	—
Диаметр левой КПВ	-0,78	-0,67	0,95	—	—
Печеночный синус (ширина, длина)	-0,50/ -0,68	—	—	—	—
Неполовозрелые нерпы					
Диаметр краниальной полой вены	—	0,84	—	—	—
Диаметр непарной вены	0,84	—	—	—	0,75/ —
Диаметр правой КПВ	—	—	—	0,79	—
Диаметр левой КПВ	—	—	0,79	—	—
Печеночный синус (ширина, длина)	—	0,75/ —	—	—	—
Половозрелые нерпы					
Диаметр краниальной полой вены	—	0,87	—	—	—
Диаметр непарной вены	0,87	—	—	—	—

Примечание: в таблице представлены коэффициенты ранговой корреляции Спирмена ($p < 0,05$)

Стенка правой и левой каудальных полых вен складчатая. Она состоит из интимы, меди и адвентиции (рисунок 105). Интима имеет типичное строение и представлена эндотелием и подэндотелиальным слоем. Медиальная оболочка тонкая и образована несколькими слоями гладких миоцитов и значительно варьирует по толщине даже у одного животного. Адвентициальная оболочка разных участков правой и левой каудальных полых вен также отличается по толщине и содержит коллагеновые волокна, которые лежат плотно в участках, прилежащих к меди и рыхло в наружных участках. Правая и левая каудальные полые вены покрыты висцеральным листком брюшины, образованным соединительной тканью с микрососудами и нервами, а также однослойным плоским эпителием.

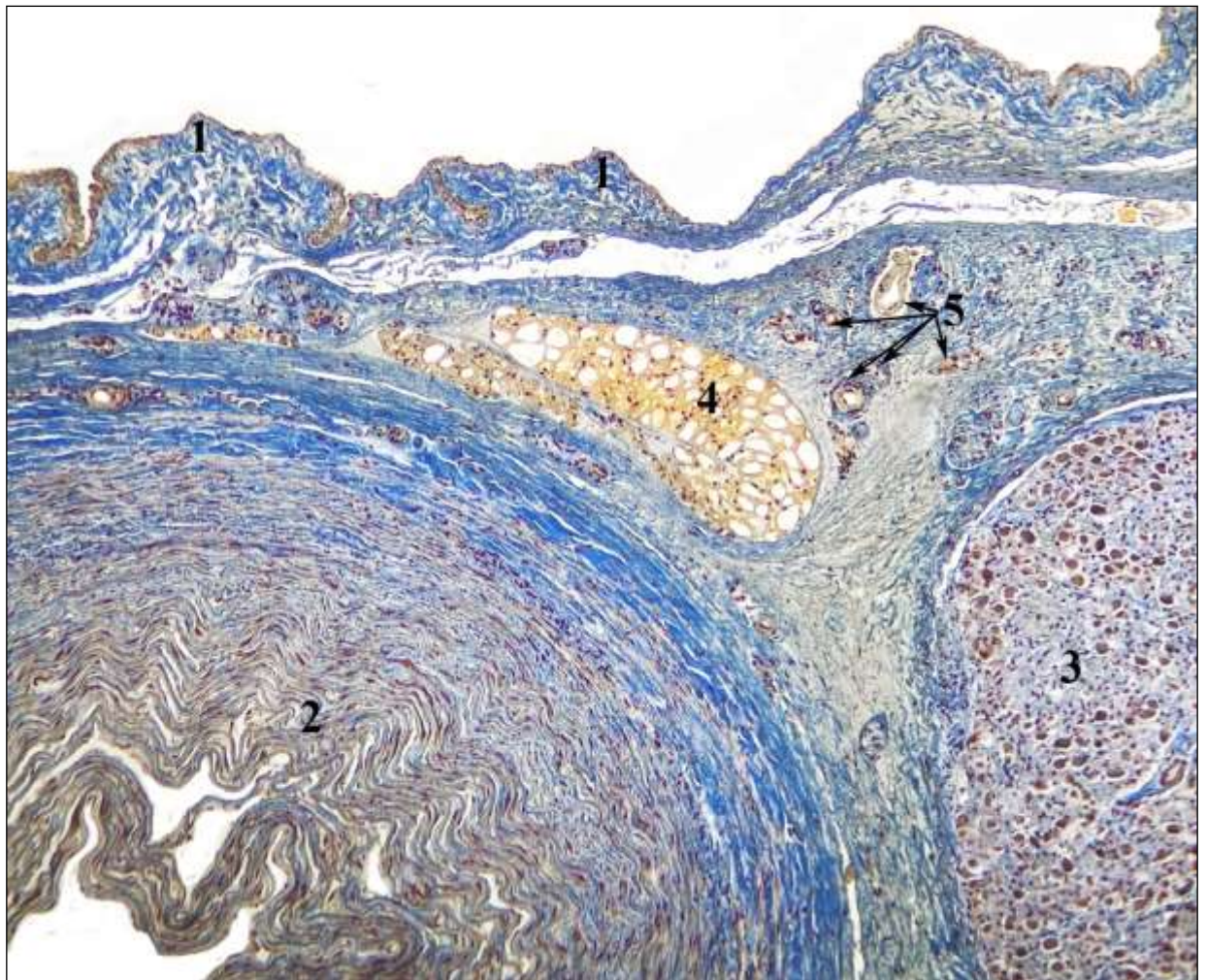


Рисунок 105 – Гистологическая структура правой каудальной полых вены сеголетка: 1 – стенка правой каудальной полых вены; 2 – брюшная аорта; 3 – спинальный ганглий; 4 – жировая ткань; 5 – артерии малого калибра, ув. $\times 200$. Окрашивание по Маллори

С дорсальной стороны, где они граничат с брюшной аортой, их наружная оболочка при помощи рыхлой соединительной тканью с сосудами отделяется от плотной неоформленной соединительной ткани, окружающей стенку брюшной аорты, васкуляризованные островки жировой ткани, спинальный ганглий с нервными волокнами.

Стенка общей каудальной полый вены байкальской нерпы также складчатая и имеет строение, характерное для вен со средним развитием мышечных элементов (рисунок 106). Внутренняя оболочка состоит из эндотелиоцитов, которые могут быть представлены как плоскими клетками, так и клетками кубической формы, что связано видимо со степенью растяжения стенки вены. Подэндотелиальный слой общей каудальной полый вены образован тонкими коллагеновыми волокнами. Средняя оболочка сформирована циркулярно расположенными гладкими миоцитами, между которыми располагаются коллагеновые волокна. В наружной оболочке общей каудальной полый вены были обнаружены плотная волокнистая неоформленная соединительная ткань с единичными гладкомышечными клетками. Также в адвентициальной оболочке общей каудальной полый вены много кровеносных сосудов, представленных в основном тонкостенными венами. Мы полагаем, что данные сосуды наполняясь кровью, способствуют увеличению венозной емкости, а также могут играть роль шунтов, снижая таким образом давление на стенку общей каудальной полый вены. Также как правая и левая каудальные полые вены она снаружи покрыта однослойным плоским эпителием и тонким подмезотелиальным слоем.

Эластические волокна были обнаружены во всех оболочках стенки общей каудальной полый вены (рисунок 106B). В подэндотелиальном слое внутренней оболочки и в средней оболочке эластические волокна тонкие и лежат в разных направлениях. В то время как в наружной оболочке эластические волокна более мощные и лежат как циркулярно, так и продольно.

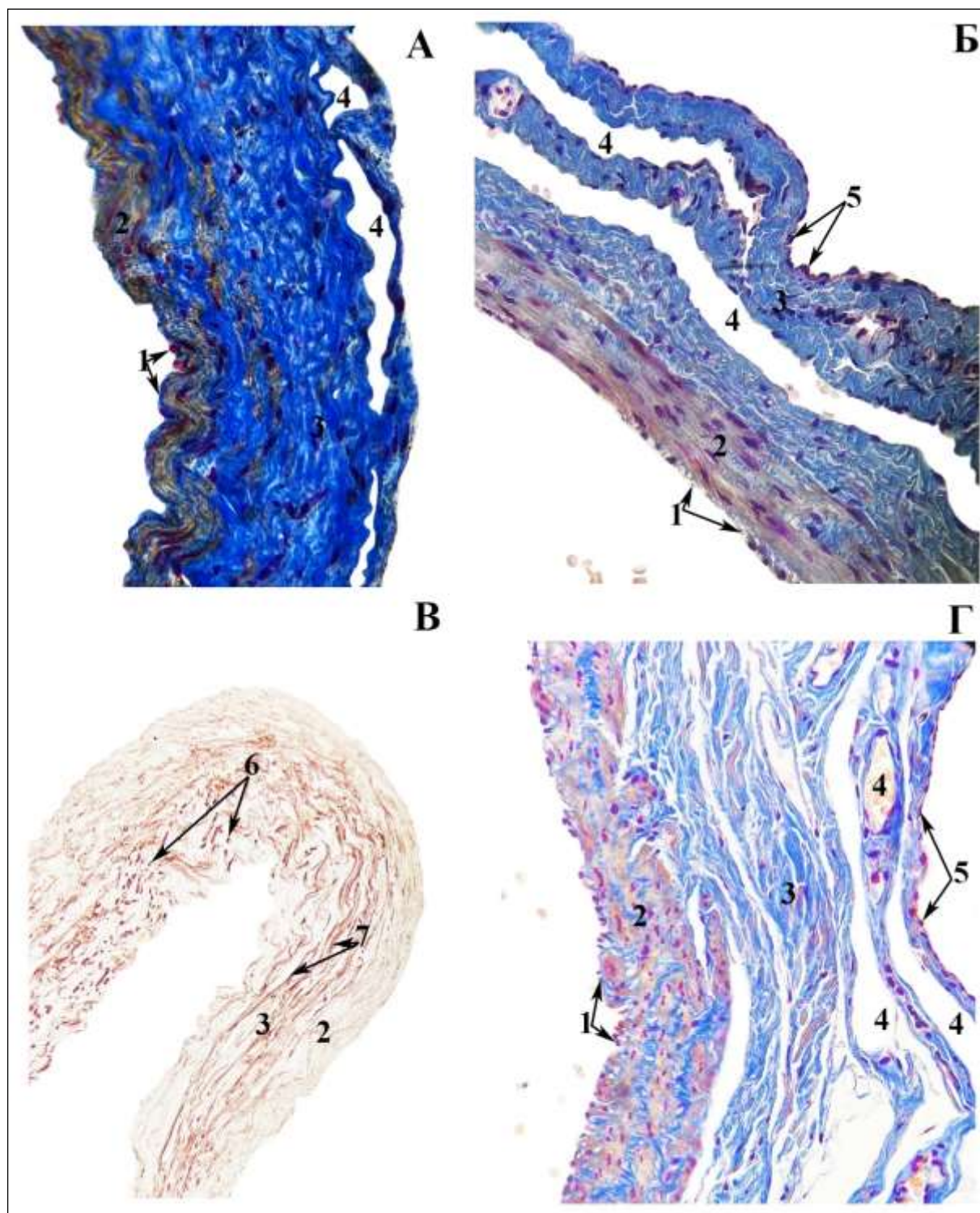


Рисунок 106 – Микроструктура общей каудальной полой вены новорожденной нерпы (А, ув. $\times 800$), неполовозрелой нерпы (Б, ув. $\times 800$); новорожденной нерпы (В, ув. $\times 800$); половозрелой нерпы (Г, ув. $\times 400$): 1 – интима (эндотелий с подэндотелиальным слоем); 2 – медиа; 3 – адвентиция; 4 – сосуды наружной оболочки; 5 – мезотелий; 6 – поперечно расположенные эластические волокна; 7 – продольные эластические волокна. Окрашивание по Маллори (А, Б, Г), орсеином (В)

Гистологическое строение стенки общей каудальной поллой вены позволяет ей растягиваться и вмещать большое количество крови, а коллагеновые волокна придают прочность сосуду.

Толщина стенки общей каудальной поллой вены одинакова у новорожденных и бельков и увеличивается у сеголеток в сравнении с новорожденными, а у неполовозрелых и половозрелых нерп – в сравнении с нерпами меньшего возраста (таблица 30). Максимальная толщина стенки общей каудальной поллой вены у половозрелых нерп – $269,86 \pm 11,27$ мкм.

Толщина внутренней оболочки увеличивается у бельков в 1,42 раза, у сеголеток – в 1,92 раза, у неполовозрелых – в 2,70 раза и у половозрелых – в 3,68 раза в сравнении с новорожденными нерпами. Средняя оболочка новорожденных, бельков и сеголеток имеет одинаковую толщину, а у неполовозрелых и половозрелых нерп увеличивается в сравнении с указанными группами. Изменение толщины наружной оболочки сходно с изменением толщины стенки.

Важно отметить, что у половозрелых нерп все морфометрические показатели общей каудальной поллой вены значительно увеличиваются в сравнении с соответствующими показателями остальных возрастных групп. Мы полагаем, что увеличение толщины стенки общей каудальной поллой вены и главным образом средней оболочки у половозрелых нерп связано не только с увеличением размеров тела животных, но и с большим ОЦК.

Как говорилось выше, каудальная поллая вена расширяется в правом подвздохе мезогастрия в печеночный синус. Стенка печеночного синуса байкальской нерпы сходна по строению с каудальной поллой веной (рисунок 107). Медиа печеночного синуса, образованная гладкими миоцитами, значительно варьирует по толщине даже у одного животного. Между гладкомышечными клетками лежат коллагеновые и эластические волокна. Наружная оболочка мощная и содержит множество кровеносных сосудов, среди которых преобладают тонкостенные вены. В плотной волокнистой неоформленной соединительной ткани медики много коллагеновых волокон, а

также встречаются одиночные миоциты с разнонаправленными эластическими волокнами. Снаружи печеночный синус покрыт висцеральным слоем брюшины с мезотелием.

Таблица 30 – Морфометрия общей каудальной полой вены байкальской нерпы в возрастном аспекте

Группы животных	Морфометрические показатели (мкм)			
	Стенка вены	Интима	Медиа	Адвентиция
Новорожденные	115,98 ± 5,89	3,60 ± 0,07	15,05 ± 0,14	98,72 ± 5,83
Бельки	132,62 ± 4,60	5,11 ± 0,23 ^h	15,08 ± 0,10	112,41 ± 5,07
Сеголетки	149,45 ± 7,51 ^h	6,91 ± 0,09 ^{h m}	15,16 ± 0,35	127,26 ± 7,45 ^h
Неполовозрелые нерпы	168,98 ± 4,65 ^{h m k}	9,71 ± 0,36 ^{h m k}	25,32 ± 1,23 ^{h m k}	135,27 ± 5,41 ^{h m}
Половозрелые нерпы	269,86 ± 11,27 ^{h m k n}	13,24 ± 0,35 ^{h m k n}	41,70 ± 0,62 ^{h m k n}	214,83 ± 11,28 ^{h m k n}

Примечание: *h* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с новорожденными; *m* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у бельков; *k* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у сеголеток; *n* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у неполовозрелых нерп

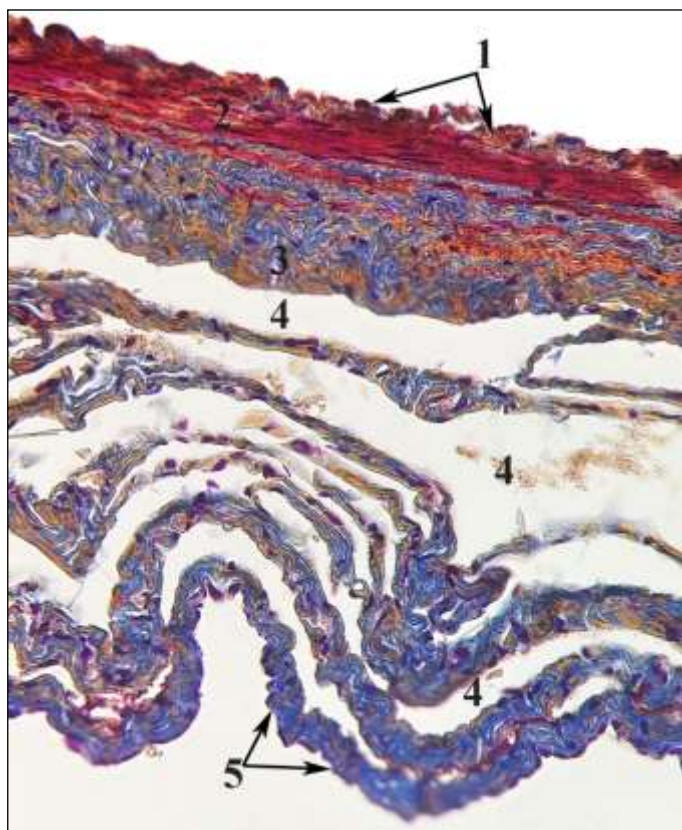


Рисунок 107 – Стенка печеночного синуса половозрелой нерпы ув. × 800: 1 – интима; 2 – медиа; 3 – адвентиция, 4 – тонкостенные вены; 5 – мезотелий. Окрашивание по Маллори

В сухожильном центре диафрагмы располагается сфинктер каудальной поллой вены. При гистологическом исследовании было обнаружено, что сфинктер каудальной поллой вены представлен ее стенкой, рядом с наружной оболочкой которой лежат пучки поперечнополосатых мышц (рисунки 108, 109). В адвентициальной оболочке каудальной поллой вены присутствовали тонкостенные вены.

Мощные пучки поперечнополосатых мышц сфинктера каудальной поллой вены окружены перимизием с сосудами и нервами. Мышцы сфинктера располагаются косо-циркулярно и отделяются от мышц диафрагмы плотной неоформленной соединительной тканью с сосудами. Снаружи сфинктер каудальной поллой вены покрыт висцеральной плеврой.

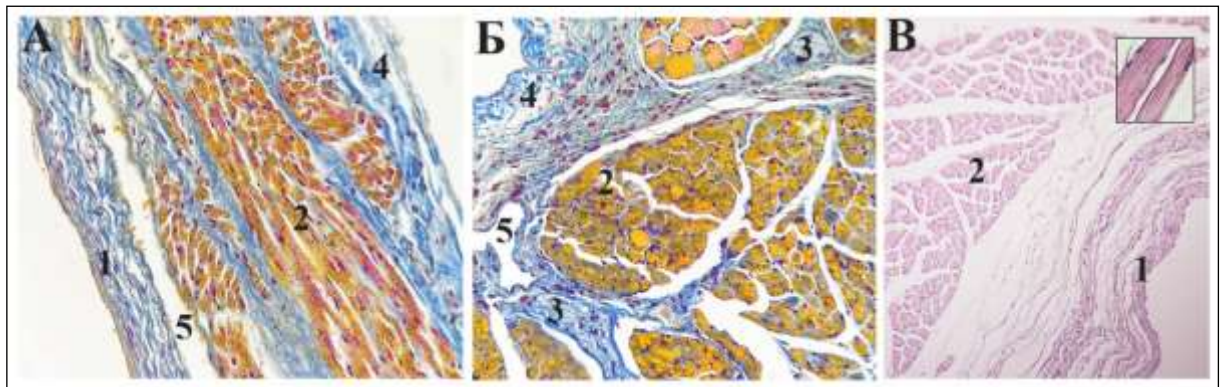


Рисунок 108 – Сфинктер каудальной поллой вены сеголетка (А, ув. $\times 800$), новорожденной нерпы (Б, ув. $\times 800$), половозрелой нерпы (В, ув. $\times 200$, во вставке поперечнополосатые мышцы сфинктера ув. $\times 1600$): 1 – стенка каудальной поллой вены; 2 – пучки поперечнополосатых мышц; 3 – нервы; 4 – париетальная плевра; 5 – вены. Окрашивание по Маллори (А, Б), гематоксилин с эозином (В)

Гистологическое строение печеночного синуса описано только у северного морского слона, гренландского и обыкновенного тюленей. По данным Smodlaka Н. с соавторами, в разных участках стенки печеночного синуса значительно варьирует количество слоев гладких миоцитов (чаще один слой или даже их отсутствие). Между миоцитами присутствуют эластические и коллагеновые волокна, а адвентициальная оболочка состоит из соединительной ткани с эластическими волокнами (Smodlaka Н. et al, 2010).

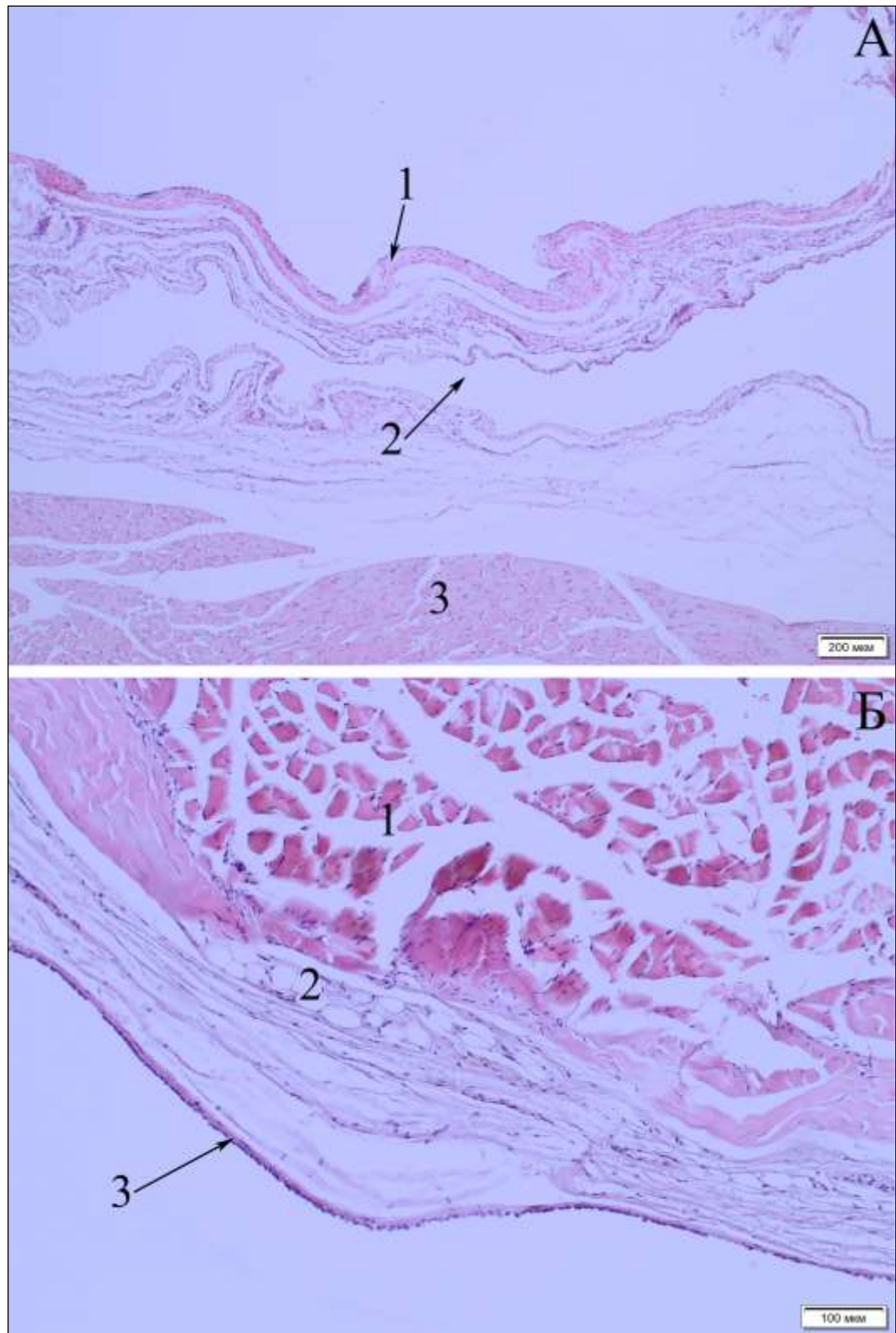


Рисунок 109 – Сфинктер каудальной поллой вены неполовозрелой нерпы (А – внутренняя часть, Б – наружная часть). А: 1 – стенка каудальной поллой вены; 2 – тонкостенная вена; 3 – поперечнополосатая мышечная ткань. Б – 1 – поперечнополосатая мышечная ткань; 2 – жировая ткань; 3 – плоский эпителий висцеральной плевры

Важной особенностью строения адвентициальной оболочки печеночного синуса байкальской нерпы, описанной нами, является наличие в ней большого количества тонкостенных вен, которые возможно снимают давление на стенку синуса при наполнении кровью во время погружения.

В ряде источников было показано, что при экспериментальном вынужденном погружении у щенков северного морского слона происходило сокращение селезенки, из которой оксигенированные эритроциты поступают в печеночный синус. В свою очередь диафрагмальный сфинктер каудальной поллой вены может дозировать выход эритроцитов из синуса в кровеносное русло, защищая правый желудочек сердца от быстро возрастающего давления сопровождающего брадикардию погружения (Thornton S.J. et al., 2001; Thornton S.J., Hochachka P.W., 2004).

Гистологическое строение сфинктера каудальной поллой вены и печеночного синуса у байкальской нерпы подтверждает эти данные. Стенка каудальной поллой вены и в частности, печеночного синуса, может растягиваться и накапливать большое количество крови, одновременно оставаясь достаточно прочной. В то же время поперечнополосатые мышцы сфинктера могут дозированно освобождать кровь, важно также отметить, что данные мышцы находятся под сознательным контролем ЦНС и могут управляться нерпой при погружении.

2.2.2.4 Воротная вена

Воротная вена новорожденных длиной $19,38 \pm 1,93$ мм и диаметром $6,89 \pm 0,21$ мм, бельков – $25,70 \pm 0,63$ мм и $9,60 \pm 0,29$ мм, сеголеток – $46,70 \pm 2,53$ мм и $16,50 \pm 0,58$ мм, неполовозрелых – $57,76 \pm 1,08$ мм и $18,65 \pm 0,43$ мм и половозрелых нерп – $75,06 \pm 3,32$ мм и $22,07 \pm 0,82$ мм соответственно, образуется слиянием желудочно-селезеночной вены и краниальной брыжеечной вены и направляется к печени (рисунки 110, 111, 112, 113). Табакова М.А. указывала, что перед входом в ворота печени воротная вена делится на длинную левую и короткую правую вены (Табакова М.А., 2020).

В настоящем исследовании встречались случаи, когда данные вены были почти одинаковыми по длине (4 случая из 38).

В желудочно-селезеночную вену впадают три желудочных вены, которые собирают кровь с большой и малой кривизны желудка, а также с его пилорической части, левая желудочно-сальниковая вена с большой кривизны и сальника, с левой доли поджелудочной железы – поджелудочная вена, с селезенки – селезеночная вена (рисунки 110, 111, 112). Особенности оттока крови из селезенки описаны Сайвановой С.А. с соавторами (Сайванова С.А., Рядинская Н.И.; 2016; Сайванова С.А., 2017).

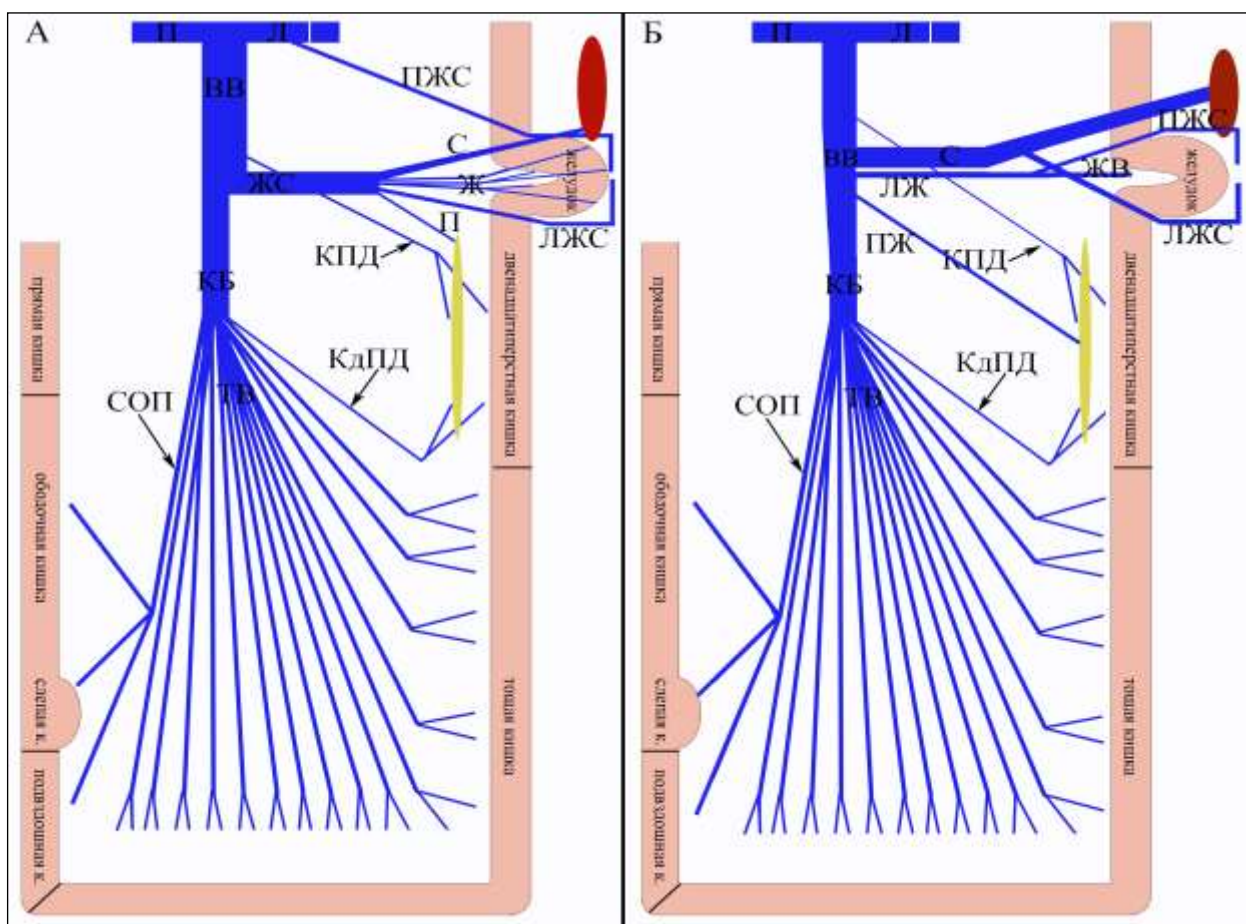


Рисунок 110 – Варианты формирования воротной вены (А, Б) у байкальской нерпы : П – правая воротная вена; Л – левая воротная вена; ВВ – воротная вена; ЖС – желудочно-селезеночная вена; КБ – краниальная брыжеечная вена; С – селезеночная вена; Ж – желудочные вены; П – поджелудочная вена; ЛЖС – левая желудочно-сальниковая; ПЖС – правая желудочно-сальниковая; ЛЖ – левая желудочная вена; ЖВ – желудочная ветвь; КПД – краниальная поджелудочно-двенадцатиперстная вена; КдПД – каудальная поджелудочно-двенадцатиперстная вена; СОП – слепо-ободочно-подвздошная вена; ТВ – тощекишечные вены; ПЖ – поджелудочная вена

Правая желудочно-сальниковая вена с большой кривизны желудка вливается в длинную ветвь воротной вены. Краниальная поджелудочно-двенадцатиперстная вена вливается непосредственно в воротную вену.

Краниальная брыжеечная вена осуществляет отток крови с ободочной, слепой, тощей, двенадцатиперстной кишок и с правой доли поджелудочной железы. Таким образом, в указанную вену впадают слепо-ободочно-подвздошная вена, каудальная поджелудочно-двенадцатиперстная вена, тощекишечные вены. Отток крови от брыжеечного лимфоузла также осуществляется в краниальную брыжеечную вену. Прямокишечные вены у байкальской нерпы впадают во внутреннюю подвздошную вену, входящую в состав тазового коллектора.



Рисунок 111 – Воротная вена сеголетка (инфузия сосудов монтажной пеной):

- 1 – ободочная кишка; 2 – петли тощей кишки; 3 – слепая кишка; 4 – селезенка; 5 – желудок; 6 – доли печени; 7 – слепо-ободочно-подвздошная вена; 8 – тощекишечные вены; 9 – краниальная брыжеечная вена; 10 – селезеночная вена; 11 – желудочно-селезеночная; 12 – правая желудочно-сальниковая вена; 13 – краниальная поджелудочно-двенадцатиперстная вена; 14 – воротная вена



Рисунок 112 – Воротная вена половозрелой байкальской нерпы (инфузия сосудов монтажной пеной): 1 – воротная вена; 2 – левый ствол; 3 – правый ствол; 4 – краниальная брыжеечная вена; 5 – тощекишечные вены; 6 – каудальная поджелудочно-двенадцатиперстная вена; 7 – краниальная поджелудочно-двенадцатиперстная вена

Встречается и другой тип ветвления воротной вены (31,58% случаев) (рисунки 110, 113). В воротную вену вливается селезеночная вена, собирающая кровь с селезенки и с левой желудочно-сальниковой вены. Одновременно с селезеночной веной в воротную вену собирается кровь от левой желудочной вены и краниальной брыжеечной вены. В левую желудочную вену собирается кровь от желудочной ветви и правой желудочно-сальниковой вены.

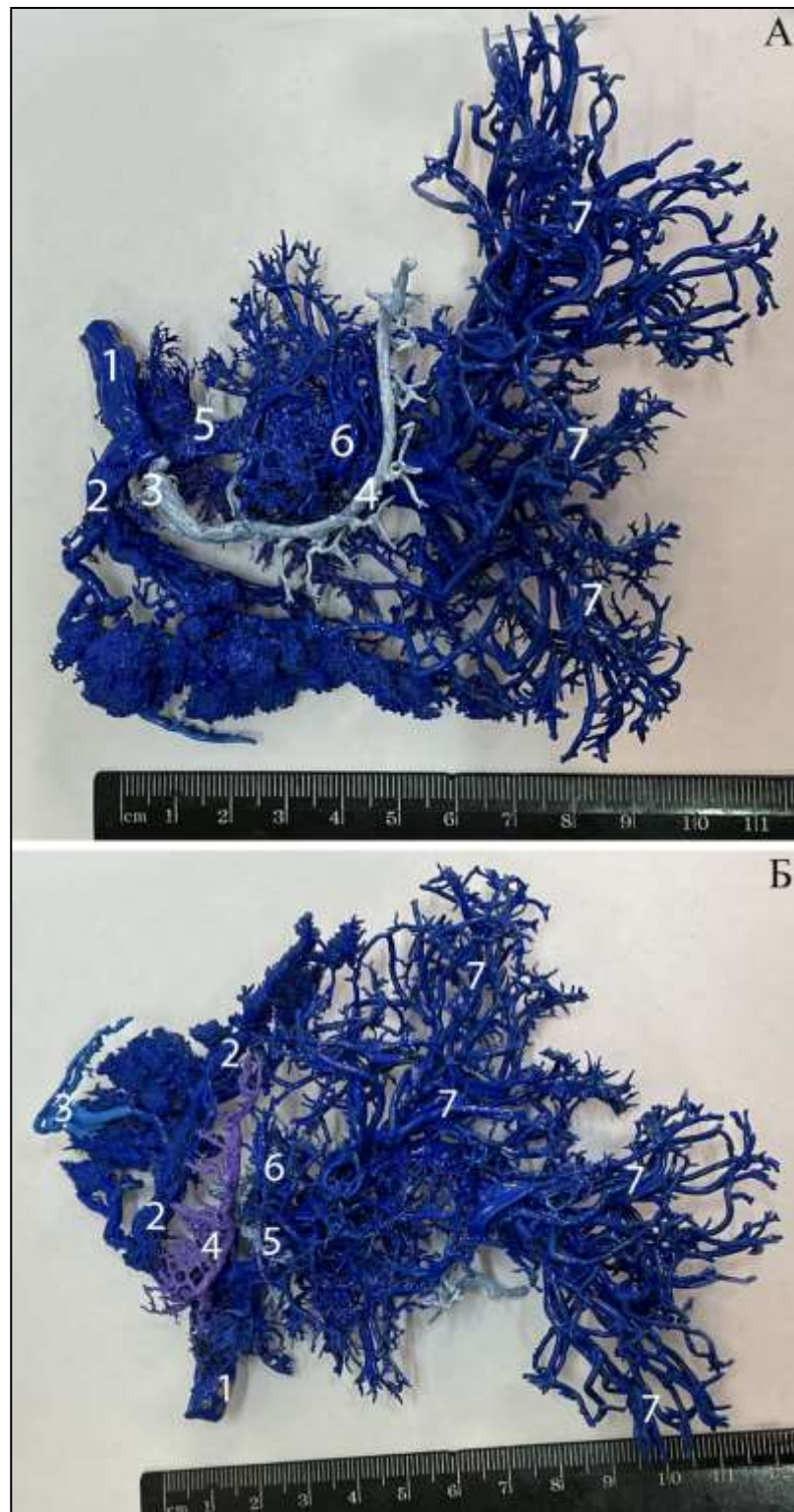


Рисунок 113 – Воротная вена новорожденной байкальской нерпы (вентральная поверхность – А, дорсальная поверхность – Б). Коррозионный препарат (инъекция монтажной пеной). А: 1 – воротная вена; 2 – селезеночная вена; 3 – левая желудочная вена; 4 – правая желудочно-сальниковая вена; 5 – краниальная брыжеечная; 6 – слепо-ободочно-подвздошная вена; 7 – тощекишечные вены. Б: 1 – воротная вена; 2 – селезеночная вена; 3 – левая желудочно-сальниковая вена; 4 – поджелудочная вена; 5 – левая желудочная вена; 6 – слепо-ободочно-подвздошная вена; 7 – тощекишечные вены

Как видно из данных таблицы 31, у бельков достоверно увеличиваются длина и диаметр левой ветви воротной вены и диаметр желудочно-селезеночной вены в сравнении с новорожденными. В то время как у сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп увеличиваются все показатели вен, осуществляющих отток крови в воротную вену, в сравнении с новорожденными.

Максимальные значения морфометрических показателей воротной вены отмечаются у половозрелых нерп, за исключением длины левой ветви воротной вены, которая достоверно не отличалась от неполовозрелых животных. Желудочно-селезеночная вена во всех возрастных группах была больше по диаметру, чем краниальная брыжеечная вена, у новорожденных в 1,09 раза, у бельков в 1,21 раза, у сеголеток в 1,15 раза, у неполовозрелых нерп в 1,15 раза и у половозрелых нерп в 1,17 раза. Мы полагаем, что больший диаметр желудочно-селезеночной вены связан с важной функцией селезенки при нырянии.

Селезенка при погружении высвобождает значительный объем оксигенированных эритроцитов из расширенных вен в печеночный синус (Cabanac A. et al., 1999; Thornton S.J. et al., 2001; Thornton S.J., Hochachka P.W., 2004). При погружении тюленя Уэдделла количество Hb в его крови увеличивается на 60% (Qvist J. et al., 1986). По расчетам Петрова Е.А. масса селезенки у байкальской нерпы составляет 0,4% (встречаются особи с увеличенной селезенкой до 2,5% массы тела). Таким образом, у байкальской нерпы прибавка Hb составит 160 г, при полном его насыщении O₂, в циркулирующую кровь поступит 220 мл O₂, которого хватит на 2 мин аэробного обмена при его постоянстве до и после ныряния (Петров Е.А., 2009). Указанные данные подтверждают наше предположение о значении большего диаметра желудочно-селезеночной вены.

У новорожденных нерп левая ветвь воротной вены сливается с пупочной веной, направляясь к аранциеву протоку (рисунок 114).

Таблица 31 – Морфометрические показатели основных ветвей воротной вены

Показатели, мм	Новорожденные	Бельки	Сеголетки	Неполовозрелые	Половозрелые
Левая ветвь воротной вены					
Длина	11,64±1,18	16,05±0,72 ^h	26,82±1,87 ^{h m}	29,26±1,29 ^{h m}	33,34±2,15 ^{h m k n}
Диаметр	5,36±0,31	7,18±0,43 ^h	10,31±0,65 ^{h m}	11,35±0,62 ^{h m}	13,69±0,47 ^{h m k n}
Правая ветвь воротной вены					
Длина	8,23±0,77	9,88±0,66	14,74±0,85 ^{h m}	14,97±0,88 ^{h m}	18,81±1,24 ^{h m k n}
Диаметр	6,72±0,25	8,36±0,69	11,02±0,72 ^h	12,07±0,63 ^{h m}	14,67±0,60 ^{h m k n}
Желудочно-селезеночная вена (диаметр)	3,61±0,13	5,45±0,22 ^h	11,25±0,27 ^{h m}	12,48±0,20 ^{h m k}	15,21±0,50 ^{h m k n}
Краниальная брыжеечная вена (диаметр)	3,32±0,47	4,49±0,16	9,78±0,27 ^{h m}	10,83±0,22 ^{h m k}	13,01±0,51 ^{h m k n}
Слепо-ободочно-подвздошная вена (диаметр)	2,86±0,41	3,28±0,25	4,77±0,22 ^{h m}	5,29±0,16 ^{h m}	6,89±0,30 ^{h m k n}
Краниальная поджелудочно-двенадцатиперстная вена (диаметр)	0,77±0,23	1,12±0,08	2,92±0,11 ^{h m}	3,10±0,17 ^{h m}	4,20±0,30 ^{h m k n}
Каудальная поджелудочно-двенадцатиперстная вена (диаметр)	0,47±0,11	0,80±0,11	2,05±0,18 ^{h m}	2,30±0,21 ^{h m}	3,39±0,35 ^{h m k n}

Примечание: *h* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у новорожденных нерп; *m* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями бельков; *k* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями сеголеток; *n* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями неполовозрелых нерп

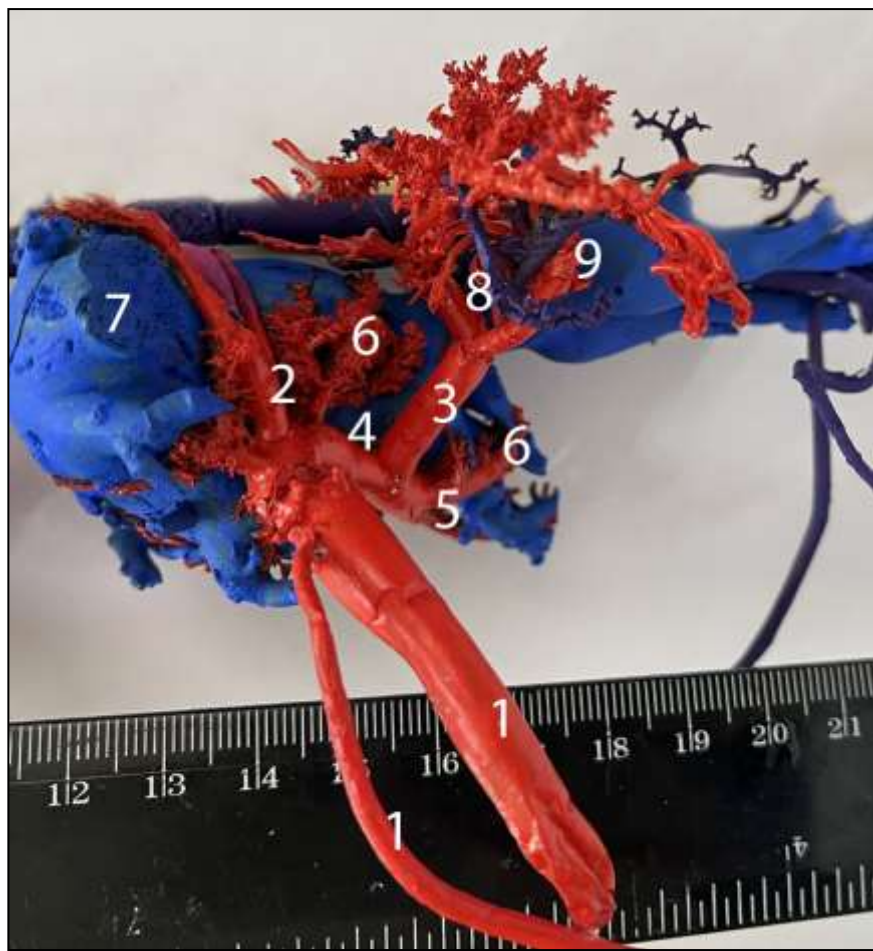


Рисунок 114 – Воротная вена новорожденной байкальской нерпы (висцеральная поверхность). Коррозионный препарат (инъекция монтажной пеной): 1 – пупочная вена; 2 – Аранциев проток; 3 – воротная вена; 4 – левая ветвь воротной вены; 5 – правая ветвь воротной вены; 6 – мелкие ветви воротной вены; 7 – печеночный синус; 8 – желудочно-селезеночная вена; 9 – краниальная брыжеечная вена

2.2.2.5 Вены таза и тазовой конечности (ласта)

Правая и левая внутренняя и наружная подвздошные вены собирают кровь от органов тазовой полости и тазовых конечностей в соответствующие правую и левую каудальные полые вены. Важно отметить, что у байкальской нерпы внутренняя и наружная подвздошные вены, соединяясь венозными анастомозами между собой, совместно с париетальными и висцеральными венами участвуют в образовании тазового коллектора.

Максимальные диаметры внутренней и наружной подвздошных вен были у половозрелых нерп (таблица 32).

Таблица 32 – Диаметры наружной и внутренней подвздошных вен байкальской нерпы разного возраста, мм

Венозные сосуды	Диаметр вен справа	Диаметр вен слева
Новорожденные		
Внутренняя подвздошная вена	$3,17 \pm 0,59$	$3,91 \pm 0,86$
Наружная подвздошная вена	$4,29 \pm 0,62$	$4,13 \pm 0,93$
Бельки		
Внутренняя подвздошная вена	$5,96 \pm 0,47 *$	$7,00 \pm 0,64 *^r$
Наружная подвздошная вена	$7,39 \pm 0,79 *$	$7,78 \pm 0,61 *$
Сеголетки		
Внутренняя подвздошная вена	$10,18 \pm 0,94 *^m$	$11,29 \pm 0,41 *^m$
Наружная подвздошная вена	$11,41 \pm 0,46 *^m$	$13,31 \pm 0,39 *^{m r}$
Неполовозрелые нерпы		
Внутренняя подвздошная вена	$10,99 \pm 0,34 *^m$	$11,73 \pm 0,36 *^{m r}$
Наружная подвздошная вена	$15,71 \pm 0,45 *^{m k}$	$16,05 \pm 0,48 *^{m k r}$
Половозрелые нерпы		
Внутренняя подвздошная вена	$18,73 \pm 0,84 *^{m k n}$	$20,12 \pm 0,98 *^{m k n r}$
Наружная подвздошная вена	$23,41 \pm 0,71 *^{m k n}$	$23,96 \pm 0,72 *^{m k n r}$

Примечание: * – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у новорожденных нерп; m – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у бельков; k – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у сеголеток; n – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у неполовозрелых нерп; r – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с сосудами правой стороны

При этом у бельков, неполовозрелых и половозрелых нерп диаметры внутренней подвздошной артерии справа и слева достоверно отличаются, что свидетельствует о асимметрии указанных сосудов в данных группах.

Диаметры наружной подвздошной артерии правой и левой стороны у бельков увеличиваются в 1,72 и 1,88 раза, у сеголеток – в 2,66 и 3,22 раза, у неполовозрелых нерп – в 3,66 и 3,87 раза и у половозрелых нерп – в 5,46 и 5,80 раза соответственно в сравнении с новорожденными (таблица 32). У сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп сосуды левой стороны были больше по диаметру, чем правой.

Корни париетальных вен (краниальная ягодичная вена, каудальная ягодичная вена, запирательная вена, подвздошно-поясничная вена) осуществляют отток от ягодичной группы разгибателей, двуглавого мускула бедра, запирательных и подвздошно-поясничных мышц. Мощная

запирательная вена идет множественными корнями как с наружной и внутренней запирательных, так и с мышц, крепящихся к лонным и седалищным костям, следуя по контуру тазовых костей (рисунки 115, 116).

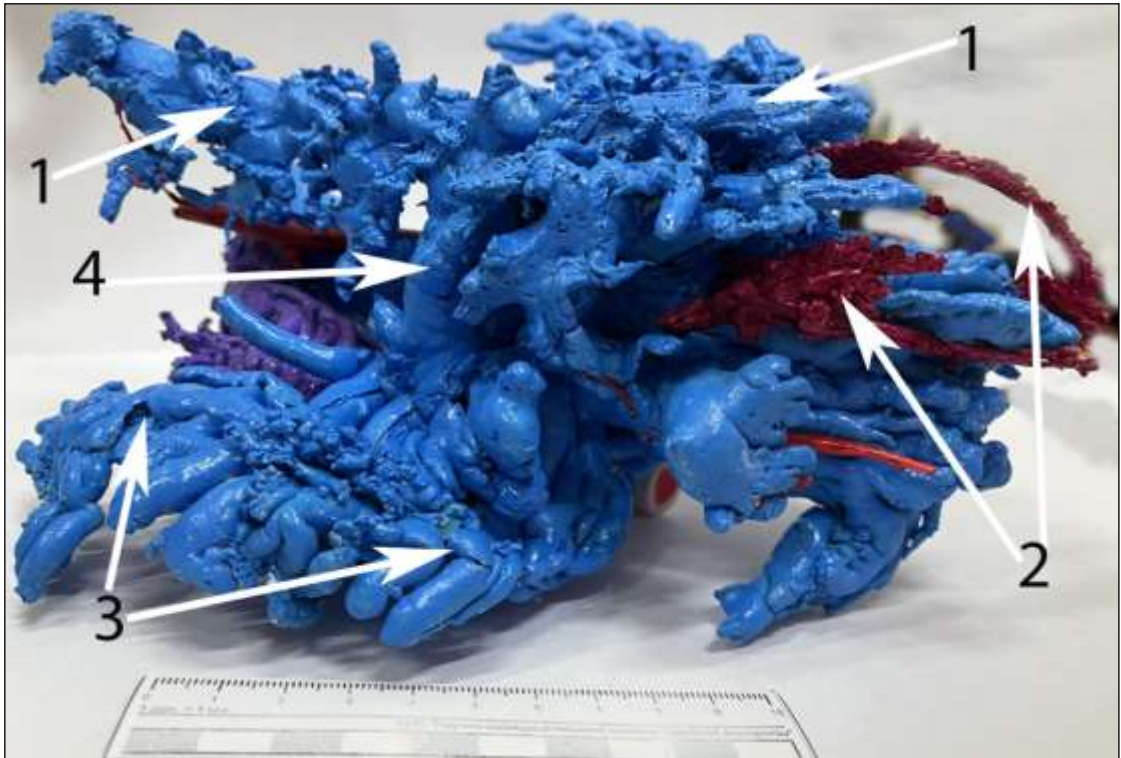


Рисунок 115 – Вены таза и каудальная часть эпидуральной вены половозрелой особи байкальской нерпы (коррозионный препарат): 1 – каудальная часть эпидуральной вены; 2 – запирательные вены; 3 – ветви поясничного коллектора; 4 – анастомоз поясничного коллектора с эпидуральной веной

В нее также вливаются висцеральные вены: внутренняя срамная вена (собирает кровь с мочевого пузыря, у самцов с предстательной железы и полового члена, у самок с матки) и прямокишечные вены (рисунок 116).

При впадении в тазовый коллектор хвостовая вена, соединясь с запирательными венами формирует мощный анастомоз над мочевым пузырем между правой и левой половинами венозного коллектора таза (рисунок 117).

В тазовый коллектор вливаются и вены тазовой конечности (ласта) (рисунок 118). Начинаются они пальцевыми венами, которые располагаются под кожей на соединительной ткани перепонки (рисунок 119).

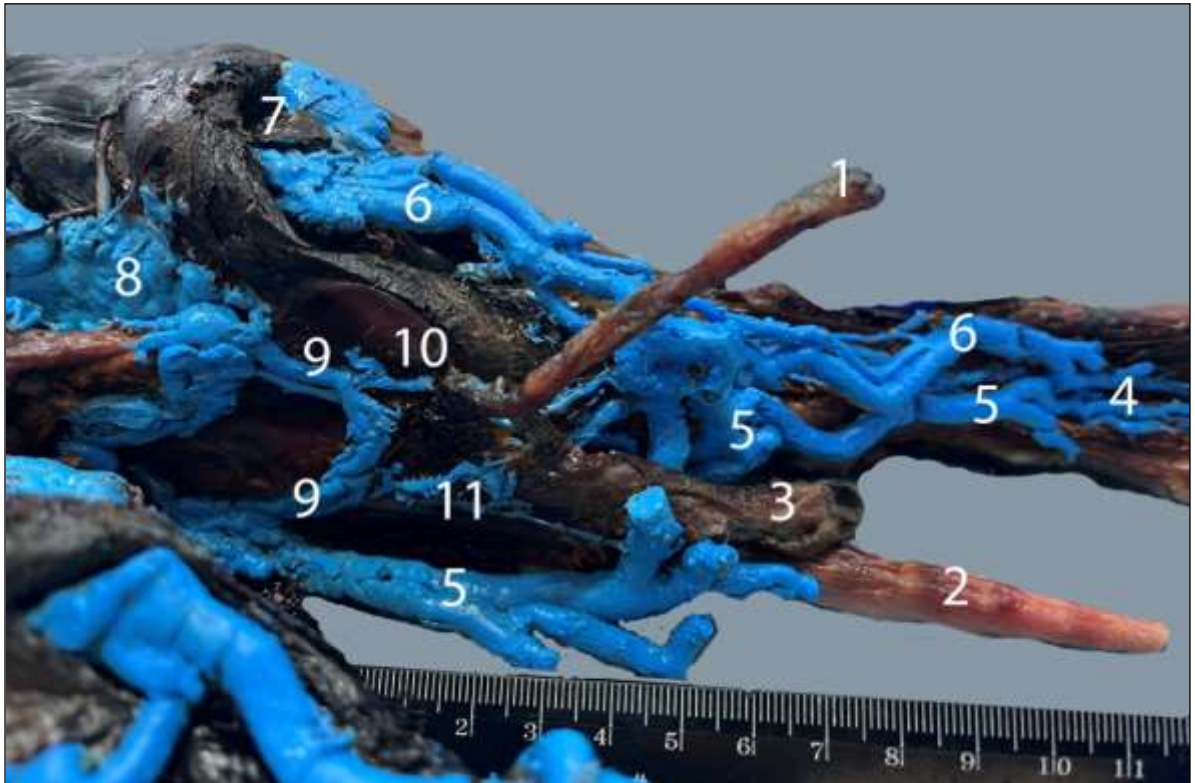


Рисунок 116 – Вены таза и тазовой конечности сеголетка байкальской нерпы (инъекция вен монтажной пеной): 1 – пенис; 2 – хвост; 3 – прямая кишка; 4 – плантарные плюсневые вены; 5 – глубокая вена сафена; 6 – задняя большеберцовая вена; 7 – семенник; 8 – тазовый коллектор; 9 – запирающая вена; 10 – внутренняя срамная вена; 11 – прямокишечные вены

При этом подкожная жировая клетчатка в лапах практически не развита за исключением жировых складок вдоль первого и пятого пальцев подобных на грудной конечности. Пальцевые вены проходят по плантарной поверхности в лапах в количестве десяти штук и окружают латерально и медиально фаланги пальцев, собирая по своему ходу кровь от перепонки лап. В области плюсны они объединяются в четыре плюсневые плантарные вены. На уровне дистального ряда заплюсны плюсневые плантарные вены анастомозируют и формируют таким образом венозное сплетение заплюсневого сустава. Кроме этого, в указанном сплетении принимают участие дорсально расположенные по отношению к нему тонкие вены идущие с проксимального отдела плюсны, они оплетают плюсневые артерии. Эти вены продолжают по плантарной поверхности лап, оплетая основные

артериальные магистрали и переходят в общий сосуд – переднюю большеберцовую вену, вливающуюся в тазовый коллектор.

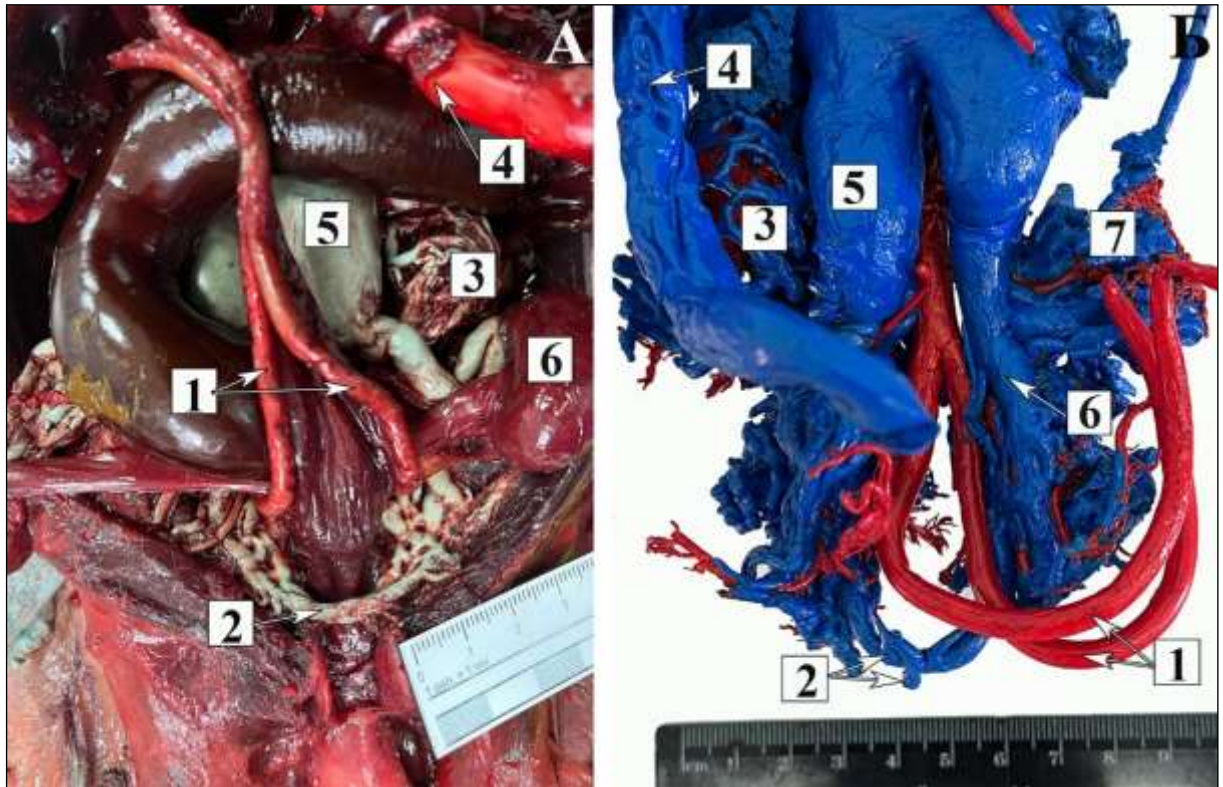


Рисунок 117 – Правая и левая каудальные полые вены новорожденных нерп (А – препарирование с предварительной инъекцией сосудов монтажной пеной, Б – коррозионный препарат). А: 1 – пупочные артерии; 2 – венозный анастомоз; 3 – венозное сплетение почек; 4 – пупочная вена; 5 – левая каудальная полая вена; 6 – яичник. Б: 1 – пупочные артерии; 2 – венозный анастомоз с хвостовой веной; 3 – венозное сплетение почек; 4 – пупочная вена; 5 – правая каудальная полая вена; 6 – левая наружная подвздошная вена; 7 – поясничный венозный коллектор

Максимальный диаметр передней большеберцовой вены справа был отмечен у половозрелых нерп, слева – у неполовозрелых и половозрелых нерп (таблица 33).

Из венозной сети заплюсневого сустава выходит задняя большеберцовая вена, которая по своему ходу анастомозирует с передней большеберцовой веной, а у самцов принимает вены с семенников и вливается в тазовый коллектор (рисунок 118). Диаметр задней большеберцовой вены увеличивается с возрастом и достигает максимальных значений у половозрелых нерп (таблица 33).

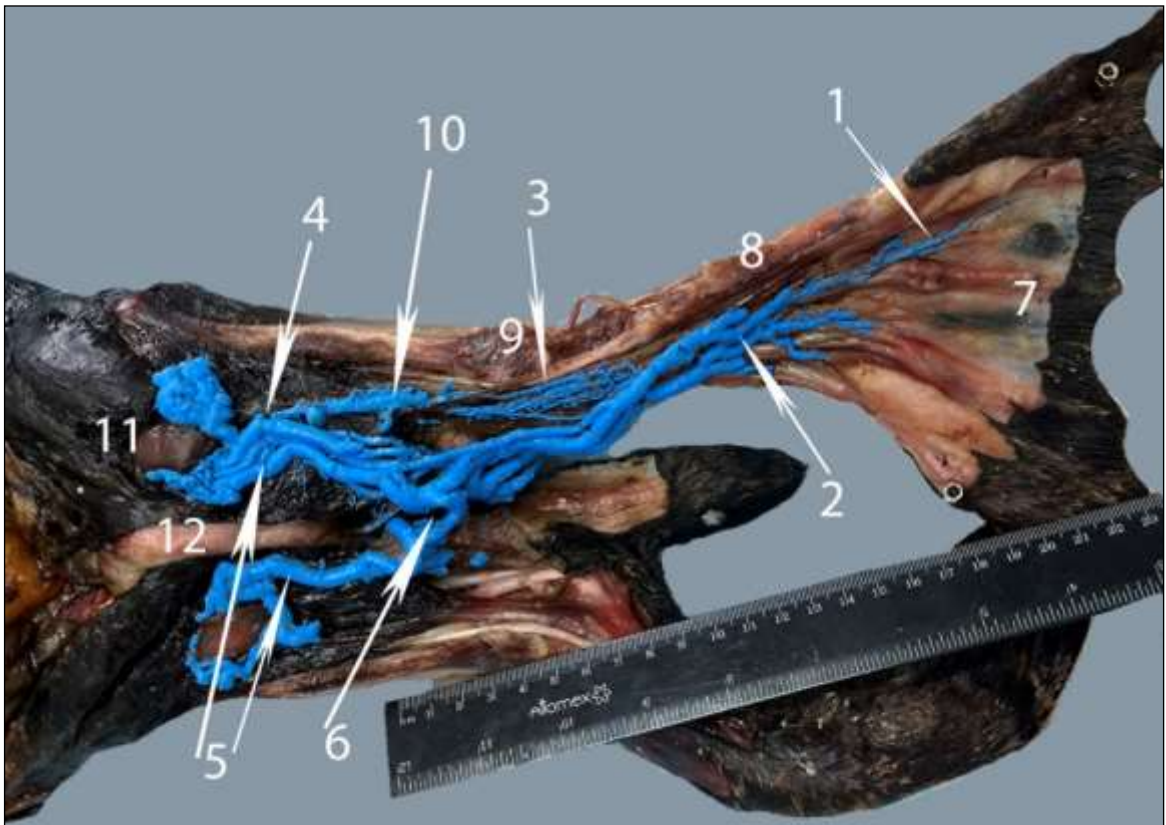


Рисунок 118 – Вены тазовой конечности неполовозрелой байкальской нерпы (инъекция монтажной пены): 1 –плантарная пальцевая вена; 2 – плантарная плюсовая вена; 3 – венозное сплетение; 4 – задняя большеберцовая вена; 5 – задняя большеберцовая вена; 6 – венозный анастомоз; 7 – пальцы; 8 – плюсна; 9 – заплюсневый сустав; 10 – передняя большеберцовая вена; 11 – семенник; 12 – пенис

У самцов байкальской нерпы в заднюю большеберцовую вену вливаются вены, собирающие кровь от семенников и оплетающие их вокруг. Мы полагаем, что, как и у других представителей настоящих тюленей, у байкальской нерпы холодная кровь лап способствует охлаждению семенников, препятствуя их перегреву.

Следующая вена, выходящая из венозной сети заплюсневого сустава – глубокая вена сафена, достаточно мощная и образуется слиянием нескольких ветвей сплетения (рисунок 116, 118, 119). Она следует в начале по плантарной поверхности заплюсневого сустава и голени, ее диаметр у половозрелых нерп справа и слева увеличился в 4 раза в сравнении с новорожденными (таблица 33).

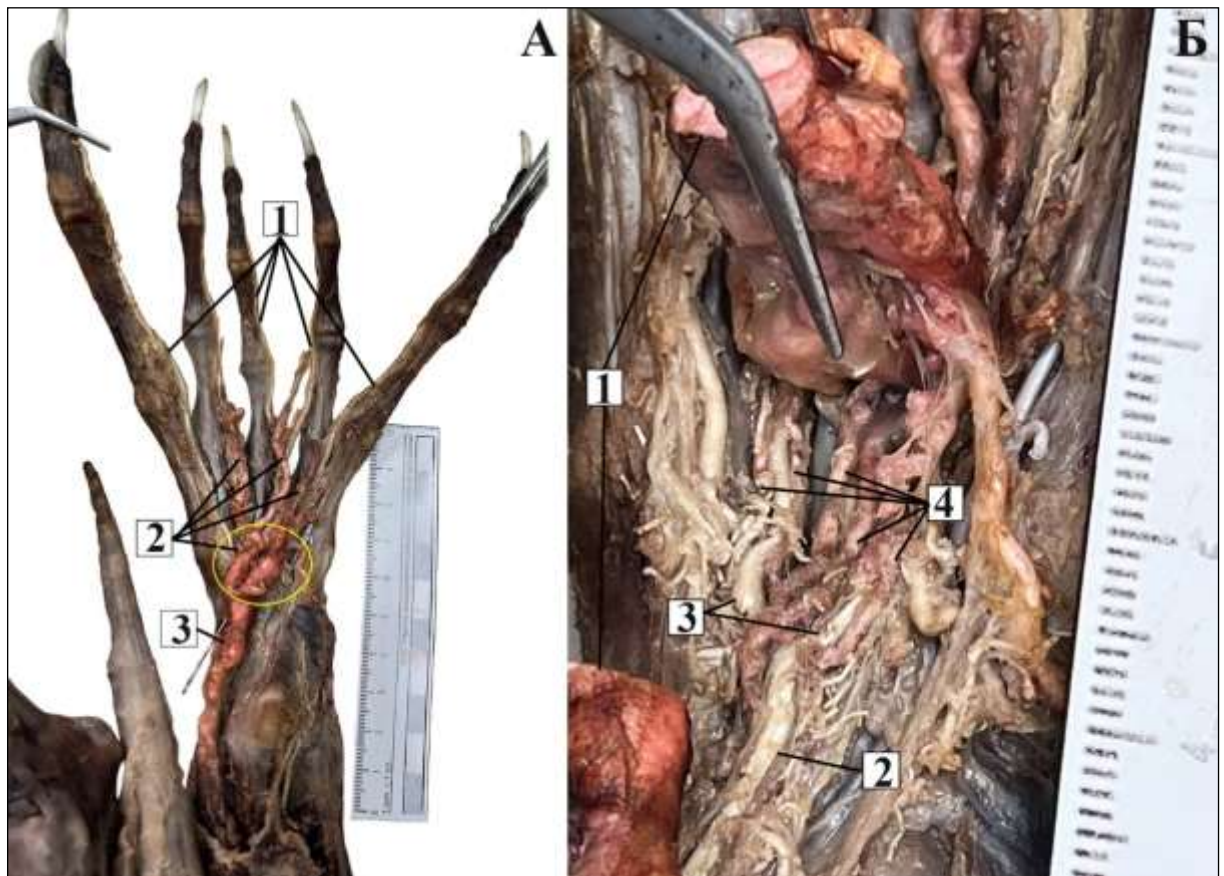


Рисунок 119 – Артерии и вены стопы белька байкальской нерпы. А: 1 – плантарные пальцевые артерии; 2 – плантарные плюсовые вены; 3 – глубокая вена сафена. Желтым выделена область под венозным сплетением заплюсны Б: 1 – глубокая вена сафена (разрезана); 2 – артерия сафена; 3 – плантарные плюсовые артерии; 4 – венозное сплетение заплюсового вена

В дистальной трети голени глубокая вена сафена, передняя и задняя большеберцовые вены образуют венозную сеть анастомозирующих сосудов голени, собирающую кровь от мышц плантарной и медиальной поверхности голени и от приводящей мышцы (рисунок 120). Отток крови от венозных анастомозов сети вен голени осуществляется передней и задней большеберцовыми венами в тазовый коллектор.

На уровне второго хвостового позвонка глубокая вена сафена направляется к хвосту (рисунок 121), следуя по его латеральной поверхности. Диаметр указанного сосуда значительно увеличивается во всех возрастных группах (таблица 33).

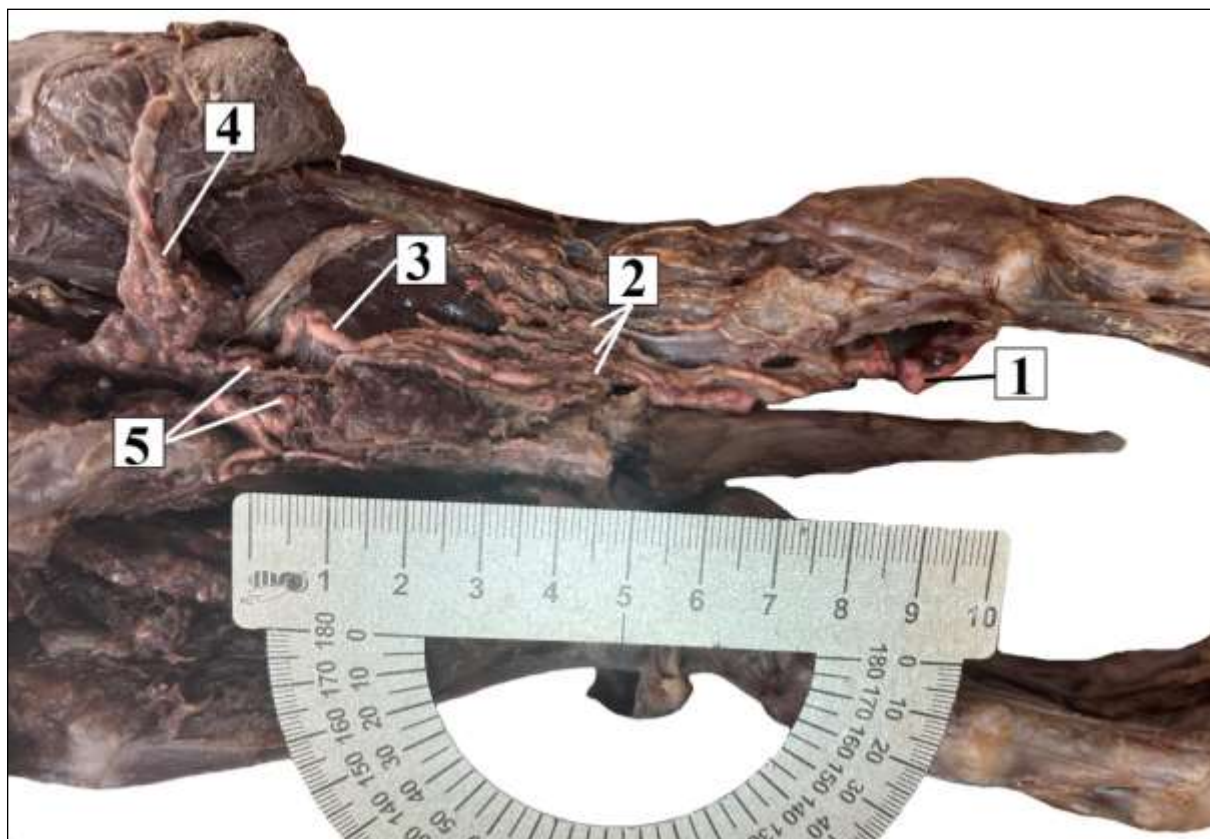


Рисунок 120 – Вены таза, бедра и голени байкальской нерпы (белька): 1 – глубокая вена сафена, 2 – сеть вен голени, 3 – задняя большеберцовая вена, 4 – вторая глубокая окружная подвздошная вена, 5 – тазовое сплетение

Также с указанной венозной сети на дорсолатеральную поверхность выходит поверхностная вена сафена, которая делится в области таранного сустава и на уровне второго хвостового объединилась и несколькими ветвями влилась в глубокую вену сафена (рисунок 121). Поверхностная вена сафена меньше по диаметру глубокой вены сафена, у новорожденных справа и слева в 1,97 раза, у бельков – в 1,93 раза, у сеголеток – в 1,99 и 1,98 раза, у неполовозрелых – в 1,97 и 1,98 раза и у половозрелых нерп – в 1,98 и 1,97 раза соответственно (таблица 33).

Глубокая вена сафена анастомозирует с эпидуральной веной и венами коллектора.

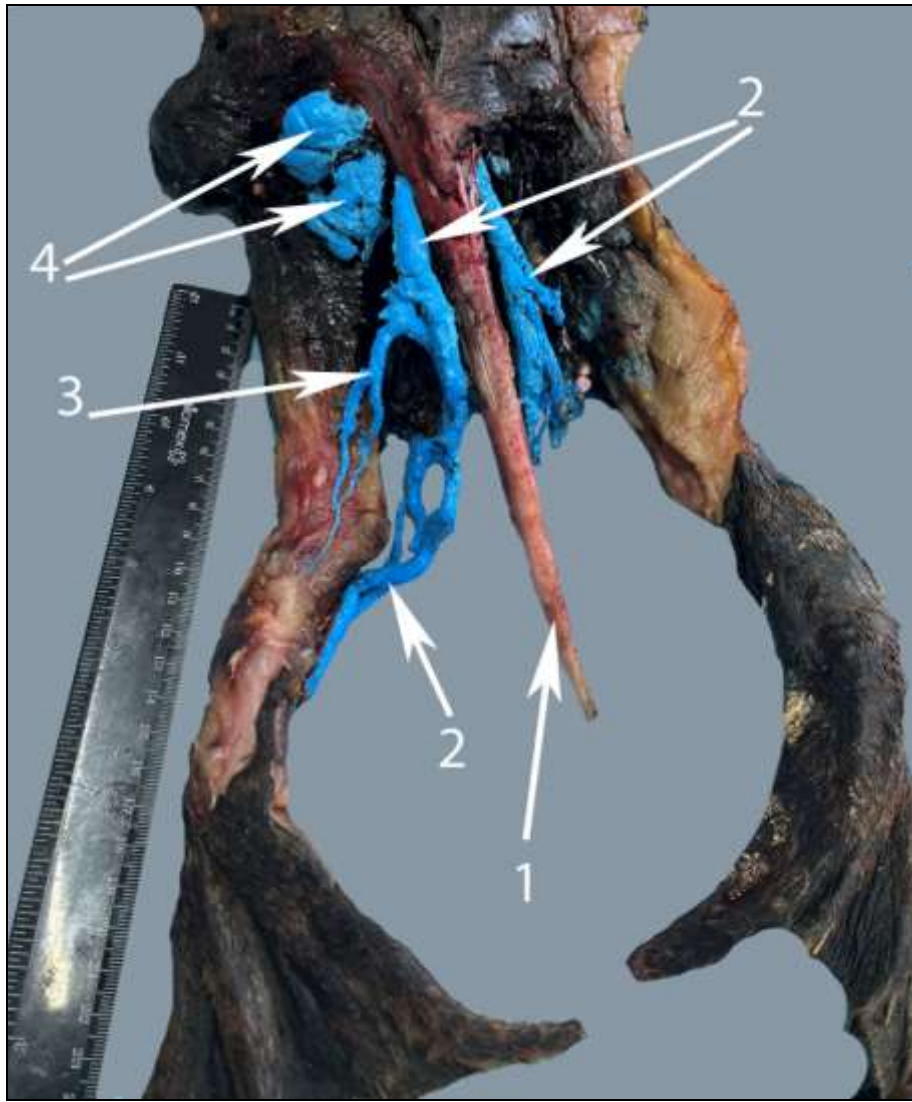


Рисунок 121 – Поверхностная и глубокая вены сафена: 1 – хвост; 2 – глубокая вена сафена; 3 – поверхностная вена сафена; 4 – вены тазового коллектора

Наибольшее количество клапанов у байкальской нерпы наблюдалось в глубокой вене сафена и задней большеберцовой вене (таблица 34). В этих же венах отмечалась тенденция к увеличению клапанного индекса. Во всех венах тазового лапа, клапаны были в основном сосредоточены в месте их вливания в тазовый коллектор. В задней большеберцовой вене, глубокой и поверхностных венах сафена отмечалась тенденция к увеличению клапанного индекса с возрастом, в то время как в передней большеберцовой вене напротив наблюдалась тенденция к его снижению (таблица 34).

Таблица 33 – Морфометрические показатели вен тазовой конечности байкальской нерпы в возрастном аспекте, мм

Венозные сосуды	Диаметр вен справа	Диаметр вен слева
Новорожденные		
Передняя большеберцовая вена	$1,33 \pm 0,18$	$1,34 \pm 0,24$
Задняя большеберцовая вена	$1,45 \pm 0,20$	$1,46 \pm 0,26$
Глубокая вена сафена на плантарной поверхности	$1,99 \pm 0,31$	$2,01 \pm 0,40$
на дорсальной поверхности	$2,99 \pm 0,41$	$3,01 \pm 0,54$
Поверхностная вена сафена	$1,52 \pm 0,21$	$1,53 \pm 0,28$
Бельки		
Передняя большеберцовая вена	$2,28 \pm 0,20 *$	$2,33 \pm 0,14 *$
Задняя большеберцовая вена	$2,49 \pm 0,23 *$	$2,57 \pm 0,17 *$
Глубокая вена сафена на плантарной поверхности	$3,44 \pm 0,45 *$	$3,53 \pm 0,33 *$
на дорсальной поверхности	$5,07 \pm 0,46 *$	$5,22 \pm 0,29 *$
Поверхностная вена сафена	$2,63 \pm 0,23 *$	$2,71 \pm 0,18 *$
Сеголетки		
Передняя большеберцовая вена	$3,59 \pm 0,15 *^m$	$3,80 \pm 0,12 *^m$
Задняя большеберцовая вена	$3,89 \pm 0,16 *^m$	$4,14 \pm 0,11 *^m$
Глубокая вена сафена на плантарной поверхности	$5,21 \pm 0,23 *^m$	$5,63 \pm 0,12 *^m$
на дорсальной поверхности	$8,13 \pm 0,35 *^m$	$8,59 \pm 0,29 *^m$
Поверхностная вена сафена	$4,08 \pm 0,17 *^m$	$4,34 \pm 0,12 *^m$
Неполовозрелые нерпы		
Передняя большеберцовая вена	$4,90 \pm 0,18 *^{т к}$	$4,67 \pm 0,40 *^{т к}$
Задняя большеберцовая вена	$5,33 \pm 0,18 *^{т к}$	$5,41 \pm 0,17 *^{т к}$
Глубокая вена сафена на плантарной поверхности	$7,24 \pm 0,20 *^{т к}$	$7,36 \pm 0,21 *^{т к}$
на дорсальной поверхности	$11,04 \pm 0,42 *^{т к}$	$11,20 \pm 0,40 *^{т к}$
Поверхностная вена сафена	$5,59 \pm 0,19 *^{т к}$	$5,67 \pm 0,18 *^{т к}$
Половозрелые нерпы		
Передняя большеберцовая вена	$7,33 \pm 0,98 *^{т к п}$	$5,45 \pm 0,10 *^{т к}$
Задняя большеберцовая вена	$5,71 \pm 0,15 *^{т к}$	$5,94 \pm 0,11 *^{т к п r}$
Глубокая вена сафена на плантарной поверхности	$7,95 \pm 0,26 *^{т к п}$	$8,11 \pm 0,26 *^{т к п}$
на дорсальной поверхности	$12,07 \pm 0,24 *^{т к п}$	$12,25 \pm 0,25 *^{т к п}$
Поверхностная вена сафена	$6,11 \pm 0,12 *^{т к п}$	$6,23 \pm 0,12 *^{т к п}$

Примечание: * – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у новорожденных нерп; m – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у бельков; k – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у сеголеток; p – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у неполовозрелых нерп; r – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с сосудами правой стороны

Таблица 34 – Количество клапанов и клапанный индекс вен тазовой конечности байкальской нерпы в возрастном аспекте

Возрастные группы	Правая сторона		Левая сторона	
	Количество клапанов	Клапанный индекс	Количество клапанов	Клапанный индекс
Передняя большеберцовая вена				
Новорожденные	0,50±0,29	0,51±0,30	0,50±0,29	0,51±0,30
Бельки	1,25±0,25	0,45±0,15	1,25±0,25	0,45±0,15
Сеголетки	1,30±0,15 *	0,25±0,03	1,40±0,16 *	0,34±0,06
Неполовозрелые нерпы	1,60±0,16 *	0,28±0,03	1,70±0,15 *	0,28±0,03
Половозрелые нерпы	1,90±0,18 * ^к	0,29±0,03	2,10±0,18 * ^к	0,29±0,03
Задняя большеберцовая вена				
Новорожденные	0,75±0,25	0,19±0,06	0,75±0,25	0,19±0,06
Бельки	1,25±0,25	0,28±0,06	1,25±0,25	0,28±0,05
Сеголетки	2,20±0,20 * ^т	0,22±0,02	2,20±0,29 *	0,22±0,03
Неполовозрелые нерпы	3,40±0,27 * ^{т к}	0,29±0,03	3,50±0,22 * ^{т к}	0,30±0,03
Половозрелые нерпы	4,00±0,30 * ^{т к}	0,31±0,02 ^к	4,00±0,26 * ^{т к}	0,31±0,02 * ^к
Глубокая вена сафена				
Новорожденные	1,50±0,29	0,33±0,06	1,75±0,25	0,39±0,05
Бельки	2,00±0,41	0,33±0,07	1,75±0,25	0,30±0,05
Сеголетки	2,10±0,10 *	0,28±0,01	2,20±0,13	0,30±0,02
Неполовозрелые нерпы	2,90±0,35 * ^к	0,32±0,04	3,00±0,30 * ^{т к}	0,33±0,03
Половозрелые нерпы	4,20±0,20 * ^{т к п}	0,41±0,02 ^{к п}	4,20±0,13 * ^{т к п}	0,42±0,02 ^{т к п}
Поверхностная вена сафена				
Новорожденные	0,25±0,13	0,17±0,09	0,25±0,13	0,17±0,09
Бельки	0,50±0,29	0,21±0,12	0,50±0,29	0,20±0,12
Сеголетки	1,20±0,20 *	0,29±0,05	1,30±0,15 * ^т	0,32±0,04
Неполовозрелые нерпы	1,40±0,16 * ^т	0,31±0,03	1,40±0,16 * ^т	0,31±0,03
Половозрелые нерпы	2,00±0,21 * ^{т к п}	0,44±0,05	1,90±0,23 * ^{т к}	0,42±0,06

* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у новорожденных нерп; т – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у бельков; к – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у сеголеток; п – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у неполовозрелых нерп

У обыкновенного тюленя плантарные пальцевые вены собираются в анастомозирующие плюсовые вены, кровь от которых собирается в вену сафена и ее ветви (латеральную и медиальную), у северного морского котика пальцевые вены собираются в четыре плюсовые вены, которые вливаются в вену, практически сразу делящуюся на латеральную и медиальную вены сафена (Tarasoff F.J., Fisher H.D., 1970). Ветвление венозных сосудов стоп байкальской нерпы значительно отличалось от венозной сети стоп северного морского котика и обыкновенного тюленя. Хотя также как и у указанных видов, у байкальской нерпы обнаружены венозные сплетения и артериальная чудесная сеть в области заплюсового сустава. Данные вены принимают участие в терморегуляции, работая как теплообменник с артериями стопы.

У байкальской нерпы вены тазового коллектора анастомозируют с венами поясничного коллектора, а также с эпидуральной веной.

2.2.2.6 Эпидуральная вена

У байкальской нерпы дорсально над твердой оболочкой спинного мозга в позвоночном канале располагается эпидуральная вена, простирающаяся от большого затылочного отверстия до хвостовых позвонков (рисунок 122). Ее длина у новорожденных составляет $27,13 \pm 2,23$ см, у бельков – $36,71 \pm 0,60$ см, у сеголеток – $45,20 \pm 1,00$ см, у неполовозрелых нерп – $56,67 \pm 1,51$ см, у половозрелых нерп – $73,05 \pm 1,94$ см.

Максимальная ширина эпидуральной вены у новорожденных была в поясничном отделе позвоночника, у бельков – в шейном и поясничном отделах, у сеголеток – в шейном, у неполовозрелых – в грудном и у половозрелых – в грудном и поясничном отделах (таблица 35). Толщина эпидуральной вены у новорожденных имела самое большое значение в крестцовом отделе, у бельков ее толщина была одинаковой во всех отделах позвоночника, у сеголеток – в поясничном отделе, а у неполовозрелых и половозрелых нерп – в шейном.

Таблица 35 – Морфометрические показатели эпидуральной вены байкальской нерпы в возрастном аспекте

Показатели	Новорожденные	Бельки	Сеголетки	Неполовозрелые нерпы	Половозрелые нерпы
Шейный отдел					
Ширина, мм	10,58±0,88	11,02±0,40	12,89±0,31 ^{h m}	18,45±0,66 ^{h m k}	18,47±0,51 ^{h m k}
Толщина, мм	1,62±0,13	2,31±0,10 ^h	4,42±0,15 ^{h m}	6,24±0,17 ^{h m k}	9,41±0,32 ^{h m k n}
Грудной отдел					
Ширина, мм	6,80±0,56	9,73±0,87 ^h	15,35±0,60 ^{h m}	20,99±0,49 ^{h m k}	22,04±0,55 ^{h m k}
Толщина, мм	1,59±0,13	2,33±0,11 ^h	4,33±0,15 ^{h m}	6,11±0,16 ^{h m k}	9,22±0,31 ^{h m k n}
Поясничный отдел					
Ширина, мм	11,33±0,94	11,52±0,51	13,06±0,36 ^m	16,39±0,38 ^{h m k}	20,79±0,82 ^{h m k n}
Толщина, мм	1,64±0,14	2,43±0,10 ^h	4,93±0,13 ^{h m}	5,57±0,31 ^{h m}	8,51±0,23 ^{h m k n}
Крестцовый отдел					
Ширина, мм	9,17±0,76	9,33±0,24	10,19±0,43	13,73±0,33 ^{h m k}	14,75±0,41 ^{h m k}
Толщина, мм	2,27±0,19	2,60±0,20	3,48±0,13 ^{h m}	3,63±0,12 ^{h m}	6,18±0,16 ^{h m k n}

Примечание: *h* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у новорожденных нерп; *m* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у бельков; *k* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у сеголеток; *n* – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с морфометрическими показателями у неполовозрелых нерп

Наблюдаемые отличия в толщине и ширине вены связаны по всей видимости с ростом позвоночного столба и мышц у нерп разных возрастов. У половозрелых нерп толщина эпидуральной вены во всех отделах позвоночника и ее ширина в поясничном достоверно больше в сравнении с остальными возрастными группами. Ширина эпидуральной вены шейного, грудного и крестцового отделов у неполовозрелых и половозрелых нерп была одинакова.

По своему ходу эпидуральная вена разветвляется в области атланта на два ствола под его крыльями. С каждой стороны эпидуральная вена собирает кровь из двух корней, анастомозирующих друг с другом, первый корень идет с мышц шеи, а второй из-под крыла атланта.

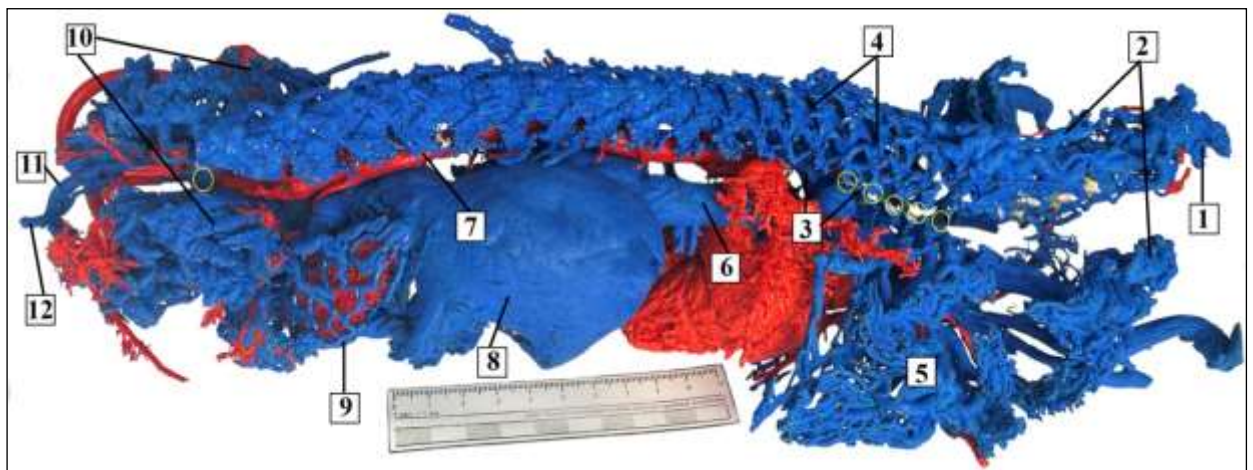


Рисунок 122– Коррозионный препарат венозной и артериальной систем новорожденной байкальской нерпы (дорсальная поверхность справа). Желтыми кругами обозначены участки эпидуральной вены, в которых она была механически отделена от коррозионного препарата (от непарной вены в грудном отделе и от коллекторов вен брюшных стенок между поясничным и крестцовым отделами). 1 – эпидуральная вена в области атланта; 2 – вены дорсального коллектора; 3 – непарная вена; 4 – эпидуральная вена; 5 – вентро-латеральный венозный коллектор; 6 – каудальная полая вена; 7 – брюшная аорта; 8 – печеночный синус, 9 – венозное почечное сплетение; 10 – поясничный (каудальный) венозный коллектор мышц брюшных стенок; 11 – венозный анастомоз в области симфиза седалищных костей; 12 – хвостовая вена

Эпидуральная вена, начиная со второго шейного позвонка, следует точно под дужками позвонков, окружает дорсально и вентрально спинной мозг, соединяясь латерально справа и слева. Между дужками позвонков

метамерно ветви эпидуральной вены также связаны между собой справа и слева. Не только дорсальные корни эпидуральной вены, но и вентральные корни эпидуральной вены связаны с дорсальной и вентральной частями дорсального венозного коллектора, собирающего кровь с дорсальных мышц позвоночника и вентральных мышц шеи за счет анастомозов в межпозвоночных отверстиях. Кроме того, через анастомозы между яремными венами и дорсальным коллектором, эпидуральная вена сообщается и с вентральным шейным сплетением.

В области шейно-грудного отдела на уровне 10 грудного позвонка эпидуральная вена продолжается сплошным сосудом, не прерываясь между дужками позвонков.

Непарная вена связана с эпидуральной веной мощными анастомозами до уровня 10-11 грудных позвонков. Непарная вена также соединяется с корнями вен венролатерального коллектора, правой стороны сети яремных вен, и вливается в краниальную полую вену. Начиная с 10-11-го грудных позвонков эпидуральная вена анастомозирует с париетальными венами, идущими от мышц позвоночного столба и грудных стенок.

Эпидуральная вена продолжается сплошным пластом с первого поясничного до третьего крестцового позвонков и по своему ходу собирает кровь с мышц брюшных стенок (рисунок 123). Между третьим и четвертым крестцовыми позвонками эпидуральная вена уменьшается и разделяется на две вены, следующие до первого хвостового позвонка.

У байкальской нерпы между последним поясничным и первым крестцовым позвонками в межпозвоночное отверстие вливаются вены каудального (поясничного) коллектора с мышц брюшных стенок, отдающие кровь несколькими корнями в левые и правые каудальные полые вены (рисунок 124). Эпидуральная, наружная и внутренняя подвздошные вены связаны с тазовым коллектором, собирающим кровь с запирательных мышц, которые в области симфиза седалищных костей формируют анастомоз над

мочевым пузырем, в данный анастомоз также собирается кровь от хвостовой вены (рисунок 117).

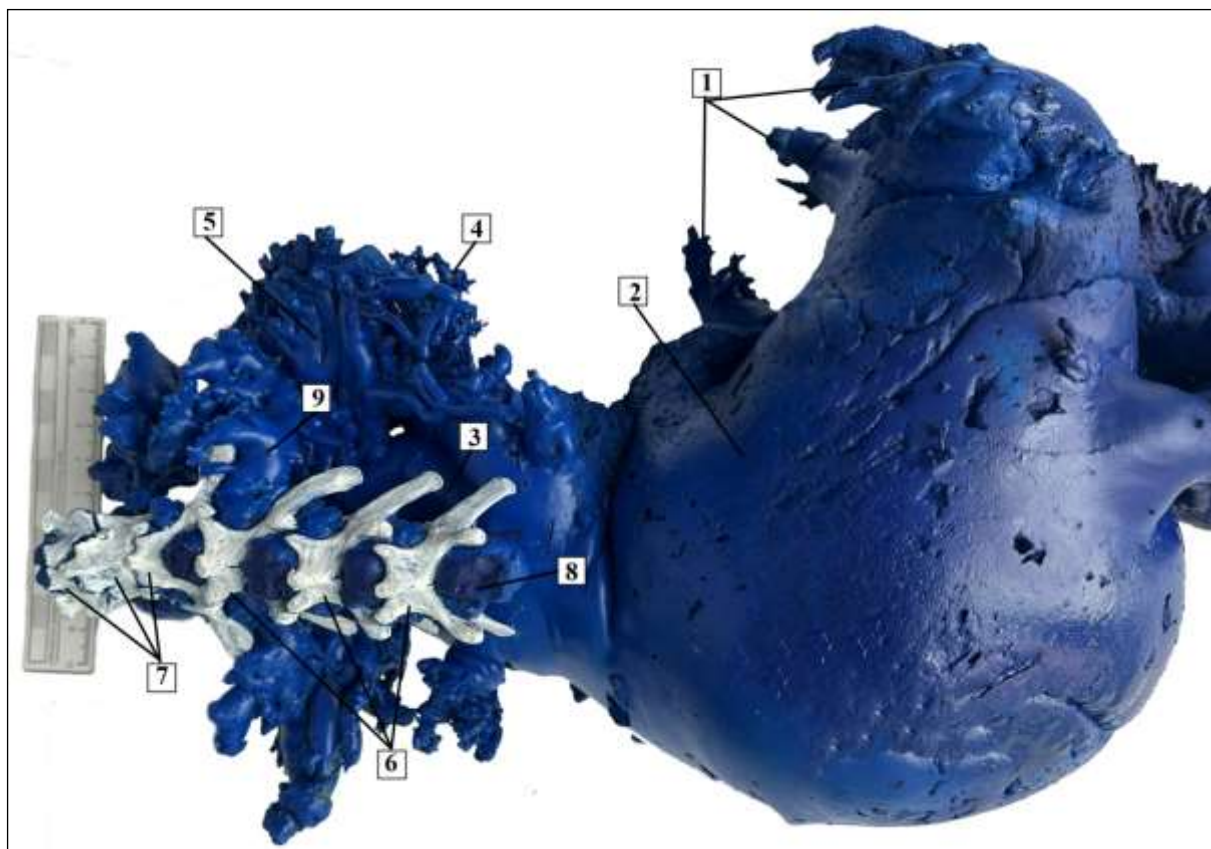


Рисунок 123 – Каудальная полая вена и каудальная часть эпидуральной вены неполовозрелых особей байкальской нерпы (ангиоостеотопический препарат): 1 – печеночные вены; 2 – печеночный синус; 3 – левая каудальная полая вена; 4 – венозное почечное («звездчатое») сплетение; 5 – каудальный коллектор с мышц брюшных стенок; 6 – поясничные позвонки; 7 – крестцовые позвонки; 8 – каудальный фрагмент эпидуральной вены; 9 – венозные анастомозы эпидуральной вены и поясничного коллектора

Характер корреляционных связей ширины и толщины эпидуральной вены с морфометрическими показателями вен бассейнов краниальной и каудальной полых вен значительно отличается в исследованных возрастных группах (таблица 36).

В то время как у новорожденных нерп корреляции не были выявлены, у бельков отмечалось наибольшее количество корреляционных связей. В шейном и крестцовом отделах ширина эпидуральной вены положительно коррелировала с промерами вен как краниального, так и каудального бассейнов полых вен, а в грудном и поясничном – отмечались отрицательные

корреляции. Мы полагаем, что положительные связи отражают особенности роста указанных вен, а отрицательные – особенности перераспределения крови.

У сеголеток были обнаружены отрицательные связи ширины и толщины всех отделов эпидуральной вены с диаметрами вен вентролатерального коллектора, правой внутренней яремной вены и с шириной левой каудальной полой вены (таблица 36).

У неполовозрелых нерп отмечались корреляционные связи только ширины эпидуральной вены в крестцовом отделе с длиной левой и правой каудальных вен – отрицательные, с длиной и шириной печеночного синуса – положительные.

У половозрелых нерп ширина и толщина эпидуральной вены шейного и грудного отделов обратно коррелировали с диаметрами вен краниальной части тела нерпы до диафрагмы, в том числе с грудной частью каудальной полой вены. Ширина эпидуральной вены в крестцовом отделе отрицательно коррелировала только с длиной общей каудальной полой вены. По нашему мнению, увеличение количества корреляционных связей между эпидуральной веной шейного и грудного отдела и венами краниальной части тела связано с тем, что в процессе возрастного онтогенеза у нерп происходило значительное увеличение объемов вен бассейна каудальной полой вены, а вены бассейна краниальной полой вены увеличивались не столь значительно. В связи с чем возникла необходимость в связях между венами, обеспечивающими перераспределение крови в грудном и шейных отделах.

В зарубежных источниках литературы эпидуральная позвоночная вена часто описывается как экстрадуральная, внутривпозвоночная вена. R.J. Harrison, J.D.W. Tomlinson (1956) описали строение эпидуральной вены у обыкновенного тюленя, крабоеда, серого тюленя и северного морского слона. Основные отличия их эпидуральной вены (за исключением северного морского слона) от байкальской нерпы наблюдаются в шейном отделе, у

указанных видов в шейном отделе она раздваивается на две анастомозирующие дорсальные ветви, в то время как у нерпы отмечена еще и вентральная ветвь.

Эпидуральная вена северного морского слона отличается от большинства представителей настоящих тюленей тем, что она образована двумя латеральными венами лежащими дорсально над спинным мозгом. Эпидуральная вена указанных выше видов связана с межреберными венами и соответственно с непарной веной (Harrison R.J., Tomlinson J.D.W., 1956), Nordgarden U. с соавторами (2000) при помощи доплеровской флоуметрии подтвердили наличие такой связи.

Позднее было описано возможное функциональное назначение связи данной вены и венозных сплетений шеи у тюленей, с одной стороны, она может обеспечивать адекватный венозный возврат во время нормального дыхания при всплытии.

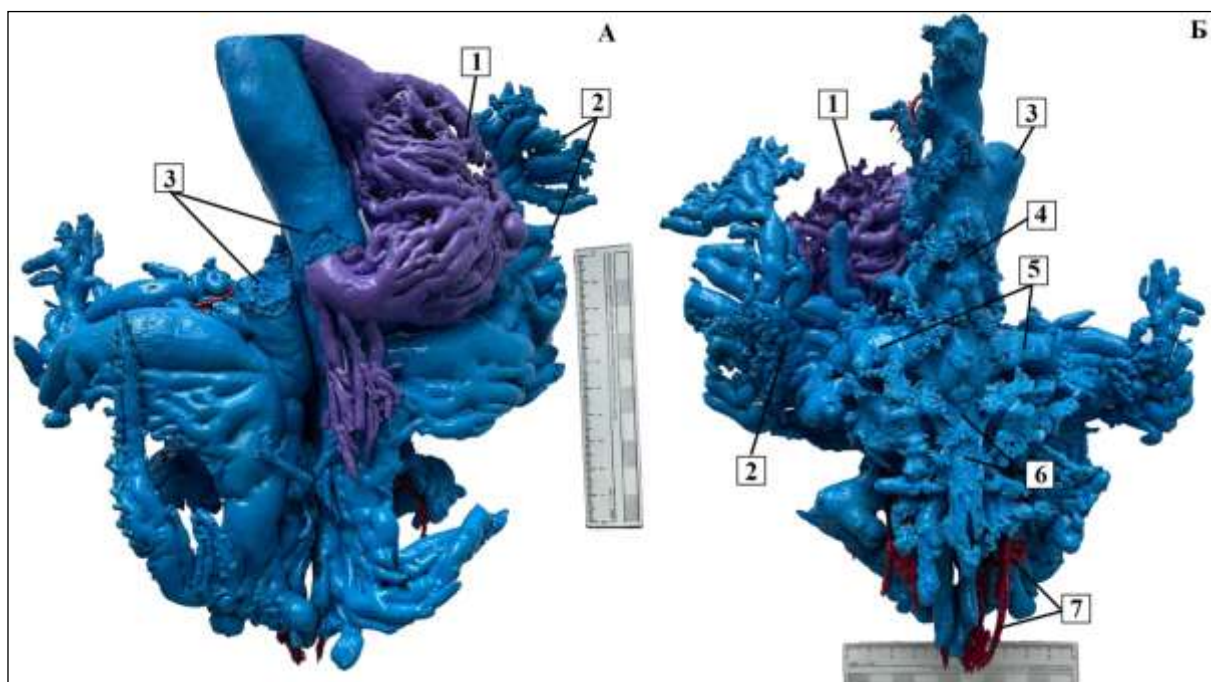


Рисунок 124 – Каудальная часть эпидуральной вены и ее анастомозы у половозрелой особи байкальской нерпы: А – вентральная сторона, Б – дорсальная сторона: 1 – венозное почечное сплетение; 2 – поясничный венозный коллектор с мышц брюшных стенок; 3 – стволы каудальной поллой вены; 4 – эпидуральная вена поясничного отдела позвоночника; 5 – венозные анастомозы эпидуральной вены и поясничного коллектора; 6 – эпидуральная вена крестцового отдела; 7 – вены запираательных мышц

Таблица 36 – Корреляционные связи между диаметрами вен бассейнов краниальной и каудальной полых вен и морфометрическими показателями эпидуральной вены ($r, p < 0,05$)

Показатели	Эпидуральная вена							
	Шейный отдел		Грудной отдел		Поясничный отдел		Крестцовый отдел	
Диаметр (за исключением указанных в скобках)	ширина	толщина	ширина	толщина	ширина	толщина	ширина	толщина
Бельки								
Левая наружная/ внутренняя яремная вена	0,82/ —	-0,81/ —	-0,80/ —	0,94/ 0,82	-0,82/ -0,79	—	0,82/ —	—
Вены венотрлатерального коллектора слева	—	—	-0,82	0,82–0,94	-0,79 – -0,83	—	0,82	—
Правая наружная/ внутренняя яремная вена	0,82/ —	-0,83/ —	-0,83/ —	0,90/ 0,94	-0,72/ -0,82	—	0,80/ —	—
Вены венотрлатерального коллектора справа	0,82	-0,81	-0,82	0,93–0,94	-0,80 – -0,82	—	0,82	—
Краниальная полая вена	—	—	—	0,94	-0,82	—	—	—
Грудная часть каудальной полрой вены	0,82	-0,79	-0,81	—	—	—	0,82	—
Левая каудальная полая вена (длина, ширина)	—	—	—	—	—/ -0,82	—	—	—
Правая каудальная полая вена (длина, ширина)	—	—	—	—	-0,82/ -0,82	—	—	—
Печеночный синус (длина, ширина)	—	—	—	—	—	—/ -0,82	—	—
Общая каудальная полая вена (длина, ширина)	0,82/ 0,82	-0,82/ -0,82	-0,82/ -0,82	—	—	—	0,82/ 0,82	—
Сеголетки								
Правая внутренняя яремная вена	-0,83	-0,82	-0,80	-0,80	-0,83	-0,83	-0,80	-0,80
Вены венотрлатерального коллектора справа	-0,73	-0,68	-0,73	-0,60	-0,70	-0,73	-0,73	-0,60
Грудная часть каудальной полрой вены	0,73	0,70	0,70	0,70	0,73	0,70	0,70	0,70
Левая каудальная полая вена (ширина)	-0,78	-0,75	-0,70	-0,78	-0,75	-0,78	-0,72	-0,77
Неполовозрелые нервы								
Левая/ правая каудальная полая вена (длина)	—	—	—	—	—	—	-0,64/ -0,79	—
Печеночный синус (длина, ширина)	—	—	—	—	—	—	0,65/ 0,73	—
Половозрелые нервы								
Левая наружная/ внутренняя яремная вена	-0,76/ -0,76	-0,70/ -0,70	-0,65/ -0,65	-0,70/ -0,70	—	—	—	—
Вены венотрлатерального коллектора слева	-0,70 – -0,81	-0,70 – -0,81	-0,64 – -0,65	-0,68 – -0,70	—	—	—	—
Правая наружная/ внутренняя яремная вена	-0,75/ -0,75	-0,70/ -0,69	-0,65/ -0,70	-0,70/ -0,70	—	—	—	—
Вены венотрлатерального коллектора справа	-0,74 – -0,76	-0,68 – -0,70	-0,60 – -0,75	-0,67 – -0,70	—	—	—	—
Краниальная полая вена	-0,75	-0,70	-0,65	-0,70	—	—	—	—
Непарная вена	-0,76	-0,70	-0,66	-0,70	—	—	—	—
Грудная часть каудальной полрой вены	-0,76	-0,70	-0,68	-0,64	—	—	—	—
Общая каудальная полая вена (длина)	—	—	—	—	—	—	-0,66	—

С другой стороны эпидуральная вена, имеющая большой объем и находящаяся внутри позвоночного канала, играет роль емкостного сосуда, через который венозный поток направляется краниально и вливается в краниальную полую вену через непарную вену, например при передвижении животного по льду (Blix A.S., 2011; Ponganis P.J. et al., 2006).

Сложные венозные сплетения у млекопитающих как правило связаны с такими особенностями как лазание и длительное сохранение позы, например у двупалых ленивцев эпидуральная вена связана через почечные и тазовые венозные сплетения с каудальной полую веной (Martre P. et al., 2024).

У байкальской нерпы мы обнаружили связь не только с непарной веной и с венозным сплетением шеи, но также и с мощным вентролатеральным коллектором и корнями сети яремных вен.

Мы полагаем, что наличие у эпидуральной вены байкальской нерпы большого количества анастомозов с венозными коллекторами и непарной веной позволяет регулировать венозную емкость, как в условиях подводного погружения, так и на суше.

Важно отметить, что у байкальской нерпы вены тазовой полости более мощные и в большинстве своем формируют мощные коллекторы, соответственно обладая большей емкостью, в отличие от вен, описанных у наземных хищников. Согласно исследованиям Harrison R.J., Tomlinson J.D.W. (1956) эпидуральная вена обыкновенного тюленя, серого тюленя, морского леопарда и южного морского слона сообщается с венами брюшной стенки, а последние латерально анастомозируют с почечным сплетением. У байкальской нерпы вены почечного сплетения не сообщаются с венами поясничного коллектора мышц брюшных стенок, что подтверждают не только представленные результаты, но и исследования венозной системы почек, проведенные Помойницкой Т.Е. с соавторами (Помойницкая Т.Е., Рядинская Н.И., 2021; Помойницкая Т.Е., Рядинская Н.И., 2022).

2.2.2.7 Дискриминантный анализ показателей венозного русла в возрастном онтогенезе

Дискриминантный анализ показателей венозного русла, также как и артериального, из-за большого количества показателей проводили поэтапно.

При дискриминантном анализе 30 показателей бассейна краниальной поллой вены было выявлено, что в модель дискриминации входили 7 показателей, которые классифицировали группы с общим процентом дискриминации – 89,47% (таблица 37). Наибольший вклад в разделение групп вносила переменная «Диаметр левой подключичной вены перед вливанием в краниальную полую вену», имеющая минимальную статистику частной лямбды Уилкса.

Таблица 37 – Переменные в модели дискриминантного анализа, проведенного по морфометрическим показателям вен бассейна краниальной поллой вены, и статистика лямбда Уилкса (λ)

N=38 (кол-во перп) Переменные в модели	Discriminant Function Analysis Summary Wilks' Lambda: 0,00086 approx. F (36,95)=14,758 p < 0,0000					
	Wilks' Лямбда	Частная Лямбда	F-remove (4,25)	p-value	Toler.	1-Toler. (R-Sqr.)
Диаметр правой подмышечной вены	0,13	43,05	0,00	0,04	0,96	0,13
Диаметр правой поверхностной плечевой вены	0,23	21,03	0,00	0,02	0,98	0,23
Диаметр левой подключичной вены перед вливанием в краниальную полую вену	0,56	4,90	0,00	0,05	0,95	0,56
Диаметр первой левой внутренней грудной вены	0,45	7,57	0,00	0,04	0,96	0,45
Диаметр ампулообразного расширения краниальной поллой вены	0,27	16,97	0,00	0,03	0,97	0,27
Диаметр правой наружной яремной вены	0,50	6,29	0,00	0,04	0,96	0,50
Диаметр правой ветви непарной вены, принимающей кровь до 5-6 межреберья	0,53	5,57	0,00	0,03	0,97	0,53

Из 33 морфометрических показателей вен бассейна каудальной поллой вены в дискриминацию групп вносили вклад также 7 показателей (таблица 38). «Толщина медики общей каудальной поллой вены» находилась на первом месте по величине вклада в разделение групп, на втором – переменная

«Диаметр каудальной поллой вены перед впадением в предсердие», на третьем – «Ширина правой части печеночного синуса» и т.д.

Таблица 38 – Переменные в модели дискриминантного анализа, проведенного по морфометрическим показателям вен бассейна каудальной поллой вены, и статистика лямбда Уилкса (λ)

N=38 (кол-во нерп) Переменные в модели	Discriminant Function Analysis Summary Wilks' Lambda: 0,00039 approx. F (28,98)=27,617 p < 0,0000					
	Wilks' Лямбда	Частная Лямбда	F-remove (4,27)	p-value	Toler.	1-Toler. (R-Sqr.)
Толщина меди общей каудальной поллой вены	0,00	0,28	17,77	0,00	0,54	0,46
Ширина правой части печеночного синуса	0,00	0,47	7,63	0,00	0,70	0,30
Толщина интимы общей каудальной поллой вены	0,00	0,55	5,47	0,00	0,55	0,45
Диаметр левой внутренней подвздошной вены	0,00	0,51	6,54	0,00	0,76	0,24
Диаметр диафрагмальной вены	0,00	0,54	5,77	0,00	0,57	0,43
Диаметр каудальной поллой вены перед впадением в предсердие	0,00	0,35	12,58	0,00	0,19	0,81
Вентральная длина грудной части каудальной поллой вены	0,00	0,54	5,78	0,00	0,27	0,73

Дискриминантный анализ по морфометрическим показателям воротной и эпидуральной вен у новорожденных, бельков, сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп проводился по 20 показателям. Наибольший вклад в разделение групп вносили 11 показателей, которые разделяли животных по возрастным группам с общим процентом дискриминации 100% (таблица 39).

Как видно из таблицы минимальная статистика частной лямбды Уилкса была у переменной «Ширина эпидуральной вены в грудном отделе позвоночника». В модель дискриминации по 26 морфометрическим показателям вен грудной и тазовой конечностей входило только две переменных – «Диаметр правой локтевой вены» и «Диаметр плюсневой вены левой тазовой конечности». Процент общей дискриминации был несколько ниже, чем при анализе других групп показателей и составил 97,37%. Значение лямбды Уилкса было 0,03, что свидетельствует о значимом различии дискриминантной функции в исследуемых группах.

Таблица 39 – Переменные в модели дискриминантного анализа, проведенного по морфометрическим показателям воротной и эпидуральной вен, и статистика лямбда Уилкса (λ)

N=38 (кол-во перп) Переменные в модели	Discriminant Function Analysis Summary Wilks' Lambda: 0,0000006 approx. F (72,65)=33,377 p < 0,0000					
	Wilks' Лямбда	Частная Лямбда	F-remove (4,16)	p-value	Toler.	1-Toler. (R-Sqr.)
Диаметр желудочно-селезеночной вены	0,00	0,38	6,57	0,00	0,01	0,99
Толщина эпидуральной вены в крестцовом отделе позвоночника	0,00	0,19	16,93	0,00	0,05	0,95
Ширина эпидуральной вены в крестцовом отделе позвоночника	0,00	0,34	7,69	0,00	0,03	0,97
Ширина эпидуральной вены в грудном отделе позвоночника	0,00	0,14	25,21	0,00	0,03	0,97
Длина эпидуральной вены	0,00	0,20	16,36	0,00	0,03	0,97
Толщина эпидуральной вены в поясничном отделе позвоночника	0,00	0,33	7,97	0,00	0,05	0,95
Ширина эпидуральной вены в поясничном отделе позвоночника	0,00	0,45	4,93	0,01	0,13	0,87
Диаметр краниальной брыжеечной вены	0,00	0,46	4,69	0,01	0,03	0,97
Длина левого ствола воротной вены	0,00	0,37	6,85	0,00	0,06	0,94
Диаметр левого ствола воротной вены	0,00	0,40	6,02	0,00	0,01	0,99
Диаметр правого ствола воротной вены	0,00	0,55	3,23	0,04	0,00	1,00

В итоговую модель дискриминации, проведенной по 28 показателям, вошли 10 переменных (таблица 40, рисунок 125). Общий процент дискриминации 100%. Переменная «Длина эпидуральной вены» вносит самый большой вклад в дискриминацию групп, второй переменной по значению была «Ширина эпидуральной вены в грудном отделе позвоночника», третьей – «Толщина эпидуральной вены в крестцовом отделе позвоночника» и т.д. Важно отметить, что из 10 переменных в модели, 6 переменных являлись морфометрическими показателями эпидуральной вены. Важное значение в разделение групп также вносили средняя оболочка общей каудальной поллой вены, ширина правой части печеночного синуса и диаметр желудочно-селезеночной вены. Меньшей по величине вклада в разделение групп была переменная «Диаметр правой подмышечной вены».

Таблица 40 – Переменные в итоговой модели дискриминантного анализа и статистика лямбда Уилкса (λ)

N=38 (кол-во нерп) Переменные в модели	Discriminant Function Analysis Summary Wilks' Lambda: 0,0000023 approx. F (40,92)=68,975 p < 0,0000					
	Wilks' Лямбда	Частная Лямбда	F-remove (4,24)	p-value	Toler.	1-Toler. (R-Sqr.)
Толщина медики общей каудальной полой вены	0,00	0,38	9,84	0,00	0,73	0,27
Диаметр желудочно-селезеночной вены	0,00	0,24	19,42	0,00	0,42	0,58
Длина эпидуральной вены	0,00	0,11	46,98	0,00	0,04	0,96
Ширина эпидуральной вены в грудном отделе позвоночника	0,00	0,16	31,89	0,00	0,07	0,93
Толщина эпидуральной вены в поясничном отделе позвоночника	0,00	0,52	5,65	0,00	0,60	0,40
Ширина эпидуральной вены в поясничном отделе позвоночника	0,00	0,52	5,47	0,00	0,33	0,67
Толщина эпидуральной вены в крестцовом отделе позвоночника	0,00	0,19	25,28	0,00	0,04	0,96
Ширина эпидуральной вены в крестцовом отделе позвоночника	0,00	0,30	14,01	0,00	0,07	0,93
Ширина правой части печеночного синуса	0,00	0,37	10,43	0,00	0,08	0,92
Диаметр правой подмышечной вены	0,00	0,59	4,25	0,01	0,51	0,49

Квадрат расстояния между центроидами групп был минимальным между группами новорожденных нерп и бельков, что свидетельствует о том, что данные группы отличались между собой меньше всех (таблица 41). Самое большое расстояние Махаланобиса отмечалось между новорожденными и половозрелыми нерпами, что свидетельствует о наиболее выраженных отличиях указанных групп.

Таблица 41 – Квадрат расстояний между центроидами групп (D^2 – расстояние Махаланобиса)

Группы	Квадрат расстояний Mahalanobis				
	Новорожденные	Бельки	Сеголетки	Неполовозрелые	Половозрелые
Новорожденные	0,00	179,03	801,33	1718,91	1823,56
Бельки	179,03	0,00	306,35	864,95	1269,36
Сеголетки	801,33	306,35	0,00	235,57	566,67
Неполовозрелые	1718,91	864,95	235,57	0,00	658,43
Половозрелые	1823,56	1269,36	566,67	658,43	0,00

Формулы функций классификации для каждой возрастной группы имели следующий вид:

$$K_{\text{новорожденные}} = 2,96 * h_{\text{м.кпв}} + 7,19 * d_{\text{ж.с.в.}} - 20,94 * b_{\text{г.э.в.}} + 51,45 * h_{\text{к.э.в.}} + 0,65 * b_{\text{п.п.с.}} + 1,93 * b_{\text{п.э.в.}} - 3,67 * l_{\text{э.в.}} + 33,22 * h_{\text{п.э.в.}} + 18,98 * b_{\text{к.э.в.}} + 2,86 * d_{\text{п.п.в.}} - 112,25$$

;

$$K_{\text{бельки}} = 0,67 * h_{\text{м.кпв}} + 18,21 * d_{\text{ж.с.в.}} + 14,59 * b_{\text{г.э.в.}} - 21,70 * h_{\text{к.э.в.}} + 1,06 * b_{\text{п.п.с.}} - 6,55 * b_{\text{п.э.в.}} + 8,45 * l_{\text{э.в.}} - 16,68 * h_{\text{п.э.в.}} - 11,45 * b_{\text{к.э.в.}} + 6,25 * d_{\text{п.п.в.}} - 174,63$$

;

$$K_{\text{сеголетки}} = -1,35 * h_{\text{м.кпв}} + 40,91 * d_{\text{ж.с.в.}} + 37,08 * b_{\text{г.э.в.}} - 59,22 * h_{\text{к.э.в.}} + 2,72 * b_{\text{п.п.с.}} - 17,46 * b_{\text{п.э.в.}} + 13,52 * l_{\text{э.в.}} - 17,17 * h_{\text{п.э.в.}} - 23,40 * b_{\text{к.э.в.}} + 9,05 * d_{\text{п.п.в.}} - 555,86$$

;

$$K_{\text{неповозрелые}} = -2,12 * h_{\text{м.кпв}} + 49,32 * d_{\text{ж.с.в.}} + 75,84 * b_{\text{г.э.в.}} - 155,91 * h_{\text{к.э.в.}} + 3,33 * b_{\text{п.п.с.}} - 24,48 * b_{\text{п.э.в.}} + 25,22 * l_{\text{э.в.}} - 63,51 * h_{\text{п.э.в.}} - 49,82 * b_{\text{к.э.в.}} + 13,82 * d_{\text{п.п.в.}} - 1026,58$$

;

$$K_{\text{половозрелые}} = 5,06 * h_{\text{м.кпв}} + 54,20 * d_{\text{ж.с.в.}} + 18,46 * b_{\text{г.э.в.}} + 32,19 * h_{\text{к.э.в.}} + 3,78 * b_{\text{п.п.с.}} - 20,70 * b_{\text{п.э.в.}} + 10,45 * l_{\text{э.в.}} + 27,97 * h_{\text{п.э.в.}} - 18,01 * b_{\text{к.э.в.}} + 19,09 * d_{\text{п.п.в.}} - 1351,12$$

,

где К – коэффициент канонической дискриминантной функции для каждой возрастной группы; $h_{\text{м.кпв}}$ – толщина меди общей каудальной полой вены; $d_{\text{ж.с.в.}}$ – диаметр желудочно-селезеночной вены; $b_{\text{г.э.в.}}$ – ширина эпидуральной вены в грудном отделе позвоночника; $h_{\text{к.э.в.}}$ – толщина эпидуральной вены в крестцовом отделе позвоночника; $b_{\text{п.п.с.}}$ – ширина правой части печеночного синуса; $b_{\text{п.э.в.}}$ – ширина эпидуральной вены в поясничном отделе позвоночника; $l_{\text{э.в.}}$ – длина эпидуральной вены; $h_{\text{п.э.в.}}$ – толщина эпидуральной вены в поясничном отделе позвоночника; $b_{\text{к.э.в.}}$ – ширина эпидуральной вены в крестцовом отделе позвоночника; $d_{\text{п.п.в.}}$ – диаметр правой подмышечной вены.

Данные уравнения также как и уравнения по артериальной системе могут быть использованы для определения возраста конкретных особей.

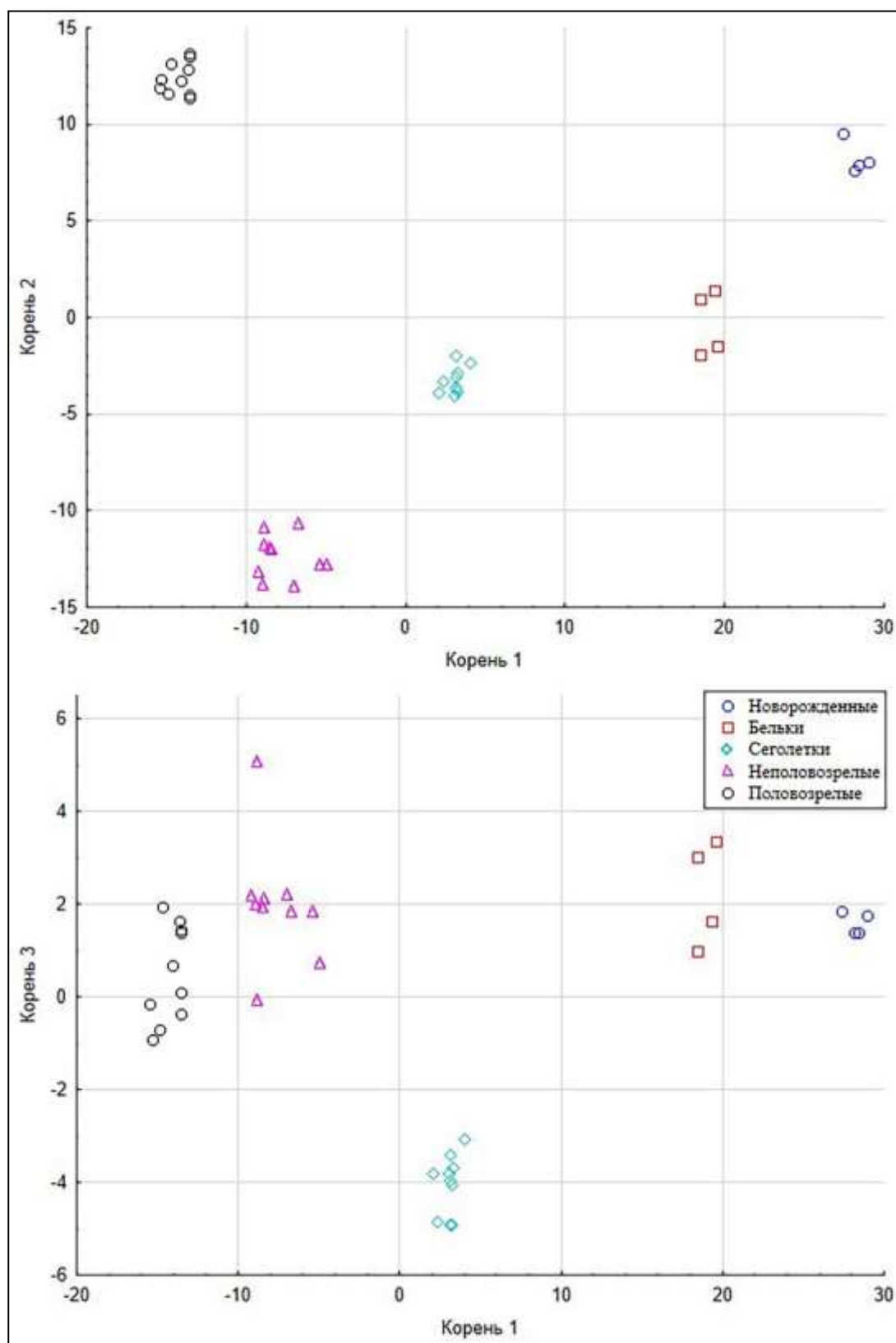


Рисунок 125 – Диаграмма распределения животных по показателям (корням) дискриминантных функций на основе показателей артериального русла возрастных групп байкальской нерпы

В данном разделе изложены результаты научных исследований, опубликованные в научных статьях И.В. Аникиенко (2021, 2025а, 2025б, 2025в, 2025д, 2025е, 2026а, 2026в); И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская (2026); И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская, В.Н. Тарасевич (2021); И.В. Аникиенко, В.Н. Тарасевич, Н.И. Рядинская (2023); Н.И. Рядинская, И.В. Аникиенко, О.П. Ильина (2024); И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская, О.П. Ильина, А.А. Молькова (2019); И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская, Е.А. Петров, О.П. Ильина (2024); N. Ryadinskaya, I. Meltsov, M. Tabakova, I. Anikienko et al. (2020); Н.И. Рядинская, И.В. Аникиенко, Д.Р. Иконникова и др. (2020); Н.И. Рядинская, И.В. Аникиенко, О.П. Ильина и др. (2024); Н.И. Рядинская, Е.А. Петров, И.В. Аникиенко и др. (2025), которые содержат уточненные, расширенные и новые сведения.

2.3 УЛЬТРАЗВУКОВОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ КРОВЕНОСНОГО РУСЛА БАЙКАЛЬСКОЙ НЕРПЫ

Исследование сосудов проводили у особей байкальской нерпы трех возрастных групп: сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп. Ультрасонографию сосудов у нерп проводили при положении животного на спине, за некоторым исключением: исследование яремных вен и каудального коллектора проводили также в боковом положении, а эпидуральной вены – при положении на животе. При необходимости, если нерпа была беспокойна, использовали станок для фиксации животного (рисунок 126).



Рисунок 126 – Подготовка к проведению сонографии сосудов у 12-летней самки байкальской нерпы

При проведении сонографии у байкальской нерпы шерсть не сбривали, поскольку она короткая и плотно прилегает к коже животного, кроме того,

при ее смачивании водой и нанесении на нее контактного геля она не влияла на качество визуализации при проведении исследования.

Для ультразвукографии сосудов использовали датчики с высокой проникающей способностью с частотами 1,7-4,0 МГц, 4,5-7,5 МГц, размещая их на поверхности тела нерп под углом от 35° до 90°. Необходимость использования данных датчиков связана с тем, что сосуды плохо визуализируются, поскольку у байкальской нерпы хорошо развита подкожная жировая клетчатка, а внутренний жир напротив плохо и обнаруживается только при гистологическом исследовании, что снижает контрастность при сонографии.

Исследовались магистральные сосуды байкальской нерпы, главным образом венозные, а также крупные артериальные сосуды. Точки, где локализуются основные венозные сосуды, из которых по данным литературы возможно взятие крови у тюленей, отмечали на теле нерп водным акриловым маркером, безопасным для кожи животного. В указанных точках также измерялось расстояние от просвета сосудов до кожи.

Яремные вены визуализировались в точке, расположенной на воображаемой линии, проведенной от угла рта животного в каудальном направлении на расстоянии 6 – 13 см (рисунок 127).

Стенки вен идентифицировались в виде эхогенных линий. Сами вены выявлялись как в продольном, так и поперечном сечении (это связано с их извитостью и формированием анастомозов между собой) в виде анэхогенных структур. Измеренное расстояние от вен до датчика у сеголеток составило от 2,2 до 3,0 см, у неполовозрелых от 2,5 до 3,6 см и у половозрелых нерп – от 3,5 до 4,0 см.

Также яремные вены возможно исследовать, помещая датчик на вентральную поверхность шеи, ближе к ее середине, на расстоянии 4-5 см от линии, проведенной между углами нижних челюстей (рисунок 128).

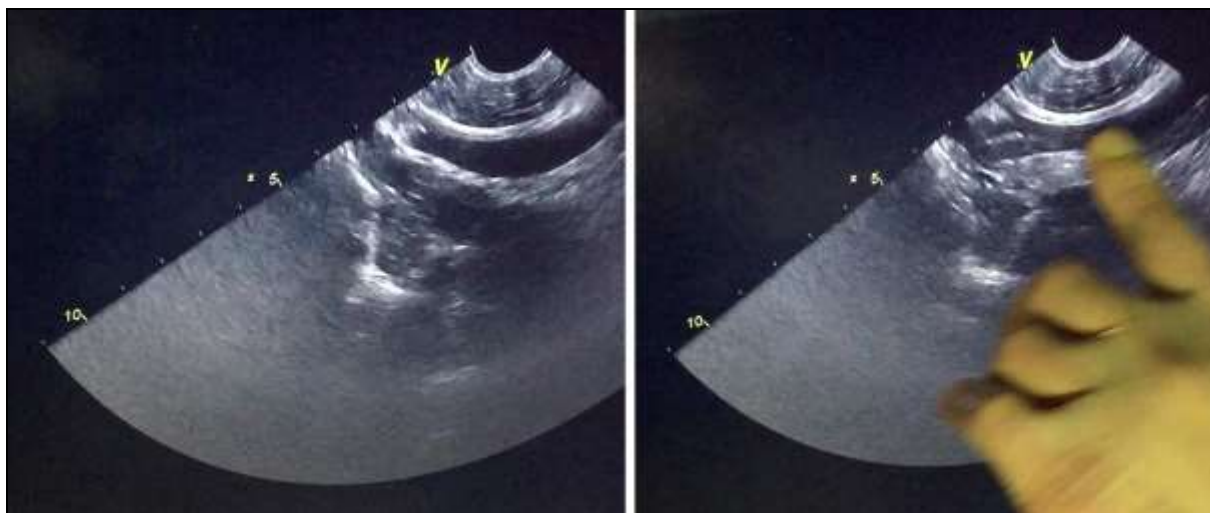


Рисунок 127 – Сонография яремных вен у 4-летнего самца байкальской нерпы

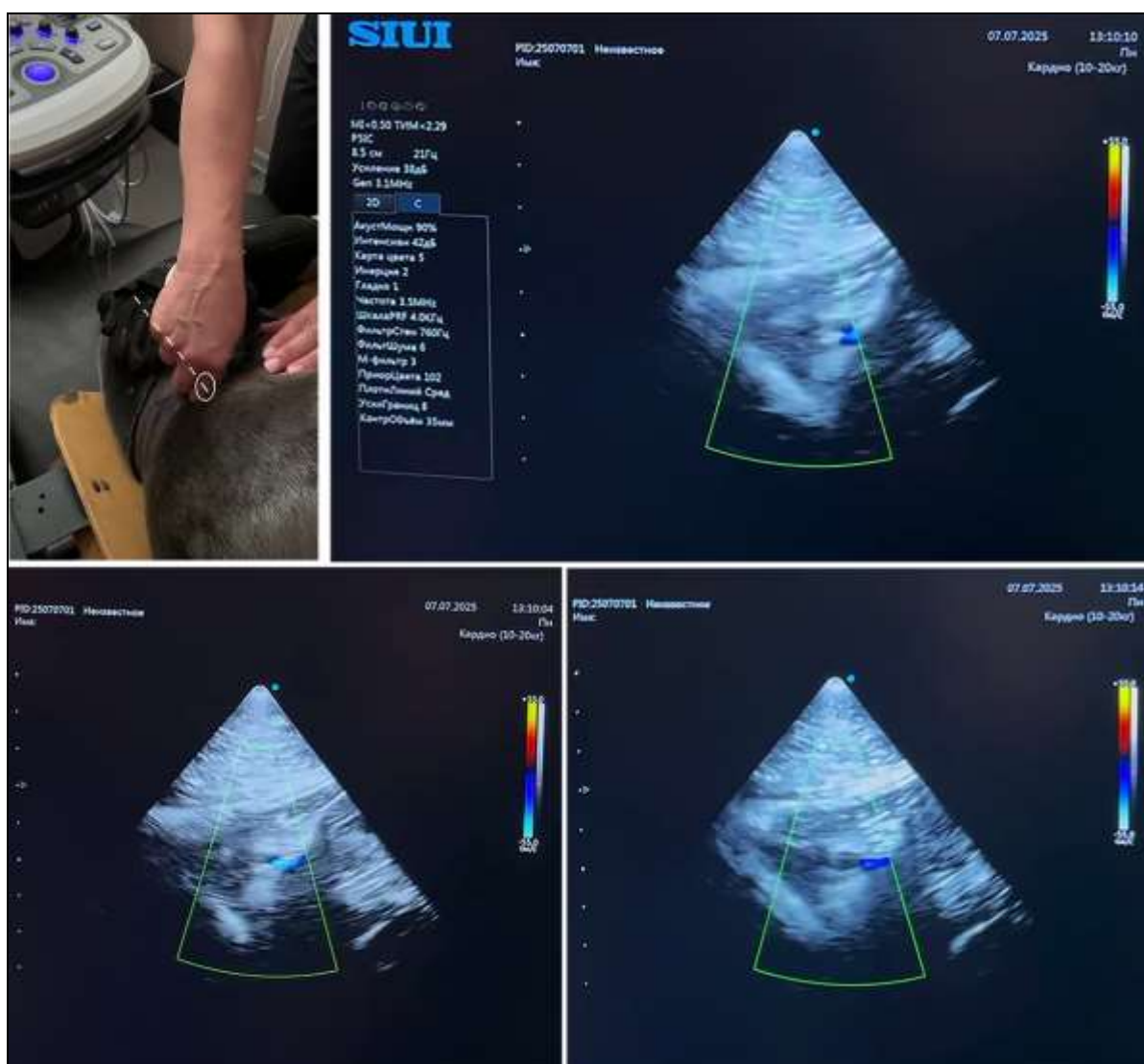


Рисунок 128 – Ультрасонограммы яремных вен самки байкальской нерпы в возрасте 12 лет. Точка, в которой проводилось исследование обозначена кругом

Вены видны в виде трубчатых анэхогенных структур с эхогенными границами. Ультразвуковое исследование позволяет обнаружить анастомозы между яремными венами. Вторая точка исследования располагалась вентрально на 1-2 пальца от линии проведенной параллельно основанию грудных ласт на 8-12 см краниальнее последних (рисунок 129).



Рисунок 129– Вторая и третья точки ультразвукового исследования (линии) у самки байкальской нерпы в возрасте 12 лет

В данной точке визуализировались венозные сосуды в виде трубчатых анэхогенных структур разного диаметра с эхогенными границами (рисунок 130). Также на рисунке видно, что между отдельными венозными сосудами имеются анастомозы.

Топографически данной точке ультразвукового исследования соответствует место вливания вен дорсального венозного коллектора во внутреннюю яремную вену и анастомозирования последней с наружной

яремной веной. Расстояние до датчика, соответствующее толщине подкожной жировой клетчатки и кожи, у сеголеток составляло в среднем $3,73 \pm 0,11$ см, у неполовозрелых нерп – $4,58 \pm 0,13$ см, а у половозрелых нерп – $4,99 \pm 0,06$ см.

Исследование вен вентролатерального венозного коллектора байкальской нерпы осуществлялось в третьей точке, располагающейся на расстоянии два пальца от вентральной поверхности основания ласт (рисунок 131). Вены вентролатерального коллектора располагаются на глубине от 3,7 до 4,9 см у сеголеток, от 4,4 до 5,8 см у неполовозрелых и от 4,9 до 6,9 см у половозрелых животных от поверхности тела. Стенки вентролатерального коллектора визуализируются в виде округлых или трубчатых анэхогенных образований с неправильными границами в виде эхогенных линий. Диаметры вен вентролатерального коллектора, измеренные при помощи ультразвукового исследования, были достаточно крупными и достигали максимальных значений у половозрелых животных – 10-12 мм.

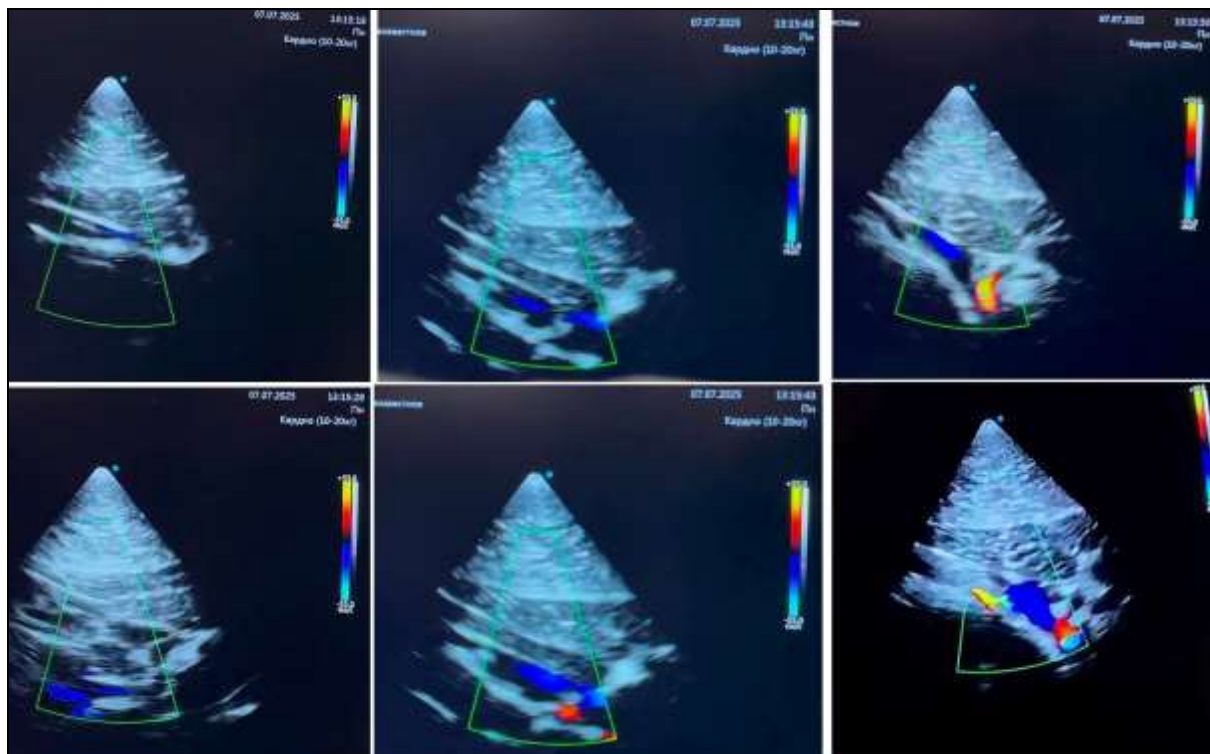


Рисунок 130 – Ультрасонограмма яремных вен и вен дорсального коллектора во второй точке исследования 12-летней самки байкальской нерпы

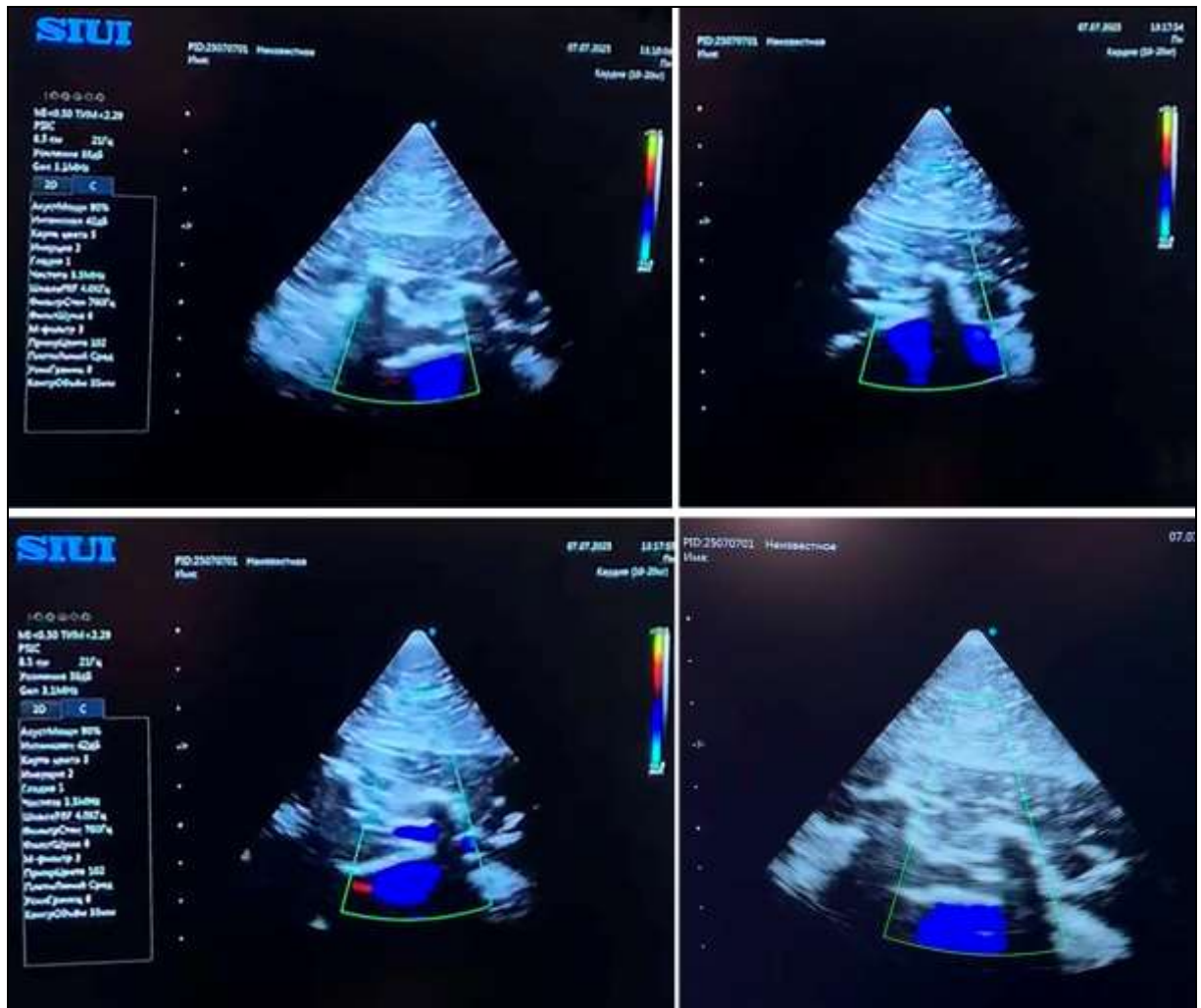


Рисунок 131 – Ультрасонограмма венролатерального венозного коллектора 12-летней самки байкальской нерпы

Вены венролатерального коллектора также визуализировались в подмышечной области в основании грудной лапы (рисунок 132).

Следует отметить, что диаметр визуализируемых вен венролатерального коллектора в подмышечной области был значительно меньше, чем в предыдущей точке исследования (рисунок 133). Максимальное расстояние от просвета вен до датчика было у половозрелых нерп и достигало 3,1 см. Скорость кровотока в исследуемых венах данного участка составляла 6,53 см/с. В основном вены идентифицировались в поперечном сечении, имели стенки с четко очерченными эхогенными границами.



Рисунок 132 – Четвертая точка ультразвукографии, показана на поверхности тела самки байкальской нерпы в возрасте 10 лет

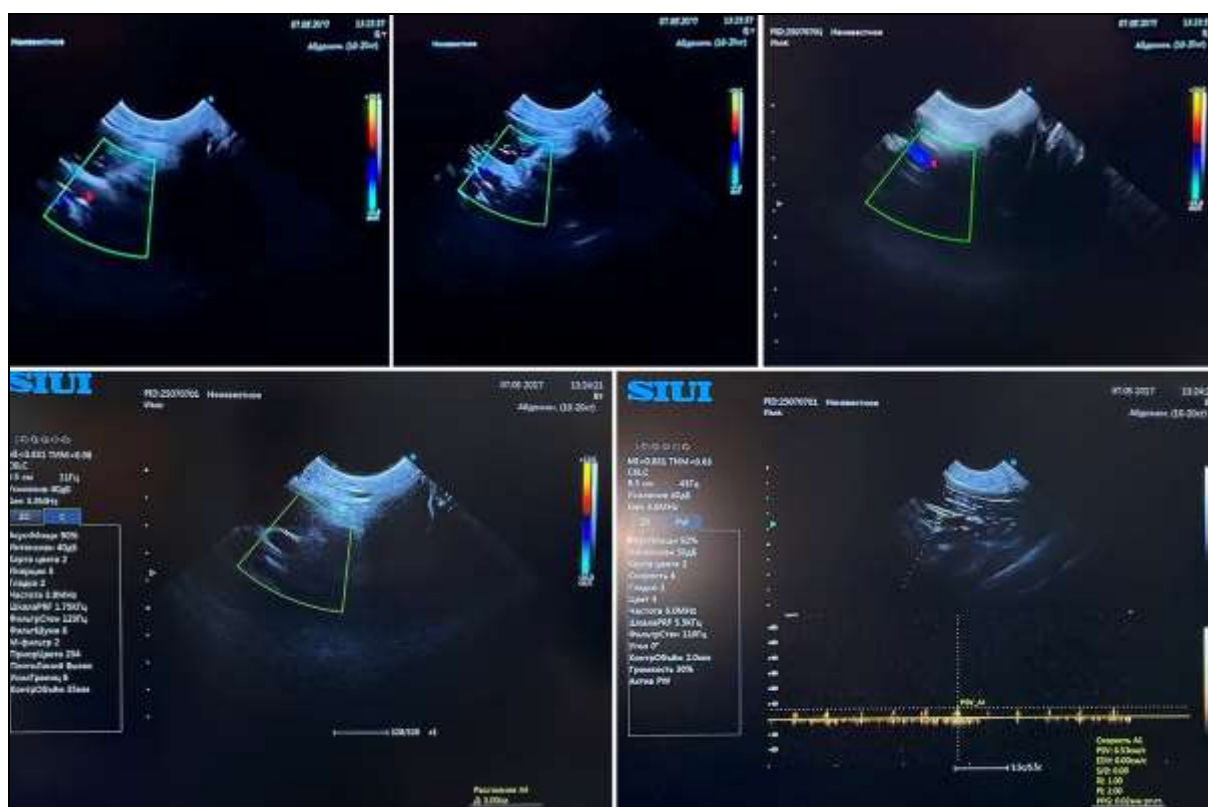


Рисунок 133 – Ультразвуковое исследование вен вентролатерального коллектора в подмышечной области 10-летней самки байкальской нерпы

На плантарной поверхности голени тазовой лапы в ее медиальной части хорошо визуализировались глубокая вена сафена и артерия сафена (рисунок 134, точка 5 исследования).

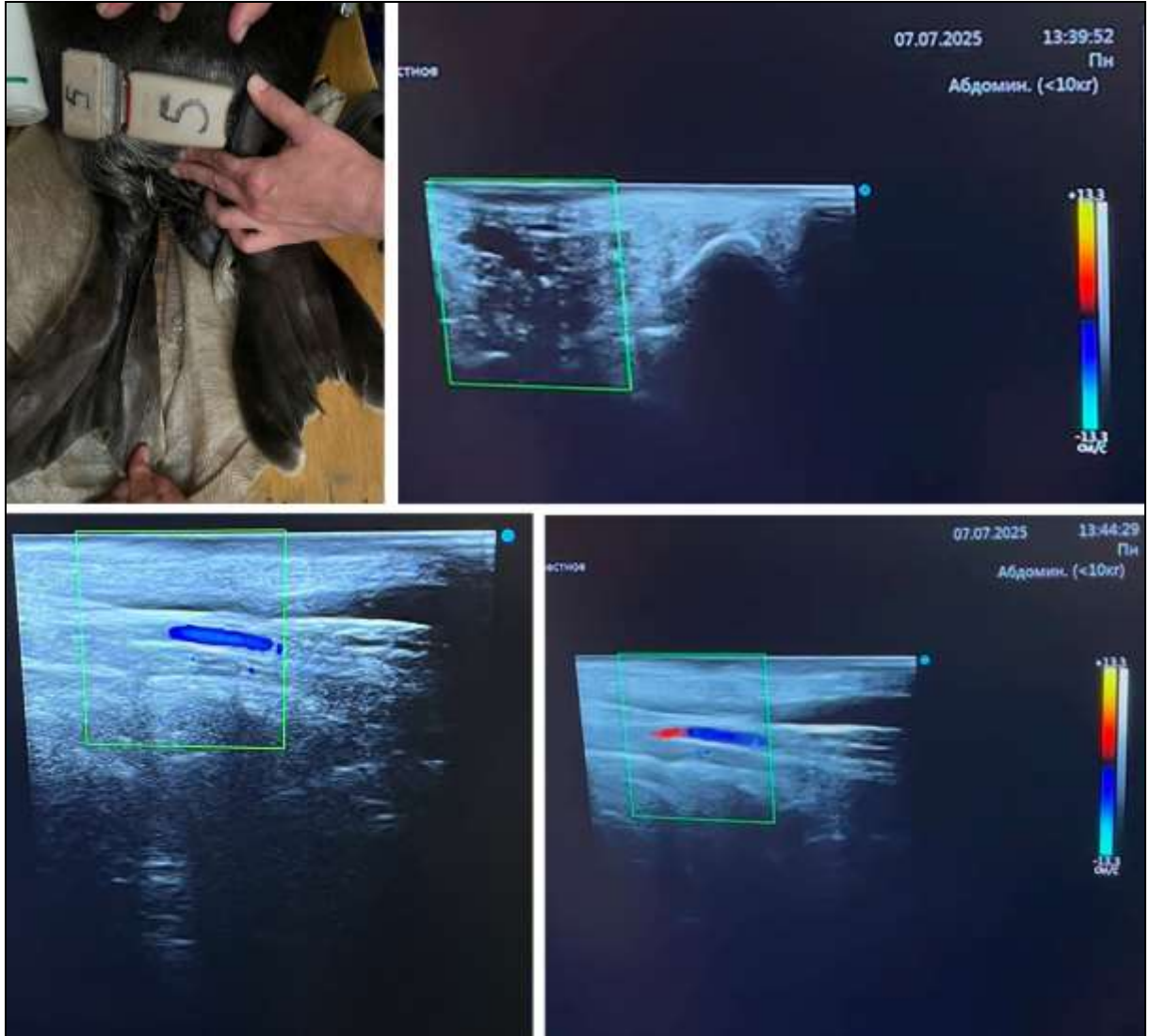


Рисунок 134— Ультрасонограмма вены сафена и артерии сафена у 12-летней самки байкальской нерпы

И артерия сафена и глубокая вена сафена располагаются близко к коже. Максимальное расстояние от просвета сосудов до датчика наблюдаемое у половозрелых животных составило всего 0,42 см. При этом диаметр вены сафена был достаточно большим и достигал в данной возрастной группе 1,1 см, измеренная скорость кровотока в данном сосуде имела значение 6,7 см/с. У неполовозрелых животных максимальное расстояние до датчика было еще

меньше 0,38 см, а у сеголеток – 0,35 см. Вена сафена и артерия сафена визуализировались в виде трубчатых анэхогенных структур с ровными эхогенными стенками.

Поверхностная вена сафена визуализировалась в основании хвоста на расстоянии 0,19-0,31 см от хвостовых позвонков. Большой диаметр при ультрасонографии имела также вена, располагающаяся на уровне 2-3 крестцовых позвонков латерально от них и залегающая на глубине 2,58 см (у половозрелых животных). Данная вена образуется при слиянии поверхностной вены сафена и глубокой вены сафена.

Пальцевые вены и плантарные плюсневые сосуды (точка 6 исследования), собирающие кровь от пальцев и перепонки тазовых лап, также хорошо визуализируются при исследовании и выглядят также как и глубокая вена сафена. При этом расстояние от просвета сосудов до датчика было самым минимальным среди вышеописанных точек исследования и у половозрелых животных составляло всего 0,22 см. Диаметр плантарных плюсневых вен изменился достаточно мало и составлял 0,98 см у половозрелых животных, а пальцевых – 0,46 см.

Вены поясничного коллектора, собирающие кровь с мышц брюшных стенок, хорошо визуализируются при положении нерпы на боку на уровне подвздошных костей таза (рисунок 135).

Сосуды поясничного коллектора визуализировались в данном участке в продольном и поперечных разрезах, просвет вен был анэхогенным (рисунок 136). Диаметр вен, измеренных при ультразвуковом исследовании, имел максимальное значение у половозрелых животных и в среднем составлял 1,1 см. Расстояние от поверхности тела до просвета вен имело максимальное значение у половозрелых животных – 6,79 см.



Рисунок 135 – Седьмая точка для ультрасонографии вен поясничного венозного коллектора байкальской нерпы (самка, 12 лет)

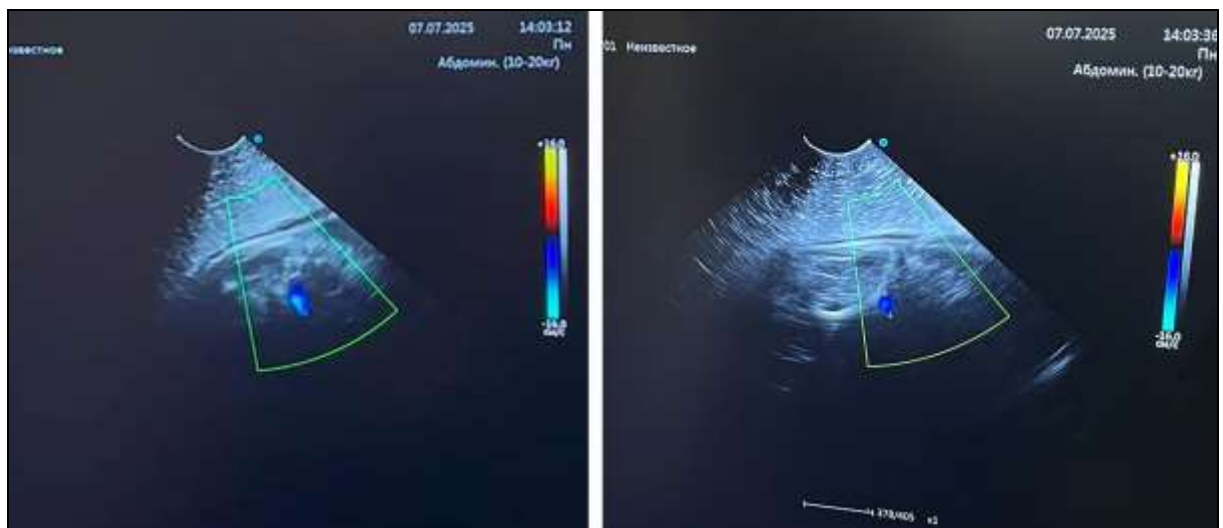


Рисунок 136 – Ультрасонография поясничного (каудального) венозного коллектора 12-летней самки байкальской нерпы

Эпидуральную вену исследовали в разных отделах позвоночного столба байкальской нерпы (рисунок 137), датчик перемещали под углом латерально от остистых позвонков. При сонографии хорошо визуализировались тела и отростки позвонков, связки, также при размещении датчика под углом к телу позвонков визуализировались межпозвоночные артерии. Эпидуральная вена не визуализировалась. Расстояние от датчика до позвонков в поясничном отделе позвоночника у половозрелых нерп в

среднем составляло 6,79 см, в крестцовом отделе его максимальное значение было 5,97 см.

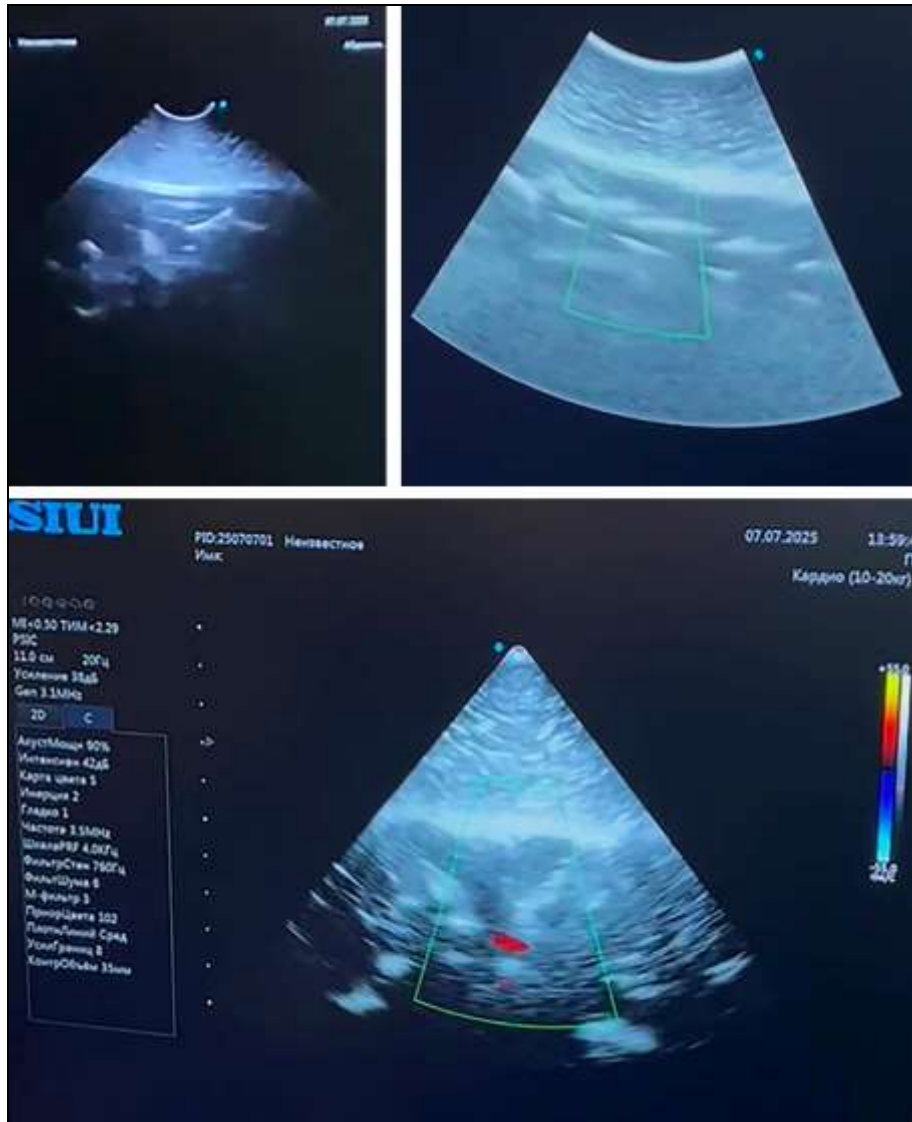


Рисунок 137 – Ультрасонография сосудов позвоночного столба байкальской нерпы (самка, 12 лет)

Аорта хорошо визуализируется у байкальской нерпы при сонографии (рисунок 138) в левой подвздошной области и через брюшную стенку в поперечном разрезе, полость аорты анэхогенная, стенки эхогенные толстые, частично аорта закрывается тенью ребер. При сонографии у нерп частота сердечных сокращений снижалась до 45-60 уд/мин (при свободном плавании в норме у нерпы 120 уд/мин), при данных условиях максимальный диаметр

луковицы аорты у исследованных половозрелых животных составлял от 3,62 до 4,53 см.

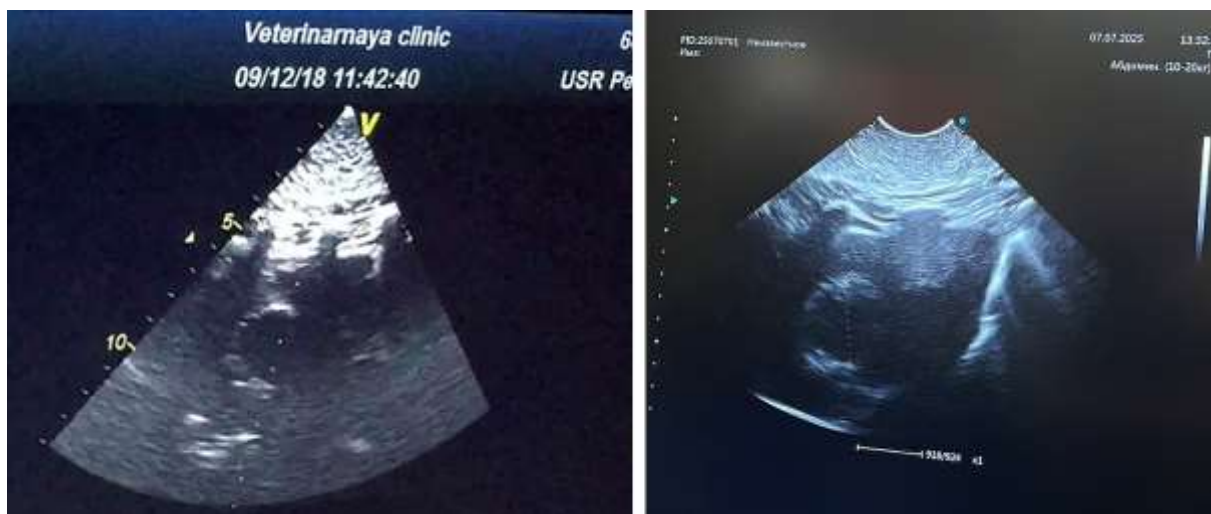


Рисунок 138 – Сонография аорты у 4-летнего самца (слева) и 12-летней самки байкальской нерпы (справа)

Стенки каудальной полой вены визуализируются при исследовании средних долей печени и имеют выраженную эхогенность (рисунок 139).

Печеночный синус, собирающий кровь от печеночных вен, имеет ровные эхогенные стенки. Сонография позволяет измерить размер синуса в поперечном разрезе. Так на рисунке (В) поперечный срез визуализируемой части печеночного синуса у половозрелой нерпы имел длину 9,63 см и ширину 2,35 см. В воротах печени идентифицировалась воротная вена как трубчатая анэхогенная структура с четкими эхогенными границами. При доплеровском картировании воротная вена имеет красный цвет, что связано с тем, что кровь в воротной вене движется от датчика (рисунок 139).

При исследовании сосудов и размещении датчика в области гипогастрия определяются правая и левая каудальные полые вены, имеющие ровные контуры и обладающие анэхогенностью (рисунок 140) соответственно их анатомической структуре.

В таблице мы привели данные о расстоянии стенки исследуемых сосудов до датчика при ультразвуковом исследовании (таблица 42).

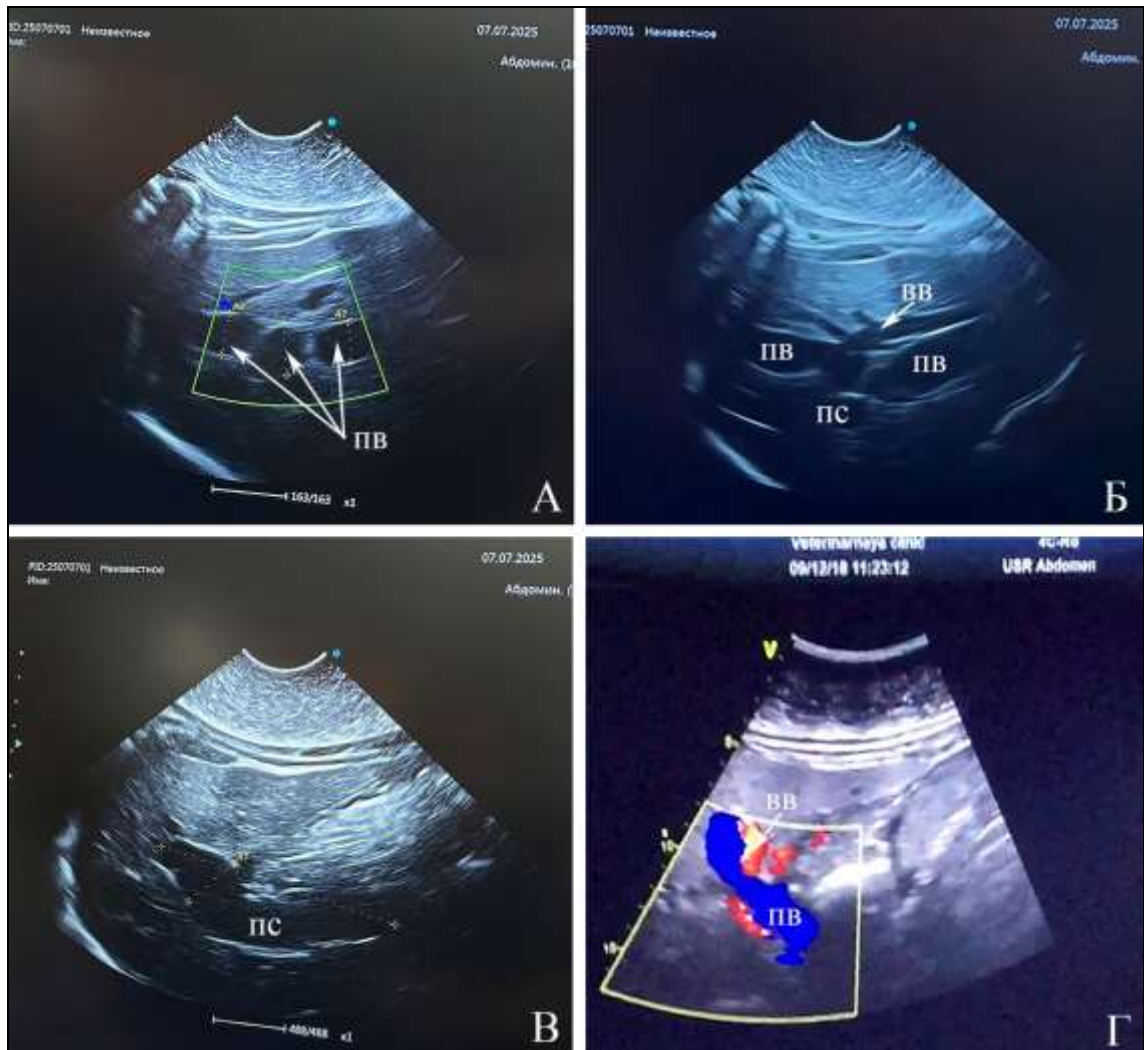


Рисунок 139 – Ультрасонограмма печеночных вен, печеночного синуса и воротной вены у байкальской нерпы. А, Б, В – вены 12-летней самки; Г – вены 4-летнего самца: ПВ – печеночные вены; вв – воротная вена печени; пс – печеночный синус



Рисунок 140 – Ультрасонограмма правой и левой каудальных полых вен у байкальской нерпы (самка, 12 лет)

Таблица 42 – Расстояние от поверхности кожи (датчика) до исследуемых сосудов при ультрасонографии (медиана, квартили)

Исследуемые сосуды	Расстояние до поверхности кожи, см		
	Сеголетки	Неполовозрелые	Половозрелые
Яремные вены	2,72 (2,69-2,74)	3,24 (3,18-3,32) *	3,62 (3,50-3,71) * ⁿ
Яремные вены и вены дорсального коллектора	3,73 (3,60-3,81)	4,68 (4,42-4,69) *	4,90 (4,82-5,18) * ⁿ
Вены вентролатерального коллектора	4,44 (4,40-4,62)	5,22 (5,11-5,33) *	6,36 (6,29-6,44) * ⁿ
Корни вен вентролатерального коллектора	2,12 (2,07-2,16)	2,74 (2,67-2,78) *	2,93 (2,90-3,01) * ⁿ
Глубокая вена сафена и артерия сафена	0,35 (0,34-0,35)	0,37 (0,37-0,38) *	0,42 (0,41-0,43) * ⁿ
Пальцевые и плантарные плюсневые вены	0,19 (0,18-0,19)	0,20 (0,19-0,21)	0,22 (0,22-0,23) * ⁿ
Поверхностная вена сафена в месте слияния с глубокой веной сафена	1,94 (1,92-2,10)	2,30 (2,28-2,30) *	2,61 (2,56-2,63) * ⁿ
Вены поясничного коллектора	5,87 (5,82-6,01)	6,32 (6,29-6,40) *	6,89 (6,60-6,93) * ⁿ

Примечание: * – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у сеголеток; ⁿ – $p < 0,05$ достоверность различий по сравнению с показателями у неполовозрелых нерп

Как видно из данных таблицы 42 наиболее близко к коже расположены глубокая вена сафена, плантарные плюсневые и пальцевые вены тазовых лап. Кроме того, данные ультрасонографии указывают на то, что диаметр указанных сосудов достаточен для того, чтобы рассматривать их в качестве сосудистого доступа для венепункции, катетеризации и других лечебных манипуляций.

Также близко к коже в исследуемых точках располагаются и артерии, поэтому в случае необходимости исследования артериальной крови можно использовать артерию сафена и плантарные артерии тазовой конечности.

Еще один сосудистый доступ, позволяющий проводить лечебные манипуляции без наркоза и ультразвукового контроля, это вена, образующаяся при слиянии поверхностной вены сафена и глубокой вены сафена на дорсальной поверхности тела нерпы на уровне второго хвостового позвонка. Данный сосуд следует справа и слева вдоль позвоночника от

второго хвостового до второго крестцового позвонков и может быть использован для лечебных манипуляций.

Сосуды грудных конечностей менее предпочтительны для использования в качестве сосудистого доступа в связи с их большей подвижностью и возможностью прокола стенки сосудов.

Яремные вены, вены дорсального, вентролатерального, поясничного коллекторов и поверхностную вену сафена также возможно использовать при лечении и диагностики байкальских нерп под контролем аппарата ультразвукового исследования, в том случае, если невозможен доступ к сосудам задних конечностей (ласт).

Взятие крови у морского котика, обыкновенного тюленя и некоторых видов ушастых тюленей возможно из межпозвоночных вен и эпидурального венозного синуса (Clark P., 2004; López A.S., 2013; Sobrado A., 2011). В то же время Clark P. (2004) указывает на то, что данные манипуляции должны проводиться под наркозом, а López A.S. (2013) – на риски, связанные с тем, что отбор крови из эпидуральной вены проводится вслепую и может сопровождаться повреждением спинного мозга. Эпидуральную вену байкальской нерпы мы не рекомендуем рассматривать в качестве сосудистого доступа по ряду причин: для ее прокола требуется наркоз нерп; прокол вследствие отсутствия визуализации возможен только вслепую; эпидуральная вена имеет тонкую стенку и граничит со спинным мозгом, в связи с чем прокол ее стенки может привести к формированию внутрипозвоночных гематом и повреждению спинного мозга.

На основании ультразвукового исследования и практических манипуляций при диспансеризации нерп в нерпинарии ООО «Аквариум байкальской нерпы» была разработана следующая методика взятия крови.

Методика взятия крови у байкальской нерпы.

При необходимости осуществляется фиксация нерпы в станке. Необходимо подождать 5-10 мин чтобы нерпа успокоилась (при стрессе у животного развивается периферическая вазоконстрикция). Необходимо

сбривать шерсть на тазовых лапах нет, в случае если кровь будет отбираться из яремных вен, вен коллекторов необходимо сбрить шерсть. Место прокола обрабатывается спиртовыми салфетками. Отбор крови осуществляется в вакуумные пробирки (вакутейнеры) с двусторонними иглами или при помощи катетера «бабочки». При взятии крови из пальцевых вен или плантарных плюсневых вен, лапы снизу подсвечивают для лучшей визуализации, остальные вены пальпируем или визуализируем при помощи аппарата ультразвукового исследования.

При пункции иглу держим вверх срезом под углом 10-15°. При взятии крови из пальцевых и плантарных плюсневых вен рекомендуется после введения иглы нажать двумя пальцами на кожно-жировую складку между основанием хвоста и голенью, препятствуя таким образом оттоку крови из вен конечности в тазовый коллектор, а впоследствии в эпидуральную вену или поясничный коллектор. Глубокая вена сафена следует по латеральной поверхности хвостовых позвонков, начиная с 2 позвонка ее диаметр значительно увеличивается, поскольку в нее вливается поверхностная вена сафена. Данную вену мы также рекомендуем для взятия крови. Нащупав хвостовые (с 2 позвонка) или последние крестцовые позвонки, с латеральной стороны от них (справа или слева) вводим иглу.

После взятия необходимого количества крови зажать место пункции спиртовой салфеткой и вытащить иглу. Давление на место инъекции осуществляем в течение двух-трех минут. Место инъекции обрабатываем антисептиком в спрее.

В данном разделе изложены результаты научных исследований, опубликованные в научной статье и научно-методических рекомендациях И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская (2025в, 2025д), которые содержат уточненные, расширенные и новые сведения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе проведенных исследований нами была достигнута поставленная цель и выявлены видовые анатомические особенности в ангиоархитектонике, строении артериальных и венозных магистралей, артерий и вен головы, а также сосудов конечностей у байкальской нерпы.

Основываясь на проведенных исследованиях, нами были сделаны следующие выводы:

1. Аорта байкальской нерпы имеет два выраженных расширения непосредственно в месте выхода из сердца – синус аорты и в области дуги до отхождения плечеголовной артерии – ампулообразное расширение или «луковица» аорты. Диаметр синуса аорты увеличивался в 1,59 раза у бельков, в 1,89 раза у сеголеток, в 2,03 раза у неполовозрелых и 3,01 раза у половозрелых нерп в сравнении с новорожденными. Диаметр «луковицы» аорты также увеличивался с возрастом, и максимальное его значение было отмечено у половозрелых нерп – $43,25 \pm 2,02$ мм. Сильные положительные связи между возрастом, массой и ампулообразным расширением аорты у сеголеток, неполовозрелых и половозрелых байкальских нерп, совершающих частые погружения, свидетельствуют о том, что луковица аорты выполняет важную роль при нырянии. Минимальный диаметр дуги аорты у новорожденных отмечался в участке после отхождения левой сонной артерии, у неполовозрелых животных – перед отхождением левой подключичной артерии, а у бельков, сеголеток и половозрелых нерп – после отхождения левой подключичной артерии. Между дугой аорты и легочным стволом имеется аортальная связка, которая у новорожденных проходима и функционирует как Боталов проток.

2. Стенка дуги аорты эластического типа, ее толщина у новорожденных была одинакова до начала грудной аорты, где отмечалось ее уменьшение в 1,43 раза в сравнении с основанием. В остальных возрастных группах, включая бельков, наибольшая толщина стенки отмечалась в основании и луковице аорты, перед отхождением левой сонной артерии она

достоверно снижалась. Выявлено, что в стенке дуги аорты новорожденных и бельков эластические волокна прерывистые, коллагеновые волокна рыхлые, а гладкие мышечные клетки лежат поодиночке, в то время как в остальных возрастных группах они лежат более плотно, формируя пластинчатые единицы. Среднее количество эластических волокон корня и луковицы аорты выше, чем в остальных исследуемых участках аорты. Возрастные изменения стенки дуги аорты отражают адаптацию артериального русла и развитие нырятельных навыков у байкальской нерпы.

3. От дуги аорты левая общая сонная артерия отходит самостоятельно, правая общая сонная артерия отделяется от плечеголовной артерии. Глубоких шейных артерий у байкальской нерпы две пары: первая пара отходит от общих сонных артерий, вторая – от реберно-шейных стволов. Поверхностная шейная артерия отсутствует. Плечешейная артерия достаточно мощная и имеет максимальный диаметр у половозрелых нерп – $4,85 \pm 0,14$ мм, участвует в кровоснабжении не только первого ребра, холки, но и грудной конечности (ласта). Выраженная асимметричность отмечена в диаметре артерий плечеголовного ствола у половозрелых нерп, тогда как у новорожденных диаметр сосудов правой и левой сторон был одинаков (за исключением диаметра подключичных артерий). Стенка плечеголовной, левой сонной и левой подключичной артерий эластического типа, правая подключичная и правая общая сонная артерии – мышечно-эластического типа. Остальные сосуды плечеголовного ствола мышечного типа.

4. От грудной аорты первая пара межреберных артерий отделялась на уровне 4-6 межреберья. Первые межреберья могут кровоснабжаться как первой парой межреберных артерий, так и ветвями глубокой шейной и внутренней грудной артерий. Отмечено увеличение морфометрических показателей межреберных артерий с возрастом, при этом отсутствовали их достоверные различия между правой и левой сторонами. Бронхопищеводная артерия может отходить бифуркационно на пищевод и бронхи от основания левой сонной артерии. А от грудной аорты она имеет четыре варианта

ветвления: при первом варианте – она разветвляется по рассыпному типу на две крупные ветви и несколько мелких артерий; при втором – по магистральному типу, где длинный ствол который по своему ходу отдает два сосуда на пищевод и стенку грудной аорты, а затем на бронхи и сосуды еще три сосуда; при третьем – от бронхопищеводной артерии отходят левая и правая пищеводные артерии, а в области бифуркации трахеи она отделяет по две ветви вправо и влево на трахею и бронхи; при четвертом – бронхопищеводная артерия отделяет в краниальном и каудальном направлении два сосуда, каждый из которых в указанном направлении отделяет по одной ветви на пищевод и на бронхи. Стенка грудной аорты эластического типа.

5. Из париетальных ветвей брюшной аорты отсутствует краниальная брюшная артерия, поясничные артерии отделяются общим стволом и делятся бифуркационно, каудальная диафрагмальная артерия в большинстве случаев отходит у байкальской нерпы самостоятельно, но в 5,41% случаев – от чревной артерии. Первая окружная глубокая подвздошная артерия отделяется от брюшной аорты (у нерпы их две с каждой стороны). Висцеральные артерии имеют множество вариантов ветвления, встречающихся и у наземных хищников. Стенка брюшной аорты мышечно-эластического типа. Средняя крестцовая артерия отделяет три пары крестцовых латеральных артерий, а средняя хвостовая артерия – 7-9 пар мышечных ветвей в ткани хвоста. Наиболее мощная из крестцовых латеральных артерий первая краниальная пара, ее ветви простираются до середины четвертого крестцового позвонка или до первого хвостового у отдельных особей, ее диаметр справа и слева был максимальным у половозрелых нерп – $1,95 \pm 0,04$ мм, $1,94 \pm 0,05$ мм соответственно.

6. Кровоснабжение базальной поверхности головного мозга байкальской нерпы осуществляется ветвями внутренней сонной, позвоночной и затылочной артерий. Внутренняя сонная артерия проходит в барабанной полости в костном канале, в черепной полости при образовании

Виллизиева круга – в желобе перекреста зрительных нервов. Затылочная артерия может отходить как от наружных, так и от внутренних сонных артерий. Хорошо развиты артерии двубрюшного мускула, язычная артерия. Глазничные артерии (ветви внутренней челюстной артерии) могут отходить двумя-тремя отдельными артериями, имеющими множество ветвей. Верхнечелюстная артерия проходит по глазнице, затем через короткий верхнечелюстной канал и продолжается непосредственно в толще верхнечелюстной кости в узком подглазничном канале. Диаметр сосудов головы увеличивается с возрастом. В частности отмечено, что максимальные диаметры внутренней и наружной сонных артерий у половозрелых нерп в 1,6 раза были выше, чем у новорожденных.

7. Грудная конечность кровоснабжается подмышечной и плечевой артериями. Диаметр плечевой артерии у бельков в среднем увеличивался в 1,71 раза, у сеголеток – в 2,05 раза, у неполовозрелых – в 2,30 раза и у половозрелых нерп – в 2,91 раза в сравнении с новорожденными. Диаметр подмышечной артерии также достоверно увеличивается с возрастом и имеет минимальный размер – у новорожденных (справа $2,84 \pm 0,31$ мм, слева $2,92 \pm 0,34$ мм), максимальный – у половозрелых нерп. При этом наиболее быстрое увеличение диаметра подмышечной артерии отмечалось у сеголеток (справа в 1,97 раза, слева в 1,82 раза в сравнении с новорожденными). Плечевая артерия отдает ветви в подлопаточную, предостную, ромбовидную и трапецевидную мышцы. Грудоспинная и подлопаточная артерии отделяются общим стволом. Подлопаточная артерия менее развита. У байкальской нерпы обнаружено два варианта ветвления пястной артерии: в первом случае пястная артерия делится по магистральному типу, во втором случае – по рассыпному типу.

8. Внутренняя подвздошная артерия отходит от брюшной аорты общим стволом с наружной подвздошной артерией. В архитектонике париетальных и висцеральных ветвей тазовой полости анатомические особенности не были выявлены, за исключением отхождения краниальной

ягодичной артерии от средней крестцовой артерии (5,41% случаев). Диаметр внутренней подвздошной артерии справа и слева увеличивается у бельков в 1,11 и 1,52 раза, у сеголеток – в 1,88 и 1,94 раза, у неполовозрелых – в 1,91 и 2,18 раза, и у половозрелых нерп – в 2,99 и 3,24 раза соответственно. Наружная подвздошная артерия кровоснабжает тазовую конечность, ее диаметр справа и слева достоверно увеличивается в среднем в 1,33 раза у бельков, в 1,74 раза у сеголеток, в 1,86 раза у неполовозрелых и в 2,66 раза у половозрелых нерп. Первой ветвью наружной подвздошной артерии является мышечная ветвь, анастомозирующая с первой глубокой окружной подвздошной артерией. Вторая глубокая окружная подвздошная артерия может отходить как от наружной подвздошной артерии, так и от каудальной бедренной артерии. Артерия сафена – ветвь бедренной артерии, следуя подкожно, делится на две плюсневые артерии, которые отдают четыре специальные пальцевые артерии, разветвляющиеся в I-V пальцах (вторая артерия отдает ветви на II и III пальцы) и перепонках ласт. Артерии тазовой конечности мышечного типа. Вокруг артерии сафена и плюсневых артерий формируется артериальная чудесная сеть.

9. Отток крови головы начинается корнями верхнечелюстной, небной, клинонебной, глазничных вен в лицевую вену. Отмечено мощное венозное глазничное сплетение вентральной поверхности глазницы. Обнаружены анастомозы между лицевой и латеральной наружной яремной венами, между правой и левой лицевыми венами. Латеральная и медиальная наружные яремные вены сливаясь формируют общую наружную яремную вену. Диаметры латеральной и медиальной наружных яремных вен увеличиваются с возрастом – у половозрелых нерп в 2,71 и 2,68 раза соответственно по отношению к новорожденным. Правый и левый кавернозные синусы принимают кровь с борозд и продольной щели полушарий головного мозга и с глазничного сплетения, формируя циркулярный синус дорсально над Виллизиевым кругом. Отток крови от циркулярного синуса осуществляется внутренними яремными венами

выходящими через рваные отверстия несколькими ветвями. Диаметры ветвей внутренних яремных вен новорожденных и бельков не отличались и увеличивались у сеголеток в 1,65 раза, у неполовозрелых нерп в 1,96 раза и у половозрелых в 2,3 раза в сравнении с новорожденными. В венах головы (лицевой, язычной венах, мышечных венах гортани) присутствуют двустворчатые венозные клапаны. Количество клапанов увеличивается с возрастом, в то время как клапанный индекс достоверно увеличивался у половозрелых нерп в сравнении с новорожденными только в мышечных венах, собирающих кровь от гортани и нижней челюсти.

10. Наружная и внутренняя яремные вены формируют мощное венозное вентральное шейное сплетение, которое анастомозирует с позвоночными и эпидуральной веной. Кроме того, у байкальской нерпы обнаружены дорсальный венозный коллектор, который простирается от чешуи затылочной кости до уровня 3-4 межреберья, и в вентральной трети шеи и вентролатеральной части грудной клетки – вентролатеральный. Коллекторы образованы множеством синусоидно расширенных вен, анастомозирующих между собой и собирающих кровь от мышц, принимая участие в депонировании крови, их диаметр в 2-3 раза превышает диаметр артерий. Дорсальный венозный коллектор имеет связи с шейным венозным сплетением, с наружной и внутренней яремными венами, эпидуральной веной и с непарной веной. Вентролатеральный коллектор связан ветвями с сетью яремных вен и непарной веной. В бассейне краниальной полой вены была обнаружена асимметрия венозного оттока, с правой стороны кровь собирается в правую подключичную вену и вену, идущую непосредственно из сети яремных вен, а с левой стороны – только в левую подключичную вену. Длина левой подключичной вены превышает длину правой подключичной в 4,53 раза у новорожденных, в 4,07 раза у бельков, в 2,94 раза у сеголеток, в 2,98 раза у неполовозрелых и в 2,96 раза у половозрелых нерп. Отмечено, что краниальная полая вена после впадения непарной вены ампулообразно расширяется в 1,78 раза у новорожденных нерп, у нерп

других возрастов в 1,65 раза. Непарная вена осуществляет отток крови с межреберных вен до 5-6 межреберья двумя венами слева и справа, которые объединяются на этом уровне в одну общую, принимающую еще 3-4 корня с краниальных межреберьев и эпидуральной вены. Ее диаметр в месте вливания в краниальную полую вену у бельков был достоверно больше в 1,21 раза, у сеголеток в 1,25 раза, у неполовозрелых нерп в 1,82 раза и у половозрелых нерп в 2,35 раза в сравнении с новорожденными нерпами. В ветвях яремных вен и вен вентролатерального коллектора левой стороны в месте их вливания в левую подключичную вену, в правой и левой непарных венах (до 5-6 межреберья) имеются клапаны, количество которых увеличивается в онтогенезе.

11. Каудальная полая вена формируется двумя ассиметричными венами, собирающими кровь от наружной и внутренней подвздошной вен, анастомозирующих между собой и участвующих в формировании тазового коллектора. Сливаясь, вены образуют общую короткую вену (максимальной длиной $30,13 \pm 0,94$ мм) на уровне первых поясничных позвонков (1-3) или последних грудных позвонков (13-14), которая расширяется в печеночный синус. Печеночный синус прилегает к печени, его левая часть короче правой во всех возрастных группах, а ширина больше у новорожденных и бельков. Короткая грудная часть каудальной поллой вены начинается на уровне 8-го грудного позвонка после прохождения диафрагмального сфинктера, образованного поперечнополосатой мышцей. В грудную часть каудальной поллой вены вливаются две краниальные диафрагмальные вены. Яичниковые и семенниковые вены кроме каудальной поллой вены могут вливаться в почечные вены. У поясничного коллектора отсутствуют анастомозы с венозным сплетением почек, но есть анастомозы с яичниковыми венами и непарной веной, а у тазового коллектора – с венозным сплетением семенников. С возрастом отмечается увеличение морфометрических показателей вен бассейна каудальной поллой вены, отражающее адаптивные возможности организма нерпы к нырянию.

12. В стенке каудальной поллой вены кроме гладкомышечных клеток и коллагеновых волокон были обнаружены эластические волокна. В подэндотелиальном слое внутренней оболочки и в средней оболочке эластические волокна тонкие и лежат в разных направлениях. В то время как в наружной оболочке эластические волокна более мощные и лежат как циркулярно, так и продольно. Толщина стенки каудальной поллой вены одинакова у новорожденных и бельков, увеличиваясь у сеголеток в сравнении с новорожденными, а у неполовозрелых и половозрелых нерп – в сравнении с нерпами меньшего возраста. Толщина внутренней оболочки увеличивается у бельков в 1,42 раза, у сеголеток – в 1,92 раза, у неполовозрелых – в 2,70 раза и у половозрелых – в 3,68 раза в сравнении с новорожденными нерпами. Средняя оболочка новорожденных, бельков и сеголеток имеет одинаковую толщину, а у неполовозрелых и половозрелых нерп увеличивается в сравнении с указанными группами. Изменение толщины наружной оболочки сходно с изменением толщины стенки.

13. Воротная вена байкальской нерпы имеет два пути формирования: в первом случае она образуется слиянием желудочно-селезеночной вены и краниальной брыжеечной вены, во втором – в воротную вену вливается селезеночная вена, собирающая кровь с селезенки и с левой желудочно-сальниковой вены, и одновременно левая желудочная вена и краниальная брыжеечная вены. Длина и диаметр воротной вены увеличиваются у бельков в 1,33 и 1,39 раза, у сеголеток – в 2,41 и 2,39 раза, у неполовозрелых в 2,98 и 2,71 раза и у половозрелых в 3,87 и 3,20 раза. Отток крови из прямокишечных вен осуществляется во внутреннюю подвздошную вену, входящую в состав тазового коллектора. У байкальской нерпы воротная вена короткая и в воротах печени разделяется, либо на короткую правую и длинную левую вены (70%), либо на две одинаковых по длине (30%).

14. Вены грудного лапа начинаются на пальмарной поверхности четырьмя пальцевыми венами, собирающими кровь от перепонки и пальцев, и вливаются в пястное венозное сплетение. От которого с латеральной

поверхности отходят три-четыре вены в лучевую вену, с медиальной – однокорневая локтевая вена, а также – тонкие извитые вены, формирующие сеть вдоль срединной артерии и анастомозирующие с ее артериальными ветвями. У локтевой и лучевой вены имеются коллатеральные сосуды, анастомозирующие несколькими ветвями с основными магистралями, мощный венозный анастомоз обнаружен между локтевой и лучевой венами, а между плечевой веной и плечевой артерией – артериовенозный анастомоз, образованный пучком тонких сосудов. Диаметр локтевой, лучевой и плечевой вен увеличивается с возрастом у половозрелых нерп в 3,5-3,6 раза по отношению к новорожденным. Указанные магистрали заканчиваются в вентролатеральном коллекторе. Поверхностная магистраль формируется на дорсолатеральной поверхности ласт слиянием корней первой пальцевой и четвертой пальцевой вен и представлена короткой пястной веной, парными венами предплечья и плеча с многочисленными анастомозами. Вены поверхностной магистрали также вливаются в вентролатеральный коллектор. В локтевой и лучевой венах, а также в поверхностных медиальной и латеральной венах плеча были обнаружены клапаны. Количество клапанов увеличивалось в возрастном аспекте во всех указанных венах, в то время как клапанный индекс достоверно увеличивался только в латеральной вене плеча.

15. Правая и левая внутренняя и наружная подвздошные вены собирают кровь от органов тазовой полости и тазовых конечностей в правую и левую каудальные полые вены и участвуют в образовании тазового коллектора. Диаметр внутренней подвздошной вены справа и слева у бельков достоверно увеличивался в 1,88 и в 1,79 раз, у сеголеток – в 3,21 раза и в 2,89 раз, у неполовозрелых – в 3,47 и в 3,00 раз и у половозрелых нерп – в 5,91 и в 5,15 раз соответственно в сравнении с новорожденными. Диаметры наружной подвздошной артерии правой и левой стороны у бельков достоверно увеличивались в 1,72 и в 1,88 раз, у сеголеток – в 2,66 и в 3,22 раз, у неполовозрелых – в 3,66 и в 3,87 раз и у половозрелых нерп – в 5,46 и в

5,80 раз соответственно в сравнении с новорожденными нерпами. В тазовом коллекторе принимают участие и париетальные и висцеральные вены таза (краниальная ягодичная вена, каудальная ягодичная вена, запирательная вена, подвздошно-поясничная вена, внутренняя срамная вена и прямокишечные вены), а также вены, собирающие кровь с тазовой конечности (передняя, задняя большеберцовые и вена сафена). При впадении в тазовый коллектор хвостовая вена, соединясь с запирательными венами формирует мощный анастомоз над мочевым пузырем между правой и левой половинами венозного коллектора таза. Поверхностная вена сафена у байкальской нерпы развита слабо, она также выходит из венозного сплетения заплюсневого сустава на дорсолатеральную поверхность, а впоследствии вливается в глубокую вену сафена. В передней и задней большеберцовых венах, в глубокой и поверхностной венах сафена имеются клапаны. Наибольшее количество клапанов у байкальской нерпы наблюдалось в глубокой вене сафена и задней большеберцовой вене. Во всех венах тазового лапаста, клапаны были в основном сосредоточены в месте их вливания в тазовый коллектор.

16. Эпидуральная вена простирается от большого затылочного отверстия до хвостовых позвонков и располагается в шейном отделе позвоночника дорсально и вентрально по отношению к спинному мозгу и дорсально в остальных отделах позвоночного столба. Ее длина у половозрелых нерп увеличивалась в 2,69 раза в сравнении с новорожденными нерпами. Максимальная ширина эпидуральной вены у новорожденных была в поясничном отделе позвоночника, у бельков – в шейном и поясничном отделах, у сеголеток – в шейном, у неполовозрелых – в грудном и у половозрелых – в грудном и поясничном отделах. Эпидуральная вена анастомозирует с четырьмя венозными коллекторами и вентральным шейным сплетением. Характер корреляционных связей ширины и толщины эпидуральной вены с морфометрическими показателями вен бассейнов краниальной и каудальной полых вен значительно отличается в

исследованных возрастных группах: у бельков наблюдаются как отрицательные, так и положительные сильные корреляционные связи, у сеголеток, неполовозрелых и половозрелых нерп – только отрицательные корреляционные связи. Указанные корреляционные связи у бельков констатируют рост показателей сосудов и перераспределение крови, а в остальных возрастных группах – только перераспределение.

17. Выявленные наиболее значимые морфометрические показатели артериального и венозного русла сосудов большого круга кровообращения у исследуемых животных при помощи функций классификации позволяют определять возрастную группу животных.

18. Выявлены точки инъекционного доступа к следующим артериям и венам, которые важно учитывать при диагностике, оперативных вмешательствах и лечении: яремным венам, венам дорсального, вентролатерального и поясничного коллекторов, вене сафена и артерии сафена тазового лапа, плантарным плюсневые артериями и венам, пальцевым венам тазовой конечности. Расположенные подкожно пальцевые, плюсневые вены, вена сафена и артерия сафена являются наиболее оптимальными не только для взятия проб крови, но и для других лечебных манипуляций.

ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРЕДЛОЖЕНИЯ

Полученные фактические данные о морфофункциональных особенностях артериального и венозного русла, обосновании сосудистого доступа у байкальской нерпы рекомендуются для использования при:

1. Написании разделов монографий, учебных пособий и справочных руководств «Сердечно-сосудистая система животных», «Физиология сердечно-сосудистой системы животных», «Анатомия диких и экзотических животных», «Патология кровеносного русла диких и экзотических животных». В учебном процессе при проведении дисциплин «Анатомия животных», «Клиническая анатомия», «Цитология, гистология и

эмбриология», «Оперативная хирургия», «Диагностика болезней животных» факультетов учебных заведений ветеринарного и биологического профиля.

2. Ультразвуковых исследованиях кровеносного русла байкальской нерпы и других ластоногих.

3. Разработке сосудистого доступа для диагностики и лечения байкальских нерп.

4. Морфометрические показатели артериальных и венозных сосудов рекомендуется использовать как референсные значения при лечении и диагностики заболеваний у байкальских нерп разного возраста.

5. Определении принадлежности к определенной возрастной группе по показателям артериального и венозного русла у байкальской нерпы использовать «Способ определения возрастной группы у байкальской нерпы на основе полученных дискриминантных функций артериального русла» (заявка на изобретение регистрационный номер 2025136648 от 19.12.25) как в судебной ветеринарной медицине, так и при реабилитации диких зверей и в научных целях.

РЕКОМЕНДАЦИИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕЙ РАЗРАБОТКИ ТЕМЫ

Видовые и возрастные особенности ангиоархитектоники большого круга кровообращения байкальской нерпы могут быть полезны с целью дальнейшего изучения процессов патогенеза кровеносной системы, а также эффективной разработки методов патогенетической терапии при ее лечении. Дальнейшие исследования эндотелия и выделяемых им сосудистых факторов (простациклин, NO, эндотелин) у байкальской нерпы позволят получить новейшие данные по регуляции тонуса сосудов и кровотока, в том числе при погружении как в искусственных, так и в естественных условиях содержания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Автандилов, Г.Г. Основы патологоанатомической практики / Г.Г. Автандилов. – М.: РМАПО, 1998. – 505 с.
2. Акаевский, А.И. Анатомия домашних животных / А.И. Акаевский. – М.: Колос. – 1975. – 592 с.
3. Аникиенко, И.В. Анатомические особенности ветвления артерий дуги аорты байкальской нерпы / И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская, О.П. Ильина // Пресноводные экосистемы – современные вызовы: Тезисы докладов и стендовых сообщений международной конференции, Иркутск, 10–14 сентября 2018 года. – Иркутск: ООО "Мегапринт", 2018. – С. 91-92.
4. Аникиенко, И.В. Анатомия и физиология сердечно-сосудистой системы животных / И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская, В.Н. Тарасевич; Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского. – Москва: Общество с ограниченной ответственностью "Издательско-книготорговый центр "Колос-с", 2021. – 223 с.
5. Аникиенко, И.В. Артериальное и венозное русло тазовой конечности (ласты) байкальской нерпы / И.В. Аникиенко // Климат, экология, сельское хозяйство Евразии : Материалы XIV Международной научно-практической конференции, посвященной 80 - летию Победы в Великой Отечественной войне, п. Молодежный, 24–25 апреля 2025 года. – п. Молодежный: Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского, 2025а. – С. 328-335.
6. Аникиенко, И.В. Артерии головы у байкальской нерпы (*Pusa sibirica*, Phocidae) в возрастном аспекте / И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская, Х.Х. у. Вохидов, Д.Р. Иконникова // Иппология и ветеринария. – 2025. – № 1(55). – С. 16-25.
7. Аникиенко, И.В. Архитектоника кровеносных сосудов грудной конечности (ласты) байкальской нерпы в постнатальном онтогенезе / И.В. Аникиенко // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2025б. – № 4(114). – С. 228-235.

8. Аникиенко, И.В. Бассейн краниальной поллой вены байкальской нерпы (*Pusa sibirica*, Phocidae) в возрастном аспекте / И.В. Аникиенко // Вестник Бурятской государственной сельскохозяйственной академии им. В.Р. Филиппова. – 2025в. – № 2(79). – С. 23-29.
9. Аникиенко, И.В. Вены таза и тазовой конечности байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788) / И.В. Аникиенко // Ученые записки Казанской академии ветеринарной медицины им. Н.Э. Баумана. – 2026а. – Т. 265 (1). – С. 17-24.
10. Аникиенко, И.В. Ветвление артерий брюшной аорты байкальской нерпы / И.В. Аникиенко // Вестник Курской государственной сельскохозяйственной академии. – 2026б. – № 1. – С. 138-145.
11. Аникиенко, И.В. Видовые особенности кровеносного русла большого круга кровообращения байкальской нерпы / И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская // Актуальные вопросы прикладной морфологии: Сборник трудов Международного научно-практического симпозиума, г. Москва, 20 марта 2026 года. – М.: ФГБОУ ВО МГАВМиБ – МВА имени К.И. Скрябина, 2026. – С. 15-16.
12. Аникиенко, И.В. Воротная вена байкальской нерпы / И.В. Аникиенко // Актуальные вопросы прикладной морфологии: Сборник трудов Международного научно-практического симпозиума, г. Москва, 20 марта 2026 года. – М.: ФГБОУ ВО МГАВМиБ – МВА имени К.И. Скрябина, 2026в. – С. 16-17.
13. Аникиенко, И.В. Гистологические особенности дуги аорты байкальской нерпы в возрастном аспекте / И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская // Вестник КрасГАУ. – 2025а. – № 3(216). – С. 118-130.
14. Аникиенко, И.В. Кожа байкальской нерпы (*Pusa sibirica*, Phocidae): норма и патология / И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская, Е.А. Петров, К.Ю. Костюнин, С.Е. Белова, Д.Р. Иконникова // Зоологический журнал. – 2025. – Т. 104. – № 1. – С. 93-111.

15. Аникиенко, И.В. Легочной ствол байкальской нерпы / И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская // Климат, экология, сельское хозяйство Евразии: Материалы XIII Международной научно-практической конференции, посвященной 90-летию ФГБОУ ВО «Иркутский государственный аграрный университет имени А.А. Ежевского», п. Молодежный, 25–26 апреля 2024 года. – п. Молодежный: Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского, 2024. – С. 308-314.

16. Аникиенко, И.В. Микроструктура брюшной аорты байкальской нерпы / И.В. Аникиенко // Оренбургский медицинский вестник. – 2025г. – Т. 13, № S2(50). – С. 63-64.

17. Аникиенко, И.В. Микроструктура каудальной поллой вены и ее сфинктера у байкальской нерпы / И.В. Аникиенко // Вестник Курской государственной сельскохозяйственной академии. – 2025д. – № 5. – С. 114-120.

18. Аникиенко, И.В. Морфология клеток крови байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788) / И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская // Климат, экология, сельское хозяйство Евразии : материалы XI Международной научно-практической конференции, Иркутск, 28–29 апреля 2022 года. – п. Молодежный: Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского, 2022. – С. 380-383.

19. Аникиенко, И.В. Особенности артериального кровоснабжения грудной конечности байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788) / И.В. Аникиенко, С.А. Сайванова, О.П. Ильина // Иппология и ветеринария. – 2020. – № 1(35). – С. 26-27.

20. Аникиенко, И.В. Особенности морфологии непарной вены у байкальской нерпы / И.В. Аникиенко, В.Н. Тарасевич, Н.И. Рядинская // Роль аграрной науки в устойчивом развитии сельских территорий: Сборник VIII Всероссийской (национальной) научной конференции с международным участием, Новосибирск, 20 декабря 2023 года. – Новосибирск: ИЦ НГАУ "Золотой колос", 2023. – С. 324-327.

21. Аникиенко, И.В. Особенности строения венозного участка при переходе каудальной поллой вены в наружную и внутреннюю подвздошные вены у байкальской нерпы / И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская, О.П. Ильина, А.А. Молькова // Морфология. – 2019. – Т. 156, № 6. – С. 82.

22. Аникиенко, И.В. Плечеголовной ствол байкальской нерпы: архитектоника и гистологическая структура его ветвей / И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская // Иппология и ветеринария. – 2025б. - № 4. – С. 32-37.

23. Аникиенко, И.В. Практическое использование результатов исследования сосудистой системы Байкальской нерпы в ветеринарной медицине / И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская // Вестник Курской государственной сельскохозяйственной академии. – 2025в. – № 6. – С. 136-142.

24. Аникиенко, И.В. Система каудальной поллой вены байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788) / И.В. Аникиенко // Морские млекопитающие Голарктики: сборник тезисов XI-ой Международной конференции, Москва, 01–05 мая 2021 года. – Москва: Издательство РОО Совет по морским млекопитающим, 2021. – С. 13.

25. Аникиенко, И.В. Система каудальной поллой вены у новорождённой байкальской нерпы / И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская, Е.А. Петров, О.П. Ильина // Иппология и ветеринария. – 2024. – № 1(51). – С. 47-56.

26. Аникиенко, И.В. Строение органа слуха у неполовозрелых особей байкальской нерпы (*Phoca sibirica* Gm. 1788) / И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская, Х.Х. у. Вохидов // Иппология и ветеринария. – 2020. – № 4(38). – С. 21-27.

27. Аникиенко, И.В. Строение стенки сонных артерий у байкальской нерпы / И.В. Аникиенко, О.П. Ильина // Морфология. – 2020. – Т. 157, № 2-3. – С. 18.

28. Аникиенко, И.В. Ультразвуковые исследования кровеносных сосудов байкальской нерпы: научно-методические рекомендации / И.В.

Аникиенко, Н.И. Рядинская. – Иркутский гос. аграрный ун-т. – Молодежный: Изд-во ИрГАУ, 2025д. – 40 с.

29. Аникиенко, И.В. Чудесная сеть задних конечностей (ласт) байкальской нерпы / И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская // VIII Международная Верещагинская Байкальская конференция: тезисы докладов и стендовых сообщений / ЛИН СО РАН. – Иркутск: Издательство ИГУ, 2025г. – С. 42-43.

30. Аникиенко, И.В. Эпидуральная вена байкальской нерпы (*Pusa sibirica*, Phocidae) / И.В. Аникиенко // Вестник Омского государственного аграрного университета. – 2025д. – № 2(58). – С. 71-77.

31. Арсеньев, В.А. Байкальский тюлень, или байкальская нерпа // Млекопитающие Советского Союза / Под ред. В.Г. Гептнера и Н.П. Наумова. – М.: Высшая школа, 1976. – Т. 2. – Ч. 3. – С. 220-231.

32. Бабушкина, И.В. Структурные и функциональные особенности сосудистого эндотелия / И.В. Бабушкина, А.С. Сергеева, Ю.И. Пивоваров, Т.Е. Курильская, Л.Б. Корякина // Кардиология. – 2015. – Т. 55, № 2. – С. 82-86.

33. Балабанова, В.И. Секционный курс и судебная ветеринарная медицина: учебное пособие / В.И. Балабанова, А.А. Кудряшов. – Санкт-Петербург: СПбГУВМ, 2022. – 101 с.

34. Баранов, В.И. Динамика кровотока в коже и подкожном жире байкальской нерпы при изменении внешней температуры и нырянии / В.И. Баранов, О.К. Елагин // Тезисы докладов IX Всесоюзного совещания по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих, г. Архангельск, 9-11 сентября 1986 г. – г. Архангельск, 1986. – С. 21-22.

35. Баранов, В.И. Кровоток в коже и подкожном жире нерп *Pusa sibirica* / В.И. Баранов, Е.А. Баранов, О.К. Елагин, Е.А. Петров, К.А. Шошенко // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 1988а. – Т. 24. – № 3. – С. 437-443.

36. Баранов, В.И. Органное кровоснабжение байкальской нерпы при изменении температуры и нырянии / В.И. Баранов, О.К. Елагин, В.П. Корохов, Е.А. Петров, Н.А. Чермных, К.А. Шошенко // Бионика. – 1992. – №25. – С. 98-108.

37. Баранов, В.И. Региональный кровоток при охлаждении и обогреве у байкальской нерпы / В.И. Баранов, Елагин О.К., Петров Е.А., Чермных Н.А., Шошенко К.А. // Экология. – 1988б. – № 6. – С. 75–77.

38. Баранов, Е.А. Газообмен байкальской нерпы (экспериментальные исследования): автореферат дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.13 / Баранов Евгений Алексеевич. – Новосибирск, 1989. – 21 с.

39. Баранов, Е.А. Измерение потребления кислорода и параметров внешнего дыхания тюленей в условиях свободного плавания в бассейне / Е.А. Баранов, Е.А. Петров, В.И. Баранов // Физиологический журнал СССР. – 1985. – Т.71. – № 3. – С.389-392.

40. Баранов, Е.А. Кислородный долг после длительных ныряний у байкальской нерпы *Pusa sibirica* и проблема метаболической нырятельной депрессии / Е.А. Баранов, Е.А. Петров, К.А. Шошенко // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 1997. – Т. 33. - №4, 5. – С. 499-505.

41. Баранов, Е.А. Оценка энергетических затрат и пищевой потребности байкальской нерпы / Е.А. Баранов, Е.А. Петров, К.А. Шошенко // Известия СО АН СССР, сер. биол. – 1988. – № 14 (2). – С.59-65.

42. Баранов, Е.А. Питание байкальской нерпы: состояние проблемы. 3. Энергетический запрос и пищевая потребность / Е.А. Баранов, Е.А. Петров // Сибирский биологический журнал. – 1992. – № 5. – С. 44–50.

43. Баранов, Е.А. Потребление кислорода байкальской нерпой при свободном плавании в бассейне и нырянии разной продолжительности / Е.А. Баранов, Е.А. Петров, В.И. Баранов, К.А. Шошенко // Физиол журнал СССР им И.М. Сеченова. – 1986. – Т. LXXII. - № 8. – С. 1113-1118.

44. Баранов, Е.А. Состав крови щенков байкальской нерпы *Phoca sibirica* при принудительном нырянии / Е.А. Баранов, Н.А. Малкина, Л.И.

Федорова, Т.А. Филимонова, К.А. Шошенко // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 1995. – Т.31. – № 1. – С.59-63.

45. Баранова, Л.В. Вспышка чумы плотоядных у байкальской нерпы / Л.В. Баранова, А.М. Бейм, С.И. Беликов, О.И. Белых, Т.И. Борисова и др. – Новосибирск: Наука, 1992. – 71 с.

46. Бейм, А.М. О клинической симптоматике эпизоотии в популяции байкальской нерпы / А.М. Бейм, В.С. Колесник, В.М. Куделин, В.М. Дорофеев, Е.А. Петров, И.А. Хлебович // Вспышка чумы плотоядных у байкальской нерпы в 1987/88 гг. – Новосибирск: Наука, 1992. – С. 26–30.

47. Беликов, С.И. Морбилливирус, вызвавший эпизоотию в 1987 г., продолжает циркулировать в популяции байкальской нерпы / С.И. Беликов, Т.В. Бутина, Н.И. Деникина, Л.В. Мамаев, Е.А. Петров // Сибирский экологический журнал. – 1999. – № 6. – С. 663-666.

48. Беркин, Н.С. Байкаловедение: учеб. пособие / Н.С. Беркин, А.А. Макаров, О.Т. Русинек. – Иркутск: Изд-во Ирк. Гос. Ун-та, 2009. – 291 с.

49. Былинская, Д.С. Артериальное кровоснабжение свободной тазовой конечности немецкой овчарки / Д.С. Былинская, А.В. Прусаков, Н.В. Зеленецкий, М.В. Щипакин, Ю.Ю. Бартенева, Д.В. Васильев, А.С. Стратонов, В.А. Хватов // Иппология и ветеринария. – 2019. – № 2(32). – С. 106-110.

50. Былинская, Д.С. Артерии области таза и бедра рыси евразийской / Д.С. Былинская, С.А. Куга, М.В. Щипакин, А.В. Прусаков // Актуальные проблемы и перспективы развития ветеринарной медицины, зоотехнии и аквакультуры: материалы международной научно-практической конференции, посвящённой 85-летию Заслуженного деятеля науки РФ, Почётного работника ВПО РФ, доктора ветеринарных наук, профессора, Почётного профессора Саратовского ГАУ, профессора кафедры "Морфология, патология животных и биология" ФГБОУ ВО Саратовский ГАУ Дёмкина Григория Прокофьевича, Саратов, 22–24 марта 2016 года. – Саратов: Издательство "Научная книга", 2016. – С. 21-24.

51. Былинская, Д.С. Архитектоника венозной системы тазовой конечности рыси евразийской / Д.С. Былинская // Вопросы нормативно-правового регулирования в ветеринарии. – 2014а. – № 4. – С. 148-150.
52. Былинская, Д.С. Ветви дуги аорты волка (*Canis lupus*) / Д.С. Былинская, В.А. Хватов // Иппология и ветеринария. – 2024. – № 1(51). – С. 65-71. – DOI 10.52419/2225-1537/2024.1.65-71.
53. Былинская, Д.С. Ветви дуги аорты соболя (*Martes zibellina*) / Д. С. Былинская, Н. В. Зеленовский, М. В. Щипакин, Д. В. Васильев // Иппология и ветеринария. – 2022а. – № 2(44). – С. 147-155.
54. Былинская, Д.С. Ветвление чревной артерии кошки по данным вазорентгенографии / Д.С. Былинская, М.В. Щипакин // Актуальные проблемы ветеринарной медицины: сборник научных трудов. Том № 153. – Санкт-Петербург: Санкт-Петербургский государственный университет ветеринарной медицины, 2022. – С. 14-16.
55. Былинская, Д.С. Дуга аорты и ее ветви лисицы обыкновенной (*Vulpes vulpes*) / Д.С. Былинская, М.В. Щипакин, Д.В. Васильев // Ветеринарная морфология и патология. – 2023. – №2. – С. 63-70.
56. Былинская, Д.С. Непарные висцеральные ветви брюшной аорты кошки домашней по данным вазорентгенографии / Д.С. Былинская, М.В. Щипакин, В.А. Хватов // Иппология и ветеринария. – 2022б. – № 1(43). – С. 112-121.
57. Былинская, Д.С. Строение и васкуляризация органов тазовой конечности рыси евразийской на некоторых этапах постнатального онтогенеза: дисс. ... канд. вет. наук: 06.02.01 / Былинская Дарья Сергеевна. – Санкт-Петербург, 2014б. – 186 с.
58. Васильев, Д.В. Артерии головы рыси евразийской / Д.В. Васильев, Н.В. Зеленовский // Иппология и ветеринария. – 2014. – № 1(11). – С. 33-39.

59. Васильев, Д.В. Дуга аорты и плечеголовная артерия рыси евразийской / Д.В. Васильев, Н.В. Зеленовский // Иппология и ветеринария. – 2013. – № 4(10). – С. 97-100.

60. Васильев, Д.В. Компьютерная томография общей сонной артерии и ее ветвей у кошки бенгальской породы / Д.В. Васильев, Д.С. Былинская, В.А. Хватов, М.В. Щипакин // Материалы национальной научной конференции профессорско-преподавательского состава, научных сотрудников и аспирантов СПбГУВМ, Санкт-Петербург, 25–29 января 2021 года. – Санкт-Петербург: Санкт-Петербургский государственный университет ветеринарной медицины, 2021. – С. 16-18.

61. Вишневская, Т.Я. Сравнительно-видовая характеристика артериальной васкуляризации селезенки млекопитающих / Т.Я. Вишневская // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2020. – №6(86). – С. 181-185.

62. Газизова, А.И. Анатомия мышц, нервов и ветвление артериальных сосудов грудной конечности корсака / А.И. Газизова, Н.В. Кулик // The Scientific Heritage. – 2020. – № 53-2(53). – С. 16-18.

63. Галанцев, В.П. Адаптации сердечно-сосудистой системы вторичноводных амниот / В.П. Галанцев. – Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1988. – 200 с.

64. Галанцев, В.П. Строение неокортекса байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) / В.П. Галанцев, В.Д. Жарская, Е.Л. Лукьянова, Е.А. Петров, Г.А. Толченова // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1990. – Т. 98. – № 6. – С. 39-45.

65. Галанцев, В.П. Структурно-функциональные адаптации сердечно-сосудистой системы к нырянию у млекопитающих: дисс. ... докт. биол. наук: 03.00.13 / Галанцев Вадим Петрович. – Ленинград, 1983. – 417 с.

66. Галанцев, В.П. Физиологические адаптации ныряющих животных / В.П. Галанцев // В кн.: Экологическая физиология. ч.3.

Физиология животных в различных физико-географических зонах. В сер.: Руководство по физиологии. – Л., Наука, 1982. – С. 427-476.

67. Галанцев, В.П. Эволюция адаптаций ныряющих животных: Эколого- и морфофизиологические аспекты / В.П. Галанцев. – Л.: Наука, 1977. – 191 с.

68. Гладкая, Т.Е. Экстраорганный кровоснабжение почек байкальской нерпы / Т.Е. Гладкая // Научные исследования студентов в решении актуальных проблем АПК: Материалы региональной студенческой научно-практической конференции с международным участием, посвященной 70-летию Победы в Великой Отечественной войне и 100-летию со Дня рождения А.А. Ежевского, в 3-х частях, Иркутск, 25–26 марта 2015 года. Том часть III. – Иркутск: Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского, 2015. – С. 30-34.

69. ГОСТ Р 56928-2016. Животные непродуктивные. Термины и определения. – Введ. 2016-11-01. – М.: Стандартинформ, 2016. – 8 с.

70. ГОСТ Р 57547-2017. Услуги для непродуктивных животных. Патологоанатомическое исследование трупов непродуктивных животных. Общие требования. – Введ. 2017-09-01. — М.: Стандартинформ, 2017. – 19 с.

71. Дегтярёв, В.В. Особенности хода и ветвления экстраорганных сосудов почек собак в постнатальном онтогенезе / В.В. Дегтярёв, О.А. Матвеев, А.С. Дымов, Е.Н. Кузьмина, К.Н. Бут // Известия ОГАУ. – 2011. – №4 (32-1). – С. 138-141.

72. Донкова, Н.В. Значение микроструктурного анализа скелетных мышц промысловых животных в судебной экспертизе / Н.В. Донкова, И.Э. Менчикова // Вестник Омского государственного аграрного университета. – 2025. – № 3(59). – С. 46-53.

73. Донкова, Н.В. Микроструктура некоторых мышц тазовой конечности косули сибирской (*Capreolus pygargus*) / Н.В. Донкова, И.Э. Менчикова // Вестник КрасГАУ. – 2024. – № 11(212). – С. 162-168. – DOI 10.36718/1819-4036-2024-11-162-168.

74. Заявка на патент РФ № 2025136648. Способ определения принадлежности байкальской нерпы к возрастной группе по морфометрическим параметрам артериальных сосудов: подана 19.12.2025; статус: прошла формальную экспертизу 26.01.2026 / Аникиенко И.В., Рядинская Н.И.; заявитель Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского».

75. Заявка на патент РФ № 2026107655. Способ изготовления анатомических препаратов сосудов и органов для морфологических исследований: подана 23.03.2026; статус: на рассмотрении / Рядинская Н.И., Аникиенко И.В., Иконникова Д.Р., Вохидов Х.Х. угли, Помойницкая Т.Е., Молькова А.А., Сайванова С.А., Ильина О.П.; заявитель Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского».

76. Заявка на патент РФ № 2026107657. Прибор для изготовления анатомических препаратов сосудов и органов человека и животных: подана 23.03.2026; статус: на рассмотрении / Аникиенко И.В., Рядинская Н.И.; заявитель Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского».

77. Зеленовский, Н.В. Анатомия животных: учебник для вузов / Н.В. Зеленовский, М.В. Щипакин. — Санкт-Петербург: Лань, 2022. — 484 с.

78. Зеленовский, Н.В. Анатомия животных: учебное пособие для вузов / Н.В. Зеленовский, К.Н. Зеленовский. – Санкт-Петербург: Лань, 2022. — 848 с.

79. Зеленовский, Н.В. Анатомия рыси евразийской / Н.В. Зеленовский, М.В. Щипакин, К.Н. Зеленовский, А.В. Прусаков, С.В. Вирунен, Д.С. Былинская, В.В. Шедько, Д.В. Васильев, Е.О. Чуркин. – НЧОУ

ВПО "Национальный открытый институт г. Санкт-Петербург". Том 1. – Санкт-Петербург: Информационно-консалтинговый центр, 2015. – 166 с.

80. Зеленовский, Н.В. Артериальное кровоснабжение органов головы собаки породы сеттер / Н.В. Зеленовский, А.В. Прусаков, М.В. Щипакин, Д.С. Былинская, Ю.Ю. Бартенева, Д.В. Васильев, А.С. Стратонов, В.А. Хватов // Иппология и ветеринария. – 2019. – № 2(32). – С. 121-124.

81. Зеленовский, Н.В. Дуга аорты и её ветви рыси евразийской и серебристо-черной лисицы / Н.В. Зеленовский // Актуальные проблемы ветеринарии и интенсивного животноводства: сборник трудов по материалам национальной научно-практической конференции с международным участием, посвященной 85-летию со дня рождения Заслуженного работника высшей школы РФ, Почётного профессора Брянской ГСХА, доктора ветеринарных наук, профессора Ткачева А.А., Брянск, 27 октября 2023 года / Брянский государственный аграрный университет. – Брянск: Брянский государственный аграрный университет, 2023. – С. 87-91.

82. Зеленовский, Н.В. Международная ветеринарная анатомическая номенклатура на латинском и русском языках. *Nomina Anatomica Veterinaria*: справочник / Н.В. Зеленовский. — Санкт-Петербург: Лань, 2022. — 400 с.

83. Зеленовский, Н.В. Особенности артериального кровоснабжения области плеча кошки домашней / Н.В. Зеленовский, А.В. Прусаков, М.В. Щипакин, Ю.Ю. Бартенева, Д.С. Былинская, Д.В. Васильев, А.С. Стратонов, В.А. Хватов // Материалы национальной научной конференции профессорско-преподавательского состава, научных сотрудников и аспирантов СПбГАВМ, Санкт-Петербург, 16 ноября 2018 года. – Санкт-Петербург: Санкт-Петербургская государственная академия ветеринарной медицины, 2018. – С. 39-41.

84. Зеленовский, Н.В. Рентгенографическая локация дуги аорты и ее ветвей у кошки домашней и рыси евразийской / Н.В. Зеленовский, М.В. Щипакин, Д.С. Былинская, В.А. Хватов, Д.В. Васильев // Аграрная наука. – 2022. – № 4. – С. 21-25.

85. Зеленовский, Н.В. Рентгенография сердца, аорты и её ветвей кошки сиамской породы / Н.В. Зеленовский, М.В. Щипакин, К.Н. Зеленовский, А.В. Прусаков, С.В. Вирунен, Ю.Ю. Бартенева // Иппология и ветеринария. – 2016. – № 4(22). – С. 101-107.

86. Иванов, А.А. Физиология гидробионтов: учебное пособие / А.А. Иванов, Г.И. Пронина, Н.Ю. Корягина. — Санкт-Петербург: Лань, 2015. — 480 с.

87. Иванов, Т.М. Байкальская нерпа, ее биология и промысел / Т.М. Иванов // Известия Биолого-географического НИИ при Восточно-Сибирском государственном университете. Иркутск. 1938. Т. VIII. Вып. 1–2. С. 5–119.

88. Иванова, Е.И. Морфология кровеносной системы черноморской афадины / Е.И. Иванова. – М.: Наука, 1984. – 96 с.

89. Иконникова, Д.Р. Мышцы жевательной группы у байкальской нерпы / Д.Р. Иконникова // Значение научных студенческих кружков в инновационном развитии агропромышленного комплекса региона : Сборник научных тезисов студентов, п. Молодежный, 12–13 октября 2023 года. – п. Молодежный: Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского, 2023. – С. 184-185.

90. Карпук, Е.В. Сравнительная морфология средней оболочки аорты у животных / Е.В. Карпук, Н.А. Юзефович, Т.М. Студеникина // Мед. журн. - 2019. - № 3. - С. 63-66.

91. Клевезаль, Г.А. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости / Г.А. Клевезаль, С.Е. Клейненберг. – М.: Наука, 1967. – 142 с.

92. Клевезаль, Г.А. Рост клыков и формирование слоев дентина у хищных / Г.А. Клевезаль, В.Г. Юдин, Л.И. Суховская // Зоологический журнал. – 1991. – Т. 70. – Вып. 11. – С. 110-119.

93. Кузин, А.Е. К морфологической характеристике сердечно-сосудистой системы ластоногих (Pinnipedia) / А.Е. Кузин // Известия ТИНРО. – 2015. – Т. 182. – С. 69-80.

94. Кузин, А.Е. Северный морской котик / А.Е. Кузин – М.: Изд-во ТИНРО-центр, 1999. – 396 с.
95. Купчинский, А.Б. Антропогенное влияние на байкальскую нерпу (*Pusa sibirica* Gm.) в береговой период ее жизни (по материалам 2022 года) / А.Б. Купчинский, М.Е. Овдин, Е.А. Петров // Биосфера. – 2023. – № 15(3). – С. 261-284.
96. Ламакин, В.В. К истории изучения байкальской нерпы / В.В. Ламакин // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. – 1964. – Т. 69 (3). – С.142-149.
97. Лилли, Р. Патогистологическая техника и практическая гистохимия / Р. Лилли. – М.: Мир, 1969. – 646 с.
98. Лукьянова, Е.Л. Изменение синапсов сенсомоторной коры байкальской нерпы при нырянии разной длительности / Е.Л. Лукьянова // Цитология. – 1992. – Т. 34. - № 1. – С. 30–36.
99. Лукьянова, Е.Л. Структурная организация сенсомоторной области коры мозга байкальской нерпы *Pusa sibirica* / Е.Л. Лукьянова // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 1994. – Т. 30. – № 2. – С. 263–269.
100. Мавликеев, М.О. Краткий курс гистологической техники: учебно-методическое пособие / М.О. Мавликеев, С.С. Чернова, А.А. Титова, Г.О. Певнев, А.К. Шафигуллина, А.П. Киясов. – Казань: Казан. ун-т, 2020. – 107 с.
101. Матюхин, В.А. Энергетика мышечной деятельности ныряющих млекопитающих/ В.А. Матюхин, Т.В. Нешумова, В.А. Черепанова. – Новосибирск: Наука, 1988. – 160 с.
102. Менчикова, И.Э. Гистологические и гистохимические особенности скелетных мышц косули / И.Э. Менчикова, Н.В. Донкова // Вестник КрасГАУ. – 2025. – № 3(216). – С. 187-198. – DOI 10.36718/1819-4036-2025-3-187-198.

103. Молькова, А.А. Артериальное русло базальной поверхности головного мозга байкальской нерпы / А.А. Молькова, Н.И. Рядинская // Иппология и ветеринария. – 2020. – № 1(35). – С. 64-65.

104. Мордвинов, Ю.Е. Функциональная морфология плавания птиц и полуводных млекопитающих / Ю.Е. Мордвинов. – Киев: Наук. думка, 1984. – 168 с.

105. Мужчинкин, В.Ф. Артериальная система северных морских котиков и варианты ее строения / В.Ф. Мужчинкин // Известия ТИНРО. – 1971. – №80. – С. 93-101.

106. Нетак, А.Р. Мышцы запястного сустава и пальцев передней конечности (ласта) у байкальской нерпы / А.Р. Нетак // Научные исследования студентов в решении актуальных проблем АПК: Материалы региональной студенческой научно-практической конференции с международным участием, посвященной 70-летию Победы в Великой Отечественной войне и 100-летию со Дня рождения А.А. Ежевского, 25–26 марта 2015 года. Иркутск: Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского, 2015. – С. 56-60.

107. Нешумова, Т.В. Эколого-физиологические аспекты распределения миоглобина в тканях байкальской нерпы *Phoca (Pusa) sibirica* Gmel. / Т.В. Нешумова, Е.А. Петров, В.А. Черепанова // Журнал общей биологии. – 1986. – Т. XLVII, №1. – С. 119-124.

108. Овчинников, Д.К. Морфология кровеносных сосудов и нервных структур желудка, тонкой и толстой кишок пушных зверей клеточного содержания: специальность 16.00.02 «Патология, онкология и морфология животных»: автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата ветеринарных наук / Овчинников Дмитрий Константинович; Омский государственный аграрный университет. – Омск, 2005. – 18 с.

109. Огнев, С.И. Звери СССР и прилежащих стран (Звери Вост. Европы и Сев. Азии). Ч. 3. Хищные и ластоногие // С.И. Огнев. – М., Л.: Главпушнина НКВТ. Ред. изд. отд., Биомедгиз, 1935. – 752 с.

110. Пастухов, В.Д. Нерпа Байкала. Биологические основы рационального использования и охраны ресурсов // В.Д. Пастухов. – Новосибирск: Наука, 1993. – 272 с.

111. Перлов, А.С. Об анатомии пищеварительной системы сивучей / А.С. Перлов, М.И. Урманов // Труды ВНИРО-ТИНРО «Морские млекопитающие». – 1971. – Т. 82. – С. 193-206.

112. Петров Е.А. Общий запас кислорода и длительность ныряния нерпы / Петров Е.А., Шошенко К.А. // Морфология и экология рыб. – Новосибирск: Наука, 1987. – С. 110-128.

113. Петров, Е.А. Агонистическое поведение байкальской нерпы *Pusa sibirica* (Gmelin, 1778) на береговых лежбищах: агрессивные и умиротворяющие паттерны / Е.А. Петров, А.Б. Купчинский // Биота и среда природных территорий. – 2023а. – Том 11, № 4. – С. 5–26.

114. Петров, Е.А. Байкальская нерпа / Е.А. Петров. – Улан-Удэ: ИД «ЭКОС», 2009. – 176 с.

115. Петров, Е.А. Байкальская нерпа: эколого-эволюционные аспекты: дис. ... докт. биол. наук: 03.00.16 / Е.А. Петров. – г. Улан-Удэ, 2003. – 364 с.

116. Петров, Е.А. Влияние раннего разрушения ледяного покрова и высокого уровня воды на функционирование берегового лежбища байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) на о. Долгом (оз. Байкал) по материалам 2020 г. / Е.А. Петров, А.Б. Купчинский // Известия ТИНРО. – 2023б. – №203(1). – С. 163-178.

117. Петров, Е.А. Вселение байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) в озеро Байкал и современные угрозы популяции в связи с изменением климата (обзор). Сообщение 1. Вселение байкальской нерпы в оз. Байкал: родственные связи, время и миграционные пути / Е.А. Петров, А.Б. Купчинский // Известия Иркутского государственного университета. Серия «Биология. Экология». – 2021. – Т. 38. – С. 103–134.

118. Петров, Е.А. Вселение байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) в озеро Байкал и современные угрозы популяции в связи с изменением

климата. Сообщение 2. Палеоусловия эволюции байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) в оз. Байкал и современные угрозы в связи с потеплением климата / Е.А. Петров, А.Б. Купчинский // Известия Иркутского государственного университета. Серия «Биология. Экология». – 2022а. – Т. 42. – С. 37–65.

119. Петров, Е.А. Значение берега в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788, Pinnipedia). 3. Функционирование лежбищ байкальской нерпы на о. Тонкий (Ушканьи острова, оз. Байкал) по материалам видео наблюдений / Е.А. Петров, А.Б. Купчинский, В.А. Фиалков, А.А. Бадардинов // Зоологический журнал. – 2021а. – Том 100, № 7. – С. 823–840.

120. Петров, Е.А. Значение берега в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788, Pinnipedia). 2. Поведение на лежбищах / Е.А. Петров, А.Б. Купчинский, В.А. Фиалков, А.А. Бадардинов // Зоологический журнал. – 2021б. – Т. 100. – № 6. – С. 671–685.

121. Петров, Е.А. Значение берега в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788, Pinnipedia). 4. Поведение нерпы на береговых лежбищах на о. Тонкий (архипелаг Ушканьи острова, оз. Байкал) по материалам видео наблюдений / Е.А. Петров, А.Б. Купчинский, В.А. Фиалков, А.А. Бадардинов // Зоологический журнал. – 2021в. – Том 100, № 10. – С. 1175–1194.

122. Петров, Е.А. К вопросу о значении береговых лежбищ в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) в условиях потепления климата / Е.А. Петров, А.Б. Купчинский, В.А. Фиалков // Международный научно-исследовательский журнал. – 2021г. – № 3(105). – Ч. 2. – С. 42–47.

123. Петров, Е.А. Концентрация и распределение миоглобина в тканях плодов байкальской нерпы *Pusa sibirica* / Е.А. Петров // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 1985. – № 1. – С. 83–86.

124. Петров, Е.А. Миоглобин как фактор адаптации к подводному образу жизни у ластоногих / Е.А. Петров, Л.И. Егорова, О.К. Елагин // Известия СО АН СССР (серия биол. наук). – 1990. – №1. – С. 20-23.

125. Петров, Е.А. Мирное поведение байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin, 1778) на береговом лежбище / Петров Е.А., Купчинский А.Б. // Биота и среда природных территорий. – 2023в. – Том 11, № 3. – С. 53–74.

126. Петров, Е.А. Общий и внутриорганный объем циркулирующей крови у щенков байкальской нерпы *Pusa sibirica* при нырянии / Е.А. Петров, О.К. Елагин, В.И. Баранов, К.А. Шошенко // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 1998а. – Т. 34. – №2. – Р. 272-274.

127. Петров, Е.А. Объем циркулирующей крови у нерпы *Pusa sibirica* / Е.А. Петров, О.К. Елагин, К.А. Шошенко // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 1987. – Т. XXIII. – №3. – С. 390-392.

128. Петров, Е.А. Основная причина выхода байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) на береговые лежбища – растянутая смена волосяного покрова (линька) на фоне потепления / Е.А. Петров, А.Б. Купчинский // Зоологический журнал. – 2023г. – Т. 102, № 2. – С. 201–214.

129. Петров, Е.А. Питание байкальской нерпы *Pusa sibirica* Gm. пелагическим рачком *Macrohectopus branickii* Dyb. в условиях искусственного освещения / Е.А. Петров, А.Б. Купчинский // Известия ТИНРО. – 2024. – Т. 204. – № 4. – С.112-123.

130. Петров, Е.А. Потепление климата приводит к увеличению численности береговых лежбищ байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) / Е.А. Петров, А.Б. Купчинский, М.Е. Овдин, А.В. Шаблов // Биосфера. – 2025. – № 17(1). – С. 46-58.

131. Петров, Е.А. Ракообразные в питании байкальской нерпы (*Pusa sibirica* GM.). 1. Обзор литературы / Е.А. Петров, А.Б. Купчинский // Байкальский зоологический журнал. – 2022б. – № 2(32). – С. 105–114.

132. Петров, Е.А. Ракообразные в питании байкальской нерпы (*Pusa sibirica* GM.). 2. Фактор процветания популяции? / Е.А. Петров, А.Б. Купчинский // Байкальский зоологический журнал. – 2022в. – № 2 (32). – С. 115–125.

133. Петров, Е.А. Растянутая линька на фоне потепления климата – основная причина выхода байкальской нерпы (*Pusa sibirica*, Pinnipedia) на береговые лежбища / Е.А. Петров, А.Б. Купчинский // Зоологический журнал. – 2023д. – № 102(2). – С. 201-214.

134. Петров, Е.А. Сосудистые реакции у байкальской нерпы *Pusa sibirica* при разных типах ныряния / Е.А. Петров, О.К. Елагин, В.И. Баранов, К.А. Шошенко // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 1998б. – Т. 34, №1. – Р. 50-56.

135. Петров, Е.А. Ушканьи острова (оз. Байкал), их роль и значение в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788, Pinnipedia) в современных условиях / Е.А. Петров, А.Б. Купчинский, А.А. Сыроватский // Зоологический журнал. – 2023. – Т. 102, № 12. – С. 1421–1438.

136. Петров, Е.А. Эколого-физиологическая характеристика красной крови байкальской нерпы: Морфофизиологические и экологические исследования байкальской нерпы / Е.А. Петров. – Новосибирск: Наука, 1982. – С.66-86.

137. Плиска, А.А. Кровоснабжение тонкого отдела кишечника у байкальской нерпы / А.А. Плиска, Н.И. Рядинская // The Scientific Heritage. – 2021. – № 71-2(71). – С. 44-48.

138. Помойницкая, Т.Е. Анатомические особенности мочеиспускательного канала и его кровоснабжение у байкальской нерпы / Т.Е. Помойницкая // Вестник КрасГАУ. – 2021. – № 9(174). – С. 214-219. –

139. Помойницкая, Т.Е. Артериальное и венозное русло почек байкальской нерпы в период новорожденности / Т.Е. Помойницкая, Н.И. Рядинская // Морфология в XXI веке: теория, методология, практика: Сборник трудов всероссийской (национальной) научно-практической конференции, Москва, 01–04 июня 2021 года. – Москва: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московская государственная академия ветеринарной

медицины и биотехнологии - МВА имени К.И. Скрыбина», 2021. – С. 152-155.

140. Помойницкая, Т.Е. Венозное русло почек байкальской нерпы в различные периоды онтогенеза / Т.Е. Помойницкая, Н.И. Рядинская // Научные исследования и разработки к внедрению в АПК: Материалы международной научно-практической конференции молодых ученых, п. Молодежный, 26–27 марта 2020 года. – п. Молодежный: Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского, 2020. – С. 217-223.

141. Помойницкая, Т.Е. Венозный отток крови почек байкальской нерпы в раннем постнатальном онтогенезе / Т.Е. Помойницкая, Н.И. Рядинская // Научные исследования и разработки к внедрению в АПК: Материалы всероссийской студенческой научно-практической конференции, Иркутск, 17–18 марта 2022 года. – Молодежный: Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского, 2022. – С. 502-507.

142. Помойницкая, Т.Е. Морфологические особенности мочевыделительной системы и ее кровеносного русла байкальской нерпы в постнатальном онтогенезе: дис. ... канд. биол. наук: 06.02.01 / Т.Е. Помойницкая. – г. Ставрополь, 2022. – 165 с.

143. Попова, В.В. Гистологическое строение наружного уха байкальской нерпы / В.В. Попова, И.В. Аникиенко // Научные исследования студентов в решении актуальных проблем АПК: Материалы всероссийской научно-практической конференции, Иркутск, 04–05 марта 2021 года. Том IV. – Молодежный: Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского, 2021. – С. 46-51.

144. Прусаков, А.В. Артериальная система головного мозга английского бульдога / А.В. Прусаков, Н.В. Зеленовский, М.В. Щипакин, С.В. Вирунен, Д.С. Былинская // Ученые записки Казанской государственной

академии ветеринарной медицины им. Н.Э. Баумана. – 2015. – Т. 222, № 2. – С. 191-195.

145. Прусаков, А.В. Артерии тазовой конечности йоркширского терьера / А.В. Прусаков, Н.В. Зеленовский, М.В. Щипакин, Д.С. Былинская, Ю.Ю. Бартенева, Д.В. Васильев // Международный вестник ветеринарии. – 2019а. – № 2. – С. 145-151.

146. Прусаков, А.В. Ветви дуги аорты кошки домашней / А.В. Прусаков, Н.В. Зеленовский, М.В. Щипакин, С.В. Вирунен, Д.С. Былинская // Международный вестник ветеринарии. – 2017а. – № 4. – С. 71-75.

147. Прусаков, А.В. Гистологическое строение внутренних сонных артерий и их ветвей у кошки и собаки / А.В. Прусаков, Н.В. Зеленовский // Иппология и ветеринария. – 2017. – № 2(24). – С. 107-112.

148. Прусаков, А.В. Гистоструктура чудесных артериальных сетей основания головного мозга животных / А.В. Прусаков, Н.В. Зеленовский, М.В. Щипакин, Д.С. Былинская, Д.В. Васильев // Морфология. – 2019б. – Т. 156, № 6. – С. 115.

149. Прусаков, А.В. Особенности строения артериального русла органов головы кошки домашней по данным вазорентгенографии / А.В. Прусаков, Н. В. Зеленовский, М. В. Щипакин, С.В. Вирунен, Д.С. Былинская, Д.В. Васильев // Иппология и ветеринария. – 2017б. – № 4(26). – С. 96-101.

150. Прусаков, А.В. Чудесные артериальные сети основания головного мозга животных / А.В. Прусаков, Н.В. Зеленовский, М.В. Щипакин, Д.С. Былинская, Ю.Ю. Бартенева, Д.В. Васильев // Морфология. – 2020. – Т. 157, № 2-3. – С. 174.

151. Рядинская Н.И. Анатомические особенности органов, участвующих в механизме глубоководного погружения у Байкальской нерпы / Н.И. Рядинская, И.В. Аникиенко, О.П. Ильина, Д.Р. Иконникова, Т.Е. Помойницкая, С.А. Сайванова, В.Н. Тарасевич// Развитие агропромышленного комплекса в науке и образовании Российской Федерации в период цифровизации: Сборник материалов международной

научно-практической конференции, Екатеринбург, 18–21 сентября 2024 года.
– Екатеринбург: Уральский государственный аграрный университет, 2024. – С. 178-182.

152. Рядинская, Н.И. Анатомические особенности в строении и топографии тонкого отдела кишечника байкальской нерпы / Н.И. Рядинская, И.В. Аникиенко, О.П. Ильина // Инновационные достижения ветеринарной науки и практики: Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 85-летию доктора ветеринарных наук, профессора, заслуженного деятеля науки Российской Федерации Тарнуева Юрия Абогоевича, Улан-Удэ, 14–16 июля 2024 года. – Улан-Удэ: Бурятская государственная сельскохозяйственная академия им. В.Р. Филиппова, 2024. – С. 123-130.

153. Рядинская, Н.И. Анатомические особенности костей стилоподия и зейгоподия тазовой конечности (ласты) байкальской нерпы в постнатальном онтогенезе / Н.И. Рядинская, О.П. Ильина, И.В. Аникиенко // Климат, экология, сельское хозяйство Евразии: Материалы XIV Международной научно-практической конференции, посвященной 80 - летию Победы в Великой Отечественной войне, п. Молодежный, 24–25 апреля 2025 года. – п. Молодежный: Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского, 2025. – С. 419-425.

154. Рядинская, Н.И. Анатомические особенности мочевого пузыря и его кровоснабжение у байкальской нерпы / Н.И. Рядинская, Т.Е. Помойницкая // Иппология и ветеринария. – 2021. – № 2(40). – С. 171-176.

155. Рядинская, Н.И. Архитектоника кровеносных сосудов дуги аорты, чревной и надпочечниковых артерий байкальской нерпы / Н.И. Рядинская, И.В. Аникиенко, А.А. Молькова, С.А. Сайванова, М.А. Табакова, О.П. Ильина // Морфология. – 2020. – Т. 158, № 4-5. – С. 53-59.

156. Рядинская, Н.И. Мышцы головы у байкальской нерпы в возрастном аспекте / Н.И. Рядинская, И.В. Аникиенко, О.П. Ильина, Д.Р. Иконникова, Т.Е. Помойницкая, У.Р. Шарипова // Климат, экология, сельское

хозяйство Евразии: Материалы XIII Международной научно-практической конференции, посвященной 90-летию ФГБОУ ВО «Иркутский государственный аграрный университет имени А.А. Ежевского», п. Молодежный, 25–26 апреля 2024 года. – п. Молодежный: Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского, 2024. – С. 390-395.

157. Рядинская, Н.И. Мышцы плечевого и локтевого суставов передней конечности (ласта) у байкальской нерпы / Н.И. Рядинская // Морские млекопитающие Голарктики: Сборник научных трудов по материалам VIII международной конференции, Санкт-Петербург, 22–27 сентября 2014 года. СПб.: РОО "Совет по морским млекопитающим", 2015. – С. 123-129.

158. Рядинская, Н.И. Особенности экстраорганных артерий селезенки, печени, желудка и поджелудочной железы у байкальской нерпы / Н.И. Рядинская, С.А. Сайванова, С.Д. Саможапова, В.Н. Тарасевич, Е.Н. Тарасевич, Е.С. Чистова // Вестник КрасГАУ. – 2016. – № 3(114). – С. 121-129.

159. Рядинская, Н.И. Скелет байкальской нерпы: учебное пособие / Н.И. Рядинская, И.В. Аникиенко, Д.Р. Иконникова, О.П. Ильина, Е.А. Карпова, А.А. Молькова, Т.Е. Помойницкая, С.А. Сайванова, М.А. Табакова, В.Н. Тарасевич. – Молодежный: Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского, 2020. – 61 с.

160. Сайванова, С.А. Анатомические особенности селезёнки у байкальской нерпы / С.А. Сайванова, Н.И. Рядинская, О.П. Ильина // Иппология и ветеринария. – 2016а. – № 1(19). – С. 95-99.

161. Сайванова, С.А. Артериальное русло селезенки байкальской нерпы в возрастном аспекте / С.А. Сайванова, Н. И. Рядинская О. П. Ильина, В. Н. Тарасевич // Вестник ИрГСХА. – 2017. – № 80. – С. 35-44.

162. Сайванова, С.А. Венозное русло селезенки байкальской нерпы / С.А. Сайванова, Н.И. Рядинская // Вестник ИрГСХА. – 2016. – № 77. – С. 110-117.

163. Сайванова, С.А. Гистологическая характеристика селезенки байкальской нерпы в постнатальном онтогенезе / С.А. Сайванова, Н.И. Рядинская // Вестник КрасГАУ. – 2018. – № 1(136). – С. 70-74.

164. Сайванова, С.А. Гистологические особенности в строении селезенки у байкальской нерпы / С.А. Сайванова // Актуальные вопросы аграрной науки. – 2016а. – № 20. – С. 24-28.

165. Сайванова, С.А. Интраорганный сосудистый русло селезенки байкальской нерпы / С.А. Сайванова, Н.И. Рядинская, О.П. Ильина // Проблемы видовой и возрастной морфологии: материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященной 100-летию профессора Васильева Кирилла Антоновича, Улан-Удэ, 28 июня – 01 июля 2018 года. – Улан-Удэ: Бурятская государственная сельскохозяйственная академия имени В.Р. Филиппова, 2019. – С. 102-108.

166. Сайванова, С.А. Кровоснабжение селезенки у байкальской нерпы / С.А. Сайванова, Н.И. Рядинская, О.П. Ильина // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2016б. – № 2(136). – С. 132-137.

167. Сайванова, С.А. Микроциркуляторное русло селезенки у байкальской нерпы / С.А. Сайванова, Н.И. Рядинская, О.П. Ильина // Вестник ИрГСХА. – 2016в. – № 73. – С. 93-101.

168. Сайванова, С.А. Морфологические особенности селезенки и ее кровеносного русла байкальской нерпы в постнатальном онтогенезе: дис. ... канд. биол. наук: 06.02.01 / С.А. Сайванова. – г. Ставрополь, 2017. - 132 с.

169. Сайванова, С.А. Морфофункциональные особенности в строении и кровоснабжении селезенки у байкальской нерпы в постнатальном онтогенезе / С.А. Сайванова // Актуальные вопросы аграрной науки. – 2016б. – № 19. – С. 38-42.

170. Сайванова, С.А. Топография и кровоснабжение подмышечного лимфатического узла байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin 1788) / С.А. Сайванова, И.В. Аникиенко, Н.И. Рядинская, О.П. Ильина // Иппология и ветеринария. – 2020. – № 1(35). – С. 86-87.

171. Сватош, З.Ф. Байкальский тюлень (*Phoca baicalensis*) и промысел его / З.Ф. Сватош // Природа и охота. – 1925. – Харьков: Изд-во ВУСОР. – С. 20–49.

172. Сватош, З.Ф. Байкальский тюлень / З.Ф. Сватош // Материалы Баргузинской экспедиции Г.Г. Доппельмаира 1914–1915 гг. – Верхнеудинск; Ленинград: Изд-во Госплана БМ АССР, 1926. – С. 151–157.

173. Свиридов, Н.С. Нерпа и её охрана на Байкале / Н.С. Свиридов // Краеведческий сборник. Вып. III. Бурятский филиал Географического общества СССР. – 1958. – С. 47–55.

174. Свиридов, Н.С. Опыт учета численности и распределения нерпы на оз. Байкал с помощью самолета / Н.С. Свиридов // Известия Иркутского сельхоз института. – 1955. – Вып. 6. – С. 321-331.

175. Табакова, М.А. Гистологическое строение печени байкальской нерпы / М.А. Табакова, Н.И. Рядинская // Проблемы видовой и возрастной морфологии: материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященной 100-летию профессора Васильева Кирилла Антоновича, Улан-Удэ, 28 июня – 01 июля 2018 года. – Улан-Удэ: Бурятская государственная сельскохозяйственная академия имени В.Р. Филиппова, 2019. – С. 125-134.

176. Табакова, М.А. Морфологическая характеристика сосудистого русла печени байкальской нерпы / М.А. Табакова // Научные исследования и разработки к внедрению в АПК: Материалы региональной научно-практической конференции молодых учёных, Иркутск, 05 апреля 2017 года. – Иркутск: Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского, 2017а. – С. 126-135.

177. Табакова, М.А. Морфологические особенности печени и ее кровеносного русла у байкальской нерпы в постнатальном онтогенезе в норме и при патологиях: дис. ... канд. биол. наук: 06.02.01 / М.А. Табакова. – г. Ставрополь, 2020. - 167 с.

178. Табакова, М.А. Печеночная триада байкальской нерпы / М.А. Табакова, Н.И. Рядинская // Пресноводные экосистемы – современные вызовы: Тезисы докладов и стендовых сообщений международной конференции, Иркутск, 10–14 сентября 2018 года / Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Лимнологический институт, Сибирского отделения Российской академии наук (ЛИН СО РАН). – Иркутск: ООО "Мегапринт", 2018а. – С. 334-335.

179. Табакова, М.А. Печеночный синус байкальской нерпы / М.А. Табакова // Актуальные проблемы биотехнологии и ветеринарной медицины: Материалы международной научно-практической конференции молодых ученых, Иркутск, 14–15 декабря 2017 года. – Иркутск: Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского, 2017б. – С. 159-167.

180. Табакова, М.А. Система печеночных вен байкальской нерпы / М.А. Табакова, Н.И. Рядинская // Вестник КрасГАУ. – 2018б. – № 5(140). – С. 258-264.

181. Тарасевич, В.Н. Анатомо-топографические особенности сердца байкальской нерпы / В.Н. Тарасевич, Н.И. Рядинская // Иппология и ветеринария. – 2020а. – № 1(35). – С. 115-116.

182. Тарасевич, В.Н. Васкуляризация сердца у байкальской нерпы / В.Н. Тарасевич // Инновационные тенденции развития российской науки: Материалы XIII Международной научно-практической конференции молодых ученых, Красноярск, 08–09 апреля 2020 года. Том Часть I. – Красноярск: Красноярский государственный аграрный университет, 2020. – С. 96-99.

183. Тарасевич, В.Н. Особенности анатомии сердца у щенков байкальской нерпы / В.Н. Тарасевич, Н.И. Рядинская // Иппология и ветеринария. – 2020б. – № 3(37). – С. 178-183.

184. Тарасевич, В.Н. Особенности артериального кровоснабжения сердца у байкальской нерпы / В.Н. Тарасевич, Н.И. Рядинская // Вестник ИрГСХА. – 2020в. – № 97. – С. 145-154.

185. Тарасевич, В.Н. Особенности морфологии наружных межреберных мышц у байкальской нерпы / В.Н. Тарасевич, Н.И. Рядинская, П.И. Евдокимов // Фундаментальные и прикладные исследования в ветеринарии и биотехнологии: Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 80-летию образования Иркутской государственной сельскохозяйственной академии и 10-летию первого выпуска ветеринарных врачей, Иркутск, 10–11 ноября 2014 года. – Иркутск: Издательство "Перо", 2014. – С. 135-140.

186. Тарасевич, В.Н. Особенности морфологии поднимателей ребер у байкальской нерпы / В.Н. Тарасевич // Агропромышленный комплекс: проблемы и перспективы развития: тезисы докладов всероссийской научно-практической конференции, Благовещенск, 15 апреля 2020 года. – Благовещенск: Дальневосточный государственный аграрный университет, 2020. – С. 149.

187. Теленков, В.Н. Вены и сфинктерные системы органов мочеполового аппарата пушных зверей / В.Н. Теленков, Г.А. Хонин, О.А. Приступа // Вестник Омского ГАУ. – 2020. – №4(40). – С. 110-117.

188. Теленков, В.Н. Источники васкуляризации органов тазовой полости у самцов пушных зверей / В.Н. Теленков, Г.А. Хонин // Иппология и ветеринария. – 2018. – № 4(30). – С. 118-120.

189. Теленков, В.Н. Лимфатическая система двенадцатиперстной кишки и поджелудочной железы у плотоядных / В.Н. Теленков // Каталог научных и инновационных разработок ФГБОУ ВО Омский ГАУ. Серия "Ветеринария": Сборник материалов по итогам научно-исследовательской

деятельности. – Омск: Омский государственный аграрный университет им. П.А. Столыпина, 2025. – С. 100-101.

190. Теленков, В.Н. Морфология экстра- и интраорганных сосудов предстательной железы и мочеполового канала у пушных зверей семейства кунных / В.Н. Теленков, Г.А. Хонин // Вестник КрасГАУ. – 2019. – № 7(148). – С. 103-109.

191. Тихомиров, Э.А. Методы определения возраста некоторых ластоногих / Э.А. Тихомиров, Г.А. Клевезаль // Сб. Определение возраста промысловых ластоногих и рациональное использование морских млекопитающих. – М.: Наука, 1964. – С. 5–20.

192. Туманов, И.Л. Биологические особенности хищных млекопитающих России / И.Л. Туманов. – Санкт-Петербург: Наука, 2003. – 448 с.

193. Тяглова, И.Ю. Анатомия собаки: учебно-методическое пособие / И.Ю. Тяглова, Р.И. Ситдилов, О.Т. Муллакаев. — Казань: КГАВМ им. Баумана, 2021. — 72 с.

194. Урманов, В.И. Ангиоархитектура печени калана и ластоногих в связи с желчевыделительной системой / В.И. Урманов // Труды ВНИРО-ТИНРО «Морские млекопитающие». – 1971а. – Т. 82. – С. 247-256.

195. Урманов, В.И. Сравнительно-морфологическая характеристика печени ластоногих и калана / В.И. Урманов // Труды ВНИРО-ТИНРО «Морские млекопитающие». – 1971б. – Т. 82. – С. 289-300.

196. Усов, Л.А. Адаптивные возможности магистральных сосудов головного мозга нерпы / Л.А. Усов, Н.Ф. Усова // Сибирский медицинский журнал. – 2009. - №4. – С. 38-40.

197. Хватов, В.А. Морфология дуги аорты и её ветвей у кошек породы мейн-кун / В.А. Хватов, М.В. Щипакин, С.С. Глушенок // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). – 2022. - № 3. – С. 142-148.

198. Чапский, К.К. Определение возраста некоторых млекопитающих по микроструктуре кости / К.К. Чапский // Изв. Естественного ин-та им. П.Ф. Лесгафта. – 1952. – Т. 25. С. 47–67.

199. Шарипова, У.Р. Анатомические особенности органов носовой полости у байкальской нерпы / У.Р. Шарипова, Н.И. Рядинская // Научные исследования и разработки к внедрению в АПК: Материалы международной научно-практической конференции молодых ученых, п. Молодежный, 16–17 марта 2023 года. – п. Молодежный: Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского, 2023. – С. 279-283.

200. Шошенко, К.А. Кровеносные капилляры / К.А. Шошенко. – Новосибирск: Наука, 1975. – 374 с.

201. Шошенко, К.А. Сердечно-сосудистая система. Экологическая физиология животных: Ч. 2.: руководство по физиологии / К.А. Шошенко – Л.: Наука, 1981. – С.169-226.

202. Щипакин, М.В. Анатомо-топографические особенности строения артериального русла головы енотовидной собаки / М.В. Щипакин, А.В. Прусаков, С.В. Вирунен // Современные проблемы анатомии, гистологии и эмбриологии животных: V Всероссийская научная Интернет-конференция с международным участием: материалы конференции, посвященной 140-летию кафедры анатомии КГАВМ, Казань, 22–23 апреля 2014 года / ФГБОУ ВПО Казанская государственная академия ветеринарной медицины им. Н.Э. Баумана, Сервис виртуальных конференций Рах Grid, Составитель Синяев Д.Н.. – Казань: Индивидуальный предприниматель Синяев Дмитрий Николаевич, 2014а. – С. 224-226.

203. Щипакин, М.В. Анатомо-топографические особенности строения артериального русла головы енотовидной собаки / М.В. Щипакин, А.В. Прусаков, С.В. Вирунен // Вопросы нормативно-правового регулирования в ветеринарии. – 2014б. – № 3. – С. 265-268.

204. Щипакин, М.В. Артериальное кровоснабжение области лопатки и плеча немецкой овчарки / М.В. Щипакин, А.В. Прусаков, Н.В. Зеленевский,

Д.С. Былинская, Ю.Ю. Бартенева, Д.В. Васильев, А.С. Стратонов, В.А. Хватов // Иппология и ветеринария. – 2019. – № 2(32). – С. 133-136.

205. Щипакин, М.В. Артериальное кровоснабжение области стопы кошки домашней / М.В. Щипакин, Н.В. Зеленовский, А.В. Прусаков, С.В. Вирунен, Д.С. Былинская, Д.В. Васильев // Вопросы нормативно-правового регулирования в ветеринарии. – 2018а. – № 1. – С. 135-137.

206. Щипакин, М.В. Артериальные источники кровоснабжения областей бедра и голени нутрии черной породы / М.В. Щипакин, А.В. Прусаков, Н.В. Зеленовский, Д.С. Былинская, Ю.Ю. Бартенева, Д.В. Васильев // Иппология и ветеринария. – 2018б. – № 3(29). – С. 87-90.

207. Щипакин, М.В. Особенности хода и ветвления артерий головы таксы обыкновенной / М.В. Щипакин, А.В. Прусаков, С.В. Вирунен, Д.С. Былинская, С.А. Куга // Иппология и ветеринария. – 2014в. – № 1(11). – С. 109-114.

208. Amano, M. Age determination and growth of Baikal seals (*Phoca sibirica*) / M. Amano, N. Miyazaki, E.A. Petrov // Advances in Ecological Research. – 2000. – Vol. 31. – P. 449-462.

209. Andersen, H.T. Physiological adaptations in diving vertebrates / H.T. Andersen // Physiological Reviews. – 1966. – Vol. 46(2). – P. 212–243.

210. Andrews, R.D. Heart rates of northern elephant seals diving at sea and resting on the beach / R.D. Andrews, D.R. Jones, J.D. Williams, P.H. Thorson, G.W. Oliver, D.P. Costa, B.J. Le Boeuf // J Exp Biol. – 1997. – Vol. 200(15). – P. 2083-2095.

211. Anikienko, I.V. Skin of the Baikal Seal (*Pusa sibirica*, Phocidae): Norm and Pathology / I.V. Anikienko, N.I. Ryadinskaya, E.A. Petrov [et al.] // Biology Bulletin. – 2025. – Vol. 52. – P. 316 (1-17).

212. Arregui, M. Myoglobin Concentration and Oxygen Stores in Different Functional Muscle Groups from Three Small Cetacean Species / M. Arregui, E.M. Singleton, P. Saavedra, D.A. Pabst, M.J. Moore, E. Sierra, M.A. Rivero, N.

Câmara, M. Niemeyer, A. Fahlman, W.A. McLellan, Y. Bernaldo de Quirós // *Animals*. – 2021. – Vol. 11(2). – P. 451 (1-16).

213. Awal, M.A. Morphometrical changes of the arterial walls of main arteries from heart to the abdomino-inguinal mammary glands of rat from virgin through pregnancy, lactation and post-weaning / M.A. Awal, M. Matsumoto, H. Nishinakagawa // *J Vet Med Sci*. – 1995. – Vol. 57(2). – P. 251-256.

214. Bagchi, A. Intrinsic anti-inflammatory properties in the serum of two species of deep-diving seal / A. Bagchi, A.J. Batten, M. Levin, K.N. Allen, M.L. Fitzgerald, L.A. Hückstädt, D.P. Costa, E.S. Buys, A.G. Hindle // *J Exp Biol*. – 2018. – Vol. 221(13). – P. jeb178491.

215. Ballarin, C. Vascularization of the trachea in the bottlenose dolphin: comparison with bovine and evidence for evolutionary adaptations to diving / C. Ballarin, P. Bagnoli, A. Peruffo, B. Cozzi // *R Soc Open Sci*. – 2018. – Vol. 5. – P. 171645.

216. Bavis, R.W. Combined effects of intermittent hyperoxia and intermittent hypercapnic hypoxia on respiratory control in neonatal rats / R.W. Bavis, A.H. Millström, S.M. Kim, C.A. MacDonald, C.A. O'Toole, K. Asklof, A.B. McDonough // *Respir Physiol Neurobiol*. – 2019. – Vol. 260. – P. 70-81.

217. Belanger, L.F. A study of the histological structure of the respiratory portion of the lungs of aquatic mammals / L.F. Belanger // *Am. J. Anat*. – 1940. – Vol. 67. – P. 437-469.

218. Blix, A.S. Adaptations to deep and prolonged diving in phocid seals / A.S. Blix // *J Exp Biol*. – 2018. – Vol. 221(Pt 12). – P. jeb182972 (1-13).

219. Blix, A.S. Ascending aorta of hooded seals with particular emphasis on its vasa vasorum / A.S. Blix, S. Kuttner, E.B. Messelt // *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*. – 2016. – Vol. 311(1). – P. R144-R1449.

220. Blix, A.S. Brown Adipose Tissue and the Significance of the Venous Plexuses in Pinnipeds / A.S. Blix, H.J. Grav, K. Ronald // *Acta physiol. scand*. – 1975. – Vol. 94. – P. 133-135.

221. Blix, A.S. Cardiac output and its distribution through capillaries and A-V shunts in diving seals / A.S. Blix, R. Elsner, J.K. Kjekshus // *Acta Physiol Scand.* – 1983. – Vol. 118(2). – P. 109–116.
222. Blix, A.S. On testicular cooling in phocid seals / A.S. Blix., F.H. Fay, K. Ronald // *Polar Research.* – 1983. – Vol. 1. – P. 231-234.
223. Blix, A.S. Selective brain cooling and its vascular basis in diving seals / A.S. Blix, L. Walløe, E.B. Messelt, L.P. Folkow // *J Exp Biol.* – 2010. – Vol. 213. - Pt 15. – P. 2610-2616.
224. Blix, A.S. The venous system of seals, with new ideas on the significance of the extradural intravertebral vein / A.S. Blix // *J Exp Biol.* – 2011. – Vol. 214. – Pt 21. – P. 3507-3510.
225. Bonato, M. Dynamics of blood circulation during diving in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): the role of the retia mirabilia / M. Bonato, P. Bagnoli, C. Centelleghes, M. Maric, G. Brocca, S. Mazzariol, B. Cozzi // *J. Exp. Biol.* – 2019. – Vol. 222 (5). – P. jeb198457.
226. Bostrom, B.L. Tracheal compression delays alveolar collapse during deep diving in marine mammals / B.L. Bostrom, A. Fahlman, D.R. Jones // *Respiratory Physiology & Neurobiology.* – 2008. – Vol. 161. – № 3. – P. 298-305.
227. Buchanan, J.W. Patent ductus arteriosus morphology, pathogenesis, types and treatment / J.W. Buchanan // *Journal of Veterinary Cardiology.* – 2001. – Vol. 3(1). – P. 7-16.
228. Buono, M.R. Anatomy of nasal complex in the southern right whale, *Eubalaena australis* (Cetacea, Mysticeti) / M.R. Buono, M.S. Fernández, R.E. Fordyce, J.S. Reidenberg // *J. Anat.* – 2015. – Vol. 226. – P. 81-92.
229. Burns, J.M. Does iron availability limit oxygen store development in seal pups / J.M. Burns, M.O. Hammill // *Proceedings of the 4th CPB Meeting in Africa: MARA.* – 2008. – P. 417-428.
230. Butler, P.J. Metabolic regulation in diving birds and mammals / P.J. Butler // *Respiratory Physiology & Neurobiology.* – 2004. – Vol. 141. - № 3. – P. 297-315.

231. Butler, P.J. Respiratory and cardiovascular control during diving in birds and mammals / P.J. Butler // J Exp Biol. – 1982. – Vol. 100. – P. 195-221. doi: 10.1242/jeb.100.1.195.
232. Cabanac, A. Blood volume in hooded seals: implications for diving capacity / A. Cabanac // Canadian Journal of Zoology. – 2011. – Vol. 78. – P. 1293-1299.
233. Cabanac, A. Contracted spleen in seals, estimates of dilated organs, and diving capacity / A. Cabanac // Polar Biol. – 2002. – Vol. 25. – P. 1–4.
234. Cabanac, A. The structure and blood-storing function of the spleen of the hooded seal (*Cystophora cristata*) / A. Cabanac, E.B. Messelt, L.P. Folkow, A.S. Blix // J. Zool., Lond. – 1999. – Vol. 248(1). – P. 75–81.
235. Cabanac, A. Volume capacity and contraction control of the seal spleen / A. Cabanac, L.P. Folkow, A.S. Blix // Journal of Applied Physiology. – 1997. – Vol. 82. – P. 1989-1994.
236. Campbell, K.B. Functional consequences of expanded aortic bulb: a model study / K.B. Campbell, E.A. Rhode, R.H. Cox, W.C. Hunter, A. Noordergraaf // Am J Physiol. – 1981. – Vol. 240(3). – P. R200- R210.
237. Carvalho, V.L. Ocorrência de baços acessórios em boto-cinza (*Sotalia guianensis*) – aspectos histológicos / V.L. Carvalho, M.R. Motta, D. Nunes-Pinheiro, T.N. Nogueira, C.C. Campello // Acta Scientiae Veterinariae. – 2018. – Vol. 37. – P. 177-180.
238. Castellini, M. Blood rheology of Weddell seals and bowhead whales / M. Castellini, R. Elsner, O.K. Baskurt, R.B. Wenby, H.J. Meiselman // Biorheology. – 2006. – Vol. 43(1). – P. 57-69.
239. Castellini, M. Dreaming About Diving: Sleep Apnea in Seals / M. Castellini // Physiology. - 1996. – Vol. 11(5). – P. 208–214.
240. Castellini, M.A. Blood rheology in marine mammals / M.A. Castellini, O. Baskurt, J.M. Castellini, H.J. Meiselman // Front Physiol. – 2010. – Vol. 1(146). – P. 1-8.

241. Castellini, M.A. Glycolytic enzyme activities in tissues of marine and terrestrial mammals / M.A. Castellini, G.N. Somero, G.L. Kooyman // *Physiological Zoology*. – 1981. – Vol. 54(2). – P. 242–252.
242. Castro, E.F. Echocardiographic Left Ventricular Structure and Function in healthy non-sedated Southern Sea Lions (*Otaria flaveccens*) / E.F. Castro, M. Dassis, M.C. de León, E.J. Rodríguez, R.W. Davis, A. Saubidet, D.H. Rodríguez, A. Díaz // *Aquatic Mammals*. – 2018. – Vol. 44(4). – P. 405-410.
243. Chungcharoen, D. The blood supply of the carotid body in cats, dogs and rabbits / D. Chungcharoen, De D.M. Burgh, A. Schweitzer // *J Physiol*. – 1952. – Vol. 117. – P. 347-358.
244. Clark, J.M. Transmural organization of the arterial media. The lamellar unit revisited / J.M. Clark, S. Glagov // *Arteriosclerosis*. – 1985. – Vol. 5(1). – P. 19-34.
245. Clark, P. Haematology of Australian Mammals / P. Clark. – Melbourne: CSIRO PUBLISHING, 2004. – 250 p.
246. Clarke, J.A. Distribution of carotid body type I cells and other periadventitial type I cells in the carotid bifurcation regions of the cat / J.A. Clarke, M.B. Daly // *Anat Embryol (Berl)*. – 1983. – Vol. 166. – P. 169-189.
247. Clarke, J.A. Distribution of carotid body type I cells and periadventitial type I cells in the carotid bifurcation regions of the dog / J.A. Clarke, M.B. Daly // *Acta Anat (Basel)*. – 1982. – Vol. 113. – P. 352-370.
248. Clarke, J.A. The carotid body of the harbour seal (*Phoca vitulina richardsi*) / J.A. Clarke, D.M. de Burgh, R. Elsner // *Anat Embryol (Berl)*. – 1986. – Vol. 174. – P. 391-400.
249. Colangelo, P. Accessory spleens in cetaceans: a morpho-pathological study in three bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) and one Risso's dolphin (*Grampus griseus*) / P. Colangelo, G. Marruchella, B. Cozzi, S. Mazzariol, G.M. Hartmann, G. Stanzani, L. Fichtel, V. Olivieri, V. Albanese, G. Di Guardo // *Adria-Watch Conference "Cetaceans, Sea Turtles and Sharks of the Adriatic Sea": contributo in atti di convegno (proceeding)*. – Cattolica, 2006. – P. 24.

250. Costa, D.P. Diving Physiology of Marine Vertebrates / D.P. Costa // Encyclopedia of life sciences. - Hoboken, N.J.: Wiley, 2007. – P. 1-7.
251. Costidis, A. Vascularization of air sinuses and fat bodies in the head of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): morphological implications on physiology / A. Costidis, S.A. Rommel // Frontiers in Physiology. – 2012. – Vol. 3. – P. 1-23.
252. Costidis, A.M. The morphology of the venous system in the head and neck of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) and Florida manatee (*Trichechus manatus latirostris*): diss. degree of Doctor of Philosophy (Veterinary medicine): Florida, 2012. - 354 p.
253. Cotten, P.B. The gross morphology and histochemistry of respiratory muscles in bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus* / P.B. Cotten, M.A. Piscitelli, W.A. McLellan, S.A. Rommel, J.L. Dearolf, D.A. Pabst // J Morphol. – 2008. – Vol. 269(12). – P. 1520–1538.
254. Cowan, D.F. Morphology of the lymphoid organs of the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus* / D.F. Cowan, T.L. Smith // J Anat. – 1999. – Vol. 194. – P. 505-517.
255. Cozzi, B. Structure and biomechanical properties of the trachea of the striped dolphin *Stenella coeruleoalba*: evidence for evolutionary adaptations to diving / B. Cozzi, P. Bagnoli, F. Acocella, M.L. Costantino // Anat Rec A Discov Mol Cell Evol Biol. – 2005. – Vol. 284(1). – P. 500-510.
256. Cozzi, B. The Anatomy of Dolphins. An Insight into Body Structure and Function / B. Cozzi, S. Huggenberger, H.A. Oelschläger. – London: Academic Press, 2016. – 445 p.
257. Czech-Damal N.U. The role of glycogen, glucose and lactate in neuronal activity during hypoxia in the hooded seal (*Cystophora cristata*) brain / N.U. Czech-Damal, S.J. Geiseler, M.L. Hoff, R. Schliep, J.M. Ramirez, L.P. Folkow, T. Burmester // Neuroscience. – 2014. – Vol. 275. – P. 374-83. doi: 10.1016/j.neuroscience.2014.06.024. Epub 2014 Jun 21. PMID: 24959743.

258. Davidson, J.T. Role of the carotid bodies in breath-holding / J.T. Davidson, B.J. Whipp, K. Wasserman, S.N. Koyal, R. Lugliani // *N Engl J Med.* – 1974. – Vol. 290. – P. 819-822.

259. Davis, R.W. Convective oxygen transport and tissue oxygen consumption in Weddell seals during aerobic dives / R.W. Davis, S.B. Kanatous // *J Exp Biol.* – 1999. – Vol. 202(9). – P. 1091-1113.

260. Davis, R.W. The diving paradox: new insights into the role of the dive response in air-breathing vertebrates / R.W. Davis, L. Polasek, R. Watson, A. Fuson, T.M. Williams, S.B. Kanatous // *Comp Biochem Physiol (Part A).* – 2004. – Vol. 138(3). – P. 263-268.

261. Davis, R.W. The marine mammal dive response is exercise modulated to maximize aerobic dive duration / R.W. Davis, T.M. Williams // *J Comp Physiol A.* – 2012. – Vol. 198. – P. 583–591 (2012).

262. De Miranda, M.A. In the face of hypoxia: myoglobin increases in response to hypoxic conditions and lipid supplementation in cultured Weddell seal skeletal muscle cells / M.A. De Miranda, A.E. Schlater, T.L. Green, S.B. Kanatous // *J Exp Biol.* – 2012. – Vol. 215 (5). – P. 806-813.

263. De Oliveira, R.E.M. Angioarchitecture of collateral arteries of the aortic arch of Antillean manatee (*Trichechus manatus manatus* Linnaeus, 1758) / R.E.M. De Oliveira, G.A. Santoro, A.C.D.B. Freire, F.L.N. Attademo, S.A. Lima, A.D.C. Bomfim, A.B.L. Fragoso, F.J.L. Silva, S.A. Gavilan, M.F. De Oliveira // *Anat Histol Embryol.* – 2020. – Vol. 49(1). – P. 25-30.

264. Dearolf, J.L. Diaphragm muscle development in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) / J.L. Dearolf // *J Morphol.* – 2003. – Vol. 256(1). – P. 79-88.

265. Denison, D.M. The structure and function of the small airways in pinniped and sea otter lungs / D.M. Denison, G.L. Kooyman // *Respir Physiol.* – 1973. – Vol. 17(1). – P. 1-10.

266. Dennison, S. Foramen Ovale and Ductus Arteriosus Patency in Neonatal Harbor Seal (*Phoca vitulina*) Pups in Rehabilitation / S. Dennison // *Aquatic Mammals.* – 2011. – Vol. 37. – P. 161-166.

267. Dennison, S. Normal Thoracic Radiographic Anatomy of Immature California Sea Lions (*Zalophus californianus*) and Immature Northern Elephant Seals (*Mirounga angustirostris*) / S. Dennison, L. Forrest, F. Gulland // Aquatic Mammals. – 2009. – Vol. 351. – P. 36-42.

268. Díaz, A. Doppler echocardiography in a healthy, non-sedated Southern Sea Lion (*Otaria flavescens*) – a preliminary approach about the feasibility and clinical utility / A. Díaz, M. Dassis, C. De León, A. Faiella, J. Olguin, A. Saubidet, D.H. Rodríguez, E.F. Castro, A. Diaz // Vet Res Commun. – 2023. – Vol. 47. – P. 953–961.

269. Diaz, A. Gross anatomy and histology of the heart and great vessels of a leopard seal (*Hydrurga leptonyx*) / A. Diaz, M. De León, E. Castro, V. Eyheramendy, J. Herrera, P. Denuncio, A. Felipe, J. Gana, M. Dassis // Latin American Journal of Aquatic Mammals. – 2024. – Vol. 19. – P. 219-225.

270. Dolar, M.L.L. Myoglobin in pelagic small cetaceans / M.L.L. Dolar, P. Suarez, P.J. Ponganis, G.L. Kooyman // J Exp Biol – 1999. – Vol. 202 (3). – P. 227–236.

271. Drabek C.M. Heart and aorta morphology of the deep-diving hooded seal (*Cystophora cristata*) / C.M. Drabek, J.M. Burns // Canadian Journal of Zoology. – 2002. – Vol. 80(11). – P. 2030-2036.

272. Drabek, C.M. Some anatomical aspects of the cardiovascular system of Antarctic seals and their possible functional significance in diving / C.M. Drabek // J Morphol. – 1975. – Vol. 145(1). – P. 85-105.

273. Ecaterina, S. Comparative exploration of the carotid body in domestic animals: morphology, physiology, histology, and pathology / S. Ecaterina, D. Hodor, I.M. Sall, C. Toma, A.F. Tăbăran // Front Vet Sci. – 2024. – Vol. 11. – P. 1409701.

274. Ekdale, E.G. Passive Restriction of Blood Flow and Counter-Current Heat Exchange Via Lingual Retia in the Tongue of a Neonatal Gray Whale *Eschrichtius robustus* (Cetacea, Mysticeti) / E.G. Ekdale, S.S. Kienle // Anat. Rec. – 2015. – Vol. 298. – P. 675-679.

275. Elliott, N.M. Pharmacological blockade of the dive response: effects on heart rate and diving behaviour in the harbour seal (*Phoca vitulina*) / N.M. Elliott, R.D. Andrews, D.R. Jones // J Exp Biol. – 2002. – Vol. 205. – P. 3757-3765.
276. Elsner, R. Angiography of the inferior vena cava of the harbor seal during simulated diving / R. Elsner, W.N. Hanafee, D.D. Hammond // American Journal of Physiology. – 1971. – Vol. 220(5). – P. 1155–1157.
277. Elsner, R. Cardiac output during diving in an unrestrained sea lion / R. Elsner, D. Franklin, R. Van Citters // Nature. – 1964. – Vol. 202. – P. 809–810.
278. Elsner, R. Diving seals, ischemia-reperfusion and oxygen radicals / R. Elsner, S. Oyasaeter, R. Almaas, O.D. Saugstad // Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol. – 1998. – Vol. 119(4). – P. 975-980.
279. Endo, H. CT examination of the head of the Baikal seal (*Phoca sibirica*) / H. Endo, H. Sasaki, Y. Hayashi, E. Petrov, M. Amano, N. Suzuki, N. Miyazaki // J. Anat. – 1999. – Vol. 194 (1). – P. 119-126.
280. Endo, H. Functional relationship between muscles of mastication and the skull with enlarged orbit in the Baikal seal (*Phoca sibirica*) / H. Endo, H. Sasaki, Y. Hayashi, E. Petrov, M. Amano, N. Miyazaki // J. Vet. Med. Sci. – 1998b. – Vol. 60 (6). – P. 699-704.
281. Endo, H. Macroscopic observation of the muscles, the face and eye in the Baikal seal (*Phoca sibirica*) / H. Endo, H. Sasaki, Y. Hayashi, E. Petrov, M. Amano, N. Miyazaki // Mar. Mamm. Sci. – 1998a. – Vol. 14 (4). – P. 778-788.
282. Fabrizius, A. When the brain goes diving: transcriptome analysis reveals a reduced aerobic energy metabolism and increased stress proteins in the seal brain / A. Fabrizius, M.L.M. Hoff, G. Engler, L.P. Folkow, T. Burmester // BMC Genomics. – 2016. – Vol. 17. – P. 583 (1-11).
283. Fahlman, A. Estimating the effect of lung collapse and pulmonary shunt on gas exchange during breath-hold diving: The Scholander and Kooyman legacy / A. Fahlman, S.K. Hooker, A. Olszowka, B.L. Bostrom, D.R. Jones // Respiratory Physiology & Neurobiology. – 2009. – Vol. 165. - № 1. – P. 28-39.

284. Fahlman, A. Lung mechanics and pulmonary function testing in cetaceans / A. Fahlman, S.H. Loring, G. Levine, J. Rocho-Levine, T. Austin, M. Brodsky // J Exp Biol. – 2015. – Vol. 218(13). – P. 2030–2038.
285. Fahlman, A. Respiratory function and mechanics in pinnipeds and cetaceans / A. Fahlman, M.J. Moore, D. Garcia-Parraga // J Exp Biol. – 2017. – Vol. 220(10). – P. 1761–1773.
286. Falabella, V. Development of Cardiorespiratory Patterns Associated with Terrestrial Apneas in Free-Ranging Southern Elephant Seals / V. Falabella, M. Lewis, C. Campagna // Physiological and Biochemical Zoology. – 1999. – Vol. 72(1). – P. 64–70.
287. Falke, K.J. Seal lungs collapse during free diving: evidence from arterial nitrogen tensions / K.J. Falke, R.D. Hill, J. Qvist, R.C. Schneider, M. Guppy, G.C. Liggins, P.W. Hochachka, R.E. Elliott, W.M. Zapol // Science. – 1985. – Vol. 229(4713). – P. 556–558.
288. Favilla, A. Thermoregulatory Strategies of Diving Air-Breathing Marine Vertebrates: A Review / A. Favilla, D. Costa // Frontiers in Ecology and Evolution. – 2020. – Vol. 8. – P. 1–34.
289. Favilla, A.B. Advances in thermal physiology of diving marine mammals: The dual role of peripheral perfusion / A.B. Favilla, M. Horning, D.P. Costa // Temperature. – 2022. – Vol. 9. – No. 1. – P. 46–66.
290. Fay, F.H. Walrus – *Odobenus rosmarus* / F.H. Fay // Handbook of Marine Mammals. Vol. 1: The Walrus, Sea Lions, Fur Seals and Sea Otter. – London: Academic Press, 1981. – P. 1–23.
291. Folkow, L.P. Nasal heat and water exchange in gray seals / L.P. Folkow, A.S. Blix // Am J Physiol. – 1987. – Vol. 253. – Pt 2. – P. R883–R889.
292. Folkow, L.P. Remarkable neuronal hypoxia tolerance in the deep-diving adult hooded seal (*Cystophora cristata*) / L.P. Folkow, J.-M. Ramirez, S. Ludvigsen, N. Ramirez, A.S. Blix // Neuroscience Letters. – 2008. – Vol. 446. – P. 147–150.

293. Ford, T.J. An intraoral thermoregulatory organ in the bowhead whale (*Balaena mysticetus*), the corpus cavernosum maxillaris / T.J. Ford, A.J. Werth, J.C. George // Anat Rec. – 2013. – Vol. 296(4). – P. 701-708.
294. Fowler, S.L. Ontogeny of oxygen stores and physiological diving capability in Australian sea lions / S.L. Fowler, D.P. Costa, J.P.Y. Arnould, N.J. Gales, J.M. Burns // Functional Ecology. – 2007. – Vol. 21. – P. 922-935.
295. Gabler-Smith, M.K. Microvascular anatomy suggests varying aerobic activity levels in the adipose tissues of diving tetrapods / M.K. Gabler-Smith, A.J. Berger, D.M. Gay, S.T. Kinsey, A.J. Westgate, H.N. Koopman // J Comp Physiol B. – 2022. – Vol. 192. – P. 623-645.
296. Galantsev, V.P. Adaptational changes in the venous system of diving mammals / V.P. Galantsev // Canadian Journal of Zoology. – 1991. – Vol. 69(2), P. 414–419.
297. Geiseler, S.J. Rapid postnatal development of myoglobin from large liver iron stores in hooded seals / S.J. Geiseler, A.S. Blix, J.M. Burns, L.P. Folkow // J Exp Biol. – 2013. – Vol. 216 (10). P. 1793–1798.
298. George, J.C. The harp seal, *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben, 1777). XVII. Structure and metabolic adaption of the caval sphincter muscle with some observations on the diaphragm / J.C. George, K. Ronald // Acta Anat (Basel). – 1975. – Vol. 93(1). – P. 88-99.
299. George, J.C. The harp seal, *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben, 1777). XXV. Ultrastructure and metabolic adaptation of skeletal muscle. / J.C. George, K. Ronald // Can J Zool. – 1973. – Vol. 51. – P. 833-839.
300. Gerlinsky, C.D. High diving metabolism results in a short aerobic dive limit for Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) / C.D. Gerlinsky, D.A. Rosen, A.W. Trites // J Comp Physiol B. – 2013. – Vol. 183. – P. 699-708.
301. Gerussi, T. Vascularization of the gastrointestinal tract of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*, Montagu 1821) / T. Gerussi, J.-M. Graïc, K. Orekhova, B. Cozzi, A. Grandis // Journal of Anatomy. – 2024. – Vol. 244. – P. 1–11.

302. Gonzalez, V.H. Anatomical and morphometric variations in the arterial system of the domestic cat / V.H. Gonzalez, S. Ball, R. Cramer, A. Smith // *Anat Histol Embryol.* – 2015. – Vol. 44. – P. 428-432.

303. Goodman, S. *Pusa sibirica*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016 / S. Goodman. – 2016. – e.T41676A45231738. – URL: file:///C:/Users/User/Downloads/Goodman_10.2305-IUCN.UK.2016-1.RLTS.T41676A45231738.en.pdf (дата обращения: 10.02.2018). – Текст: электронный.

304. Gosline, J.M. The mechanical properties of fin whale arteries are explained by novel connective tissue designs / J.M. Gosline, R.E. Shadwick // *J Exp Biol.* – 1996. – Vol. 199. – Pt. 4. – P. 985-997.

305. Goudappel, J. Microscopic structure of the lungs of the bottlenose whale / J. Goudappel, E. Slijper // *Nature.* – 1958. – Vol. 4633. – P. 479.

306. Grande, F. Different techniques of blood sampling in seals (*Phoca vitulina*, *Halichoerus grypus*) by voluntary behavior: the experience of Zoomarine Italia / F. Grande, L. Fiorucci, G. Di Stefano, E. Mozzato, L. Valery, V. Marini, G. Onorati // Conference: EAZWV 2015 at: Barcelona affiliation: Zoomarine Italia. – Pomezia (Rome), 2015. – P. 1.

307. Gray, R. Histology of selected tissues of the leopard seal and implications for functional adaptations to an aquatic lifestyle / R. Gray, P. Canfield, T. Rogers // *J Anat.* – 2006. – Vol. 209(2). – P. 179-199.

308. Greaves, D.K. Changes in heart rate variability during diving in young harbor seals, *Phoca vitulina* / D.K. Greaves, R.L. Hughson, Z.L. Topor, J.F. Schreer, J.M. Burns, M.O. Hammill // *Marine Mammal Science.* – 2004. – Vol. 20. – P. 861-871.

309. Guimarães, J.P. Adaptive morphology of the heart of Southern-Fur-Seal (*Arctocephalus australis* - Zimmermann, 1783) / J.P. Guimarães, R.B. Mari, A. Le Bas, I.-S. Watanabe // *Acta Zoologica.* – 2014. – Vol. 95(2). – P. 239-247.

310. Gutierrez, D.B. Phosphatidylcholine composition of pulmonary surfactant from terrestrial and marine diving mammals / D.B. Gutierrez, A.

Fahlman, M. Gardner, D. Kleinhenz, M. Piscitelli, S. Raverty, M. Haulena, P.V. Zimba // *Respiratory Physiology & Neurobiology*. – 2015. – Vol. 211. – P. 29-36.

311. Guyton, G.P. Myoglobin saturation in free-diving Weddell seals / G.P. Guyton, K.S. Stanek, R.C. Schneider, P.W. Hochachka, W.E. Hurford, D.G. Zapol, G.C. Liggins, W.M. Zapol // *J Appl Physiol*. – 1995. – Vol. 79(4). – P. 1148-1155.

312. Haas, K.S. The architecture of adventitial elastin in the canine infrarenal aorta / K.S. Haas, S.J. Phillips, A.J. Comerota, J.V. White // *Anat Rec*. – 1991. – Vol. 230(1). – P. 86-96.

313. Hammel, H.T. Thermoregulatory responses to altering hypothalamic temperature in the harbor seal / H.T. Hammel, R.W. Elsner, H.C. Heller, J.A. Maggert, C.R. Bainton // *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. – 1977. – Vol. 232(1). – R18–R26.

314. Harrison, R.J. Experiments with Diving Seals / R.J. Harrison // *Nature*. – 1960. – Vol. 188(4756). – P. 1068–1070.

315. Harrison, R.J. Normal and experimental diving in the common seal (*Phoca vitulina*) / R.J. Harrison, J.D.W. Tomlinson // *Mammalia*. – 1960. – Vol. 24. – P. 386-399.

316. Harrison, R.J. Observations on the venous system in certain Pinnipedia and Cetacea / R.J. Harrison, J.D.W. Tomlinson // *Proceedings of the Zoological Society of London*. – 1956. – Vol. 126(2). – P. 205–234.

317. He, R.S. Allometric scaling of metabolic rate and cardiorespiratory variables in aquatic and terrestrial mammals / R.S. He, S. De Ruiter, T. Westover, J.A. Somarelli, A.M. Blawas, D. L. Dayanidhi, A. Singh, B. Steves, S. Driesinga, L.G. Halsey, A. Fahlman // *Physiological Reports*. – 2023. – Vol. 11. – P. e15698.

318. Hedrick, M.S. Blood viscosity and optimal hematocrit in a deep-diving mammal, the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*) / M.S. Hedrick, D.A. Duffield, L.H. Cornell // *Canadian Journal of Zoology*. – 1986. – Vol. 64. – P. 2081-2085.

319. Henden, T. Endogenous glycogen prevents Ca²⁺ overload and hypercontracture in harp seal myocardial cells during simulated ischemia / T.

Henden, E. Aasum, L. Folkow, O.D. Mjøs, D.A. Lathrop, T.S. Larsen // Journal of Molecular and Cellular Cardiology. – 2004. – Vol. 37. - № 1. – P. 43 – 50.

320. Henk, W.G. Microanatomy of the lung of the bowhead whale *Balaena mysticetus* / W.G. Henk, J.T. Haldiman // Anat Rec. – 1990. – Vol. 226. – P. 187-197.

321. Hermann-Sorensen, H. In vivo measurement of lung volume in ringed seals: insights from biomedical imaging / H. Hermann-Sorensen, N.M. Thometz, K. Woodie, S. Dennison-Gibby, C. Reichmuth // J Exp Biol. – 2021. – Vol. 224. – P. jeb235507.

322. Heyning, J.E. Thermoregulation in the mouths of feeding gray whales / J.E. Heyning, J.G. Mead // Science. – 1997. – Vol. 278(5340). – P. 1138-1139.

323. Hicks, J.L. Correlation of depth and heart rate in harbour seal pups / J.L. Hicks, R.J. O'Hara Hines, J.F. Schreer, M.O. Hammill // Canadian Journal of Zoology. – 2004. – Vol. 82. – P. 1147-1156.

324. Hindell, M.A. Heart rate, swimming speed, and estimated oxygen consumption of a free-ranging southern elephant seal / M.A. Hindell, M.A. Lea // Physiol Zool. – 1998. – Vol. 71(1). – P. 74-84.

325. Hindell, M.A. Physiological implications of continuous, prolonged, and deep dives of the southern elephant seal (*Mirounga leonina*) / M.A. Hindell, D.J. Slip, H.R. Burton, M.M. Bryden // Canadian Journal of Zoology. – 1992. – Vol. 70(2). – P. 370-379.

326. Hochachka, P.W. Metabolic meaning of elevated levels of oxidative enzymes in high altitude adapted animals: an interpretive hypothesis / P.W. Hochachka, C. Stanley, J. Merkt, J. Sumar-Kalinowski // Respir Physiol. – 1982. – Vol. 52(3). – P. 303-313.

327. Hoff, M.L.M. An atypical distribution of lactate dehydrogenase isoenzymes in the hooded seal (*Cystophora cristata*) brain may reflect a biochemical adaptation to diving / M.L.M. Hoff, A. Fabrizius, L.P. Folkow, T. Burmester // J Comp Physiol B. – 2016. – Vol. 186. – P. 373–386.

328. Hoff, M.L.M. Transcriptome analysis identifies key metabolic changes in the hooded seal (*Cystophora cristata*) brain in response to hypoxia and reoxygenation / M.L.M. Hoff, A. Fabrizius, N.U. Czech-Damal, L.P. Folkow, T. Burmester // PLOS ONE. – 2017. – Vol. 12(1). – P. e0169366.

329. Hol, R. Selective redistribution of the blood volume in the diving seal (*Pagophilus groenlandicus*) / R. Hol, A.S. Blix, H.O. Myhre // Rapp. PV Reun. Cons. Int. Explor. Mer. – 1975. – Vol. 169. – P. 423-432.

330. Hong, S.K. Renal Functions of the Baikal Seal *Pusa sibirica* and Ringed Seal *Pusa hispida* / S.K. Hong, R. Elsner, J.R. Claybaugh, K. Ronald // Physiological Zoology. – 1982. – Vol. 55(3). – P. 289–299.

331. Hoogland, P.V.J.M. Possible thermoregulatory functions of the internal vertebral venous plexus in man and various other mammals: Evidence from comparative anatomical studies / P.V.J.M. Hoogland, W. Vorster, R.J.M. Groen, S.H. Kotzé // ClinicalAnatomy. – 2012. – Vol. 25. – P. 452–460.

332. Huntley, A.C. The contribution of nasal countercurrent heat exchange to water balance in the northern elephant seal, *Mirounga Angustirostris* / A.C. Huntley, D.P. Costa, R.D. Rubin // J Exp Biol – 1984. – Vol. 113 (1). – P. 447–454.

333. Hurford, W.E. Splenic contraction, catecholamine release, and blood volume redistribution during diving in the Weddell seal / W.E. Hurford, P.W. Hochachka, R.C. Schneider, G.P. Guyton, K.S. Stanek, D.G. Zapol, G.C. Liggins, W.M. Zapol // J Appl Physiol. – 1996. – Vol. 80(1). – P. 298-306.

334. Husar, S.L. The West Indian Manatee: *Trichechus manatus* / S.L. Husar // Wildl. Res. Rep. – Washington, D.C.: US Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, 1977. - № 7. – p. 29.

335. Irving, L. Changes in the blood flow through the brain and muscles during the arrest of breathing / L. Irving // American Journal of Physiology. – 1938. – Vol. 122. – P. 207–214.

336. Irving, L. The respiratory metabolism of the seal and its adjustment to diving / L. Irving, O.M. Solandt, D.Y. Solandt, K.C. Fisher // J. Cell. Comp. Physiol. – 1935. – Vol. 7(1). – P. 137–151.
337. Ito, B.R. Carotid chemoreceptor reflex parasympathetic coronary vasodilation in the dog / B.R. Ito, E.O. Feigl // Am J Physiol. – 1985. – Vol. 249. – Pt. 2. – P. H1167- H1175.
338. Ito, T. Histological studies on the respiratory tissue in the dolphin lung / T. Ito, K. Kobayashi, Y. Takahashi // Arch Histol Jpn. – 1967. – Vol. 28. – P. 453-470.
339. Ivančić, M. Computed tomography and cross-sectional anatomy of the thorax of the live bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) / M. Ivančić, M. Solano, C.R. Smith // Anat Rec. – 2014. – Vol. 297. – P. 901-915.
340. Jang, Y.J. Morphology of aortic arch branching patterns in the Eurasian Otter (*Lutra lutra*, Linnaeus, 1758) / Y.J. Jang, J. Sim, Y. Lee, D. Ahn // J Vet Med Sci. – 2023. – Vol. 85(4). – P. 399-406.
341. Jobsis, P.D. Effects of training on forced submersion responses in harbor seals / P.D. Jobsis, P.J. Ponganis, G.L. Kooyman // J Exp Biol – 2001. – Vol. 204(22). – P. 3877–3885.
342. Joyce, W. From pinnipeds to people: divers have elastic arteries / W. Joyce // J Exp Biol. – 2016. – Vol. 219. – P. 2579-2581.
343. Joyce, W. What determines systemic blood flow in vertebrates? / W. Joyce, T. Wang // J Exp Biol. – 2020. – Vol. 223. – Pt. 4. – P. jeb215335.
344. Kaartinen, J. Anesthesia of aquarium-housed walrus (*Odobenus rosmarus*): a case series / J. Kaartinen, S. Lair, M.T. Walsh, P. Burns, M. Desmarchelier, J.M. Pang, D.S.J. Pang // J Zoo Wildl Med. – 2018. – Vol. 49(2). – P. 435-443.
345. Kanatous, S.B. High aerobic capacities in the skeletal muscles of pinnipeds: adaptations to diving hypoxia / S.B. Kanatous, L.V. DiMichele, D.F. Cowan, R.W. Davis // J Appl Physiol. – 1999. – Vol. 86(4). – P. 1247-1256.

346. Karakurum, E. A macroanatomical study of the arcus aortae in the fox (*Vulpes vulpes*) / E. Karakurum, Ö. Özgel // Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences. – 2013. – Vol. 37. - No. 6. – P. 672-674.
347. Kasting, N.W. Thermoregulation in Beluga (*Delphinapterus leucas*) and Killer (*Orcinus orca*) Whales / N.W. Kasting, S.A.L. Adderley, T. Safford, K.G. Hewlett // Physiological Zoology. – 1989. – Vol. 62(3). – P. 687–701.
348. Kerem, D. Cerebral tolerance to asphyxial hypoxia in the harbor seal / D. Kerem, R. Elsner // Respiration Physiology. – 1973. – Vol. 19. - № 2. – P. 188-200.
349. King, J.E. Comparative anatomy of the major blood vessels of the sealions Neophoca and Phocarcos; with comments on the differences between the otariid and phocid vascular systems / J.E. King // Journal of Zoology. – 1977. – Vol. 181. – P. 69-94.
350. King, J.E. Otariidae and Phocidae / J.E. King // Fauna of Australia Vol. IB Mammalia. Seals. – Canberra: Australian Government Publishing Service, 1989. – P. 1012–1029.
351. King, J.E. Vascular system / J.E. King // Seals of the world. - New York: Comstock Publishing Associates Ithaca, 1983. - P. 178-181.
352. Kjekshus, J.K. Myocardial blood flow and metabolism in the diving seal / J.K. Kjekshus, A.S. Blix, R. Elsner, R. Hol, E. Amundsen // Am J Physiol. – 1982. – Vol. 242. – P. R97- R104.
353. Kooyman, G.L. Bronchograms and tracheograms of seals under pressure / G.L. Kooyman, D.D. Hammond, J.P. Schroeder // Science. – 1970. – Vol. 169. – P. 82-84.
354. Kooyman, G.L. Mechanical properties of the harbor porpoise lung, *Phocoena phocoena* / G.L. Kooyman, E.E. Sinnett // Respir Physiol. – 1979. – Vol. 36(3). – P. 287-300.
355. Kooyman, G.L. Pulmonary shunts in harbor seals and sea lions during simulated dives to depth / G.L. Kooyman, E.E. Sinnett // Physiological Zoology. – 1982. – Vol. 55(1). – P. 105–111.

356. Korim, F. Anatomical characteristics of duplicated caudal vena cava in cats – a case report / F. Korim, M. Kuricova, L. Eberlova // *Animals*. – 2023. – Vol. 13(10). – P. 1585 – 1595.
357. Kumar, P. Peripheral chemoreceptors: function and plasticity of the carotid body / P. Kumar, N.R. Prabhakar // *Compr Physiol*. – 2012. – Vol. 2(1). – P. 141-219.
358. Laakkonen, J. Macroscopic anatomy of the saimaa ringed seal (*Phoca hispida saimensis*) lower respiratory tract / J. Laakkonen, J. Jernvall // *Anat Rec*. – 2016. – Vol. 299. – P. 538-543.
359. Ladds, M. Diving deep into trouble: the role of foraging strategy and morphology in adapting to a changing environment / M. Ladds, D. Rosen, C. Gerlinsky, D. Slip, R. Harcourt // *Conserv Physiol*. – 2020. – Vol. 8. – P. coaa111.
360. Lam, S.Y. Regulation of the angiotensin-converting enzyme activity by a time-course hypoxia in the carotid body / S.Y. Lam, M.L. Fung, P.S. Leung // *J Appl Physiol*. – 2004. – Vol. 96. – P. 809-813.
361. Lane, R.A. A haematological study of the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (Linn.) / R.A. Lane, R.J. Morris, J.W. Sheedy // *Comp Biochem Physiol A Comp Physiol*. – 1972. – Vol. 42(A). – P. 841-850.
362. Lapierre, J.L. Developmental changes in cardiorespiratory patterns associated with terrestrial apnoeas in harbour seal pups / J.L. Lapierre, J.F. Schreer, J.M. Burns, M.O. Hammill // *J Exp Biol*. – 2004. – Vol. 207. – Pt. 22. – P. 3891-3898.
363. Laptook, A.R. Quantitative relationship between brain temperature and energy utilization rate measured in vivo using ³¹P and ¹H magnetic resonance spectroscopy / A.R. Laptook, R.J. Corbett, R. Sterett, D. Garcia, G. Tollefsbol // *Pediatr Res*. – 1995. – Vol. 38(6). – P. 919-925.
364. Lea, M.-A. Diving ontogeny and lunar responses in a highly migratory mammal, the northern fur seal (*Callorhinus ursinus*) / M.-A. Lea, D. Johnson, R. Ream, S. Melin, T. Gelatt // *Marine Ecology Progress Series*. – 2010. – Vol. 419. – P. 233-247.

365. Lee, E. Morphology of the aortic arch branching pattern in raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides*, Gray, 1834) / E. Lee, Y.J. Jang, I.S. Kim, H.J. Tae, J. Sim, D. Ahn // J Vet Sci. – 2024. – Vol. 25(2). – P. e32.
366. Lenfant, C. Gas transport and oxygen storage capacity in some pinnipeds and the sea otter / C. Lenfant, K. Johansen, J.D. Torrance // Respir Physiol. – 1970. – Vol. 9. – P. 277-286.
367. Lester-Jones, C.W. Water conservation in fasting northern elephant seals (*Mirounga angustirostris*) / C.W. Lester-Jones, D.P. Costa / J Exp Biol – 2006. – Vol. 209 (21). – P. 4283–4294.
368. Lestyk, K.C. Development of myoglobin concentration and acid buffering capacity in harp (*Pagophilus groenlandicus*) and hooded (*Cystophora cristata*) seals from birth to maturity / K.C. Lestyk, L.P. Folkow, A.S. Blix, M.O. Hammill, J.M. Burns // J Comp Physiol B – 2009. – Vol. 179. – P. 985–996.
369. Lillie, M.A. Cardiovascular design in fin whales: high-stiffness arteries protect against adverse pressure gradients at depth / M.A. Lillie, M.A. Piscitelli, A.W. Vogl, J.M. Gosline, R.E. Shadwick // J Exp Biol. – 2013. – Vol. 216. – P. 2548–2563.
370. Lillie, M.A. Controlling thoracic pressures in cetaceans during a breath-hold dive: importance of the diaphragm / M.A. Lillie, A.W. Vogl, S. Raverty, M. Haulena, W.A. McLellan, G.B. Stenson, R.E. Shadwick // J Exp Biol. – 2017. – Vol. 220 (19). – P. 3464–3477.
371. Lillie, M.A. Retia mirabilia: Protecting the cetacean brain from locomotion-generated blood pressure pulses / M.A. Lillie, A.W. Vogl, S.G. Gerard, S. Raverty, R.E. Shadwick // Science. – 2022. – Vol. 377. – P. 1452-1456.
372. Lillie, M.A. The caval sphincter in cetaceans and its predicted role in controlling venous flow during a dive / M.A. Lillie, A.W. Vogl, S. Raverty, M. Haulena, W.A. McLellan, G.B. Stenson, R.E. Shadwick // J Exp Biol. – 2018. – Vol. 221 (11). – P. jeb177212.

373. Ling, J.K. A histological study of the skin, hair follicles and moult of the hooded seal (*Cystophora cristata* [Erxleben, 1777]) / J.K. Ling // *Polar Research*. – 2018. – Vol. 37. – № 1. – P. 1419906.
374. Ling, J.K. The skin and hair of the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (Linn.). IV. Annual cycle of pelage follicle activity and moult / J.K. Ling // *Australian Journal of Zoology*. – 2012. – Vol. 60. – № 4. – P. 259–271.
375. López, A.S. Brachial veins: a new site blood collection in sea lions / A.S. López // *Soundings*. – 2013. – Vol. 38. - № 3. – P. 12-15.
376. Macdonald, A.A. Comparative anatomy of the cardiac foramen ovale in the Pinnipedia / A.A. Macdonald, I.L. Boyd, C. Dixon // *Canadian Journal of Zoology*. – 1995. – Vol. 73. – P. 850–857.
377. Mamaev, L.V. Characterisation of morbilliviruses isolated from Lake Baikal seals (*Phoca sibirica*) / L.V. Mamaev, N.N. Denikina, S.I. Belikov, V.E. Volchkov, I.K.G. Visser, M. Fleming, C. Kai, T.C. Harder, B. Liess, A.D.M.E. Osterhaus, T. Barrett // *Veterinary Microbiology*. – 1995. – Vol. 44. – P. 251-259.
378. Martre, P. Evolutionary specializations in the venous anatomy of the two-toed sloth (*Choloepus didactylus*): insights from CT-scan 3D reconstructions / P. Martre, B. Mulot, E. Roussel, A. Leclerc // *Animals*. – 2024. – Vol. 14(12). – P. 1768-1780.
379. Mathieu-Costello, O. Increased fiber capillarization in flight muscle of finch at altitude / O. Mathieu-Costello, P.J. Agey, L. Wu, J.M. Szewczak, R.E. MacMillen // *Respir Physiol*. – 1998. – Vol. 111(2). – P. 189-199.
380. McDonald, B.I. Deep-diving sea lions exhibit extreme bradycardia in long-duration dives / B.I. McDonald, P.J. Ponganis // *J Exp Biol*. – 2014. – Vol. 217(9). – P. 1525–1534.
381. McDonald, B.I. Insights from venous oxygen profiles: oxygen utilization and management in diving California sea lions / B.I. McDonald, P.J. Ponganis // *J Exp Biol*. – 2013. – Vol. 216 (17). – P. 3332–3341.

382. McDonald, B.I. Lung collapse in the diving sea lion: hold the nitrogen and save the oxygen / B.I. McDonald, P.J. Ponganis // Biol. Lett. – 2012. – Vol. 8. – P. 1047–1049.

383. McKnight, J.C. Shining new light on mammalian diving physiology using wearable near-infrared spectroscopy / J.C. McKnight, K.A. Bennett, M. Bronkhorst, D.J.F. Russell, S. Balfour, R. Milne, M. Bivins, S.E.W. Moss, W. Colier, A.J. Hall, D. Thompson // PLoS Biol. – 2019. – Vol. 17(6). – P. e3000306.

384. Meir, J.U. Blood oxygen depletion is independent of dive function in a deep diving vertebrate, the northern elephant seal / J.U. Meir, P.W. Robinson, L.I. Vilchis, G.L. Kooyman, D.P. Costa, P.J. Ponganis // PLOS ONE. – 2013. – Vol. 8. – P. e83248.

385. Meir, J.U. Extreme hypoxemic tolerance and blood oxygen depletion in diving elephant seals / J.U. Meir, C.D. Champagne, D.P. Costa, C.L. Williams, P.J. Ponganis // American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. – 2009. – Vol. 297. – P. R927-R939.

386. Melnikov, V.V. The arterial system of the sperm whale (*Physeter macrocephalus*) / V.V. Melnikov // Journal of morphology. – 1997. – Vol. 234(1). – P. 37–50.

387. Miedler, S. Evaluating cardiac physiology through echocardiography in bottlenose dolphins: using stroke volume and cardiac output to estimate systolic left ventricular function during rest and following exercise / S. Miedler, A. Fahlman, M.V. Torres, T.Á. Álvarez, D. Garcia-Parraga // J Exp Biol. – 2015. – Vol. 218 (22). – P. 3604–3610.

388. Miller, N.J. The surface activity of pulmonary surfactant from diving mammals / N.J. Miller, C.B. Daniels, S. Schürch, W.M. Schoel, S. Orgeig // Respir Physiol Neurobiol. – 2006. – Vol. 150. – P. 220-232.

389. Miller, P. Body density and diving gas volume of the northern bottlenose whale (*Hyperoodon ampullatus*) / P. Miller, T. Narazaki, S. Isojunno, K. Aoki, S. Smout, K. Sato // J Exp Biol. – 2016. – Vol. 219(18). – P. 2458-2468.

390. Mitz, S.A. When the brain goes diving: glial oxidative metabolism may confer hypoxia tolerance to the seal brain / S.A. Mitz, S. Reuss, L.P. Folkow, A.S. Blix, J.-M. Ramirez, T. Hankeln, T. Burmester // *Neuroscience*. – 2009. – Vol. 163. – P. 552–560.
391. Mompeó, B. Morphological Structure of the Aortic Wall in Deep Diving Cetacean Species: Evidence for Diving Adaptation / B. Mompeó, S. Sacchini, M.d.P. Quintana, M. Rivero, F. Consoli, A. Fernández, Y. Bernaldo de Quirós // *Vet. Sci.* – 2022. – Vol. 9. – P. 1-17.
392. Mompeó, B. Morphological structure of the aortic wall in three Delphinid species with shallow or intermediate diving habits: Evidence for diving adaptation / B. Mompeó, L. Pérez, A. Fernández, P. Saavedra, M. Rivero, M. Arbelo, M. Arregui, C. Suárez-Santana, Y. Bernaldo-de-Quiros // *J Morphol.* – 2020. – Vol. 281(3). – P. 377-387.
393. Moore, C.D. Ontogenetic changes in skeletal muscle fiber type, fiber diameter and myoglobin concentration in the Northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*) / C.D. Moore, D.E. Crocker, A. Fahlman, M.J. Moore, D.S. Willoughby, K.A. Robbins, S.B. Kanatous, S.J. Trumble // *Frontiers in Physiology*. – 2014. – Vol. 5. – P. 1-9.
394. More, S. Bicarotid Trunk in the Domestic Cat / S. More, A. Watson, L.E. Stein // *Anat. Histol. Embryol.* – 2016. – Vol. 45. – P. 350-356.
395. Mortola, J.P. The heart rate-breathing rate relationship in aquatic mammals: A comparative analysis with terrestrial species / J.P. Mortola // *Current Zoology*. – 2015. – Vol. 61(4). – P. 569-577.
396. Moser, E.I. Conserved spatial learning in cooled rats in spite of slowing of dentate field potentials / E.I. Moser, P. Andersen // *J Neurosci.* – 1994. – Vol. 14(7). – P. 4458-4466.
397. Motterlini, R. The therapeutic potential of carbon monoxide / R. Motterlini, L. Otterbein // *Nat Rev Drug Discov.* – 2010. – Vol. 9. – P. 728–743.

398. Munkacsi, I.M. The intrarenal and pericapsular venous systems of kidneys of the ringed seal, *Phoca hispida* / I.M. Munkacsi, J.D. Newstead // J. Morphol. – 1985. – Vol. 184. – P. 361-373.

399. Murata, T. Histological studies on the respiratory portions of the lungs of Cetacea / T. Murata // Sci. Rep. Whales Res. Inst. – 1951. – Vol. 6. – P. 35-47.

400. Nagel, E.L. Rete Mirabile of Dolphin: Its Pressure-Damping Effect on Cerebral Circulation / E.L. Nagel, P.J. Morgane, W.L. McFarland, R.E. Galllano // Science. – 1968. – Vol. 161(3844). – P. 898–900.

401. Nakakuki, S. The bronchial tree, lobular division and blood vessels of the harbor seal (*Phoca vitulina*) lung / S. Nakakuki // Kaibogaku Zasshi. – 1993. – Vol. 68. – P. 497-503.

402. Ninomiya, H. Microanatomy of the terminal air spaces of Baird's beaked whale (*Berardius bairdii*) lungs / H. Ninomiya, T. Inomata, H. Shirouzu, E. Katsumata // J Vet Med Sci. – 2005. – Vol. 67(5). – P. 473-479.

403. Nomina embriologica veterinaria – sixth ed. – Ghent: International Committee on Veterinary Embryological Nomenclature, 2017. – 40 p.

404. Nomina histologica veterinaria. – first ed. - International Committee on Veterinary Histological Nomenclature, 2017. – 66 p.

405. Nordgarden, U. On the direction and velocity of blood flow in the extradural intravertebral vein of harp seals (*Phoca groenlandica*) during simulated diving/ U. Nordgarden, L.P. Folkow, L. Walloe, A.S. Blix // Acta Physiol Scand. – 2000. – Vol. 168(2). – P. 271-276.

406. Noren, S.R. Body size and skeletal muscle myoglobin of cetaceans: adaptations for maximizing dive duration / S.R. Noren, T.M. Williams // Comp Biochem Physiol. Part A: Mol Integr Physiol. – 2000. – Vol. 126(2). – P. 181-191.

407. Noren, S.R. Postnatal development of diving physiology: implications of anthropogenic disturbance for immature marine mammals / S.R. Noren // J Exp Biol. – 2020. – Vol. 223 (17). – P. jeb227736.

408. Noren, S.R. Rapid maturation of the muscle biochemistry that supports diving in Pacific walruses (*Odobenus rosmarus divergens*) / S.R. Noren,

C.V. Jay, J.M. Burns, A.S. Fischbach // J Exp Biol. – 2015. – Vol. 218(20). – P. 3319–3329.

409. Noren, S.R. The development of diving bradycardia in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) / S.R. Noren, V. Cuccurullo, T.M. Williams // J Comp Physiol B. – 2004. – Vol. 174(2). – P. 139-147.

410. Noren, S.R. The dive response redefined: underwater behavior influences cardiac variability in freely diving dolphins / S.R. Noren, T. Kendall, V. Cuccurullo, T.M. Williams // J Exp Biol. – 2012. – Vol. 215 (16). – P. 2735–2741.

411. Odden, A. Brain cooling in diving seals / A. Odden, L.P. Folkow, M. Caputa, R. Hotvedt, A.S. Blix // Acta Physiol. Scand. – 1999. – Vol. 166(1). – P. 77–78.

412. O'dea, J.D. The mammalian *Rete mirabile* and oxygen availability / J.D. O'dea // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology. – 1990. – Vol. 95. – № 1. – P. 23-25.

413. Ølberg, R.A. Short duration immobilization of Atlantic walrus (*Odobenus rosmarus rosmarus*) with etorphine, and reversal with naltrexone / R.A. Ølberg, K.M. Kovacs, M.F. Bertelsen, V. Semenova, C. Lydersen // J Zoo Wildl Med. – 2017. – Vol. 48(4). – P. 972-978.

414. Orsi, A.M. Some Segmental Features on the Structure of the Aortic Wall of the Dog / A.M. Orsi, M.A. Stefanini, A.J. Crocci, K. Simões, A.A.C.M. Ribeiro // Anat. Histol. Embryol. – 2004. – Vol. 33(3). – P. 131–134.

415. Orsi, A.M. Structure and Histophysiological Considerations on the Arterial Wall of the Dog / A.M. Orsi, R.F. Domeniconi, J.M. Mello, C.S. Spilla // International Journal of Morphology. – 2015. – Vol. 33. – P. 883-887.

416. Ortiz, R.M. Osmoregulation in Marine Mammals / R.M. Ortiz // J Exp Biol. – 2001. – Vol. 204 (11). – P. 1831–1844.

417. Ortiz, R.M. Prolonged Fasting Increases the Response of the Renin–Angiotensin–Aldosterone System, but Not Vasopressin Levels, in Postweaned Northern Elephant Seal Pups / R.M. Ortiz, C.E. Wade, C.L. Ortiz // General and Comparative Endocrinology. – 2000. – Vol. 119. №2. – P. 217-223.

418. Otero-Sabio, C. Microscopic anatomical, immunohistochemical, and morphometric characterization of the terminal airways of the lung in cetaceans / C. Otero-Sabio, C. Centelleghé, L. Corain, J.-M. Graïc, B. Cozzi, M. Rivero, F. Consoli, A. Peruffo // *Journal of Morphology*. – 2021. – Vol. 282. – P. 291–308.

419. Ozaki, K.S. Use of carbon monoxide in minimizing ischemia/reperfusion injury in transplantation / K.S. Ozaki, S. Kimura, N. Murase // *Transplantation Reviews*. – 2012. – Vol. 26. - № 2. – P. 125-139.

420. Pabst, D.A. Thermoregulation of the Intra-Abdominal Testes of the Bottlenose Dolphin (*Tursiops Truncatus*) During Exercise / D.A. Pabst, S.A. Rommel, W.A. McLellan, T.M. Williams, T.K. Rowles // *J Exp Biol*. – 1995. – Vol. 198 (1). – P. 221–226.

421. Palumbo, N.E. Blood collection in the sea lion / N.E. Palumbo, J. Allen, C. Whittow, S. Perri // *Wildl Dis*. – 1971. – Vol. 7(4). – P. 290-291.

422. Panneton, W.M. The mammalian diving response: an enigmatic reflex to preserve life? / W.M. Panneton // *Physiology (Bethesda)*. – 2013. – Vol. 28(5). – P. 284-297.

423. Parsons, F.G. On the Arrangement of the Branches of the Mammalian Aortic Arch / F.G. Parsons // *J Anat Physiol*. – 1902. – Vol. 36. – Pt 4. – P. 389-399.

424. Peçanha, S.V. Double Renal Artery in *Cerdocyon thous* / S.V. Peçanha, de C.R.B. Junger, C.A. Santos-Sousa, S.E.A. Rodrigues, P. Souza-Junior, M. Abidu-Figueiredo // *Rev MVZ Cordoba*. – 2020. – Vol. 25(1). – P. e1713.

425. Petrov, E.A. The Importance of Hauling Grounds in the Life of the Baikal Seals (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia): 1. Review. / E.A. Petrov, A.B. Kupchinsky, V.A. Fialkov, A.A. Badardinov // *Biology Bulletin*. – 2021. – Vol. 48(9). – P. 1704-1714.

426. Petuchova, A. Experimental and theoretical investigation of aortic wall tissue in tensile tests / A. Petuchova, A. Maknickas, E. Kostenko, R. Stonkus,

K. Daunoravičienė, J. Pauk // Technology and Health Care. – 2023. – Vol. 31(6). – P. 2411-2421.

427. Piscitelli, M.A. Lung size and thoracic morphology in shallow- and deep-diving cetaceans / M.A. Piscitelli, W.A. McLellan, S.A. Rommel, J.E. Blum, S.G. Barco, D.A. Pabst // J Morphol. – 2010. – Vol. 271(6). – P. 654-673.

428. Piscitelli-Doshkov, M. A review of cetacean lung morphology and mechanics / M.A. Piscitelli-Doshkov, S.A. Raverty, M.A. Lillie, R.E. Shadwick, // Journal of morphology. – 2013. – Vol. 274. – P. 1-16.

429. Pitcher, K.W. Ontogeny of dive performance in pup and juvenile Steller sea lions in Alaska / K.W. Pitcher, M.J. Rehberg, G.W. Pendleton, K.L. Raum-Suryan, T.S. Gelatt, U.G. Swain, M.F. Sigler // Can. J. Zool. – 2005. – Vol. 83. – P. 1214-1231.

430. Polasek, L.K. Metabolic indicators in the skeletal muscles of harbor seals (*Phoca vitulina*) / L.K. Polasek, K.A. Dickson, R.W. Davis // American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. – 2006. – Vol. 290. – P. R1720-R1727.

431. Polasek, L.K. Myoglobin Distribution in the Locomotory Muscles of Cape Fur Seals (*Arctocephalus pusillus pusillus*) / L.K. Polasek, C. Frost, J.H.M. David, M.A. Meyer, R.W. Davis // Aquatic Mammals. – 2016. – Vol. 42(4). – P. 421-427.

432. Ponganis, P.J. Blood flow and metabolic regulation in seal muscle during apnea / P.J. Ponganis, U. Kreutzer, T.K. Stockard, P.-C. Lin, N. Sailasuta, T.-K. Tran, R. Hurd, T. Jue // J Exp Biol. – 2008. – Vol. 211(20). – P. 3323–3332.

433. Ponganis, P.J. Diving mammals / P.J. Ponganis // Compr Physiol. – 2011. – Vol. 1(1). – P. 517-535.

434. Ponganis, P.J. Intravascular pressure profiles in elephant seals: hypotheses on the caval sphincter, extradural vein and venous return to the heart / P.J. Ponganis, T.K. Stockard, D.H. Levenson, L. Berg, E.A. Baranov // Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol. – 2006. – Vol. 145(1). – P. 123-30.

435. Ponganis, P.J. Muscle Temperature and Swim Velocity Profiles During Diving in a Weddell Seal, *Leptonychotes Weddellii* / P.J. Ponganis, G.L. Kooyman, M.A. Castellini, E.P. Ponganis, K.V. Ponganis // J Exp Biol – 1993. – Vol. 183(1). – P. 341–346.
436. Ponganis, P.J. Pinniped splenic volumes / P.J. Ponganis, G.L. Kooyman, D. Sartoris, P. Jobsis // Am J Physiol. – 1992. – Vol. 262(2). – P. R322–R325.
437. Ponganis, P.J. The aerobic submersion limit of Baikal seals, *Phoca sibirica* / P.J. Ponganis, G.L. Kooyman, E.A. Baranov, P.H. Thorson, B.S. Stewart // Canadian Journal of Zoology. – 1997. – Vol. 75(8). – P. 1323–1327.
438. Ponganis, P.J. Williams Heart rate regulation in diving sea lions: the vagus nerve rules / P.J. Ponganis, B.I. McDonald, M.S. Tift, C.L. Williams // J Exp Biol. – 2017. – Vol. 220(8). – P. 1372–1381.
439. Qvist, J. Hemoglobin concentrations and blood gas tensions of free-diving Weddell seals / J. Qvist, R.D. Hill, R.C. Schneider, K.J. Falke, G.C. Liggins, M. Guppy, R.L. Elliot, P.W. Hochachka, W.M. Zapol // J Appl Physiol. – 1986. – Vol. 61(4). – P. 1560–1569.
440. Reed, J.Z. The metabolic characteristics of the locomotory muscles of grey seals (*Halichoerus grypus*), harbour seals (*Phoca vitulina*) and Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*) / J.Z. Reed, P.J. Butler, M.A. Fedak // J Exp Biol. – 1994. – Vol. 194. – P. 33–46.
441. Reidenberg, J.S. Anatomical adaptations of aquatic mammals / J.S. Reidenberg // The anatomical record. – 2007. – Vol. 290. – P. 507–513.
442. Reis, R.H. Variations in the pattern of renal vessels and their relation to the type of posterior vena cava in the dog (*Canis familiaris*) / R.H. Reis, P. Tepe // The American journal of anatomy. – 1956. – Vol. 99. – No. 1. – P. 1–15.
443. Renner, M. Update and Review of Vascular Access in Select Pinnipeds / M. Renner, J. Bailey // «Aquatic Animal Health in a Changing World»: International Association for Aquatic Animal Medicine 2013 Proceedings Online of 44th Annual Conference of the International Association for Aquatic Animal

Medicine / execut. ed. P.D. Pion – Sausalito (California), 2013. – P. 1. URL-адрес: <https://www.vin.com/doc/?id=5768662>.

444. Reynolds, J.E. Anatomical Dissection: Thorax and Abdomen / J.E. Reynolds, S.A. Rommel // Encyclopedia of Marine Mammals. – London: Academic Press, 2009. – P. 29-36.

445. Rhode, E.A. Pressure-volume characteristics of aortas of harbor and Weddell seals. / E.A. Rhode, R. Elsner, T.M. Peterson, K.B. Campbell, W. Spangler // American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. – 1986. – Vol. 251(1). – P. R174–R180.

446. Ridgway, S. Conditioned bradycardia in the sea lion *Zalophus californianus* / S. Ridgway, D. Carder, W. Clark // Nature. – 1975. – Vol. 256. – P. 37–38.

447. Ridgway, S. Dolphin lung collapse and intramuscular circulation during free diving: evidence from nitrogen washout / S. Ridgway, R. Howard // Science. – 1979. – Vol. 206. – P. 1182–1183.

448. Rommel, S.A. Anatomical evidence for a countercurrent heat exchanger associated with dolphin testes / S.A. Rommel, D.A. Pabst, W.A. McLellan, J.G. Mead, C.W. Potter // Anat. Rec. – 1992. – Vol. 232(1). – P. 150–156.

449. Rommel, S.A. Functional morphology of venous structures associated with the male and female reproductive systems in Florida manatees (*Trichechus manatus latirostris*) / S.A. Rommel, D.A. Pabst, W.A. McLellan // The Anatomical Record. – 2001. – Vol. 264. – P. 339–347.

450. Rommel, S.A. Temperature regulation of the testes of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): evidence from colonic temperatures / S.A. Rommel, D.A. Pabst, W.A. McLellan, T.M. Williams, W.A. Friedl // J Comp. Physiol. B. – 1994. – Vol. 164. – P. 130–134.

451. Rommel, S.A. Vascular adaptations for heat conservation in the tail of Florida manatees (*Trichechus manatus latirostris*) / S.A. Rommel, H. Caplan // Journal of Anatomy. – 2003. – Vol. 202. – P. 343–353.

452. Rommel, S.A. Venous structures associated with thermoregulation of phocid seal reproductive organs / S.A. Rommel, Early G.A., Matassa K.A., Pabst D.A., McLellan W.A. // *Anat Rec.* – 1995. – Vol. 243(3). – P. 390-402.

453. Rowlands, C.E. Comparative morphology of the spinal cord and associated vasculature in shallow versus deep diving cetaceans / C.E. Rowlands, W.A. McLellan, S.A. Rommel, A.M. Costidis, K.E. Yopak, H.N. Koopman, H.L. Glandon, D. Ann Pabst // *J Morphol.* – 2021. – Vol. 282. – P. 1415-1431.

454. Ryadinskaya, N. Identification of causes of death of baikal seal (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788) / N. Ryadinskaya, I. Meltsov, M. Tabakova, I. Anikienko, S. Sayvanova, A. Molkova, O. Ilyina, T. Pomoinitskaya // *Turkish Journal of Zoology.* – 2020. – Vol. 44, No. 1. – P. 60-63.

455. Ryadinskaya, N.I. The structure and blood supply to the Baikal seal's organ of hearing / N.I. Ryadinskaya, I.V. Anikienko, O P. Ilyina, D.R. Ikonnikova // *Limnology and Freshwater Biology.* – 2020. – No. 4. – P. 626-627.

456. Sajjarengpong, K. The variations and patterns of renal arteries in dogs / K. Sajjarengpong, A. Adirektaworn // *The Thai Journal of Veterinary Medicine.* – 2015. – Vol. 36. – No. (1). – P. 39–46.

457. Santos, A.L.Q. Arterial supply for adrenal glands of the South American fur seal *arctocephalus australis* Zimmerman, 1783 (Pinnipedia, Otariidae) / A.L.Q. Santos, L.T. Menezes, F.M.M. Brito, A.P.S. Kaminishi, T.G. Leonardo, T.L. Pimentel, N.S. D'Aparecida // *PUBVET.* – 2011. - Vol. 5(11). – P. 1065-1071.

458. Sayvanova, S.A. Topography and blood supply to the mandibular lymph node of the Baikal seal (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788) in ontogenesis / S.A. Sayvanova, N.I. Ryadinskaya, I.V. Anikienko, O.P. Ilyina // *Limnology and Freshwater Biology.* – 2020. – Vol. 4. – P. 814-815.

459. Schnerer, M. Neuroglobin of seals and whales: Evidence for a divergent role in the diving brain / M. Schnerer, S. Flachsbarth, N.U. Czech-Damal, L.P. Folkow, U. Siebert, T. Burmester // *Neuroscience.* – 2012. – Vol. 223. – P. 35–44.

460. Scholander, P.F. Experimental investigations on the respiratory function in diving mammals and birds / P.F. Scholander // Hvalradets Skrif. – 1940. – Vol. 22. – P. 1–131.

461. Scholander, P.F. On the temperature and metabolism of the seal during diving / P.F. Scholander, L. Irving, S.W. Grinnell // J. Cell. Comp. Physiol. – 1942. – Vol. 19. – P. 67-78.

462. Schots, P.C. Hooded seal (*Cystophora cristata*) pups ingest snow and seawater during their post-weaning fast / P.C. Schots, M.E. Bue, E.S. Nordøy // J Comp Physiol B. – 2017. – Vol. 187(3). – P. 493-502.

463. Schumacher, U. Histological, histochemical, and fine structural observations on the spleen of seals / U. Schumacher, U. Welsch // Am J Anat. – 1987. – Vol. 179. – P. 356-368.

464. Shadwick, R.E. Arterial mechanics in the fin whale suggest a unique hemodynamic design / R.E. Shadwick, J.M. Gosline // American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. – 1994. – Vol. 267(3). – R805–R818.

465. Shadwick, R.E. Mechanical design in arteries / R.E. Shadwick // J Exp Biol. – 1999. – Vol. 202 (23). – P. 3305–3313.

466. Shoshenko, K.A. Oxygen deficit after long-term diving in Baikal seal *Pusa sibirica* and the problem of metabolic diving depression / K.A. Shoshenko, E.A. Baranov, E.A. Petrov // Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology. – 1997. – Vol. 33. – No. 4-5. – P. 433-439.

467. Silva, D.R.S. Anatomy of the abdominal aorta in the hoary fox (*Lycalopex vetulus*, Lund, 1842) / D.R.S. Silva, M.D. Silva, M.P.B. Assunção, E.P. Chacur, D.C.O. Silva, R. de C.R. Barros, Z. Silva // Brazilian Journal of Veterinary Research and Animal Science. – 2018. – Vol. 55(4). – P. 1-6.

468. Silva, F.M.O. Accessory spleen in cetaceans and its relevance as a secondary lymphoid organ / F.M.O. Silva, V.L. Carvalho, J.P. Guimarães, J.E. Vergara-Parente, A.C.O. Meirelles, M. Marmontel, M.A. Miglino // Zoomorphology. – 2014. – Vol. 133(3). – P. 343–350.

469. Smodlaka, H. Histological assessment of selected blood vessels of the phocid seals (northern elephant and harbour seals) / H. Smodlaka, W. Khamas, S. Tkalcic, T. Golub, L. Palmer // *Anatomia, Histologia, Embryologia*. – 2010. – Vol. 39. – P. 178-185.

470. Smodlaka, H. Macroscopic anatomy of the great vessels and structures associated with the heart of the ringed seal (*Pusa hispida*) / H. Smodlaka, R.W. Henry, R.B. Reed // *Anat Histol Embryol*. – 2009. – Vol. 38(3). – P. 161-168.

471. Smodlaka, H. Respiratory, Cardiovascular and Abdominal Anatomy of the Ringed Seal (*Phoca hispida*): PhD diss (Veterinary medicine): Knoxville, 2004. – 155 c.

472. Sobrado, A. Voluntary blood collection from the epidural sinus in two harbor seals *Phoca vitulina vitulina* (Carnivora: Phocidae) / Sobrado A. // *Soundings*. – 2011. – Vol. 36(1). – P. 16-17.

473. Song, S.H. A morphological comparison of aortic elastin from five species as seen with the scanning electron microscope / S.H. Song, M.R. Roach // *Acta Anat*. – 1985. – Vol. 123(1). – P. 45-50.

474. Spragg, R.G. Surfactant from diving aquatic mammals / R.G. Spragg, P.J. Ponganis, J.J. Marsh, G.A. Rau, W. Bernhard // *J Appl Physiol*. – 2004. – Vol. 96(5). – P. 1626-1632.

475. Stehbens, W.E. Structural and architectural changes during arterial development and the role of hemodynamics/ W.E. Stehbens // *Acta Anat (Basel)*. – 1996. – Vol. 157(4). – P. 261-274.

476. Stephenson, R. Physiological control of diving behaviour in the Weddell seal *Leptonychotes weddelli*: a model based on cardiorespiratory control theory / R. Stephenson // *J Exp Biol*. – 2005. – Vol. 208. – P. 1971–1991.

477. Stewardson, C.L. Gross and microscopic visceral anatomy of the male Cape fur seal, *Arctocephalus pusillus pusillus* (Pinnipedia: Otariidae), with reference to organ size and growth / C.L. Stewardson, S. Hemsley, M.A. Meyer, P.J. Canfield, J.H. Maindonald // *J Anat*. – 1999. – Vol. 195. – Pt. 2. – P. 235-255.

478. Stockard, T.K. Blood oxygen depletion during rest-associated apneas of northern elephant seals (*Mirounga angustirostris*) / T.K. Stockard, D.H. Levenson, L. Berg, J.R. Fransioli, E.A. Baranov, P.J. Ponganis // J Exp Biol. – 2007. – Vol. 210(15). – P. 2607–2617.

479. Storlund, R.L. Cardiac examinations of anesthetized steller sea lions (*Eumetopias jubatus*), northern fur seals (*Callorhinus ursinus*), and a walrus (*Odobenus rosmarus*) / R.L. Storlund, D.A.S. Rosen, M. Margiocco, M. Haulena, A.W. Trites // J Zoo Wildl Med. – 2021b. – Vol. 52(2). – P. 507-519.

480. Storlund, R.L. Electrocardiographic Scaling Reveals Differences in Electrocardiogram Interval Durations Between Marine and Terrestrial Mammals / R. Storlund, D. Rosen, A. Trites // Frontiers in Physiology. – 2021a. – Vol. 12. – P. 1-9.

481. Storlund, R.L. Pinnipeds with proportionally wider aortic bulbs make longer dives / R.L. Storlund, D.A.S. Rosen, A.W. Trites // Marine Mammal Science. – 2024a. – Vol. 40(4). - e13145. – P. 1-12.

482. Storlund, R.L. Ultrasound images of the ascending aorta of anesthetized northern fur seals and Steller sea lions confirm that the aortic bulb maintains continuous blood flow / R.L. Storlund, D.A.S. Rosen, M. Haulena, S. Sanatani, J. Vander Zaag, A.W. Trites // Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology. – 2024b. – Vol. 341. – P. 458–469.

483. Stoskopf, M.K. Selected Anatomical Features of the Sea Otter (*Enhydra Lutris*) / M.K. Stoskopf, D. Herbert. // Journal of Zoo and Wildlife Medicine. – 1990. – Vol. 21. - No. 1. – P. 36–47.

484. Tarasevich, V.N. Morphological features of the venous bed of the heart of the Baikal seal / V.N. Tarasevich // International Scientific-Practical Conference “Agriculture and Food Security: Technology, Innovation, Markets, Human Resources” (FIES 2021): Agriculture and Food Security: Technology, Innovation, Markets, Human Resources, Kazan, 28–29 мая 2021 года. Vol. 37. – Kazan: EDP Sciences, 2021. – P. 00061.

485. Tarasoff, F.J. Anatomy of the hind flippers of two species of seals with reference to thermoregulation // F.J. Tarasoff, H.D. Fisher // Canadian journal of zoology. – 1970. – Vol. 48. – P. 821-829.
486. Tarasoff, F.J. Observations on the anatomy of the respiratory system of the river otter, sea otter, and harp seal. I. The topography, weight, and measurements of the lungs / F.J. Tarasoff, G.L. Kooyman // Can J Zool. – 1973. – Vol. 51. – P. 163-170.
487. Tarpley, R.G. Observations on the external morphology and vasculature of a fetal heart of the bowhead whale, *Balaena mysticetus* / R.G. Tarpley, D.J. Hillmann, W.G. Henk, J.C. George // The Anatomical Record. – 1997. – Vol. 247. – P. 556-581.
488. Tengler, M.L. Comparative Muscle Physiology of Ringed (*Pusa hispida*), Bearded (*Erignathus barbatus*), and Spotted (*Phoca largha*) Seals from the Bering and Chukchi Seas / M.L. Tengler, J. Dearolf, A.L. Bryan, C. Reichmuth, N.M. Thometz // Aquatic Mammals. – 2024. – Vol. 50(3). – P. 181-198.
489. Terrados, N. Is hypoxia a stimulus for synthesis of oxidative enzymes and myoglobin? / N. Terrados, E. Jansson, C. Sylven, L. Kaijser // Journal of Applied Physiology. – 1990. – Vol. 68(6). – P. 2369–2372.
490. Thomas, A. Diving related changes in the blood oxygen stores of rehabilitating harbor seal pups (*Phoca vitulina*) / A. Thomas, K. Ono // PLoS One. – 2015. – Vol. 10(6). – P. e0128930.
491. Thomas, J.A. *Phoca sibirica* / J.A. Thomas, R. Elsner, V. Pastukhov, E. Petrov // Mammalian Species. – 1982. – Vol. 188. – P. 1-6.
492. Thompson, D. Cardiac responses of grey seals during diving at sea / D. Thompson, M.A. Fedak // J Exp Biol. – 1993. – Vol. 174. – P. 139-154.
493. Thornton, S.J. Effects of forced diving on the spleen and hepatic sinus in northern elephant seal pups / S.J. Thornton, D.M. Spielman, N.J. Pelc, W.F. Block, D.E. Crocker, D.P. Costa, B.J. LeBoeuf, P.W. Hochachka // Proc Natl Acad Sci (PNAS). – 2001. – Vol. 98. - №16. – P. 9413-9418.

494. Thornton, S.J. Oxygen and the diving seal / S.J. Thornton, P.W. Hochachka // Undersea Hyperb Med. – 2004. – Vol. 31(1). – P. 81-95.
495. Thornton, S.J. Stroke volume and cardiac output in juvenile elephant seals during forced dives / S.J. Thornton, P.W. Hochachka, D.E. Crocker, D.P. Costa, B.J. Leboeuf, D.M. Spielman, N.J. Pelc // J Exp Biol. – 2005. – Vol. 208 (Pt 19). – P. 3637-3643.
496. Tift, M.S. Anterior vena caval oxygen profiles in a deep-diving California sea lion: arteriovenous shunts, a central venous oxygen store and oxygenation during lung collapse / M.S. Tift, L.A. Hückstädt, P.J. Ponganis // J Exp Biol. – 2018. – Vol. 221(1). – P. jeb163428.
497. Tift, M.S. Development enhances hypometabolism in northern elephant seal pups (*Mirounga angustirostris*) / M.S. Tift, E.C. Ranalli, , D.S. Houser, R.M. Ortiz, D.E. Crocker // Funct Ecol. – 2013. – Vol. 27. – P. 1155-1165.
498. Tift, M.S. Elevated carboxyhemoglobin in a marine mammal, the northern elephant seal / M.S. Tift, P.J. Ponganis, D.E. Crocker // J Exp Biol. – 2014. – Vol. 217(10). – P. 1752–1757.
499. Tift, M.S. Flipper stroke rate and venous oxygen levels in free-ranging California sea lions / M.S. Tift, L.A. Hückstädt, B.I. McDonald, P.H. Thorson, P.J. Ponganis // J Exp Biol. – 2017. – Vol. 220(8). – P. 1533–1540.
500. Tift, M.S. Time domains of hypoxia adaptation – elephant seals stand out among divers / M.S. Tift, P.J. Ponganis // Frontiers in Physiology. – 2019. – Vol. 10. – P. 1-6.
501. Usenius, T. Magnetic resonance imaging and its applications in morphological studies of pinnipeds / T. Usenius, A.-M. Mustonen, J.-P. Usenius, H. Hyvärinen, T. Sipilä, J.T. Koskela, P. Nieminen // Annales Zoologici Fennici. – 2007. – Vol. 44. – P. 355-367.
502. Van Citters, R.L. Cardiovascular adaptations to diving in the northern elephant seal *Mirounga angustirostris* / R.L. Van Citters, D.L. Franklin, O.A. Smith, N.W. Watson, R.W. Elsner // Comparative Biochemistry and Physiology. – 1965. – Vol. 16. - № 3. – P. 267-276.

503. Van Nie, C.J. The bulbus aortae (aorta ascendens) in the growing common seal (*Phoca vitulina*) (a morphological approach) / C.J. Van Nie // Aquatic Mammals. – 1985. – Vol. 11(3). – P. 71-74.

504. Vázquez-Medina, J.P. Antioxidant capacity develops with maturation in the deep-diving hooded seal / J.P. Vázquez-Medina, J.G. Soñanez-Organis, J.M. Burns, T. Zenteno-Savín, R.M. Ortiz // J Exp Biol. – 2011a. – Vol. 214. – P. 2903-2910.

505. Vázquez-Medina, J.P. Antioxidant enzymes in ringed seal tissues: potential protection against dive-associated ischemia/reperfusion / J.P. Vázquez-Medina, T. Zenteno-Savín, R. Elsner // Comp Biochem Physiol C Toxicol Pharmacol. – 2006. – Vol. 142(3-4). – P. 198-204.

506. Vázquez-Medina, J.P. Glutathione protection against dive-associated ischemia/reperfusion in ringed seal tissues / J.P. Vázquez-Medina, T. Zenteno-Savín, R. Elsner // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 2007. – Vol. 345. – P. 110–118.

507. Vázquez-Medina, J.P. Maturation increases superoxide radical production without increasing oxidative damage in the skeletal muscle of hooded seals (*Cystophora cristata*) / J.P. Vázquez-Medina, N.O. Olguín-Monroy, P.D. Maldonado, A. Santamaría, M. Königsberg, R. Elsner, M.O. Hammill, J.M. Burns, T. Zenteno-Savín // Canadian Journal of Zoology. – 2011b. – Vol. 89(3). – P. 206-212.

508. Vázquez-Medina, J.P. Prolonged fasting increases glutathione biosynthesis in postweaned northern elephant seals / J.P. Vázquez-Medina, T. Zenteno-Savín, H.J. Forman, D.E. Crocker, R.M. Ortiz // J Exp Biol. – 2011c. – Vol. 214(8). – P. 1294–1299.

509. Verrier, D. The ontogeny of diving abilities in subantarctic fur seal pups: developmental trade-off in response to extreme fasting? / D. Verrier, C. Guinet, M. Authier, Y. Tremblay, S. Shaffer, D.P. Costa, R. Groscolas, J.P.Y. Arnould // Functional Ecology. – 2011. – Vol. 25. – P. 818-828.

510. Viamonte, M. Angiography in the living dolphin and observations on blood supply to the brain / M. Viamonte, P.J. Morgane, R.E. Galliano, E.L. Nagel, W.L. McFarland // *American Journal of Physiology*. – 1968. – Vol. 214(6). – P. 1225–1249.

511. Vogl, A.W. An ultrastructural and fluorescence histochemical investigation of the innervation of retial arteries in *Monodon monoceros* / A.W. Vogl, M.E. Todd, H.D. Fisher // *J. Morphol.* – 1981. – Vol. 168. – P. 109-119.

512. Vogl, A.W. Arterial retia related to supply of the central nervous system in two small toothed whales-narwhal (*Monodon monoceros*) an beluga (*Delphinapterus leucas*) / A.W. Vogl, H.D. Fisher // *J Morphol.* – 1982. – Vol. 174(1). – P. 41-56.

513. Walcott, S.M. Thermoregulatory costs in molting Antarctic Weddell seals: impacts of physiological and environmental conditions: Themed Issue Article: Conservation of Southern Hemisphere Mammals in a Changing World / S.M. Walcott, A.L. Kirkham, J.M. Burns // *Conserv Physiol.* – 2020. – Vol. 8(1). – P. coaa022.

514. Wasserman, K. Effect of carotid body resection on ventilatory and acid-base control during exercise / K. Wasserman, B.J. Whipp, S.N. Koyal, M.G. Cleary // *Journal of Applied Physiology*. – 1975. – Vol. 39. – No 3. – P. 354-358.

515. Watanabe, Y.Y. Drift dives and prolonged surfacing periods in Baikal seals: resting strategies in open waters? / Y.Y. Watanabe, E.A. Baranov, N. Miyazaki // *J Exp Biol.* – 2015. – Vol. 218. – P. 2793–2798.

516. Weise, M.J. Total body oxygen stores and physiological diving capacity of California sea lions as a function of sex and age / M.J. Weise, D.P. Costa // *J Exp Biol.* – 2007. – Vol. 210 (2). – P. 278–289.

517. Welsch, U. Architecture and functional aspects of the distal airways of Antarctic seals with different habits, the Weddell Seal (*Leptonychotes weddellii*) and the Crabeater Seal (*Lobodon carcinophagus*) / U. Welsch, H. Wagner, R. Galm, J. Ploetz // *Polar Biol.* – 1989. – Vol. 10. – P. 187–195.

518. Welsch, U. Lectinhistochemical observations on the bronchial glands and the goblet cells of the airway epithelium of marine diving mammals / U. Welsch, U. Schumacher // *Acta Histochem Suppl.* – 1988. – Vol. 36. – P. 255-261.

519. Welsch, U. Light-and electron microscopical observations on the terminal airways and the alveolar parenchyma of the antarctic seals *Lobodon carcinophagus* and *Leptonychotes weddelli* / U. Welsch, H.E. Drescher // *Polar Biol.* – 1982. – Vol. 1. – P. 105–114.

520. Wessel, T. The muscle fiber type–fiber size paradox: hypertrophy or oxidative metabolism? / T. Wessel, A. Haan, W.J. Laarse, R.T. Jaspers // *Eur J Appl Physiol.* – 2010. – Vol. 110(4). – P. 665–694.

521. Wessels, J.C. Light and electron microscopical observations on the terminal airways and alveoli of the lung of the SA (Cape) fur seal *Arctocephalus pusillus* / J.C. Wessels, C.C. Chase // *Onderstepoort J Vet Res.* – 1998. – Vol. 65(4). – P. 253-262.

522. Wickham, L.L. Blood viscosity in phocid seals: possible adaptations to diving / L.L. Wickham, R. Elsner, F.C. White, L.H. Cornell // *J Comp Physiol B* – 1989. – Vol. 159. – P. 153–158.

523. Williams, C.L. Diving physiology of marine mammals and birds: the development of biologging techniques / C.L. Williams, P.J. Ponganis // *Philos Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* – 2021. – Vol. 376(1830). – P. 20200211.

524. Williams, T.M. Extreme physiological adaptations as predictors of climate-change sensitivity in the narwhal *Monodon monoceros* / T.M. Williams, S.R. Noren, M. Glenn // *Marine Mammal Science.* – 2011. – Vol. 27. –P. 334-349.

525. Williams, T.M. The effect of submergence on heart rate and oxygen consumption of swimming seals and sea lions / T.M. Williams, G.L. Kooyman, D.A. Croll // *J Comp Physiol B.* – 1991. – Vol. 160. – P. 637–644.

526. Williams, T.M. The Healthy Heart: Lessons from Nature's Elite Athletes / T.M. Williams, P. Bengtson, D.L. Steller, D.A. Croll, R.W. Davis // *Physiology.* – 2015. – Vol. 30. – P. 349-357.

527. Wislocki, G.B. The lungs of the Cetacea, with special reference to the harbor porpoise (*Phocaena phocoena*, Linnaeus) / G.B. Wislocki // The Anatomical Record. – 1942. – Vol. 84(2). – P. 117-123.

528. Wislocki, G.B. The lungs of the larger cetacea compared to those of smaller species / G.B. Wislocki, L.F. Belanger // The Biological Bulletin. – 1940. – Vol. 78. – №. 2. – C. 289-297.

529. Wolinsky, H. A lamellar unit of aortic medial structure and function in mammals / H. Wolinsky, S. Glagov // Circ Res. – 1967. – Vol. 20(1). – P. 99-111.

530. Wright, T.J. The effect of myoglobin concentration on aerobic dive limit in a Weddell seal / T.J. Wright, R.W. Davis // J Exp Biol. – 2006. – Vol. 209 (13). – P. 2576-2585.

531. Yamasaki, F. Lungs of Franciscana (*Pontoporia blainvillei*), with Special References to Their External Aspects, Weights and Bronchial Ramifications / F. Yamasaki, K. Takahashi, T. Kamiya // Okajimas Folia Anatomica Japonica. – 1977. – Vol. 53(6). – P. 337-357.

532. Yochem, P.K. Hematologic and serum biochemical profile of the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*): variation with age, sex, and season / Yochem P.K., Stewart B.S., Mazet J.A., Boyce W.M. // J Wildl Dis. – 2008. – Vol. 44. – P. 911-921.

533. Yu, Z. Fiber type-specific nitric oxide protects oxidative myofibers against cachectic stimuli / Z. Yu, P. Li, M. Zhang, M. Hannink, J.S. Stamler, Z. Yan // PLOS ONE. – 2008. – Vol. 3(5). – P. e2086 (1-10).

534. Zapol, W.M. Regional blood flow during simulated diving in the conscious Weddell seal / W.M. Zapol, G.C. Liggins, R.C. Schneider, J. Qvist, M.T. Snider, R.K. Creasy, P.W. Hochachka // J Appl Physiol Respir Environ Exerc Physiol. – 1979. – Vol. 47(5). – P. 968-973.

535. Zenteno-Savin, T. Changes in the plasma levels of vasoactive hormones during apnea in seals / T. Zenteno-Savin, M.A. Castellini // Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology. – 1998. – Vol. 119. – № 1. – P. 7-12.

536. Zenteno-Savín, T. Diving seals: are they a model for coping with oxidative stress? / T. Zenteno-Savín, E. Clayton-Hernández, R. Elsner // *Comp Biochem Physiol C Toxicol Pharmacol.* – 2002. – Vol. 133(4). – P. 527-536.

537. Zenteno-Savin, T. Physiology of the endocrine, cardiorespiratory and nervous systems in pinnipeds. Integrative approach and biomedical considerations: PhD diss (Veterinary medicine): Fairbanks (Alaska), 1997. – 128 c.

538. Ziemak, H. Domestic cat's internal carotid artery in ontogenesis / H. Ziemak, H. Frackowiak, M. Zdun // *Vet Med-Czech.* – 2021. – Vol. 66. – P. 292-297.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Приложение 1

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ		АНГАРО-БАЙКАЛЬСКОЕ ТЕРРИТОРИАЛЬНОЕ УПРАВЛЕНИЕ		
				
РАЗРЕШЕНИЕ № 032015031172 на добычу (вылов) водных биологических ресурсов				
Основание для выдачи разрешения: Приказ Федерального агентства по рыболовству от 03.02.2015 г. № 79. Программа работ "Изучение морфогенеза органов, а также неинфекционных патологий организма байкальской нерпы на 2015 г.", утверждена Росрыболовством 17.07.2014 г.				
Сведения о пользователе: ФГБОУ ВО Иркутский ГАУ 664038, Иркутская обл., Иркутский р-он., п. Молодежный ИНН 3811024304, КПП 382701001, ОКАТО 25612440000				
Вид рыболовства: в научно-исследовательских и контрольных целях				
Условия добычи (вылова) водных биологических ресурсов (далее - водные биоресурсы)				
Район добычи (вылова) водных биоресурсов и (или) рыбопромысловый участок	Виды водных биоресурсов	Класс (объем) добычи (вылова) водных биоресурсов	Орудия способы добычи (вылова) водных биоресурсов	Сроки добычи (вылова) водных биоресурсов
Оз. Байкал в административных границах Республики Бурятия	нерпа	60 голов	Сети нерповые 600 метров, ячея 120-150 мм. (сетной)	с 14 апреля по 30 декабря 2015 года
Ф.И.О., должность лица, ответственного за добычу (вылов) водных биоресурсов Крук Евгений Петрович - председатель СПК "Сухинский"				
Ф.И.О., должность лица, ответственного за выполнение программы (плана) работ: Рядинская Нина Ильинична - профессор кафедры				
Обязательным условием является соблюдение при осуществлении добычи (вылова) водных биоресурсов требований в области охраны окружающей среды (среды обитания), правил рыболовства и ограничений рыболовства, установленных законодательством Российской Федерации в области рыболовства и сохранения водных биоресурсов для Байкальского рыбохозяйственного бассейна.				
Дата выдачи: "14" апреля 2015 г.				
			Начальник отдела Разнобарский И.А. [должность, Ф.И.О.]	
Серия ТУ № 002399				


РК (Регистрационная карта НИОКР)

Регистрационный номер НИОКР

Дата регистрации

114121670040

16.12.2014

Наименование НИОКР

Морфогенез органов байкальской нерпы (*Phoca sibirica* Gmelin, 1798) в различные периоды онтогенезаПриоритетное направление развития науки, технологий и техники
Российской Федерации

ИСТ

Критическая технология
Российской Федерации

ИСТ

Вид работы

Научно-исследовательская работа (НИР) - прикладная

Аннотация

Анатомические особенности в макро- и микростроении, топографии, экстраорганичном и интраорганичном кровоснабжении органов организма байкальской нерпы не описаны, что затрудняет правильную интерпретацию при постановке диагноза в лечении, обосновываемые места введения лекарственных препаратов и т.п. Цель: Изучить морфогенез органов байкальской нерпы (*Phoca sibirica* Gmelin, 1798) в различные периоды онтогенеза. Будут выявлены общие закономерности и индивидуальные особенности органов, на основании которых будет разработана концептуальная база о высоких приспособительных возможностях организма исследуемого водного млекопитающего, а также будут даны морфологические и биохимические показатели крови в норме, в том числе особенности строения мембраны эритроцитов, и будут определены этапы периферизации и критические фазы развития организма байкальской нерпы в постнатальном онтогенезе.

Коды тематических рубрик

Индикс УДК

34.41.35

611.591.4

Коды международной классификации

AD

Ключевые слова

байкальская нерпа, пренатальный и постнатальный периоды онтогенеза, орган, кровоснабжение, анатомия, топография, микроциркуляторное русло, гистология, гистохимия

Наименование федеральной целевой (государственной) программы, в соответствии с которой проводится работа

Источник финансирования	Объем финансирования, тыс. руб.	Коды бюджетной классификации
Средства федерального бюджета		
Средства бюджетов субъектов Российской Федерации		
Средства местных бюджетов		
Средства сторонних организаций		
Средства фондов поддержки научной и (или) научно-технической деятельности		
Собственные средства организаций *	100	

Сроки выполнения работы		Номер договора, государственного/муниципального контракта, иного документа	Основание проведения НИОКР
Дата начала	Дата окончания		
09.12.2014	09.12.2019	-	Инициативная

Общее количество отчетов о НИОКР, планируемых к подготовке (включая промежуточные)

1



Сведения о заказчике

ОКОПФ	Наименование организации	Сокращенное наименование организации	Учредитель (ведомственная принадлежность)	ОГРН
81 Учреждения	федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования "Иркутская государственная сельскохозяйственная академия"	ФГБОУ ВПО ИРГСХА	1325000 Министерство сельского хозяйства Российской Федерации	1023801535658

Сведения об исполнителе

ОКОПФ	Наименование организации	Сокращенное наименование организации	Учредитель (ведомственная принадлежность)	ОГРН
81 Учреждения	федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования "Иркутская государственная сельскохозяйственная академия"	ФГБОУ ВПО ИРГСХА	1325000 Министерство сельского хозяйства Российской Федерации	1023801535658

Руководитель организации-исполнителя

Руководитель работы

Фамилия, инициалы	Должность	Подпись
Ткачевиде Г.О.	Ректор	
Рябенская Н.И.	проректор по учебно-научной работе и микроб	

Место печати

Орган «Центр информационных технологий и систем органов исполнительной власти»
Зарегистрировано в государственном информационном фонде опубликованных документов


PK(Регистрационная карта НИОКТР)

Регистрационный номер НИОКТР **Дата регистрации**

AAAA-A17-117051110190-5

11/05/2017

Наименование НИОКТР
Морфогенез органов байкальской нерпы (*Phoca sibirica* Gmelin, 1798) в различные периоды онтогенеза
Приоритетное направление развития науки, технологий и техники Российской Федерации

Нет данных

Критическая технология Российской Федерации

Нет данных

Вид работы

Научно-исследовательская работа (НИР) - прикладная

Аннотация

Анатомические особенности в макро- и микростроении, топографии, экстраоргано и интраоргано кровоснабжении органов организма байкальской нерпы не описаны, что затрудняет правильную интерпретацию при постановке диагноза в лечении, обоснованные места введения лекарственных препаратов и т.п. Цель: Изучить морфогенез органов байкальской нерпы (*Phoca sibirica* Gmelin, 1798) в различные периоды онтогенеза. Будут выявлены общие закономерности и видовые особенности органов, на основании которых будет разработана концептуальная база о высоких приспособительных возможностях организма исследуемого водного млекопитающего, а также будут даны морфологические и биохимические показатели крови в норме, в том числе особенности строения мембраны эритроцитов, и будут определены этапы периодизации и критические фазы развития организма байкальской нерпы в постнатальном онтогенезе.

Коды тематических рубрик
Индекс УДК

34.41.35

611 591.4

Коды международной классификации

04.02.AD

Ключевые слова

байкальская нерпа, пренатальный и постнатальный периоды онтогенеза, орган, кровоснабжение, анатомия, топография, микроциркуляторное русло, гистология, гистохимия

Наименование федеральной целевой (государственной) программы, в соответствии с которой проводится работа

Нет данных

Наименование межгосударственной целевой программы

Нет данных

Источник финансирования	Объем финансирования, тыс. руб.	Коды бюджетной классификации
Средства федерального бюджета	0	Нет данных
Средства бюджетов субъектов Российской Федерации	0	Нет данных
Средства местных бюджетов	0	Нет данных
Средства сторонних организаций	0	Нет данных
Средства фондов поддержки научной и (или) научно-технической деятельности	0	Нет данных
Собственные средства организаций	100	Нет данных



**Форма направления сведений о начинаемой научно-исследовательской,
опытно-конструкторской и технологической работе**

Номер государственного учета НИОКТР	Дата постановки на учет
AAAA-A20-120090890004-7	08/09/2020

Наименование НИОКТР
Морфогенез органов байкальской нерпы в различные периоды онтогенеза в норме и при патологии

Приоритетные направления развития науки, технологий и техники Российской Федерации
Рациональное природопользование
Науки о жизни

Критические технологии Российской Федерации
Не указано

Вид исследования (разработки)
Научно-исследовательская работа (НИР) - прикладная
Научно-исследовательская работа (НИР) - поисковая

Аннотация
Предлагается продолжить изучение анатомических особенностей в макро- и микростроении, топографии, экстраорганным и интраорганным кровоснабжением органов организма байкальской нерпы (<i>Phoca sibirica</i> Gmelin, 1798) в норме и при патологии. Для получения результатов научной работы, а также для правильной интерпретации при постановке диагноза в лечении следует использовать адекватные классические анатомические методы исследования с использованием УЗИ, рентгеноскопии, эндоскопии, кардиографии, компьютерной томографии (КТ), мультиспиральной компьютерной томографии (МСКТ), а при массовой гибели эндемиков – дополнительно исследовать микробиологические и паразитологические показатели. Будут выявлены общие закономерности и видовые особенности органов, на основании которых будет разработана концептуальная база о высоких приспособительных возможностях организма исследуемого водного млекопитающего, даны морфологические и биохимические показатели крови в норме и при патологии, а также будут определены этапы периодизации и критические фазы развития организма байкальской нерпы в постнатальном онтогенезе.

Тематическая(-ие) рубрика(-и)	Индекс УДК
34.41.35; 68.41.33; 68.41.41	611 591.4

Коды международной классификации отраслей наук
04.03.00

Ключевые слова
Байкальская нерпа, орган, строение, кровоснабжение

Наименование государственной программы, в соответствии с которой проводится работа
Нет данных

Наименование федеральной целевой программы, в соответствии с которой проводится работа
Нет данных

Наименование межгосударственной целевой программы
Нет данных



Основание проведения НИОКТР	Дата документа	Номер документа
Инициативная	24/03/2020	-

Сроки выполнения работы	Дата начала	Дата окончания
	16/09/2019	20/09/2024

Источник финансирования	Планируемый объем финансирования, тыс. руб.	Коды бюджетной классификации
Средства федерального бюджета	0	Нет данных
Средства бюджетов субъектов Российской Федерации	0	Нет данных
Средства местных бюджетов	0	Нет данных
Средства фондов поддержки научной и (или) научно-технической деятельности	0	Нет данных
Средства бюджета межгосударственной целевой программы	0	Нет данных
Собственные средства организации	100	Нет данных
Иные источники, из них:		
средства хозяйствующих субъектов	0	Нет данных
средства финансово-кредитных организаций	0	Нет данных

Общее количество отчетов о НИОКТР, планируемых к подготовке (включая промежуточные)	1

Сведения о Заказчике или Фонде

ОКОПФ	Наименование организации	Сокращённое наименование организации	Учредитель (ведомственная принадлежность)	ОГРН
75103 - Федеральные государственные бюджетные учреждения	Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования "Иркутский государственный аграрный университет имени А.А. Ежевского"	ФГБОУ ВО ИРКУТСКИЙ ГАУ	1325000 - Министерство сельского хозяйства Российской Федерации	1023801535658

Сведения об Исполнителе

ОКОПФ	Категория исполнителя	Наименование организации	Сокращённое наименование организации	Учредитель (ведомственная принадлежность)	ОГРН
75103 - Федеральные государственные бюджетные учреждения	образовательная организация	Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования "Иркутский государственный аграрный университет имени А.А. Ежевского"	ФГБОУ ВО ИРКУТСКИЙ ГАУ	1325000 - Министерство сельского хозяйства Российской Федерации	1023801535658

Выставочные экспонаты сосудистой системы байкальской нерпы

