

АДАПТИВНЫЕ ТЕХНОЛОГИИ
В АГРОПРОМЫШЛЕННОМ КОМПЛЕКСЕ

И. В. АНИКИЕНКО, Н. И. РЯДИНСКАЯ,
В. Н. ТАРАСЕВИЧ

**АНАТОМИЯ
И ФИЗИОЛОГИЯ
СЕРДЕЧНО-
СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ
ЖИВОТНЫХ**

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

Москва
2021

УДК 591.41(075.8)+591.112(075.8)
ББК 28.669.21я73+28.673.2я73
А 67

Рекомендовано к изданию научно-методическим советом
ФГБОУ ВО Иркутский ГАУ (протокол №2 от 25.01.2021 г.).

Рецензенты: Силкин И.И. — доктор биологических наук,
заведующий кафедрой специальных ветеринарных дисциплин
ФГБОУ ВО «Иркутский государственный аграрный университет
имени А. А. Ежевского»,
Афанасьева А.И. — доктор биологических наук, профессор,
декан факультета биотехнологического менеджмента ФГБОУ
ВО «Алтайский государственный аграрный университет».

А 67 Аникиенко И. В.
Анатомия и физиология сердечно-сосудистой системы жи-
вотных: учебное пособие / И. В. Аникиенко, Н. И. Рядинская,
В. Н. Тарасевич; Иркут. гос. аграрн. ун-т им. А. А. Ежевско-
го. — М.: ООО «Издательско-книготорговый центр Колос-с»,
2021. — 224 с. — (Адаптивные технологии в агропромыш-
ленном комплексе)
ISBN 978-5-00129-175-6

В учебном пособии освещены вопросы анатомии и физиологии сердеч-
но-сосудистой системы животных. В доступной форме с большим количе-
ством иллюстраций дано описание анатомии и физиологии сердечно-сосу-
дистой системы в видовом аспекте. Предназначено для студентов специаль-
ности 36.05.01 Ветеринария, направлений подготовки 36.03.01 Ветеринарно-
санитарная экспертиза и 06.03.01 Биология, а также для аспирантов и моло-
дых ученых.

УДК 591.41(075.8)+591.112(075.8)
ББК 28.669.21я73+28.673.2я73

ISBN 978-5-00129-175-6

© Аникиенко И. В., Рядинская Н. И.,
Тарасевич В. Н., 2021
© Издательско-книготорговый центр «Колос-с», 2021

ВВЕДЕНИЕ

Сердечно-сосудистая система выполняет в организме животных ряд важнейших функций, главные из которых, это доставка к органам и тканям кислорода и питательных веществ, и коррелятивно-регуляторная функция. Вторая функция реализуется посредством переноса по кровеносной системе гормонов желез внутренней секреции и других биологически активных веществ по организму, тем самым обеспечивает регуляцию деятельности всего организма и отдельных его систем и органов, а также существование организма как единого целого. К кровеносной системе относят и лимфатическую систему, которая анатомически и функционально связана с венозной магистралью.

В настоящем пособии были объединены знания об анатомии и физиологии сердечно-сосудистой системы животных, что, по нашему мнению, способствует более эффективному усвоению предлагаемого материала. При изложении материала в предлагаемом учебном пособии внимание было уделено связям теоретических основ анатомии и физиологии сердечно-сосудистой системы с их практическим применением. В связи с чем, в пособии представлены новые данные об анатомии и физиологии сердечно-сосудистой системы, представленные в современной литературе. При написании анатомического раздела авторами использована международная анатомическая номенклатура.

Каждый раздел пояснен примерами и иллюстрациями, в том числе с оригинальных препаратов, выполненных студентами и сотрудниками кафедры анатомии, физиологии и микробиологии Иркутского ГАУ. Описаны особенности анатомии и физиологии у различных видов животных. В частности, в настоящем пособии описаны строение сердца и сосудов эндемика Байкала — байкальской нерпы. Подготовка материала по данному фрагменту была поддержана грантом Фонда поддержки прикладных экологических разработок и исследований «Озеро Байкал» (проект «Исследование сердечно-сосудистой системы байкальской нерпы в норме и при патологии»).

Мы надеемся, что данное пособие будет полезно не только для подготовки ветеринарных специалистов, но и для студентов биологических направлений подготовки, аспирантов, преподавателей вузов и научных работников, занимающихся изучением сердечно-сосудистой системы животных.

С уважением, авторы

Глава 1

СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

1.1. ОПИСАНИЕ И ОПРЕДЕЛЕНИЕ СИСТЕМЫ КРОВООБРАЩЕНИЯ. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ

Система кровообращения состоит из следующих компонентов: сердца, кровеносных сосудов, органов депо крови, а также структур, участвующих в регуляции системы кровообращения. Система кровообращения входит в состав сердечно-сосудистой системы, которая также включает в себя лимфатическую систему.

Основная функция системы кровообращения — обеспечивать постоянное движение крови по сосудам.

Главная роль принадлежит сердцу, которое является насосом, перекачивающим кровь по сосудам.

Движению крови также способствуют вспомогательные факторы:

1) изменение давления в артериальных и венозных сосудах: максимальное давление отмечается в аорте, в артериях меньшего калибра происходит его постепенное снижение, в частности, в артериолах оно снижается на 50 %, в венах снижается уже в десятки раз;

2) клапанный аппарат сердца и вен, препятствующий обратному току крови;

3) замкнутость системы кровообращения;

4) эластичная сосудистая стенка крупных артерий, преобразующая пульсирующий выброс крови из сердца в непрерывный кровоток;

5) сила тяжести крови;

6) отрицательное внутриплевральное давление, обеспечивающее возврат крови к сердцу по венам;

7) сокращение скелетных мышц (мышечная активность приводит к повышению частоты и глубины дыхания, способствуя понижению давления в плевральной полости, в то же время от проприорецепторов дыхательной мускулатуры в ЦНС направляются возбуждающие импульсы, рефлекторно вызывающие увеличение силы и частоты сердечных сокращений).

1.2 КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ

Первые письменные свидетельства о сердце и сосудах встречаются в египетских папирусах (3500 г. до н. э.). Египтяне считали, что сердце является центральным элементом системы каналов, распределенных по всему телу, по которым переносятся кровь, фекалии, сперма, доброкачественные и злокачественные духи, а также душа. Также египтяне знали о взаимосвязи между сердцебиением и периферическим пульсом, однако полагали, что пульс возникает из-за наличия воздуха в каналах.

Греческое философское движение способствовало возникновению эмпирико-рационального взгляда на анатомию сердечно-сосудистой системы. Алкмеон из медицинской школы Кротона (520—450 гг. до н. э.) был первым, кто получил анатомические знания на основе экспериментальных наблюдений. Он считал, что венозная система отличается от артериальной системы, хотя не делал анатомических различий между ними. Функция сосудов была связана с бодрствованием: отток крови из вен вызывал сон, а по артериям кровь поступала в мозг, что способствовало бодрствованию. По его мнению, все сосуды берут начало в голове, и их функция заключалась в передаче пневмы (духа) в мозг. Однако сердцу Алкмеон не приписывал никакой роли в сердечно-сосудистой системе.

Греческая философская школа Коса, главным представителем которой был Гиппократ (460—375 гг. до н. э.), внесла решающий вклад в рационализацию медицины. Книга «О сердце», которую приписывают членам школы Кос, впервые сообщала анатомические детали сердца (наличие желудочков, межжелудочковой перегородки), приписывая сердечно-сосудистой системе перенос жизни по телу. Также описано, что все сосуды берут свое начало в сердце, соединяясь с ним через мембраны, отходящие от сердечной стенки. Были обнаружены сосуды (легочные вены), которые, как полагали, транспортируют воздух в левый желудочек; другой большой сосуд — легочная артерия — транспортирует воздух в правый желудочек и в то же время транспортирует кровь в легкие. Были описаны два сердечных клапана, каждый из которых содержит три створки; однако анатомическое строение аорты не упоминалось. Эти авторы описали две структуры, похожие на структуру сердечного ушка (предсердия), которые были предназначены для захвата воздуха, но они полагали, что такие структуры не принадлежат сердцу. Медицина Гиппократа объясняла болезнь как избыток одной из четырех жидкостей, составляющих тело — гуморальная теория. Эта теория в конечном ито-

ге привела к таким схемам лечения, как кровопускание, направленное на восстановление гуморального баланса.

Через двести лет Аристотель (384—322 до н. э.) приписал мыслительные способности сердцу, которое, по его мнению, также являлось вместилищем души. Ему также приписывают самые ранние наблюдения нормальной сердечно-сосудистой функции, в частности, он описал пульсацию сердца куриного эмбриона. В модели сердечно-сосудистой системы Аристотелем учитывалось два больших сосуда: большой сосуд (полая вена и легочная артерия) и аорта (аорта и легочные вены).

После смерти Гиппократы медицинская мысль и практика сосредоточились в Александрии, где была создана первая великая медицинская школа древности. Изучение человеческого тела достигло своего полного развития, и было разрешено человеческое вскрытие. Два самых выдающихся имени александрийской школы — Герофил и Эразистрат. Основным вкладом Герофила в знания о сердечно-сосудистой системе была его дифференциация толщин артерий относительно вен, он предполагал, что первые были в 6 раз толще последних. Он назвал сосуд, связанный с правым желудочком, «артериальной веной» и заметил, что артерии были менее толстыми, чем вены легких. Он также считал, что с сердцебиением связаны только артерии, потому что сокращения и расслабляющие движения зависят от сердца. Более того, Герофил включил предсердия как часть анатомии сердца. Описал сонные артерии, подключичную вену, чревные сосуды, сосуды полового аппарата и лимфатические сосуды.

Эразистрат описал деятельность сердца и считал, что оно работает как крыльчатка насоса, которая сжимается из-за внутренней силы. Вопреки тому, во что верил Герофил, Эразистрат подчеркивал, что артерии не способны к активному сокращению и расслаблению и пассивно заполнены из-за сердечного сокращения. Также он описал атриовентрикулярные клапаны: те, что с правой стороны, были названы трикуспидальными, а те, что с левой стороны, были названы двустворчатыми. Эразистрат хотя и описал окончания артерий и начало структур вен, не выявил функциональной преемственности между ними. Эразистрат утверждал, что вдыхаемый воздух попадает в артерии, которые не переносят ничего, кроме воздуха. Это ошибочное мнение сохранялось почти четыре столетия.

Это было опровергнуто Клавдием Галеном (129—201 г. н. э.), который экспериментально показал, что по артериям течет кровь, а не воздух. Он изучал работу сердца, сердечных клапанов и пульсацию артерий. Гален также отметил структурные различия между артериями и венами, но не понял, что кровь циркулирует. Он считал, что кровь вырабатывается печенью, которая от-

правляет ее на периферию тела, чтобы сформировать плоть. Он также был первым, кто попытался объяснить функцию артериального протока и овального отверстия. Гален придерживался гуморальной теории телесных жидкостей, но он также считал, что болезнь может возникнуть из-за недостаточности одного из четырех гуморов, а не только из-за избытка. Также Гален впервые предположил связи между поступающей пищей, воздухом и кровью, он утверждал, что пища поддерживает жизнь. Однако он ошибочно считал, что пища превращается в кровь в печени и затем участвует в питании остальных частей тела. Гален также считал, что кровь использовалась для удаления отходов. Теория Галена была принята в медицинских и церковных кругах, поскольку работа Галена считалась основанной на божественном вдохновении и, следовательно, не имела ошибок. Взгляды Галена господствовали в течение нескольких столетий, пока не зародилась современная наука в период итальянского Возрождения в 15 и 16 веках.

Изучение анатомии человека полностью освободилось от оков теории Галена после публикации в 1543 году первого полного учебника анатомии человека Андреаса Везалия (1514—1564). Везалий предположил, что сердце было центром сосудистой сети, и полагал, что легочные вены переносят воздух из легких в левое предсердие. Монументальные работы Везалия открыли двери для дальнейшего прогресса.

Испанский врач Майкл Сервет (Мишель де Вильнев) (1511—53) обнаружил, что часть крови циркулирует через легкие. Реалдус Коломб (1516—1559) также показал, что легочные вены несут кровь, а не воздух, а Иероним Фабрициус (1533—1619) описал клапаны в венах, признавая их как общие структуры в венозной системе и называя их маленькими дверцами.

Английский врач Уильям Харви (1578—1657) окончательно описал систему кровообращения. Харви при помощи эксперимента описал функцию клапанов в поддержании центростремительного кровотока в венах, тем самым установив истинное кровообращение, приводимого в движение сердцем, и опровергнув священные теории Галена, таким образом, заложил основу для современной физиологии. Харви также предположил существование капилляров, которые будут связывать артериальную и венозную системы, но не смог продемонстрировать капиллярную сеть из-за отсутствия микроскопа.

Рене Декарт положительно воспринял доктрину Харви относительно кровообращения в 1637 году, но с оговорками. Декарт, однако, рассматривал человека как машину, и идеи Харви о кровообращении соответствовали его механическим представлениям. Декарт считал, что сердце не сокращается, а расширяется.

Он верил, что сердце действует как печь; нагревая кровь, пока она не станет газообразной, а затем снова конденсируется в жидкость в прохладных легких.

Последней связью с концепцией Харви было открытие капилляров в экспериментах с лягушками Марчелло Мальпиги (1628—94). Мальпиги также продемонстрировал существование красных кровяных телец и показал, что они придают крови ее цвет. Открытия Мальпиги были подтверждены и развиты Антонио ван Левенгуком (1632—1723), который продемонстрировал, как красные кровяные тельца циркулируют по капиллярам уха кролика и лягушачьей лапки. В 1674 году Левенгук дал первое точное описание красных кровяных телец.

В 17 веке также наблюдалось возрождение интереса к ишемической болезни сердца. Было описано несколько врожденных пороков сердца, включая тетраду Фалло, описанную Стено (1638—1686) задолго до того, как были подчеркнуты клинические аспекты этого состояния.

После создания модели кровообращения следующим логическим шагом было определение ее функции. В 1660 году Роберт Бойль из Оксфорда в своей книге «Весна и вес воздуха» провел аналогию между огнем и жизнью — существование или погашение огня и жизни зависит от существенного неизвестного элемента в атмосферном воздухе. Сходство между жизнью и огнем, отмеченное Бойлем, послужило основой для калориметрических и органических исследований метаболизма. Это также вдохновило Бойля и группу британских ученых начать исследования, которые приведут к открытию дыхательных газов.

В 1669 году Ричард Лоуэр, блестящий оксфордский ученый, опубликовал результаты эксперимента (*Tractatus de Corde*), который продемонстрировал, что венозная кровь (темно-красного цвета) если ее ввести в легкие, вентилируемые свежим воздухом, превратится в артериальную кровь (ярко-красного цвета), а не в левый желудочек, как считалось ранее. Он объяснил эту находку следствием поглощения воздуха кровью.

Для идентификации загадочного вещества потребуется еще более ста лет. Именно гениальный французский химик Антуан Лоран Лавуазье в 1775 году научно продемонстрировал высвобождение существенного вещества всякий раз, когда оксид превращается в металл. В момент, когда металл снова нагрелся до оксида, произошло увеличение массы. Таким образом, вещество, которое превращается в металл при прокаливании, было характерным компонентом кислот. Лавуазье использовал термин «кислород» (генератор кислоты), относящийся к этому веществу. Лавуазье удалось первому объяснить природу горения и дыхания, показав, что это схожие процессы, включая поглощение O_2 из

воздуха и образование CO_2 . Несмотря на многочисленные доказательства того, что дыхание похоже на горение, великий Лавуазье ошибочно расположил его место в организме, поместив в легкие. Ошибка Лавуазье была исправлена в посмертных воспоминаниях итальянского аббата Лазаро Спалланцани, опубликованных в 1803 году Жаном Сенебье. Спалланцани показал, что ткани молодых животных, даже без легочного дыхания, и изолированные ткани позвоночных и беспозвоночных использовали O_2 и выделяли CO_2 , доказав существование тканевого дыхания.

В 1837 году профессор физики из Берлина Густав Магнус извлек O_2 и CO_2 из артериальной и венозной крови с помощью ртутного насоса и пришел к выводу, что соответствующее содержание этих газов было больше в одних сосудах, чем в других. Магнус был также первым человеком, который постулировал, что O_2 и CO_2 проникают через альвеолярно-капиллярную мембрану легких благодаря диффузии.

Большинство кардиологов и некоторые врачи связывают имя Адольфа Фика только с формулой для определения сердечного выброса и сердечных шунтов. Однако он был первым, кто математически исследовал взаимосвязь между кровотоком и газообменом в легких. Он сделал вывод о том, что сердечный выброс можно рассчитать как отношение потребленного при дыхании кислорода на разницу в содержании кислорода в артериальной и венозной крови (абсорбция O_2). Наиболее впечатляющим является то, что формула Фика была теоретической, и написана им еще до того, как была открыта кривая диссоциации гемоглобина, и за 60 лет до того, как первый человек прошел катетеризацию сердца. Косвенные методы, использованные после Фика, основанные на замене крови красителями, газами и т.п., подтвердили результаты, полученные благодаря теоретической формуле Фика. Фик снабдил физиологи многочисленными точными приборами: плетизмографом, маятниковым миографом, коллодиевой мембраной, динамометром, миотонографом, усовершенствованным aneroidным манометром и др. Несмотря на то, что Фик посвятил себя изучению метаболизма, на протяжении 48 лет плодотворной работы основным интересом Фика была механика скелетных мышц. Термины изотонический и изометрический по отношению к мышечному сокращению были предложены и определены им. В своих исследованиях он пришел к выводу, что во время мышечного сокращения химическая энергия преобразуется непосредственно в кинетическую энергию, и что сила сокращения в определенных пределах связана с длиной или растяжением волокна.

Основываясь на идеях и предложениях Фика, Отто Франк (1865—1944) расширил наблюдения за скелетными мышцами

для миокарда. В 1895 году в лаборатории физиологии Фойгта в Мюнхене он опубликовал подробные отчеты об изометрических и изотонических сокращениях миокарда лягушки и установил, что в определенных пределах миокард напоминает скелетные мышцы, развивая большее напряжение по мере увеличения напряжения покоя, производя более сильное последующее сокращение. Измеряя изометрическое сжатие, он показал, что «Пик изометрических кривых поднимается с начальным натяжением (заполнением) ... После определенного уровня заполнения пики снижаются...». Он обнаружил эти отношения и для предсердий.

Так называемый закон сердца, открытый много лет спустя для сердец млекопитающих Паттерсоном, Пайпер и Старлингом, подразумевается в статье Франка о сердечной динамике лягушки. Связь между растяжением миокарда (причиной) и сокращением (следствием) была названа законом сердца Старлинга, точнее — законом Франка-Старлинга, и обеспечивала объяснения адаптации функции сердца к множественным потребностям кровообращения до середины этого века, когда изменения сократительного состояния миокарда стали важным ключом к объяснению изменений в работе сердца.

Рентген, канюли и формы волн — идея Вильгельма Конрада Рентгена, который к концу прошлого века нашел применение рентгеновскому излучению в медицине; смелость Вернера Форссмана, который в 1929 году вставил мочеточниковый катетер в вену своей левой руки и продвинул его к правому предсердию, начав катетеризацию сердца у человека; методология Карла Виггера в 1920-х годах, документирующая и детализирующая кривые сердечного давления, обеспечивающие точное объяснение фаз сердечного цикла; и прагматизм Курнана и Ришара 1940-х годов, сочетающий физиологические эксперименты и диагностическое применение знаний в недавно созданной области катетеризации сердца, позволил огромному количеству физиологических знаний применяться в клинической кардиологии.

Мышечная структура демонстрируется с прошлого века с помощью оптической микроскопии, в основном благодаря работам Краузе в Германии, а модификации полосатости, сопровождающие сокращение, были полностью описаны микроскопистами того периода. В 1859 году Кюне обнаружил, что из мышц может быть извлечен вязкий белок в больших количествах. Он назвал этот белок миозином. Только после 1930 года именно этот белок был описан как сократительный компонент миофибриллы. В 1939 году Энгельгардт и Любимова предприняли важный шаг, показавший, что миозин также является ферментом АТФазы, катализирующим переход АТФ к АДФ, с его энергией, полученной из гидролиза АТФ.

Связать эти самые сокровенные механизмы с биохимией сердечной деятельности с клеточной ультраструктурой можно было бы только с помощью изобретения за пределами кардиологии: электронного микроскопа в 1940-х годах.

В 1954 году Хаксли и др. предложили теорию, предполагающую, что сокращение поперечно-полосатой мышцы — это процесс, в котором межфибриллярные мостики сжимаются, заставляя актин скользить параллельно миозину к центру саркомера. Еще в 1940-х годах было известно, что кальций играет важную роль в этом процессе. В 1955 году Хаксли и Тейлор с использованием тонких электродов показали, что только деполяризация вдоль линии между саркомерами вызывает укорачивание прозрачной полосы пропорционально степени возбуждения. Впоследствии было обнаружено, что эти участки были насыщены кальцием.

1.3 АНАТОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ

Сердечно-сосудистая система у млекопитающих представлена центральным органом — сердцем и периферическим отделом — кровеносными и лимфатическими сосудами.

В процессе эмбриогенеза кровеносные сосуды образуются из кровяных островков. Мегалобласты, расположенные по периферии островков, теряют связь с клетками центральной части, уплотняются и дифференцируются в эндотелиальные клетки первичных кровеносных сосудов. Напротив, клетки центральной части островка приобретают круглую форму и дифференцируются в клетки крови. Позднее клетки мезенхимы, окружающие сосуд, дают начало гладким мышечным клеткам, перикариотам и адвентициальным клеткам стенки сосуда, а также фибробластам (рисунок 1). Часть сосудов в процессе развития в дальнейшем редуцируется.

Сердце млекопитающих имеет четыре камеры: два предсердия и два желудочка. В пренатальном периоде, так как кровь у плода смешивается, между предсердиями имеется овальное окно, через которое дважды смешанная кровь поступает в левое предсердие. Левая и правая половины сердца у животных в постнатальном возрастном периоде не сообщаются между собой, так как разделены межпредсердными и межжелудочковыми перегородками, а овальное окно зарастает и образует овальную ямку.

У млекопитающих кровеносная система замкнутая. Сосуды, идущие от сердца, называются **артериями**, артериальная кровь, как правило, насыщена кислородом (исключением является ле-

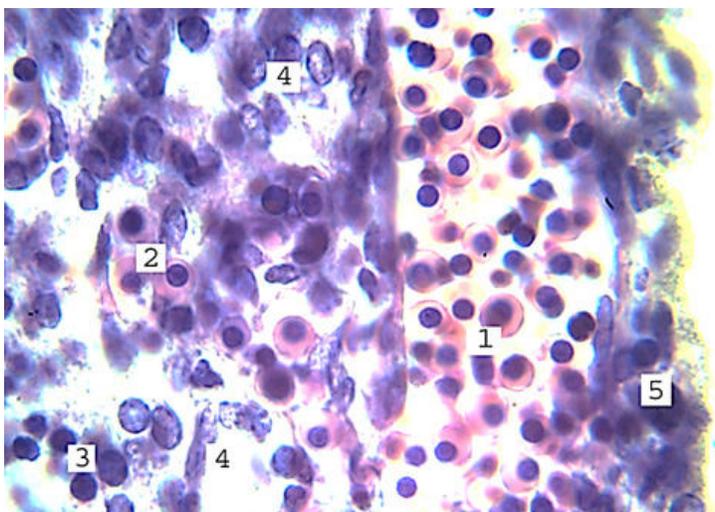


Рисунок 1. Образование сосудов в зачатке поджелудочной железы марала, 30 дней (зародышевый этап). Гематоксилин с эозином. Об.100. Ок. 15:

1 — мегалобласты; 2 — первичные капилляры с мегалобластами; 3 — ядра мегалобластов; 4 — эндотелиальные клетки первичного капилляра; 5 — зачаток капилляры с мезенхимными клетками

гочная артерия, которая несет венозную кровь), а сосуды, возвращающие кровь к сердцу — **венами**, они содержат мало кислорода (исключение — легочные вены, несущие кислород от легких).

Сообщаются артерии и вены между собой через микроциркуляторное русло, которое в основном представлено пятью звеньями: артериолами, прекапиллярами, капиллярами, посткапиллярными венулами и венулами (рисунок 2). Исключением являются чудесные сети (*rete mirabile*), в которых капилляры сообщаются между двумя одноименными сосудами — двумя артериолами или двумя венулами (например, в клубочках почки чудесная сеть образуется между артериями) (рисунок 3).

Стенка артерий так же, как и вен, образована тремя оболочками: внутренней (*tunica intima*, или *interna*), состоящей из эндотелия, подэндотелиального слоя (рыхлая волокнистая соединительная ткань) и внутренней эластической мембраны; средней (*tunica media*), представленной мышечной или мышечно-эластической тканью и наружной оболочкой (*tunica adventitia*, или *externa*), состоящей из волокнистой соединительной ткани. Толщина оболочек, их тканевый состав и функциональные особенности отличаются в артериях и венах (рисунок 4).

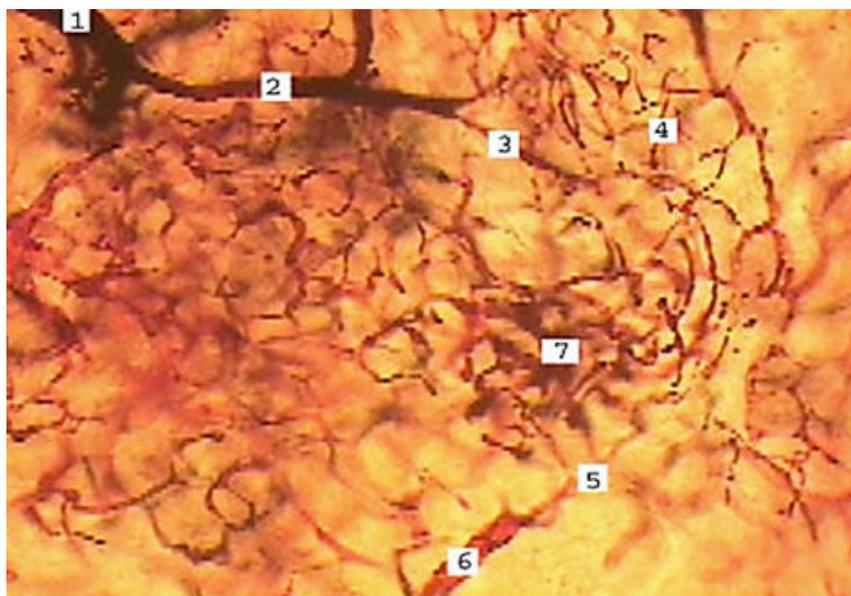


Рисунок 2. Микроциркуляторное русло поджелудочной железы. Просветленный препарат с предварительной инъекцией сосудов масляной краской «Краплак». Об. 20. Ок 10.:

1 — междольковая артерия; 2 — внутридольковая артериола; 3 — прекапилляр; 4 — капилляры ацинусов; 5 — посткапиллярные венулы; 6 — венула; 7 — капилляры островка

Артерии проводят кровь к капиллярам под давлением и при большой скорости. По классификации, основанной на соотношении мышечных и эластических компонентов в меди артерий, выделяют артерии трех типов: эластического (крупного калибра), мышечного (среднего и мелкого калибров) и смешанного (или мышечно-эластического) (рисунки 5, 6, 7).

Вены подразделяются на вены мышечного типа и безмышечного типа (центральная вена печени) (рисунки 8, 9, 10). У байкальской нерпы в стенке центральной вены встречаются гладкие миоциты (рисунки 8, 10).

Артерии крупного калибра имеют много эластических волокон и обладают большой прочностью. Они располагаются вблизи сердца, при поступлении крови из сердца растягиваются и снова возвращаются к начальным размерам, смягчая толчки кровяного тока. Кровь в таких сосудах течет быстро, толчками, под высоким неравномерным внутренним давлением. По направлению к периферии скорость течения и кровяное давление в артериях падают. Артерии среднего калибра активно участвуют в передви-

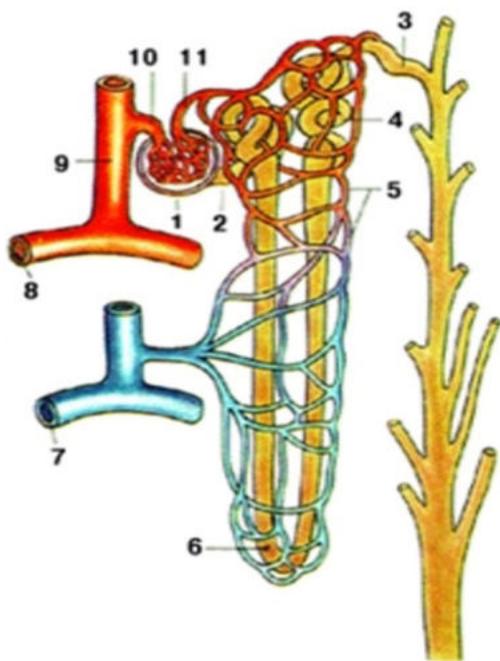


Рисунок 3. Схема строения нефрона и кровеносных сосудов почки:
 1 — почечный клубочек; 2 — проксимальный прямой каналец нефрона; 3 — собирательная почечная трубочка; 4 — дистальный извитой каналец нефрона; 5 — околоканальцевая капиллярная сеть; 6 — петля нефрона (Генле); 7 — дуговая вена; 8 — дуговая артерия; 9 — внутридольковая артерия; 10 — приводящая артериола; 11 — отводящая артериола

жении крови за счет сокращения мышечных клеток средней оболочки. В *tunica media* таких артерий относительно большое количество гладких мышечных клеток обеспечивает дополнительную нагнетающую силу току крови и регулирует ее приток к органам. Мелкие артерии не только переносят кровь, но и регулируют ее приток к тканям в зависимости от их функционального состояния, играя роль «кранов», как их назвал И. М. Сеченов.

Вены так же, как и артерии, бывают крупного, среднего и мелкого калибра. Так как давление, скорость течения крови в венах меньше, диаметр просвета их больше, чем в соответствующих артериях. Стенка вены тонкая и легко спадается. По общему плану строения стенки вены сходны с артериями, но в венах интима и медиа развиты слабее, а адвентиция сильнее, чем в артериях. Кроме того, вены характеризуются наличием клапанов, являющихся производными внутренней оболочки, исключением

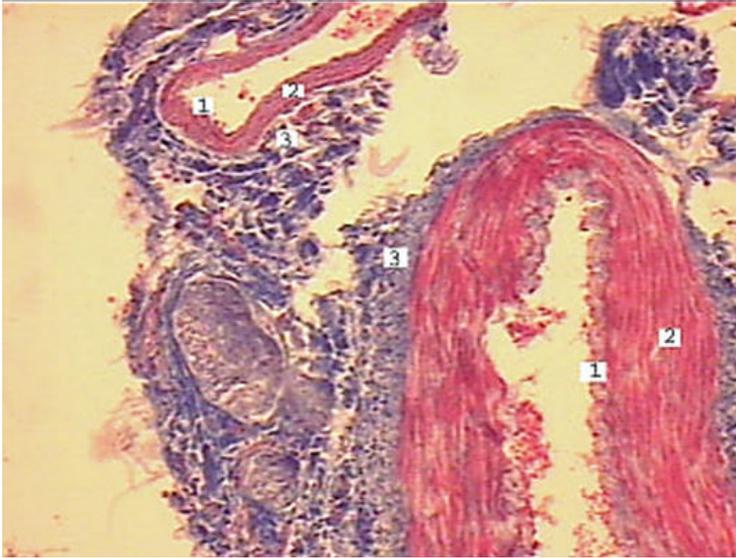


Рисунок 4. Стенка артерии и вены поджелудочной железы лося.
Хромотроп 2В с водным голубым. Об. 60. Ок. 10:
1 — интима; 2 — медиа; 3 — адвентиция

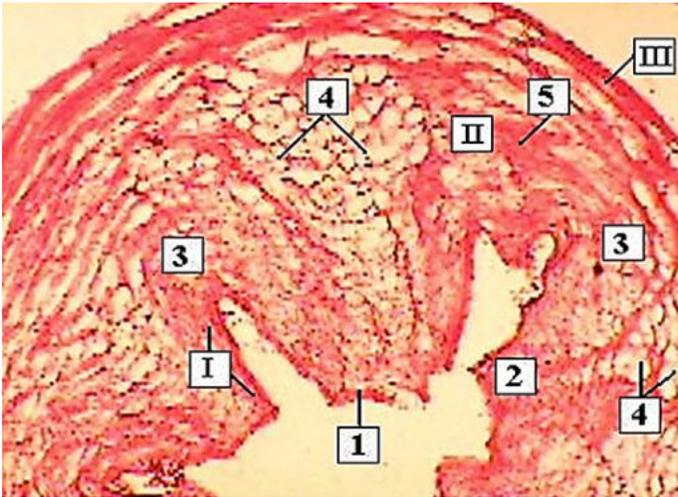


Рисунок 5. Дуга аорты (сосуд эластического типа). Гематоксилин
с эозином. Об. 4. Ок. 10:
I — внутренняя оболочка (интима): 1 — эндотелиальный слой; 2 — подэндотели-
альный слой; II — средняя оболочка (медиа): 3 — эластические волокна; 4 —
фенестры (окна); 5 — миоциты; III — наружная оболочка (адвентиция)

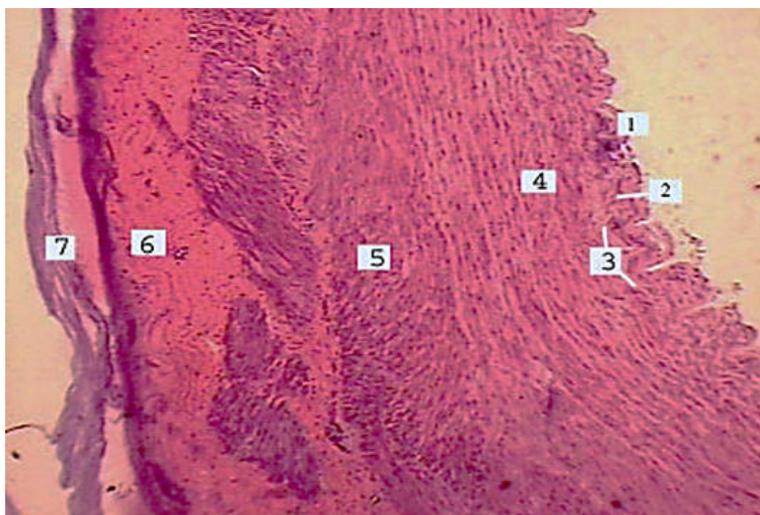


Рисунок 6. Стенка чревной артерии. Гематоксилин с эозином.
Об. 20. Ок. 10:

1 — эндотелиальный слой; 2 — подэндотелиальный слой; 3 — внутренняя эластическая мембрана; 4 — циркулярный мышечный слой; 5 — продольный мышечный слой; 6, 7 — адвентиция

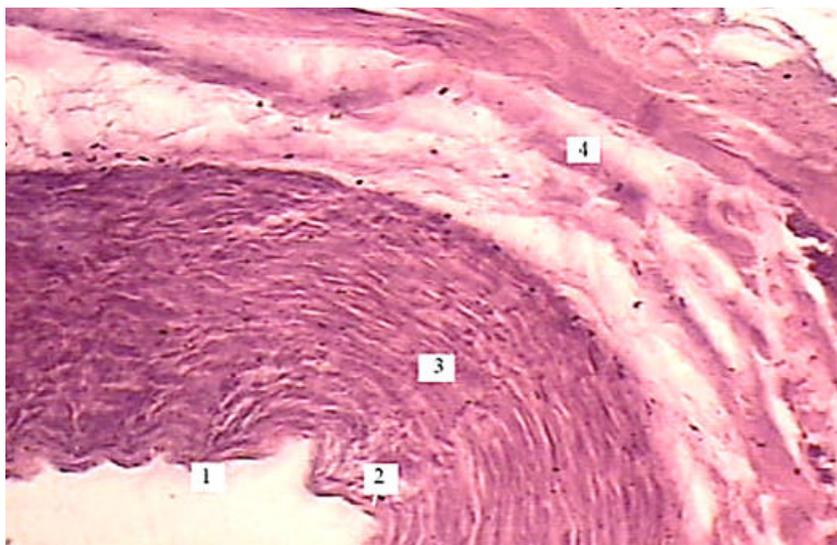


Рисунок 7. Стенка желудочно-двенадцатиперстной артерии.
Гематоксилин с эозином. Об. 20. Ок. 10:

1 — эндотелиальный слой; 2 — подэндотелиальный слой; 3 — циркулярный мышечный слой; 4 — адвентиция

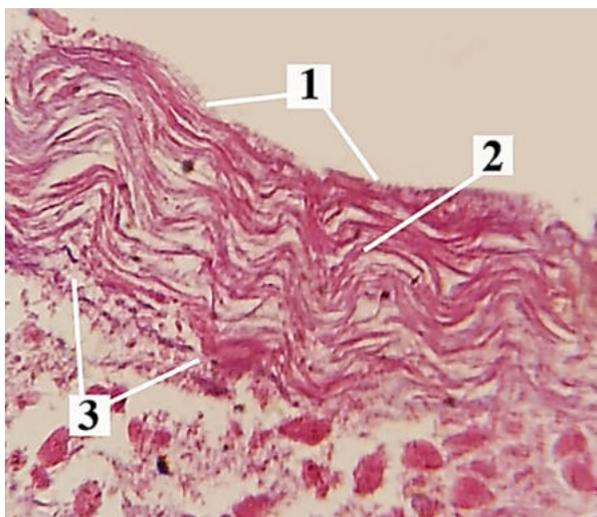


Рисунок 8. Печеночная вена байкальской нерпы (1 год). Гематоксилин с эозином. Об. 100. Ок. 10:
1 — интима; 2 — медиа; 3 — адвентиция

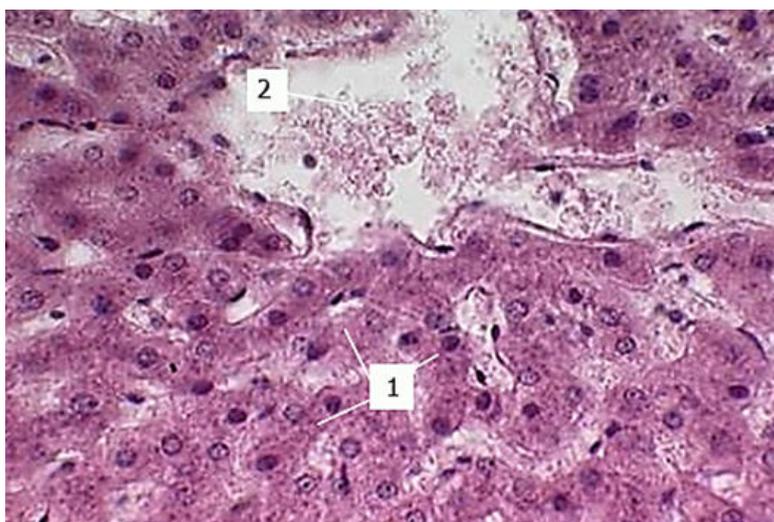


Рисунок 9. Вена безмышечного типа (центральная вена печеночной дольки) и капилляры синусоидного типа в печени. Гематоксилин и эозин. Об.60.Ок 10:
1 — гепатоциты; 2 — центральная вена

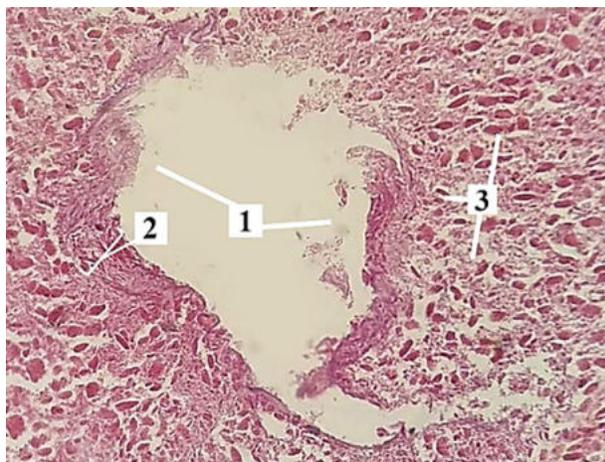


Рисунок 10. Печёночная вена байкальской нерпы (1 года).

Гематоксилин с эозином. Об. 40. Ок. 10:

1 — просвет центральной вены; 2 — стенка вены; 3 — клетки печени

являются вены головного мозга и его оболочек, вены внутренних органов, подчревные, подвздошные, полые и безымянные вены.

Сосуды, имеющие диаметр менее 100 мкм, относятся к сосудам микроциркуляторного русла. Эта система мелких сосудов включает артериолы, капилляры, венулы, артериовенозные анастомозы (рисунок 11).

В артериолах имеются все три оболочки (интима, медиа, адвентиция), но каждая из них состоит только из одного слоя клеток. В артериолах отмечается перепад давления, связанный с падением высокого артериального давления до низкого капиллярного. При этом общее давление артериального звена определяется тонусом именно артериол. Прекапиллярные артериолы (прекапилляры, метартериолы) характеризуются наличием прекапиллярных сфинктеров, позволяющих регулировать кровенаполнение отдельных групп капилляров (рисунки 12, 13). В состоянии покоя часть сфинктеров закрыта, открытие их наблюдается при увеличении нагрузки в органах (рисунок 12).

Наиболее многочисленные и тонкие сосуды организма — это капилляры, их общая протяженность в организме превышает 100 тыс. км. Именно капилляры выполняют основную функцию кровеносной системы по обмену веществ между кровью и тканями.

В зависимости от структурных особенностей и функции выделяют три типа капилляров: соматический, фенестрированный и синусозный, или перфорированный (рисунок 14).

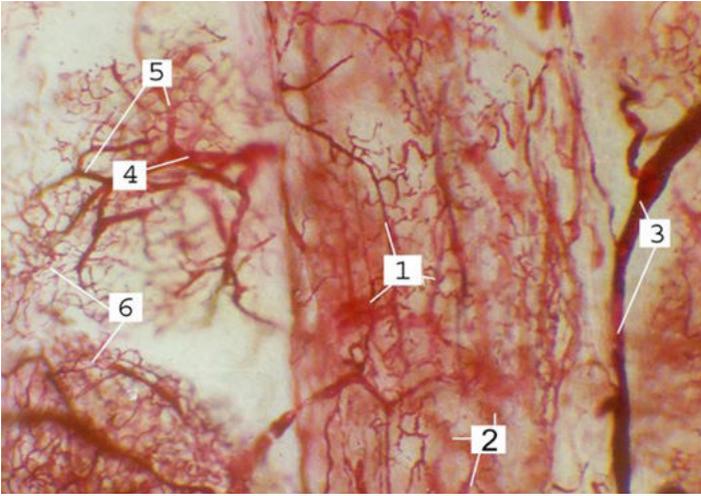


Рисунок 11. Кровоснабжение протока поджелудочной железы. Просветленный препарат с предварительной инъекцией сосудов масляной краской «Краплак». Об. 8. Ок 7:

1 — капилляры; 2 — вены протока; 3 — междольковая артерия; 4 — внутридольковая артериола; 5 — прекапилляры; 6 — капилляры



Рисунок 12. Фрагмент звена микроциркуляторного русла поджелудочной железы. Просветленный препарат с предварительной инъекцией масляной краской «Краплак». Об. 100. Ок. 10:

1 — прекапилляр; 2 — капилляр; 3 — место перехода прекапилляра в капилляр

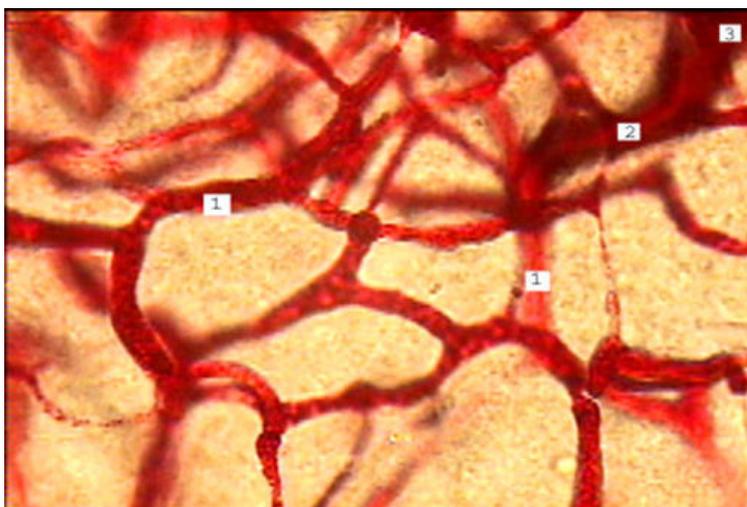


Рисунок 13. Капилляры поджелудочной железы марала. Просветленный препарат с предварительной инъекцией сосудов масляной краской «Краплак». Об. 40, ок. 10:

1 — капилляры ацинусов; 2 — прекапилляр; 3 — артериола

В организме животных чаще всего встречается соматический тип капилляров. В данных капиллярах эндотелий и базальная мембрана образуют непрерывные слои. Капилляры данного типа обнаружены в скелетной мышечной ткани, в органах нервной системы, в соединительной ткани, в экзокринных железах (рисунок 15). Капилляры фенестрированного типа имеют непрерывную базальную мембрану, однако эндотелий в них тонкий и имеет поры (диаметр от 20 до 100 нм), которые закрыты диафрагмой. Капилляры второго типа локализуются в эндокринных железах, в слизистой кишечника, в бурой жировой ткани, в почечном тельце, сосудистом сплетении мозга (рисунок 16). Синуозные (сину-



Рисунок 14. Схема строения стенок капилляров трех типов

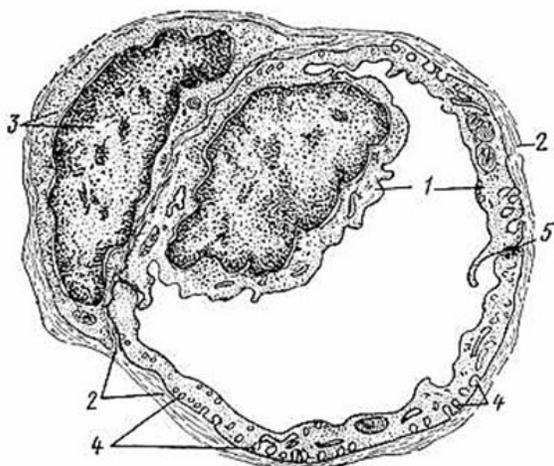


Рисунок 15. Схема ультраструктурной организации стенки кровеносного капилляра с непрерывной эндотелиальной выстилкой: 1 — эндотелиоцит; 2 — базальная мембрана; 3 — перицит; 4 — пиноцитозные микропузырьки; 5 — зона контакта между эндотелиальными клетками

соидные, перфорированные) капилляры имеют большой диаметр (в сравнении с вышеописанными капиллярами) и межклеточные и трансцеллюлярные поры (перфорации). Базальная мембрана также прерывистая. Синусоидные капилляры чаще всего встре-



Рисунок 16. Капилляр околощитовидной железы взрослой крысы с эндотелием фенестрированного типа. Иммерсионная фиксация. Ув. 12000

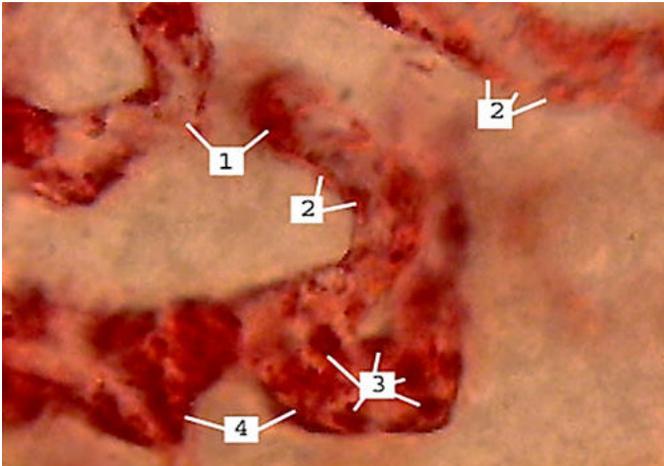


Рисунок 17. Синусоидные капилляры панкреатического островка. Просветленный препарат с предварительной инъекцией масляной краской «Краплак». Об. 100. Ок. 10:

1 — капилляры ацинусов; 2 — эндотелиоциты; 3 — перicyты; 4 — синусоидные расширения островковых капилляров

чаются в органах кроветворения, в частности в костном мозге, селезенке, а также в печени и в панкреатических островках (рисунок 17).

Посткапилляры или венулы так же, как и капилляры, отвечают за обменные процессы, так как легко проницаемы. Как на капилляры, так и на венулы действуют такие биологически активные вещества, как гистамин, серотонин, простагландины и брадикинин, оказывающие влияние на их проницаемость.

Артерио-венозные и артериоло-венулярные анастомозы представляют собой короткие сосуды, соединяющие мелкие артерии с мелкими венами, и способны к быстрому замыканию своего просвета (рисунок 18). Анастомозы регулируют количество крови, приносимой органам. Так при снижении функциональной активности органа, когда потребность в крови уменьшается, излишек ее через анастомозы проходит в вены, минуя орган. Истинные артериовенозные шунты имеются в подушечках пальцев и ушах.

К кровеносной и лимфатической системам также относятся их важные составляющие — кровь и лимфа, имеющие характерные для них морфологические, химические и физические особенности.

Основную часть крови и лимфы составляет плазма с питательными веществами, поступившими из кишечника и растворив-



Рисунок 18. Простые артериоло-венулярные анастомозы

шимися в плазме, и продуктами клеточного обмена как необходимыми организму, так и подлежащими экскреции через органы выделительной системы (почки, железы кожи), а также при помощи легких и кишечника. Составной частью крови и лимфы также являются форменные элементы, представленные эритроцитами, тромбоцитами, и лейкоцитами, которые циркулируют по сосудам (рисунок 19). При этом жизнь отдельных форменных элементов достаточно коротка (например, эритроцитов 90—120 суток), однако их пул постоянно восстанавливается за счет об-

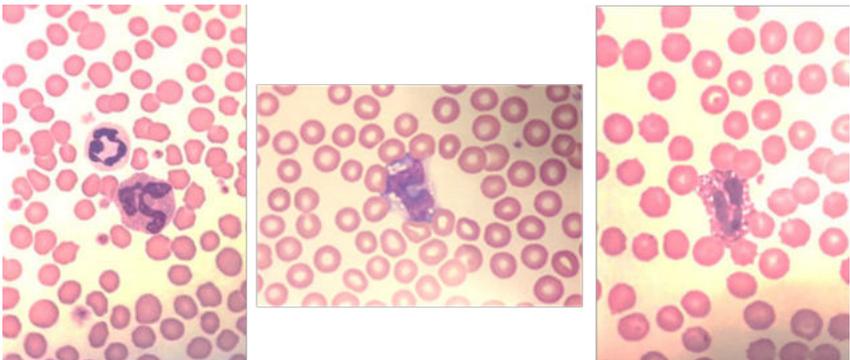


Рисунок 19. Форменные элементы крови собаки: эритроциты (самые многочисленные клетки); сегментоядерный нейтрофил (слева вверху); базофил (слева внизу), моноцит (в середине), эозинофил (справа); кровяные пластинки (тромбоциты) самые маленькие клетки (на трех рисунках)

разования новых клеток крови в органах кроветворения (красный костный мозг, селезенка, лимфатические узлы, а у плодов и молодняка, кроме того, печень и тимус). При воспалении, внедрении чужеродного организма только лейкоциты могут проходить через сосудистую стенку в межклеточное пространство.

1.4 ФУНКЦИИ СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ

Транспортная — осуществление транспорта крови и лимфы к органам и от органов в организме, обеспечивая циркуляцию крови по замкнутой сосудистой системе. Ток крови осуществляется от областей высокого давления к областям низкого давления.

Транспортная функция включает:

- трофическую функцию — доставка питательных веществ к органам, тканям и клеткам;
- дыхательную функцию — транспорт кислорода и углекислого газа;
- экскреторную функцию — транспорт конечных продуктов обмена веществ к органам выделения;

Интегрирующая функция объединяет органы и системы органов в единый организм;

Защитная функция — большую роль играют лимфоциты. Эти клетки способны обезвреживать и уничтожать чужеродные микроорганизмы и органические вещества, тем самым участвуя в иммунных, воспалительных и других общепатологических процессах — метастазирование злокачественных опухолей и др.;

Терморегулирующая функция регулируется симпатической нервной системой путем изменения тонуса кровеносных сосудов и стимулирования работы потовых желез в коже. При низких температурах окружающей среды повышается кровенаполнение кожи, увеличивается ее теплопроводность и соответственно теплоотдача организма за счет непосредственного проведения тепла через кожу. По мере приближения температуры окружающей среды к температуре тела эффективность сосудистой терморегуляции падает и в действие вступает другая реакция физической терморегуляции — потоотделение.

Регуляторная функция сердечно-сосудистой системы заключается в способности регулировать функции органов, тканей и клеток путем доставки к ним медиаторов, биологически активных веществ, гормонов и других, а также путем изменения кровоснабжения. Изменяя объемы кровоснабжения, система влияет на объем доставляемых к клеткам и тканям медиаторов и гормонов.

Поддержание гомеостаза. Сердечно-сосудистая система играет ведущую роль в поддержании гомеостаза. Постоянные

условия в организме обеспечиваются самой кровью и ее компонентами (эритроциты, плазма и белки). Они не только выступают переносчиками, но и регулируют важнейшие показатели гомеостаза: pH, температуру тела, уровень влажности, количество воды в клетках и межклеточном пространстве, являясь важнейшим фактором адаптации организма к меняющимся условиям внешней и внутренней среды.

1.5 МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ

Препарирование сосудов — достаточно древний метод, разработанный еще в эпоху Возрождения, основоположником данного метода считают Андрея Везалия, поскольку именно он довел его до совершенства. Данный метод практически без изменений до сих пор является неотъемлемой частью учебного процесса на кафедрах анатомии (рисунок 20).

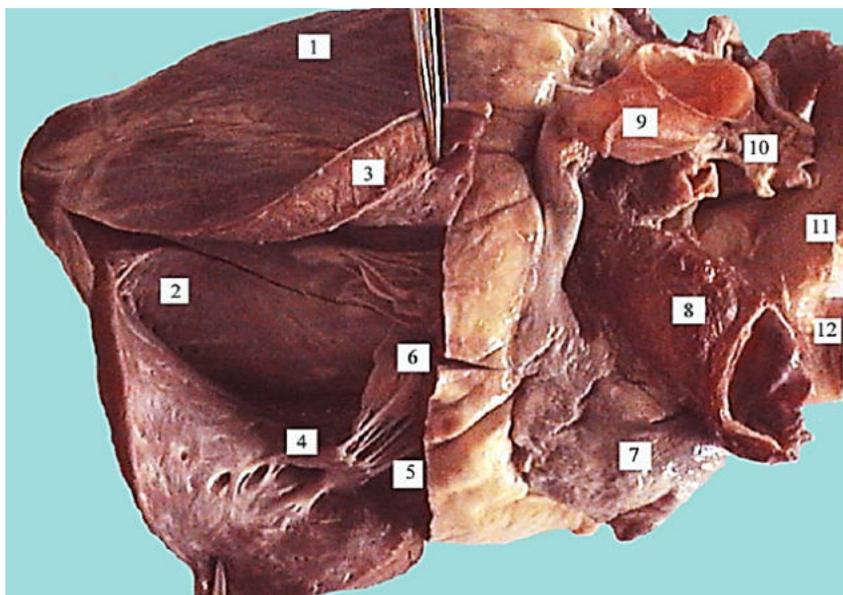


Рисунок 20. Сердце марала (правый желудочек вскрыт):

1 — левый желудочек; 2 — эндокард правого желудочка; 3 — миокард; 4 — сосочковая мышца; 5 — сухожильные струны; 6 — трехстворчатый клапан; 7 — правое предсердие; 8 — легочной ствол; 9 — каудальная полая вена; 10 — легочные вены; 11 — аорта; 12 — плечеголовной ствол

Препарирование с предварительной инъекцией сосудов различными массами (применяется с XVII—XVIII веков). Под этим методом подразумевается заполнение сосудов организма окрашенной или бесцветной уплотняющей массой в виде латекса, силикона, монтажной пены и др., а на микроуровне — массой Герота с масляной краской «Краплак красный». Метод позволяет лучше визуализировать архитектонику сосудов, выяснить протяженность сосудов (рисунок 21).

Коррозионные препараты после предварительной инъекции сосудов различными массами (латекс, монтажная пена, акрил, различные герметики и т.п.) (рисунок 22).

Метод коррозии заключается в том, что ткани, мешающие препарированию, удаляются путем вытравливания их агрессивными реагентами — кислотами, щелочами, либо путем постепенного отгнивания в теплой воде или органическим путем с помощью червей (опарыш), муравьев. При этом надо учитывать, что инъекционная масса не должна разрушаться под действием реактивов. Указанный метод позволяет получить более точные дан-

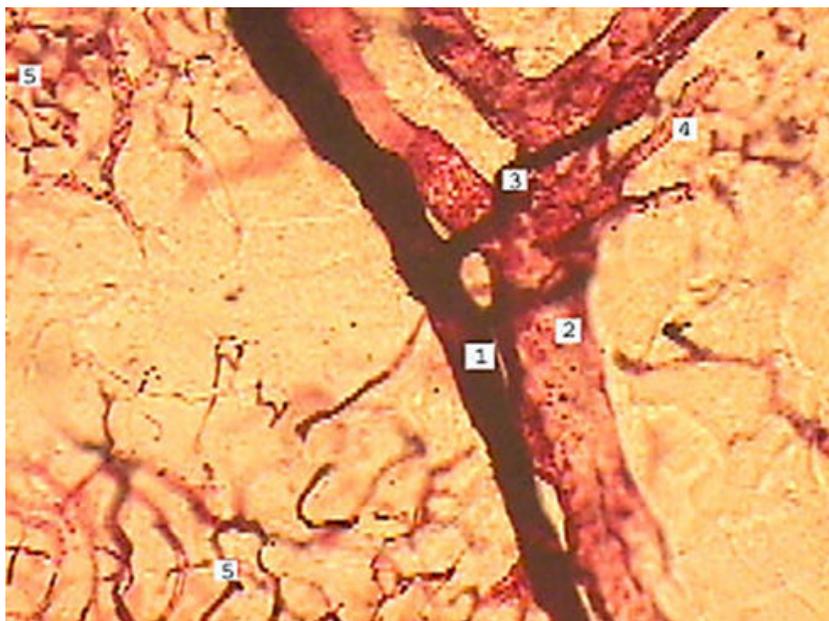


Рисунок 21. Междольковая артерия и вена. Просветленный препарат с предварительной инъекцией сосудов масляной краской «Краплак».

Об. 20, ок. 10:

1 — междольковая артерия; 2 — междольковая вена; 3 — внутридольковая артерия; 4 — внутридольковая вена; 5 — капиллярная сеть

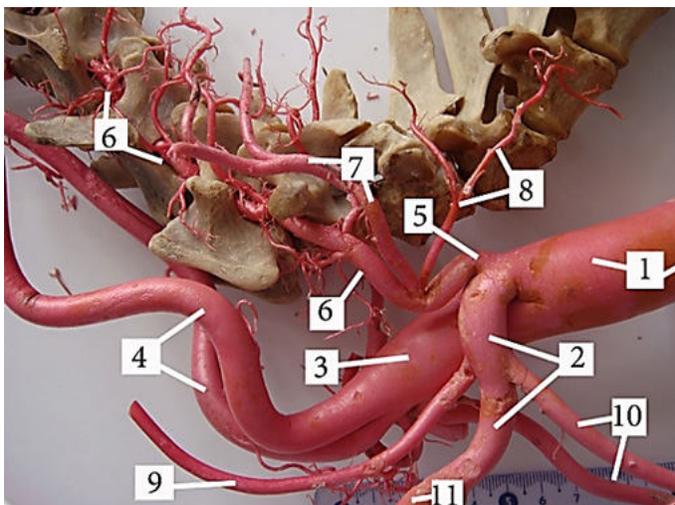


Рисунок 22. Плечеголовной ствол овцы (коррозионный препарат):
 1—плечеголовной ствол; 2—левая подключичная а.; 3—общий ствол сонных артерий; 4—левая и правая сонные артерии; 5—реберно-шейный ствол; 6—позвоночная а.; 7—глубокая шейная а.; 8—поверхностная шейная а.; 9—плечешейный ствол; 10—внутренняя грудная а.

ные относительно хода и расположения кровеносных сосудов, чем метод классического анатомического препарирования. Недостатком его является то, что после удаления тканей естественные топографические взаимоотношения между отдельными частями органа могут быть изменены (рисунок 23).

Рентгеноангиография. Преимущество этого метода состоит в том, что он позволяет изучать строение сосудистого русла как живого животного, так и отдельных органов с прохождением контрастного вещества по сосудам, позволяет исследовать в динамике их возрастные изменения (рисунок 24).

Метод просветления анатомических препаратов. Просветление тканей осуществляется при обработке, например, метил салициловым эфиром или ксилолом, органов или их частей, в результате изучаемые сосуды на фоне просветленных тканей становятся хорошо видимыми (рисунок 25).

Световая микроскопия. Серия гистологических срезов позволяет изучить структуру органов и тканей на микроуровне, а также создать **графическую** или **пластическую реконструкцию изучаемого объекта**. Кроме этого, с помощью световой микроскопии выявляется архитектоника интраорганных сосудов и микроциркуляторного русла (рисунки 26, 27).

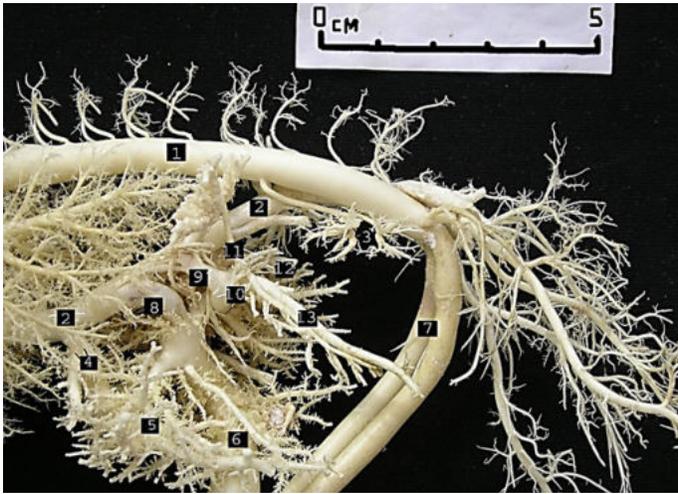


Рисунок 23. Венозная система. Ранний плод марала в возрасте 70 дней. Коррозионный препарат с предварительной инъекцией сосудов монтажной пеной «Макрофлекс»:

1 — брюшная аорта; 2 — каудальная полая вена; 3 — почечные вены; 4,5 — печеночные вены; 6 — пупочная вена; 7 — пупочные артерии; 8 — сранциев проток; 9 — желудочно-селезеночная вена; 10 — воротная вена; 11 — вены тела железы; 12 — вены правой доли железы; 13 — краниальная брыжеечная вена



Рисунок 24. Интраорганные артерии тела и правой доли поджелудочной железы. Марал, самка 1,5 года.

Фоторентгенограмма. М 1:2:

1 — краниальная брыжеечная артерия; 2 — общий ствол собственно-панкреатических артерий; 3 — собственно-панкреатическая малая; 4 — собственно-панкреатическая большая; 5 — интраорганные артерии в правой доле; 6 — поджелудочные ветви, отходящие от каудальной поджелудочно-двенадцатиперстной артерии; 7 — каудальная поджелудочно-двенадцатиперстная артерия; 8, 9 — тощекишечные артерии; 10 — поджелудочные ветви

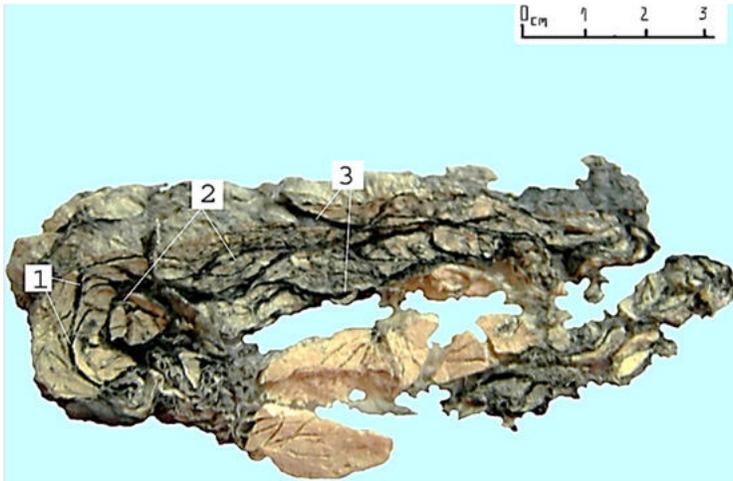


Рисунок 25. Дуги и аркады в теле поджелудочной железы марала в возрасте 4 лет. Просветленный препарат в метил салициловом эфире с предварительной инъекцией сосудов масляной краской «Сажа газовая»;

1 — фронтальная петля; 2 — кольца; 3 — дуги

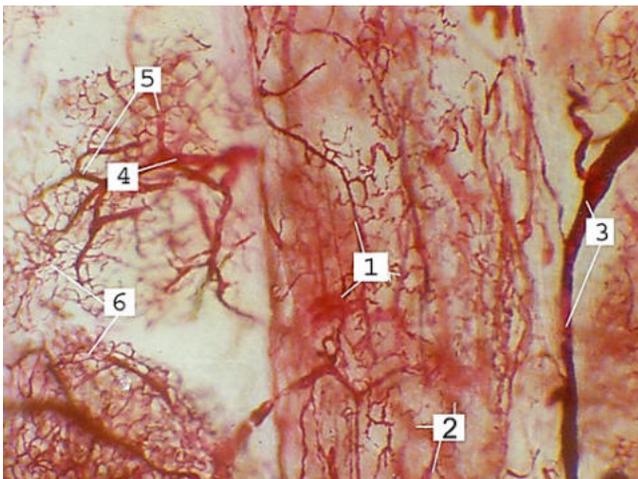


Рисунок 26. Кровоснабжение протока поджелудочной железы.

Марал, 2 года. Просветленный препарат с предварительной инъекцией сосудов масляной краской «Краплак». Об. 8. Ок 7:

1 — капилляры; 2 — венулы протока; 3 — междольковая артерия; 4 — внутридольковая артериола; 5 — прекапилляры; 6 — капилляры

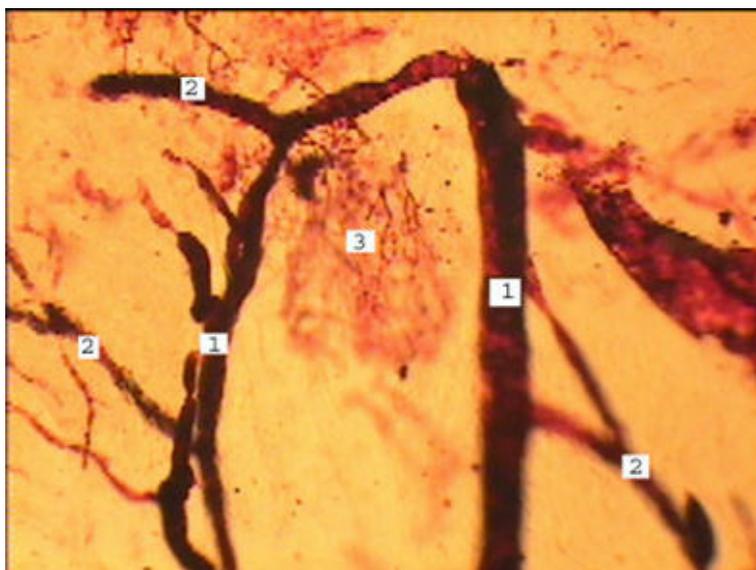
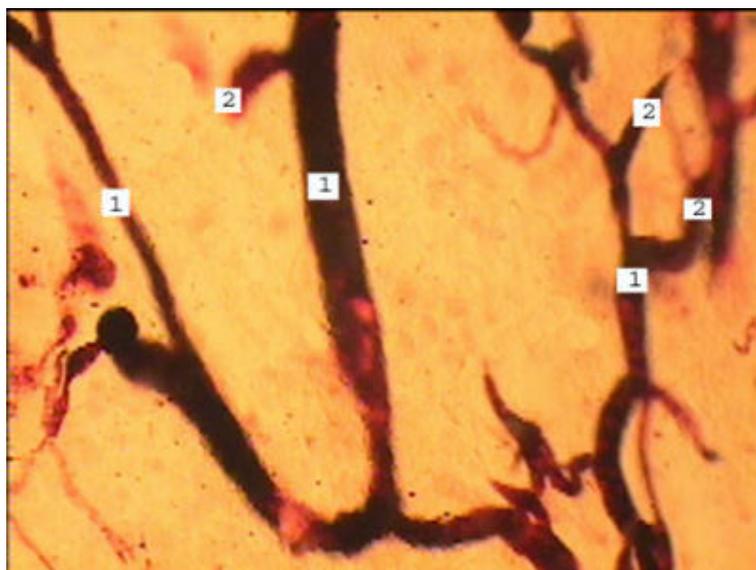


Рисунок 27. Артериальные кольца в паренхиме поджелудочной железы марала в возрасте 3 года. Просветленный препарат с предварительной инъекцией сосудов масляной краской «Краплак». Об. 4. Ок. 10:

1 — ветви артериального кольца; 2 — междольковые артерии; 3 — сосудистое русло долики

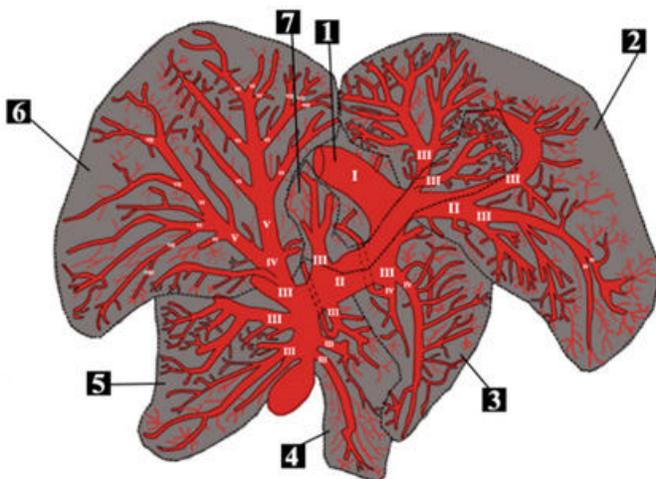


Рисунок 28. Схема ветвления воротной вены печени самки байкальской нерпы в возрасте 3,5 года:

1 — воротная вена; 2 — правая латеральная доля; 3 — правая медиальная доля; 4 — квадратная доля; 5 — левая медиальная доля; 6 — левая латеральная доля; 7 — хвостатая доля

Графическое моделирование. Иногда из-за объемного ветвления кровеносного русла возникает необходимость создать графическое моделирование с помощью программ «CorelDraw» или «Photoshop», чтобы детально исследовать архитектуру кровоснабжения органа (рисунки 28, 29).

Томография — послойная съемка при помощи рентгеновских лучей — позволяет получить четкое изображение анатомических образований, расположенных в снимаемом слое, без посторонних наслоений.

Мультиспиральная компьютерная томография дает информацию не только о состоянии коронарных артерий, но и позволяет оценить грудную аорту, легочную артерию. Точное и раннее выявление опасных заболеваний, позволяет своевременно и правильно начать лечение (рисунки 30).

Магнитно-резонансная ангиография (МР-ангиография, МРА) — метод получения изображения кровеносных сосудов при помощи магнитно-резонансного томографа. Метод позволяет оценивать как анатомические, так и функциональные особенности кровотока.

Ультразвуковая эхолокация (эхография). В основе данного метода лежит использование различий акустических свойств органов и тканей. В результате применения эхографии возможно

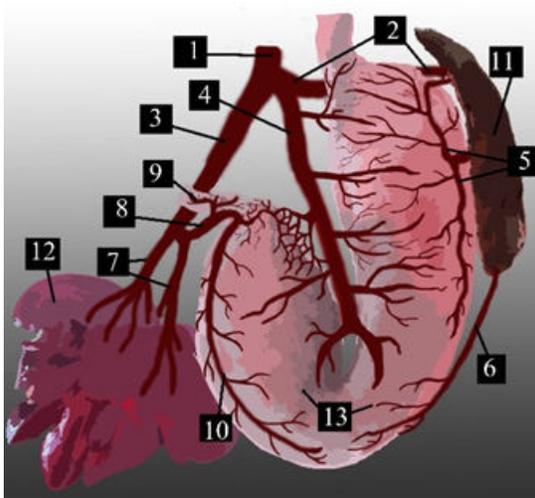


Рисунок 29. Чревная артерия (вентральная поверхность).

Графическое моделирование. Байкальская нерпа, 8 месяцев:

1 — чревная артерия; 2 — селезеночная артерия; 3 — печеночная артерия; 4 — левая желудочная артерия; 5 — ветви к желудку; 6 — левая желудочно-сальниковая артерия; 7 — печеночные ветви; 8 — желудочно-двенадцатиперстная артерия; 9 — краниальная поджелудочно-двенадцатиперстная артерия; 10 — правая желудочно-сальниковая артерия; 11 — селезенка; 12 — печень; 13 — желудок

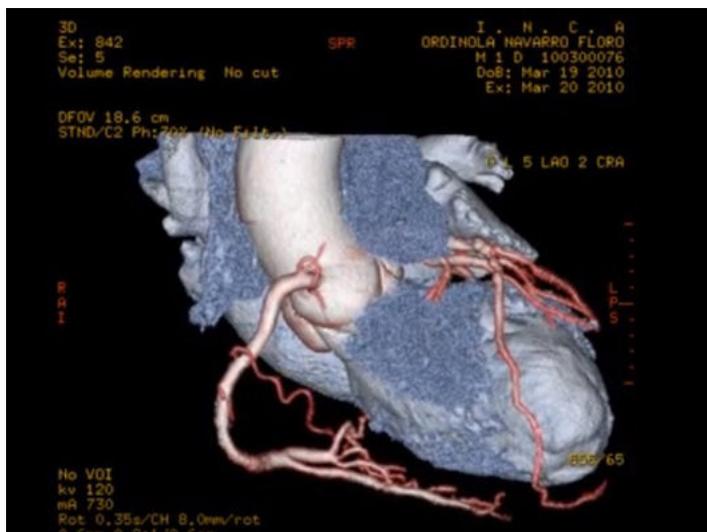


Рисунок 30. МСКТ коронарных артерий

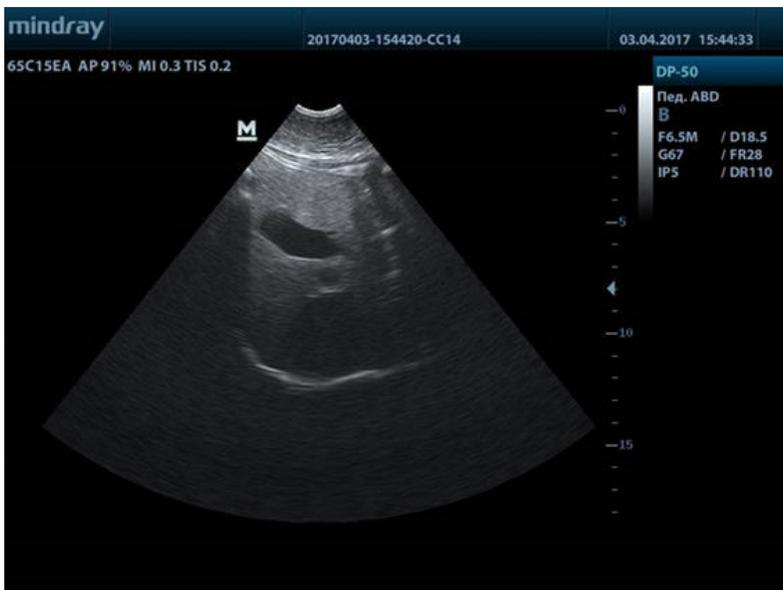


Рисунок 31. Топография печеночного синуса печени самки байкальской нерпы в возрасте 2-х лет (ультрасонограмма)

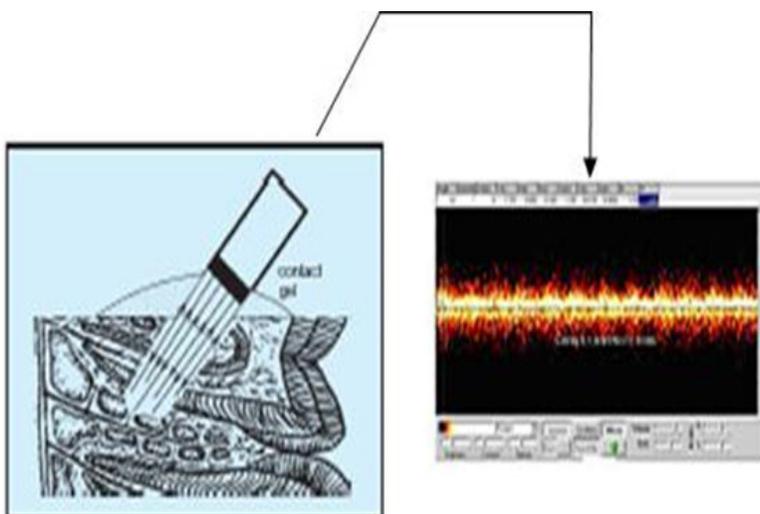


Рисунок 32. Схема прозвучивания ткани высокочастотным ультразвуковым датчиком (доплерография)

получить изображения некоторых сосудов и органов, плохо поддающихся рентгеновскому исследованию, например, печени, селезенки (рисунок 31).

Транскраниальная сонография с цветовым доплеровским картированием — неинвазивный метод ультразвуковой диагностики, используется для оценки кровотока интракраниальных сосудов, применяются датчики низкой частоты (1,5—2 МГц), работающие в импульсном режиме. Последний позволяет избирательно оценивать кровоток на различных глубинах инсонации (рисунок 32).

Глава 2

АНАТОМИЯ СЕРДЦА

2.1 ТОПОГРАФИЯ СЕРДЦА

У животных сердце расположено в грудной полости в среднем или сердечном средостении. Его основание направлено кранио-дорсально и лежит на высоте середины первого-второго ребра, а верхушка — каудовентрально в области 5—6 межреберного пространства около грудной кости, у хищников в области 6—7 межреберного пространства. Расположение верхушки сердца делает его наиболее доступным для клинического исследования. Передний контур сердца достигает плоскости 3 ребра, а за-



Рисунок 33. Топография сердца собаки. Вид сбоку слева:
1 — третье ребро; 2 — шестое ребро; 3 — устье аорты; 4 — устье легочного ствола; 5 — левое предсердно-желудочковое отверстие (митральный клапан);
6 — верхушка сердца; 7 — грудина

дний — 6 ребра; 3/5 сердца находится слева от саггитальной плоскости (рисунок 33).

2.2 СТРОЕНИЕ СЕРДЦА

Сердце (*cor, cardia*) — полый мышечный орган, который, создавая изменение уровня давления крови, способствует ее продвижению по кругам кровообращения. При этом движение крови в сердце осуществляется только в одном направлении — из предсердий в желудочки, а из них — в аорту и легочные артерии.

Сердце имеет основание — *basis cordis* и верхушку — *apex cordis*, две поверхности — *facies sternalis et diaphragmalis* (грудная и диафрагмальная), правый и левый края — *margo dexter et sinister*.

Сердце млекопитающих разделено на две половины, каждая в свою очередь состоит из предсердия — *atrium cordis* и желудочка — *ventriculus cordis*, сообщающихся между собой через обширные атриовентрикулярные отверстия — *ostium atrioventriculare*, в которых расположены фиброзные кольца, они с возрастом могут охрящевать. С возрастом в толще фиброзных колец у крупного рогатого скота образуются сердечные кости — *ossa cordis*.

Предсердия лежат в области основания сердца, где визуально образуют направленные краниально — сердечные ушки — *auricula atria dexter et sinistra*. На внутренней поверхности предсердий в области ушек хорошо выражены гребешковые мышцы — *mm. pectinati*, которые способствуют наиболее полному выжиманию крови из этих камер.

Между ними берут начало: спереди и от правого желудочка, ствол легочных артерий — *truncus pulmonalis*, сзади и от левого желудочка — аорта — *aorta*. Краниальная и каудальные полые вены — *vena cava cranialis et caudalis*, впадают в правое предсердие, а легочные вены — *venae pulmonales* (от 2 до 7) в левое предсердие. Отверстия этих сосудов находятся на уровне венечной борозды.

В правом предсердии между устьями краниальной и каудальной полых вен располагается межвенозный бугорок — *tuberculum intervenosum*. Его функция заключается в том, что при сокращении предсердий, он способен притягивать полые вены друг к другу, образуя между ними перегородку, и тем самым предотвращает завихрение турбулентных потоков, а соответственно, и выпадение фибрина и образование тромба. Расширенное устье краниальной полых вены образует венозный синус — *sinus venarum cavarum*, границей между ним и правым ушком является пограничная борозда — *sulcus terminalis*. Устье каудальной полых вены находится на уровне венечной борозды, в этом месте в правое

предсердие впадает большая сердечная вена — *vena cordis magna*, устье которой называется венечным синусом — *sinus coronaries*.

На внешней границе между предсердиями и желудочками, охватывая основание сердца, располагается венечная борозда — *sulcus coronaries*, под эпикардом которой проходят левая и правая венечные артерии — *a. coronaria dextra et sinistra*. На границе между желудочками, располагаются левая и правая продольные борозды — *sulcus longitudinalis dexter et sinister*, в основании которых проходят соответствующие продольные ветви левой и правой венечных артерий (параконалная и субсинузная желудочковые ветви) (рисунки 34, 35).

Стенка сердца состоит из трех оболочек: эндокарда, миокарда и эпикарда. Эндокард — *endocardium* покрывает полость сердца изнутри, он состоит из фиброзной оболочки, покрытой эндотелием, переходящим в эндотелий сосудов. Миокард — *myocardium* — сердечная мышца, построена из особой сердечной по-

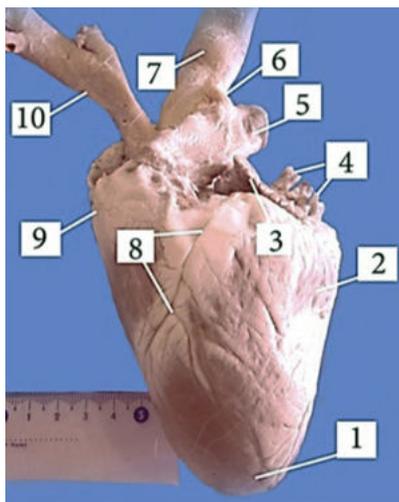


Рисунок 34. Сердце овцы (левая сторона):

1 — верхушка сердца; 2 — левый желудочек; 3 — левое сердечное ушко; 4 — легочные вены; 5 — легочный ствол; 6 — связка между аортой и легочным ствол; 7 — аорта; 8 — параконалная межжелудочковая борозда; 9 — коронарная борозда; 10 — плечеголовной ствол

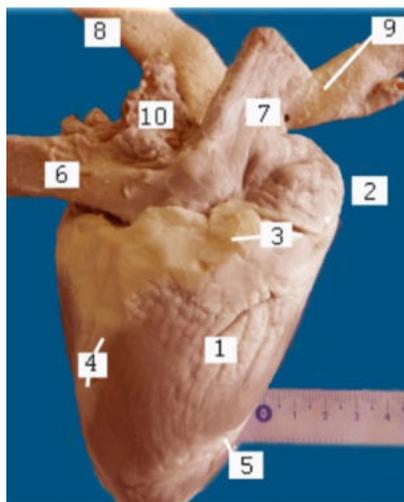


Рисунок 35. Сердце овцы (правая сторона):

1 — правый желудочек; 2 — правое сердечное ушко; 3 — коронарная борозда; 4 — субсинузная межжелудочковая борозда; 5 — параконалная межжелудочковая борозда; 6 — каудальная полая вена; 7 — краниальная полая вена; 8 — дуга аорты; 9 — плечеголовной ствол; 10 — легочные вены

перечно-полосатой мышечной ткани, которая характеризуется наличием между отдельными мышечными волокнами вставочных перекладин. В предсердиях два мышечных слоя: наружный и глубокий. Наружный слой имеет поперечную исчерченность по отношению к органу; глубокий слой имеет продольное расположение мышечных волокон. Стенки левого (как правило, толстостенного) и правого (тонкостенного) желудочков имеют пять слоев мышечных пучков: поверхностный и внутренний с косопродольным направлением, между ними — в виде восьмерки. Эпикард — *epicardium* — наружная серозная оболочка сердца, является висцеральным листком серозного перикарда.

2.3 СЕРДЕЧНАЯ СУМКА

Сердце заключено в околосердечную сумку или сердечную сорочку (*pericardium*) — *pericardium*, которая отделяет его от плевральных полостей, а также фиксирует орган в определенном положении, тем самым создавая оптимальные условия для функционирования. Сердечная сумка состоит из висцерального, фиброзного и париетального листков — *lamina visceralis, fibrosa et parietalis*. Висцеральный листок сердечной сумки покрывает с внутренней стороны фиброзный листок серозным перикардом — *pericardium serosum*, переходящим в эпикард в области основа-

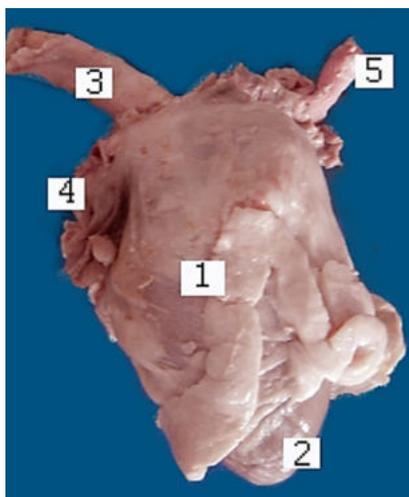


Рисунок 36. Сердечная сумка сердца овцы:

- 1 — сердечная сорочка; 2 — верхушка сердца; 3 — аорта; 4 — легочные вены; 5 — плечеголовной ствол

ния сердца. Между серозным перикардом и эпикардом находится *cavum pericardii* — щелевидная полость с небольшим количеством серозной жидкости, обеспечивающей скольжение органа во время гемодинамики. Фиброзный листок является продолжением внутригрудной фасции — он самый прочный и поднимается с обеих сторон грудины и окружает сердце. За счет этого листка образуются грудино-перикардиальная и диафрагмально-перикардиальная связки — *ligg. sternopericardica et phrenicopericardiacum*. Parietalный листок — это продолжение листков средостенной плевры, покрывающей фиброзный листок и носящей название перикардиальной плевры — *pleura pericardiacae* (рисунок 36).

2.4 КЛАПАННЫЙ АППАРАТ

Клапанный аппарат сердца представлен двумя атриовентрикулярными (створчатými) и двумя полулунными клапанами. Они образованы складками эндокарда, расположенными по краю предсердно-желудочковых отверстий. Форма атриовентрикулярных отверстий неодинакова: левое округлой, правое овальной формы. Диаметр атриовентрикулярных отверстий изменяется в течение жизни животных, особенно на первом году постнатального развития.

В основании правого атриовентрикулярного отверстия лежит трехстворчатый клапан — *valve tricuspidalis*. Он включает: три створки (перегородковую, краниальную и каудальную), 6—7 сухожильных струн и 3 сосцевидные мышцы. Струны прикрепляются к сосочковым мышцам. Две сосцевидные мышцы располагаются на перегородке (краниальная и каудальная), третья на боковой стенке.

Двухстворчатый клапан — *valve bicuspidalis*, располагается в основании левого атриовентрикулярного отверстия, и имеет, от 6 до 8 сухожильных струн, прикрепляющихся к двум сосцевидным мышцам. Перегородковая створка двухстворчатого клапана *cuspis septalis* располагается краниально, а пристеночная — *cuspis parietalis* имеет каудальное положение, на боковой стенке. Сосцевидные мышцы (краниальная и каудальная) располагаются на боковой стенке желудочка (рисунки 37, 38). В устье аорты располагается клапан аорты — *valva aortae*, состоящий из трех полулунных створок: септальной, левой и правой. Аортальный клапан совместно со стенкой аорты формирует синусы луковичи аорты (рисунок 39).

Функция левого и правого атриовентрикулярных клапанов заключается в том, что при сокращении желудочков (систола) серд-

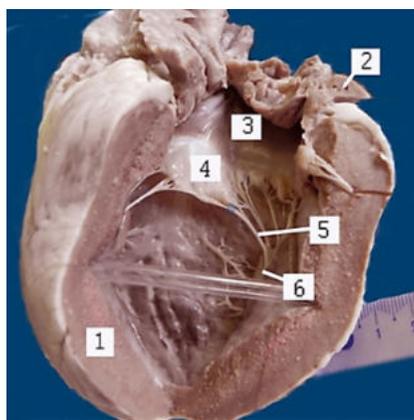


Рисунок 37. Створчатый клапан сердца (вскрыт левый желудочек):

1 — мышечная оболочка левого желудочка; 2 — мышечная оболочка левого сердечного ушка; 3 — полость левого предсердия; 4 — двустворчатый атриовентрикулярный (бикуспидальный, митральный) клапан; 5 — сухожильные струны клапана; 6 — сосочковые мышцы

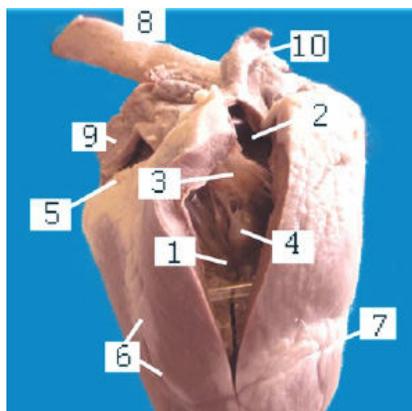


Рисунок 38. Трикуспидальный клапан (правый желудочек вскрыт):

1—полость правого желудочка; 2—полость правого предсердия; 3 — трехстворчатый (трикуспидальный) клапан; 4 — сосочковые мышцы; 5 — коронарная борозда; 6 — субсинусная межжелудочковая борозда; 7 — парааортальная межжелудочковая борозда; 8 — аорта; 9 — легочные вены; 10 — правое сердечное ушко

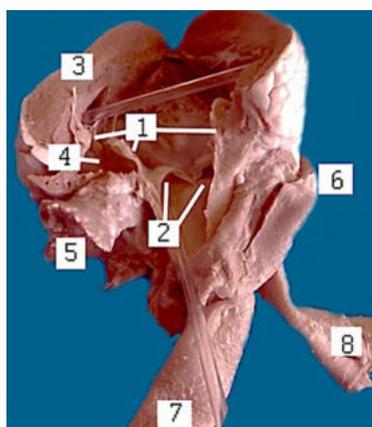


Рисунок 39. Полулунные клапаны аорты:

1 — двустворчатый клапан; 2 — полулунный клапан аорты; 3 — мышечная оболочка левого желудочка; 4 — полость левого предсердия; 5 — левое сердечное ушко; 6 — правое сердечное ушко; 7 — аорта; 8 — плечеголовный ствол

ца создается повышение уровня давления крови, в результате чего захлопываются атриовентрикулярные клапаны. Выворачиванию их створок препятствуют сухожильные струны, закрепленные на сосочковых мышцах. С повышением градиента давления в желудочках, при закрытых атриовентрикулярных клапанах, происходит открытие створок клапанов аорты и ствола легочных артерий. Четкая работа клапанного аппарата обеспечивает герметизацию атриовентрикулярных отверстий и поддержание физиологического давления крови в желудочках. При расслаблении сердца (диастола) и за счет эластичности стенок сосудов происходит захлопывание полулунных створок клапанов аорты и ствола легочных артерий. Смыкание створок полулунных клапанов сопровождается открытием атриовентрикулярных клапанов, и все повторяется.

2.5 КРОВΟΣНАБЖЕНИЕ СЕРДЦА

Основными источниками артериального кровоснабжения сердца животных являются левая и правая венечные артерии. Венозное звено сердца представлено большой, средней и малой сердечными венами.

Левая венечная артерия — *a. coronaria sinistra* — берет начало в области левого кармашка полулунного клапана аорты. В результате венечная артерия отделяет паракональную ветвь в левую межжелудочковую борозду, а сама направляется в венечную борозду, как окружная ветвь. Последняя достигает правой межжелудочковой борозды и переходит в субсинусозную ветвь. Межжелудочковая перегородка снабжается кровью за счет проксимальной и дистальной межжелудочковых артерий, отходящих от паракональной ветви (рисунок 40).

Правая венечная артерия — *a. coronaria dextra* — берет начало в области переднего кармашка полулунного клапана аорты, направляется по правой части венечной борозды до субсинусозной, переходя в слабые ветви. Она снабжает стенку правого желудочка и частично заднюю часть межжелудочковой перегородки. В начале от правой венечной артерии отходит правая предсердная ветвь на стенку одноименного предсердия (рисунок 41).

Малые вены сердца — *v. cordis minimae* (обычно две-три) выносят кровь из правого предсердия. Средняя вена сердца — *v. cordis media* — собирает кровь с части верхушки сердца, заднего края межжелудочковой перегородки, стенок правого и левого желудочков и расположена в субсинусозной борозде. Большая вена сердца — *v. cordis magna* — лежит в паракональной борозде и соответствует ветвлению левой венечной артерии.

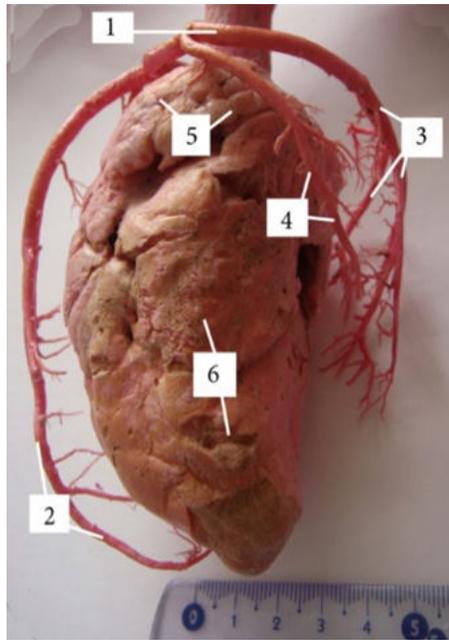


Рисунок 40. Кровоснабжение сердца овцы (левая половина):

- 1 – левая венечная артерия; 2 – паракаональная межжелудочковая артерия; 3 – огибающая ветвь; 4 – промежуточная ветвь левой венечной артерии; 5 – слепок основания левого желудочка; 6 – слепок полости левого желудочка

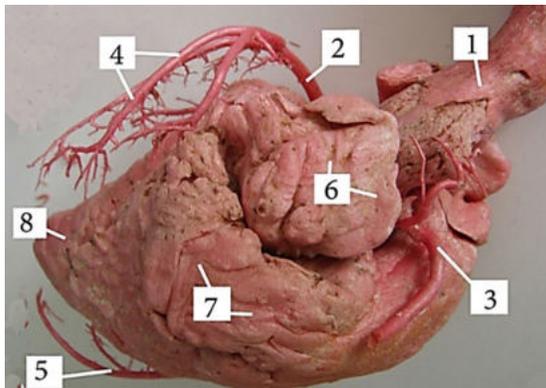


Рисунок 41. Кровоснабжение сердца овцы. Овца, 2 года:

- 1 — аорта; 2 — огибающая ветвь левой венечной артерии; 3 — субиндуозная межжелудочковая артерия; 4 — промежуточная ветвь левой венечной артерии; 5 — паракаональная межжелудочковая артерия; 6 — слепок полости левого предсердия; 7 — слепок основания левого желудочка; 8 — слепок верхушки сердца

Сосуды Вьессена-Тебезия сердца — *vv. cordis minimae* — открываются на эндокарде специальными отверстиями различного диаметра. Устья этих сосудов на эндокарде обычно имеют форму широких воронок. Основной ствол сосуда располагается непосредственно в субэндокардиальных слоях миокарда, имея разветвления и в более глубокие его части. Наиболее вероятными местами расположения синусоидов является относительно малоподвижные участки органа: сосковые мышцы, основание атрио-вентрикулярных клапанов, места перехода стенки желудочков в межжелудочковую перегородку, межтрабекулярные щели предсердий и верхушка сердца. Роль этих сосудов заключается в венозном дренаже камер сердца и организации коллатерального кровоснабжения миокарда в случаях хронической недостаточности сердца. Синусоиды часто сопровождаются пучками волокон Пуркине и вероятно участвуют в трофике проводящей системы сердца.

2.6 ИННЕРВАЦИЯ СЕРДЦА

Сердце имеет двойную иннервацию: симпатическую и парасимпатическую. Симпатические нервы идут от боковых рогов грудного отдела спинного мозга через звездчатый ганглий, из которого выходят сердечные ветви — *rami cordiaci*. Парасимпатическая иннервация осуществляется от продолговатого мозга по блуждающему нерву, который посылает ветви в интрамуральное сплетение, проводящее возбуждение в сердечную мышцу.

2.7 ВИДОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ СЕРДЦА

У лошадей сердце округло-конусовидной формы. Его верхушка находится на уровне стернального конца шестого левого ребра. В стенку правого предсердия впадает правая непарная вена — *v. azygos dextra*, при этом у лошадей отсутствует левая непарная вена.

У крупного рогатого скота по внешней форме сердце более удлиненное, чем у лошадей, с ярко выраженной заостренной верхушкой. На каудальной поверхности сердца выступает третья продольная добавочная борозда — *sulcus longitudinalis accessorius*. В заднюю стенку правого предсердия открывается левая непарная вена — *v. azygos sinistra*. В фиброзном скелете сердца имеются две сердечные кости, расположенные в области аортального отверстия.

У свиньи сердце по форме занимает промежуточное положение между сердцем лошади и крупного рогатого скота. В правое предсердие, как и у крупного рогатого скота, вблизи каудальной

полой вены открывается левая непарная вена. Легочных вен только две. Трехстворчатый клапан имеет небольшую по величине четвертую створку.

У собак сердце занимает пространство от 3-го до 6-го межреберных промежутков, по форме разграничивается от эллипсоидной (40 %) до эллипсоидно расширенной (60 %). Верхушка притуплена, на ней ясно выступает образованный мышечными волокнами завиток — vortex cordis. В синус краниальной полой вены, как и у лошади, впадает правая непарная вена. Двухстворчатый клапан имеет слабую третью, трехстворчатый — слабую четвертую створки. Сердечные ушки имеют относительно равные размеры.

У волка сердце шаровидной формы, при этом верхушка сердца притуплена, а правый желудочек опущен относительно основания сердца. Левое ушко предсердия большое с широким входом, а правое имеет вытянутую форму и сужено. У енотовидных собак отмечена редукция ушек предсердий сердца.

У обыкновенного песца встречается эллипсоидный и эллипсоидно суженый тип, при слегка уплощенном с боков сердце. При почти горизонтальном положении, основание сердца расположено на уровне 3—4-го, а верхушка — 7—8-го ребра. Верхушка сердца закруглена, хотя правый желудочек не доходит до нее. Среднее значение абсолютной массы равно 36,2 г.

Сердце водяного оленя имеет шаровидную форму (76,7 % — сердечный индекс), отличается сильно выраженным левым желудочком и высоко расположенным относительно верхушки и менее развитым правым (рисунки 42, 43). Масса сердца у самок 2-х лет находится в пределах 178 г. Соотношение толщины стенок правого и левого желудочков составило 1:2,5.

У кошачьих (амурский тигр, дальневосточный лесной кот, дальневосточный леопард) сердце располагается от 3-го до 7-го ребра, а значение формы сердца колеблется от эллипсоидной (74 % — сердечный индекс) до конусовидной (63,1 %). Отмечена редукция и асимметрия ушек сердца, размеры правого предсердия превосходят значения левого в 2—3 раза. Соотношение толщины стенки правого к толщине левого желудочка составило 1:2,8. В левом желудочке отмечено наличие 3-х, а в правом — 8-ми сосочковых мышц. Внутренняя структура правого желудочка сглажена, на фоне менее выраженных трабекул выделяются три основные сосочковые мышцы: большая, малая и подартериальная сосочковые мышцы (рисунок 42, 43). Большая сосочковая мышца (пристеночная) — сложной и неопределенной формы, крупная и с тремя головками. Подартериальная с двумя головками и неопределенной формы, малая сосочковая мышца в виде одной головки имеет конусовидную форму. Трехстворчатый клапан сформирован пристенной, перегородочной и угловой створ-

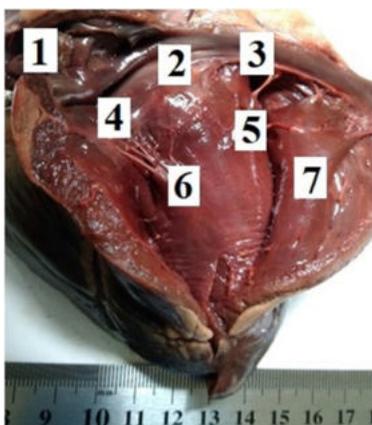


Рисунок 42. Трехстворчатый клапан сердца у водяного оленя, правый желудочек в разрезе:

1—правоепредсердие;2—перегородочная створка;3—угловая створка;4—пристенная створка;5—подартериальная сосочковая мышца; 6 — малая сосочковая мышца; 7 — большая сосочковая мышца

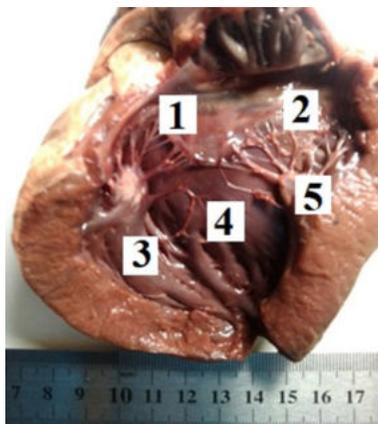


Рисунок 43. Двухстворчатый клапан у водяного оленя, левый желудочек в разрезе:

1 — перегородочная створка; 2 — пристенная створка; 3 — подпредсердная сосочковая мышца; 4 — межжелудочковая перегородка; 5 — подушковая сосочковая мышца

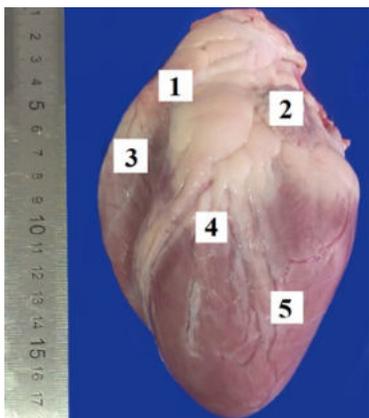


Рисунок 44. Сердце амурского тигра:

1—правоепредсердие;2—левопредсердие; 3 — правый желудочек; 4 — левая межжелудочковая борозда; 5 — левый желудочек

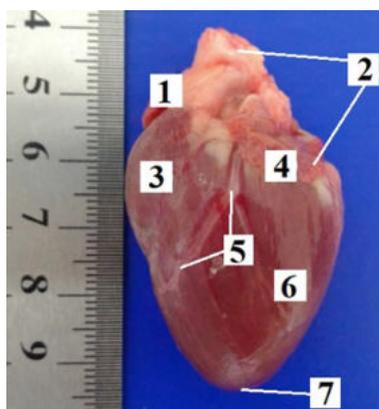


Рисунок 45. Сердце дальневосточного лесного кота:

1—ушко правого предсердия; 2 — основание сердца; 3 — правый желудочек; 4 — левое предсердие; 5 — левая межжелудочковая борозда; 6 — левый желудочек; 7 — верхушка сердца

ками (рисунки 44, 45.). К пристеночной створке подходит — 9, а к перегородковой и угловой створкам по пять сухожильных струн.

У байкальской нерпы сердце имеет свойственные для данного животного морфологические особенности — имеет две верхушки; располагается практически горизонтально от 3-го до хряща 9-го ребра; относительная масса сердца 0,88 %; имеет уплотненную и шаровидную форму, на что указывает сердечный индекс (ширина/ длина) 1,25 и 2,48 (ширина/ толщина) (рисунок 46). Двухстворчатый клапан имеет две створки, три сосочковые мышцы, от 5 до 7-ми сухожильных струн, закрепленных к краниальной пристеночной сосочковой мышце, от 4-х до 5-ти струн — к каудальной и две — к добавочной (рисунок 47). Трехстворчатый клапан имеет три створки, семь сосочковых мышц (большая и добавочная, четыре перегородковые и одна подартериальная), от 26 до 28 сухожильных струн. Топографически аортальный клапан имеет центральное положение и располагается между атриовентрикулярными клапанами, и краниально — клапаном легочного ствола. Проекционно клапан аорты находится выше уровня атриовентрикулярных клапанов, но ниже уровня клапана легочного ствола (рисунок 48). Клапан аорты морфологически подразделяется на правую и левую створки, расположенные в устье аорты — краниально и септальную створку — каудально. Имеет хорошо выраженную донную желудочковую часть кармашка, кото-

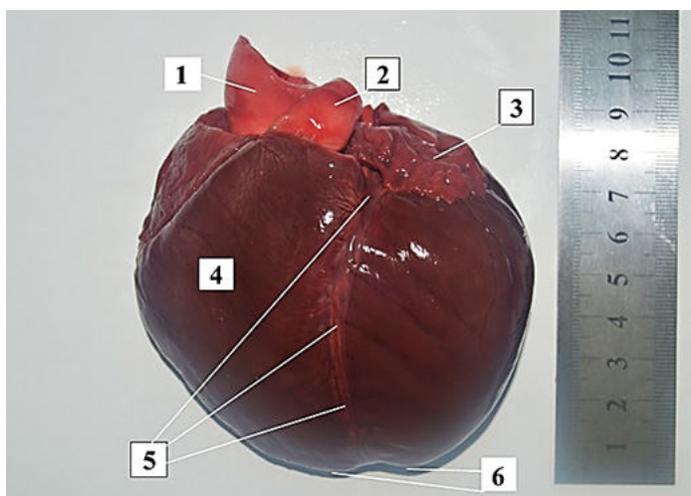


Рисунок 46. Сердце байкальской нерпы:

1 — аорта; 2 — легочная артерия; 3 — левое предсердие; 4 — правый желудочек; 5 — левая межжелудочковая борозда; 6 — двойная верхушка сердца

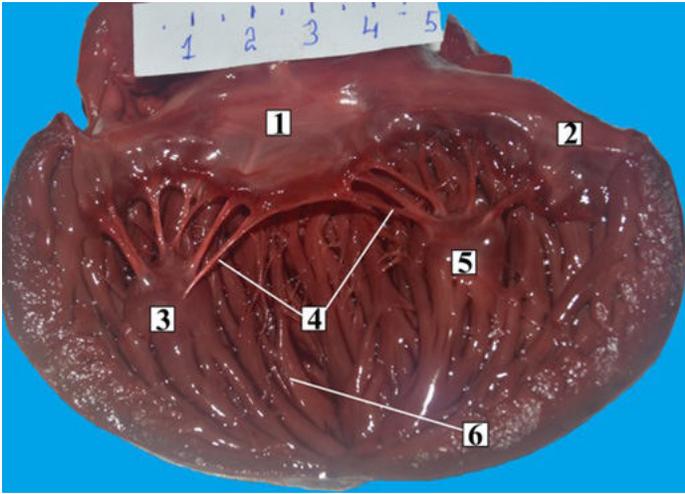


Рисунок 47. Двухстворчатый клапан сердца байкальской нерпы:
 1—перегородочная створка; 2—пристеночная створка двухстворчатого клапана; 3—
 краниальная сосочковая мышца; 4—сухожильные струны; 5—каудальная присте-
 ночная сосочковая мышца; 6 — трабекуляция левого желудочка

рая частично снижает нагрузку на створки клапана. Клапан легочного ствола сформирован правой, левой и промежуточной полулунными створками. Отмечено хорошее развитие правого выводящего конуса, который внешне выделяется над венечной бороздой левого желудочка.

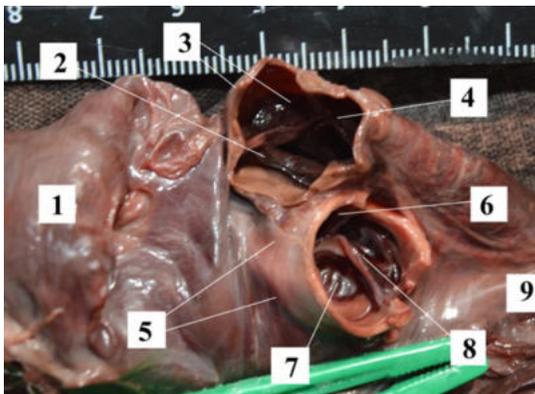


Рисунок 48. Клапаны легочного ствола и аорты байкальской нерпы:
 1—левопредсердие сердца; 2—левая полулунная створка; 3—устье легочного ствола
 и правая полулунная створка; 4—промежуточная полулунная створка; 5—аорта;
 6—левая полулунная створка клапана аорты; 7—септальная створка клапана аорты;
 8 — правая полулунная створка клапана аорты; 9 — правое предсердие

2.8 АБСОЛЮТНЫЕ И ОТНОСИТЕЛЬНЫЕ РАЗМЕРЫ СЕРДЦА У РАЗНЫХ ВИДОВ ЖИВОТНЫХ

Размер сердца зависит от возраста, пола, вида, породы, упитанности и интенсивности выполняемой животным физической нагрузки.

Абсолютный вес сердца отличается у разных видов и пропорционален весу тела. Варьирует абсолютный вес сердца у млекопитающих в очень широких пределах, от самого маленького — у землероек и у летучих мышей (от 12 мг) до огромного — у синих китов (600 кг). При этом в сердцах мелких млекопитающих эффективность работы митохондрий, заключающаяся в сопряжении процессов продукции АТФ с переносом электронов, гораздо выше. Тем не менее, соотношение абсолютных объемов миофибрилл и митохондрий, ряд термодинамических и кинетических параметров в сердце у разных видов млекопитающих является характеристиками, которые консервативны и не зависят от размера тела.

Также абсолютный вес сердца зависит от пола животных. Так, у европейского бизона абсолютный размер сердца у самцов больше, чем у самок. Интересно, что у данного вида отмечались и разные морфологические типы сердца: при первом типе строения сердце имело небольшую высоту, широкое основание и более плоские боковые поверхности (похоже на буйволиное и лошадиное), при втором — сердце было удлинённое, конусовидное (похожая форма встречается у крупного рогатого скота).

Относительные размеры сердца определяются отношением абсолютной массы сердца к массе тела и представляют, как правило, в процентах. У животных разного размера, относящихся к одному классу, несмотря на отличия в интенсивности метаболизма и потребность в кислороде, относительная масса сердца примерно одинакова, (в среднем составляет 0,5—0,6 %, даже у жирафов с высоким кровяным давлением относительный размер сердца составляет 0,51 %). Самое большое по относительному размеру сердце среди млекопитающих у летучих мышей от 1 до 2 % массы тела. Еще один рекорд в сердце у данных животных — это самое высокое содержание АТФ, интересно, что более развит у летучих мышей правый, а не левый желудочек сердца.

В то же время относительная масса сердца увеличивается у видов, выполняющих существенную мышечную нагрузку (например, у оленей, лошадей, гончих собак). При этом увеличение сердца, как правило, сопровождается снижением частоты его сокращений. Например, у зайца относительная масса сердца выше, а пульс медленнее в три раза, чем у кролика, не имеющего усиленной мышечной нагрузки.

По данным литературы, тиреоидный статус также влияет на абсолютную и относительную массы сердца. Гипотиреоз приводит к значительно меньшему увеличению массы тела, абсолютной и относительной массы сердца, и значительному увеличению массы щитовидной железы. Гипертиреоз, напротив, приводил к значительному увеличению абсолютной и относительной массы сердца и уменьшению массы щитовидной железы, при неизменной массе тела.

2.9 ФИЛОГЕНЕЗ СЕРДЦА

Эволюция животных представляет собой дерево, укорененное на первых эукариотических клетках, появившихся 1,5 миллиарда лет назад. Спустя приблизительно 700 миллионов лет появились организованные животные с радиальной симметрией (губки, медузы), за которыми последовали существа с двусторонней симметрией и дорсовентральной осью. Bilateria дали две расходящиеся ветви: Protostoma (беспозвоночные) и Deuterostoma (позвоночные). Первое трубчатое сердце появилось, вероятно, в Bilateria. Эмбриогенез показывает, что все животные имеют общую стадию, которая связана с образованием первичной сердечной трубки, полученной из мезодермальных предшественников, сходящихся по средней линии, и способной перистальтическими движениями выталкивать жидкость в межклеточное пространство без сосудов.

Для живых существ, представляющих небольшие скопления клеток, простая диффузия была достаточной. Но как только организмы выросли в размерах, возникла необходимость в системе транспортировки O_2 и питательных веществ, а также для удаления продуктов жизнедеятельности. Такими переносчиками O_2 стали пигменты, увеличившие количество доставляемого O_2 в 20—40 раз. Возможны две конфигурации транспортера O_2 . Первые пигменты-переносчики произошли от цитохромов, которые в основном используются для детоксикации кислорода, когда он появляется в атмосфере при фотосинтезе. Например, гемоцианин — это медьсодержащая молекула, придающая зеленоватый цвет крови моллюсков, ракообразных и некоторых паукообразных, существующая только в растворе и переносящая менее 4—5 об. % O_2 . Более совершенный гемоглобин присутствует у всех позвоночных, но в отличие от других пигментов, содержится внутри эритроцитов, что позволяет увеличить его концентрацию и снизить токсичность.

Эволюция привела к возникновению двух типов сердечно-сосудистой системы:

Открытая система характеризуется высокой мощностью, но низким давлением, хорошо работает на небольших расстояниях, используется в периферической циркуляции червей или насекомых. Кровь, лимфа и внеклеточная жидкость смешиваются (гемолимфа), текут из артерий в интерстициальное пространство и направляются в венозные коллекторы. Объем циркулирующей жидкости большой (20—50 % от массы тела), а скорость ее переноса мала.

Замкнутая система, быстро перемещающая кровь на большие расстояния внутри артерий, капилляров и вен, высланных эндотелиальными клетками, используется у головоногих моллюсков (осьминоги) и у всех позвоночных. Объем крови ниже (6—8 % от массы тела), но давление гораздо выше.

Особенности развития сердечно-сосудистой системы у представителей двусторонне-симметричных животных Bilateria (рисунк 49):

1. Низшие беспозвоночные. У червей есть две перистальтические трубки: одна дорсальная, по которой кровь перекачивается вперед, и одна вентральная, по которой она течет назад. Дистально система открытая, без капилляров. Эти сосуды переносят гемолимфу между тканями и кожей, где происходит газообмен. Перфузия медленная, а давление низкое (10—20 мм рт. ст.). Наиболее развитые из низших беспозвоночных имеют железосодержащий пигмент и перистальтический спинной сосуд, толкающий кровь, а также пять пар боковых сердец в пяти лобных сегментах, выталкивающих кровь в брюшной сосуд под давлением до 70 мм рт. ст.

2. Членистоногие. У насекомых есть серия пульсирующих брюшных луковиц вдоль аорты, продвигающих кровь в переднем направлении при низком давлении (20/10 мм рт. ст.). Наполнение этих сердец во время диастолы достигается за счет всасывания, обеспечиваемого сокращением мышц, прикрепленных к оболочке, и натягивается снаружи на стенку сердца. По периферии кровь беспрепятственно перетекает в интерстициальное пространство между оболочкой и органами. Затем кровь собирается в венозные синусы, которые медленно приносят ее обратно в небольшие боковые отверстия брюшных луковиц.

3. Моллюски. Брюхоногие моллюски — это первые животные с двухкамерным сердцем, состоящим из желудочка и предсердия. Предсердие действует как буферный резервуар между непрерывным венозным возвратом и циклическим выбросом; его сокращение повышает конечное диастолическое давление желудочков без увеличения среднего центрального венозного давления. Сердце имеет автономный ритм со скоростью 20 ударов в минуту. Газообмен происходит в жабрах или легких, помещенных в венозный контур, по которому насыщенная кислородом

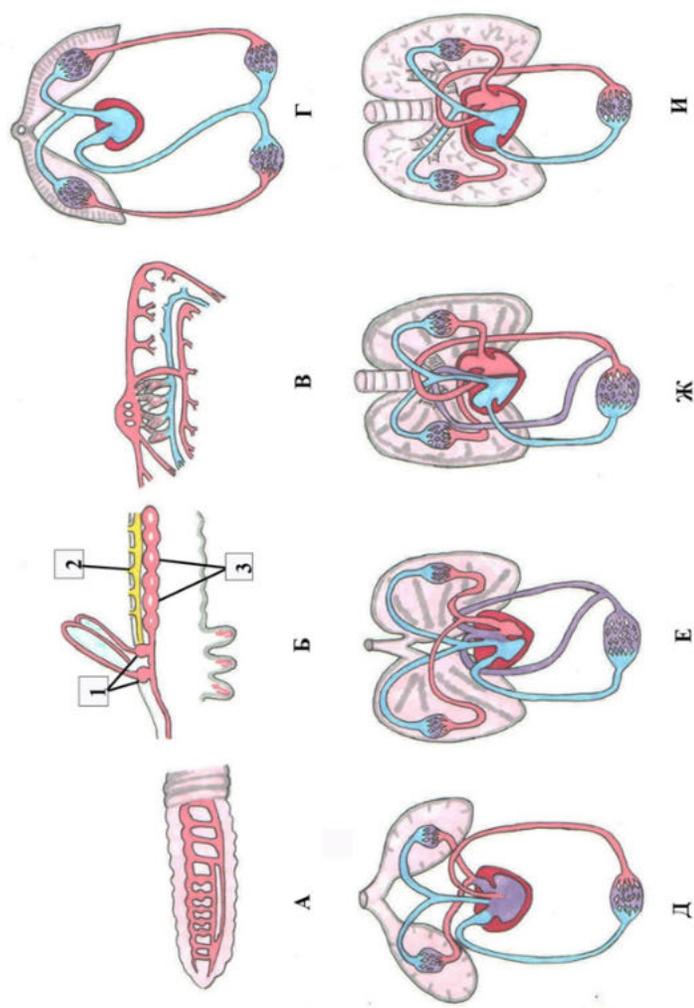


Рисунок 49. Филогенез сердечно-сосудистой системы. Схемы кровеносных систем:

А—червей, Б—насекомых; 1—вспомогательные сердца, 2—дыхальца, 3—брюшное сердца (аортальные), В—ракообразных, Г—рыб, Д—земноводных, Е—пресмыкающихся, Ж—крокодила (представитель пресмыкающихся, имеющий особенность кровообращения), И—млекопитающие

кровь доставляется к сердцу. Роль переносчика O_2 выполняет гемоцианин. Большинство моллюсков имеют открытую систему кровообращения на периферии. Гемолимфа и интерстициальная жидкость смешиваются вместе и составляют до 50 % веса тела.

У головоногих моллюсков встречается и замкнутая система артерий, капилляров и вен, выстланных эндотелиальными клетками, и циркуляция двойного давления. Двухкамерное сердце, собирающее кровь из жабр, продвигает ее в большой круг кровообращения под высоким давлением (50—70 мм рт. ст.). Два дополнительных жаберных сердца проталкивают кровь через жабры под более низким давлением (20 мм рт. ст.). В закрытом сосудистом дереве внутрисосудистая и интерстициальная жидкости разделены.

4. Позвоночные. Позвоночные животные характеризуются многокамерным сердцем и полностью закрытой сосудистой системой с капиллярами, покрытыми эндотелиальными клетками. В крови содержатся эритроциты с гемоглобином, кровяными тельцами и факторами свертывания. Позвоночные животные переместились из водной среды в наземную 350 миллионов лет назад, где им приходилось дышать воздухом и противостоять силам гравитации.

Все позвоночные произошли от общего хордового предка. Хордовые (ланцетники) — маленькие морские животные, похожие на червей или анчоусов. У них открытое кровообращение и перистальтическое сердце. Их сердечная трубка дифференцировалась на пять последовательных сегментов: венозный синус и предсердие для притока, предсердно-желудочковый канал, желудочек и артериальный конус для оттока.

Основные направления эволюции сердечно-сосудистой системы позвоночных включают:

1) постепенное смещение структур притока из каудального положения в спинное (рыбы) и головное (рептилии) положения;

2) разделение предсердий на правую и левую полости (земноводные);

3) развитие правого желудочка из проксимального отдела артериального конуса;

4) перегородка начинается в межжелудочковой борозде, отделяющей левую часть от правого желудочка (крокодилы);

5) развитие левого желудочка с высоким давлением и правого желудочка с низким давлением;

6) исчезновение венозного синуса и артериального конуса (птицы и млекопитающие). Венозный синус необходим для обеспечения адекватной предварительной нагрузки при очень низком венозном давлении у рыб и земноводных (<4 мм рт. ст.). Артериальный конус сглаживает систолическую пульсацию, так как у рыб жабры расположены ниже сердца;

7) изменения, произошедшие с гистологической структурой миокарда: исчезновение трабекулярного («губчатого») миокарда у птиц и млекопитающих и возникновение у них компактного миокарда. Компактный миокард имеет хорошо организованные пучки волокон, способных создавать высокое давление. Он снабжен коронарными сосудами.

Рыбы. У рыб один круг кровообращения. Эластичный артериальный конус в корне аорты сдерживает систолические пульсации перед тем, как кровь попадает в жабры, расположенные ниже по потоку от двухкамерного сердца. Однонаправленные предсердно-желудочковые клапаны и клапаны оттока предотвращают обратный ток крови. Сердце рыбы сокращается в направлении сзади-вперед от венозного синуса к артериальному конусу.

У акул хрящевой перикард заполнен жидкостью. Во время систолы объем желудочка уменьшается, а давление внутри перикарда становится отрицательным (от -1 до 3 мм рт. ст.). Это явление способствует заполнению предсердия за счет эффекта всасывания.

Амфибии (земноводные). Лягушки имеют трехкамерное сердце, состоящее из двух предсердий и одного неразделенного желудочка, миокард которого имеет трабекулярное строение. В правое предсердие собирает венозную кровь из тканей. Левое предсердие получает насыщенную кислородом кровь из легких. В единственном желудочке эти два потока параллельны и практически не смешиваются из-за продольной перегородки внутри оттока. Венозная кровь выбрасывается в легочную артерию, а насыщенная кислородом кровь — в аорту. Легочная артерия отдает множественные сосуды в кожу, обеспечивающую 25 % легочного кровотока.

Рептилии. Рептилии демонстрируют широкий анатомический спектр от трехкамерного сердца с шунтированием и низким артериальным давлением (черепаха) до функционально разделенных кровообращений с высоким системным артериальным давлением (питон) и четырехкамерного сердца (крокодил). Эта эволюция соответствует переходу от водного к наземному образу жизни и от низкоскоростного передвижения к высокому уровню активности. Рептилии имеют одну легочную артерию и две дуги аорты, которые изгибаются дорсально и дистально объединяются в единую нисходящую аорту. У них существует некоторое смешение венозной и артериальной крови, потому что неполное разделение правого и левого желудочков ведет себя как дефект межжелудочковой перегородки.

Птицы и млекопитающие. Птицы и млекопитающие способны сохранять постоянную температуру тела. Это преимущество имеет свою цену: повышенная скорость основного обмена требует более высокого сердечного выброса и более высокого АД. У них

четырёхкамерное сердце с перегородкой, вставленной между аортальным и легочным клапанами. Это позволяет полностью разделить два круга кровообращения. Для обеспечения бесперебойной работы сердца и сосудов необходима сложная система регуляции гемодинамики. Сердце и легкие должны быть близко друг к другу, потому что в малом круге кровообращения давление слишком низкое, чтобы компенсировать потерю давления в длинных сосудах. Способность отделять легочное от системного кровообращения возникла независимо у птиц и млекопитающих: тип млекопитающих возник у ранних наземных позвоночных 300 миллионов лет назад, тогда как птицы являются потомками рептилий.

Среднее системное АД составляет 120/ 60 мм рт. ст. у млекопитающих и 150—170/ 70 мм рт. ст. у птиц. Это позволяет быстро переносить кислород и питательные вещества к тканям и избирательно перераспределять кровоток в соответствии с потребностями (увеличенный приток к сердцу и мышцам во время охоты).

Ударный объем птиц аналогичен ударному объему млекопитающих с той же массой тела, но их сердечный выброс в три-шесть раз выше из-за гораздо более высокой частоты сердечных сокращений в покое и во время нагрузки, соответственно, 85 и 335 мин⁻¹ у лебедя и 520—1260 мин⁻¹ у колибри.

Исследование эволюции строения, сравнительной физиологии сердца у разных видов млекопитающих, компьютерное моделирование, нахождение новых останков вымерших динозавров и окаменевших частей пищи и даже яиц с зародышами позволили собрать новые данные о строении сердца и сосудистой системе у динозавров. Основной акцент данных исследований сделан конечно на высоких динозаврах — зауроподах (зауроподах), наиболее известными представителями которых являлись диплодоки (длина 22—25 м), брахиозавры (рекордсмены по высоте тела до 13 м), апатозавры (длина 22—25 м).

Интересуют ученых данные динозавры в связи с тем, что они имели очень длинную шею, поэтому сердце должно было качать кровь на уровень около 8 метров выше его уровня, для чего потребовалось бы расчетное давление крови около 1000 мм рт. ст. Кроме того, в отличие от китов, обитающих в воде, динозавры с той же массой, обитающие на суше в условиях низкого содержания O₂ в атмосфере земли, должны были иметь сердце больше в 15 раз.

Ученые выяснили, что зауроподы чаще держали голову в полугоризонтальном положении, а также предположили наличие высокой устойчивости к аноксии мозга зауропод. Также сердце динозавров скорей всего было четырехкамерным, подтвержде-

нием данного факта стало нахождение в 2000 году грудной клетки динозавра с окаменевшим сердцем, с помощью компьютерной томографии было обнаружено наличие двух желудочков сердца. Масса сердца была меньше, чем предполагалось изначально за счет того, что динозавры не были «теплокровными» в общепринятом смысле и имели низкую скорость метаболизма во взрослом состоянии.

Глава 3

ФИЗИОЛОГИЯ СЕРДЦА

3.1. СЕРДЕЧНЫЙ ЦИКЛ

Сердце выполняет важную работу в организме, обеспечивая нагнетание крови из вен в аорту и легочную артерию, так, сердце крупного рогатого скота, относительный размер которого составляет 0,5 %, перекачивает более 60 000 л крови в сутки.

Кроме того, сердце поддерживает постоянное кровяное давление в кровеносном русле и обеспечивает разницу давления крови в артериях, венах и сосудах микроциркуляторного русла большого и малого кругов кровообращения.

Нагнетальная функция сердца обеспечивается благодаря синхронному сокращению сердечных мышечных клеток, образующих сердечную поперечнополосатую мышцу — миокард.

Структурно-функциональные особенности мышцы сердца и сердца как органа в целом, связанные с отличием функций отделов сердца:

1. Отличие толщины миокарда разных отделов сердца. Стенка желудочков толще, чем предсердий. Это связано с тем, что продвижение крови из предсердий в желудочки не требует особого мышечного напряжения, в то же время желудочки, чтобы вытолкнуть кровь через легочную артерию в легкие и через аорту во все капилляры тела, должны сокращаться со значительной силой. Если сравнить толщину правого и левого желудочков, то толщина левого желудочка больше (в 2—4 раза), в связи с тем, что он выполняет большую работу. Рекордсменом по толщине левого желудочка и межжелудочковой перегородки является жираф, 8 см и 5,7 см соответственно, при относительных размерах сердца, не отличающихся от других млекопитающих (0,51). Интересно, что объем миоцитов левого желудочка жирафов сопоставим с другими млекопитающими, однако абсолютное число ядер и количество ядер на миоцит намного выше, чем у большинства млекопитающих.

2. Обособленность мышц предсердий от мышц желудочков. В сердцах крупных млекопитающих предсердия отделены от желудочков слоем волокнистой ткани (сердечный каркас), выполняющей функцию опоры клапанов и электрически изолирующей миокард предсердий и желудочков.

3. Существование общих мышечных пластов в обоих предсердиях и в обоих желудочках. В предсердиях общим является наружный слой с поперечным (по отношению к сердцу) ходом мышечных волокон, в желудочках структура общих мышечных пластов чрезвычайно сложная, так как мышечные волокна переплетаются в трех направлениях (так, в области основания сердца на уровне задней межжелудочковой борозды отходит вертикальный мышечный тяж, кардиомиоциты которого, направляясь в разные стороны, вплетаются в базальные слои обоих желудочков и межжелудочковую перегородку).

4. Наличие сфинктерообразных пучков мышечных волокон в области устьев вен в предсердиях.

5. Наличие нескольких морфофункциональных типов мышечных волокон.

В сердечной мышце имеется большое количество коллагеновых и эластических волокон, а также развитая сеть микрососудов, в сравнении со скелетной. Кроме того, вышеуказанные особенности придают сердцу большую упругость.

Основная функция сердца (о ней мы говорили выше) реализуется при помощи поочередных ритмических сокращений и расслаблений сердечного миокарда, образующего стенку предсердий и желудочков. Сокращение миокарда носит название систолы, а расслабление — диастолы.

Деятельность сердца, как указывалось выше, носит ритмический характер, при этом в ней выделяются повторные циклы. Такие циклы называют сердечными, каждый из них представляет собой совокупность электрических, биохимических и механических явлений, наблюдающихся в сердце в течение одного полного сокращения и расслабления (рисунок 50). Сердечный цикл зависит от частоты сердечных сокращений в единицу времени (чаще, используется мин).

Выделяют систолу и диастолу предсердий, а также желудочков. При сокращении (систоле) предсердий поток крови идет по окружности предсердий, выходя в желудочки. Желудочки при этом находятся в стадии диастолы (в расслабленном состоянии), в противном случае они не смогут принять кровь. В момент вхождения крови из предсердий в желудочки предсердно-желудочковые (трехстворчатый и двухстворчатый) клапаны открываются, их створки оказываются обращенными внутрь желудочков, и они свободно пропускают кровь. Для того чтобы при сокращении

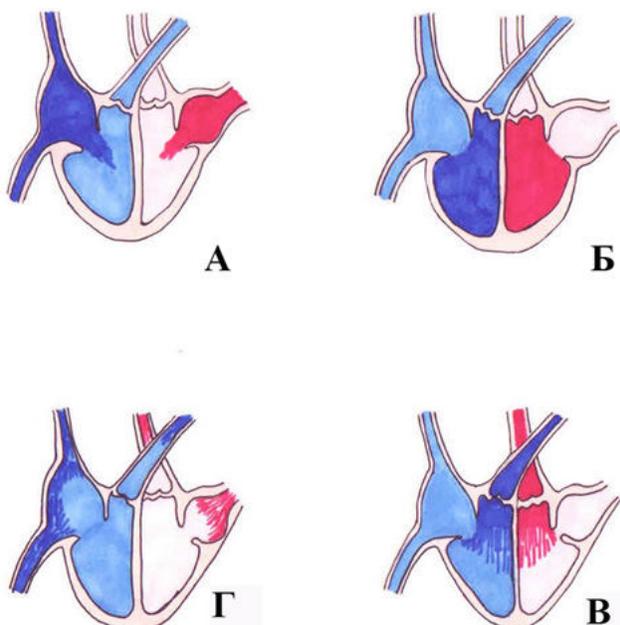


Рисунок 50. Сердечный цикл.

А — систола предсердий, Б — окончание систолы предсердий, В — систола желудочков, Г — диастола сердца.

предсердий кровь из них не стала оттекать в вены, специальный механизм закрывает их отверстия.

После завершения систолы предсердий начинается систола желудочков. Так как ток крови в желудочках во время диастолы турбулентный, причем приток и отток крови идут практически параллельно, в результате выброс крови во время систолы значительно облегчается.

Во время систолы левого желудочка кровь из него выталкивается в аорту, правого желудочка — в легочные артерии. Предсердно-желудочковые клапаны при этом закрываются, не давая крови оттекать обратно в предсердия, а полулунные клапаны под напором возрастающего давления крови в желудочке открываются. В систоле можно выделить несколько периодов, характеризующихся изменением объема и давления или изменения давления при постоянном объеме. В момент (примерно 60 мс), когда атриовентрикулярные клапаны уже закрыты, а полулунные клапаны еще не открылись, объем крови, остающейся в желудочках, постоянен, поэтому данный промежуток называют периодом изоволюмического или изометрического сокращения. В ре-

зультате повышается давление в желудочках, их форма становится более шарообразной. Когда давление в левом желудочке превысит 70—80 мм рт. ст., а в правом — 8—20 мм рт. ст., полулунные клапаны открываются и кровь поступает в аорту и легочные артерии. Важно отметить, что 70 % крови поступает в сосуды в течение первой трети периода изгнания — период быстрого изгнания, остальная кровь — 30 % в оставшиеся две трети данного периода — период медленного изгнания.

После систолы желудочков закрываются полулунные клапаны и наступает фаза расслабления сердечной мышцы, самая длительная фаза. Расслабление желудочков происходит внезапно. Внутрижелудочковое давление быстро уменьшается, а в крупных артериях растянутых кровью увеличивается, кровь устремляется из них к желудочкам и захлопывает полулунные клапаны. Период расслабления желудочков (0,03—0,06 с) при закрытых полулунных и атриовентрикулярных клапанах носит название изоволюмического (изометрического) расслабления. Затем давление в желудочках становится меньше, чем в предсердиях, снова открываются атриовентрикулярные клапаны и желудочки наполняются кровью, начинается новая систола предсердий.

Таким образом, за один сердечный цикл однократно происходит систола предсердий, систола желудочков и диастола сердца.

Сердечный цикл у крупных собак по длительности составляет 0,75 с (при частоте сердечных сокращений 80 ударов в минуту), при этом систола предсердий длится в среднем 0,1—0,18 с, диастола предсердий — 0,6 с, систола желудочков — 0,3 с, диастола желудочков — 0,45. У молодых собак и новорожденных щенков частота сердечных циклов выше и составляет от 100 до 140 и от 200—220 соответственно.

Особенности направления тока крови в предсердиях и желудочках у млекопитающих обеспечивают минимальную потерю кинетической энергии во время сердечного цикла и придают вращательное движение току крови в аорте, уменьшая трение и улучшая кровоток.

Конечный диастолический объем, конечный систолический объем, ударный объем.

Количество крови, увеличивающееся в желудочках во время диастолы, называется конечным диастолическим объемом. Например, у собак пород грейхаунд, уиппет и левретка диастолический объем в левом желудочке составляет 82,12 мл, 54,56 мл и 17,16 мл соответственно. В период изгнания во время сокращения из желудочков в артерии поступает объем крови, называемый ударным систолическим объемом. Ударный объем равен разности конечного диастолического и конечного систолического объемов (40,28 мл у грейхаунда, 33,50 мл у уиппета, 12,69 мл

у левретки). Оставшийся объем крови в желудочках после изгнания составляет конечный систолический объем. У перечисленных пород данный объем в левом желудочке составил 41,84 мл, 21,06 мл и 4,47 мл соответственно.

Фракцией выброса называют часть конечно-диастолического объема крови, изгоняемого в сосуды при сокращении, измеряется в %, у собак породы грейхаунд — 48,93 %, уиппет — 61,69 %, 75,45 %. Фракцию выброса рассчитывают по отношению объема систолического выброса (количество крови выбрасываемой левым желудочком за один удар) к конечному диастолическому объему.

Поскольку даже у разных пород одного вида имеются отличия конечных диастолического и систолического объемов, ударного объема и фракции выброса, разработка различных способов оценки объемов имеет важное значение. Существуют математические модели, описывающие взаимосвязи между такими параметрами, как конечные диастолический и систолический объемы левого желудочка, ударный объем, сердечный выброс, частота сердечных сокращений, ударная работа и полное периферическое сопротивление. Важно отметить высокую точность представленных моделей, кроме того, при расчете использовались измерения у животных, масса которых отличается в 54 раза (лошади, крупный рогатый скот, свиньи и собаки).

3.2 СВОЙСТВА СЕРДЕЧНОЙ МЫШЦЫ

Миокард сердца представлен поперечно-полосатой мышечной тканью, которая относится к возбудимым тканям. Кроме свойств, характерных для других возбудимых тканей, таких как возбудимость, проводимость и сократимость, для сердечной мышцы характерно также свойство автоматии.

Поперечно-полосатая сердечная ткань в своем составе имеет следующие виды кардиомиоцитов:

1. Типичные сократительные кардиомициты, их количество в сердце достигает 99 %:

а) сократительные кардиомиоциты желудочков цилиндрической формы с центрально расположенным ядром, развитые миофибриллы и система L-трубочек. В данных кардиомиоцитах много гликогена и миоглобина;

б) сократительные кардиомиоциты предсердий имеют небольшой диаметр, небольшие отростки, в них мало миофибрилл, трофических включений, митохондрий.

Сократительные кардиомиоциты имеют удлинненную форму, их длина составляет 100—150 мкм (рисунок 51). Кардиомиоциты образуют трехмерную сеть, так как волокна сердечной мышцы

разветвляются, а затем могут снова сливаться. Снаружи сердечные миоциты покрыты базальной мембраной, с вплетенными в нее ретикулярными и коллагеновыми волокнами. Ядро кардиомиоцитов (иногда их два) имеет овальную форму и, в отличие от ядер скелетных миоцитов, лежащих под сарколеммой, располагается в центральной части клетки. Рядом с полюсами ядра лежат немногочисленные органеллы общего значения. С возрастом одновременно с увеличением количества миофибрилл происходит и утолщение клеточных границ. Это особенно выражено в мускулатуре желудочков, в частности, у крупного рогатого скота и лошадей. В цитоплазме кардиомиоцитов в норме встречаются включения большого количества миоглобина, гликогена, липидов.

Основное отличие сердечной мышечной ткани от скелетной поперечно-полосатой заключается в том, что в сердце кардиомиоциты связаны между собой в области вставочных дисков, а волокна — посредством анастомозов (рисунок 51). Межклеточные контакты вставочных дисков в сердце обнаруживаются исключительно на узких концах биполярных кардиомиоцитов, в то время как остальные межклеточные контакты располагаются на латеральных краях клеток.

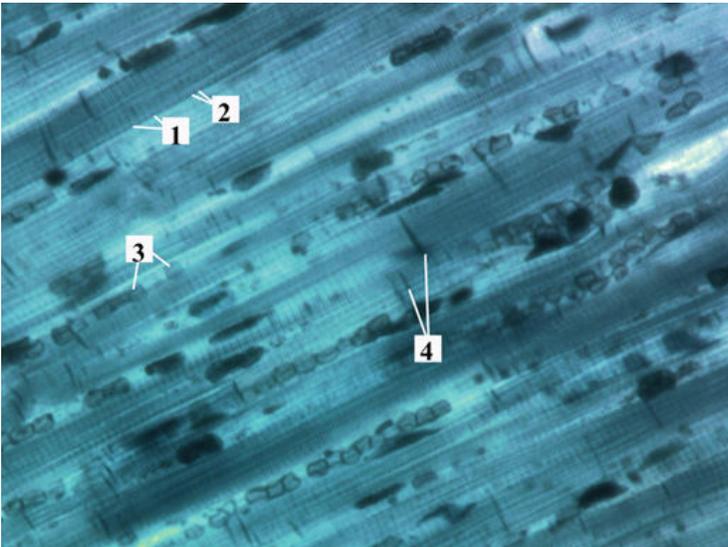


Рисунок 51. Сердечная мышечная ткань лошади. Окраска железным гематоксилином. Об.100, ок. 10:

1 — темные (анизотропные диски), 2 — светлые (изотропные диски), 3 — эритроциты, 4 — вставочные диски

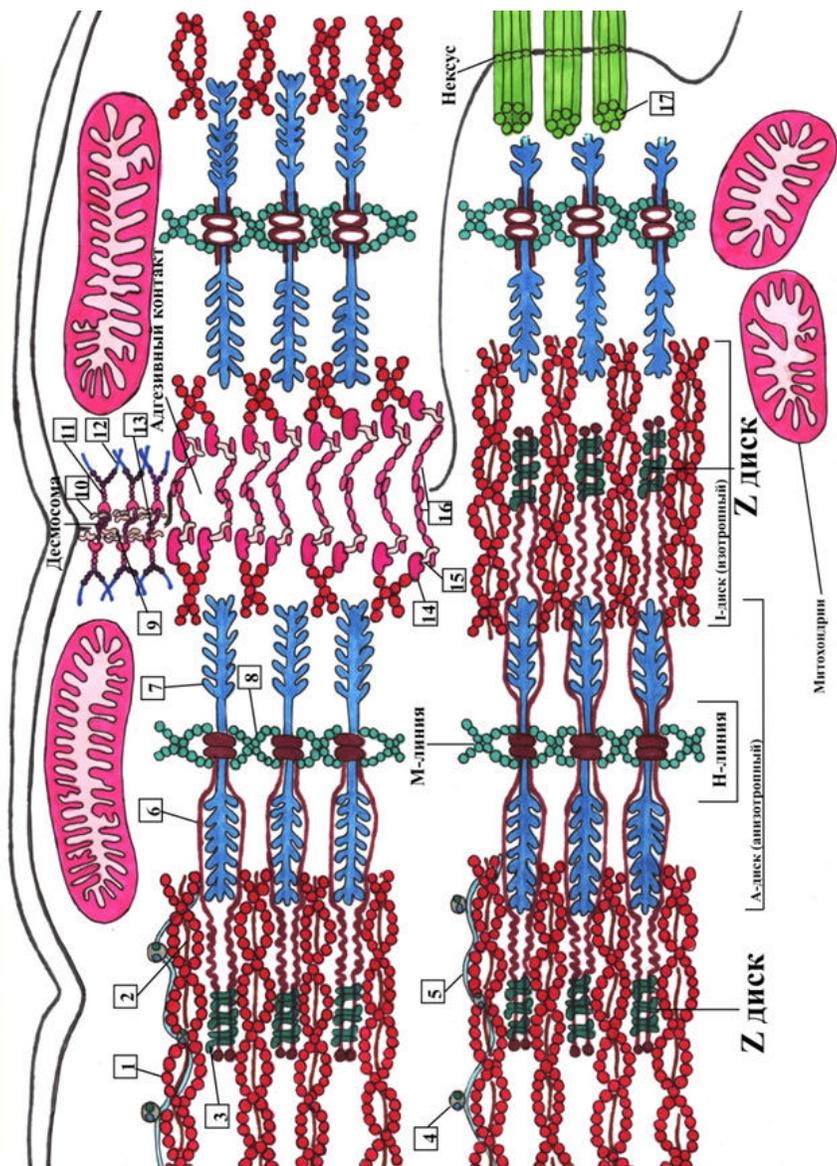


Рисунок 52. Строение миофибрилл сердца. Белковый состав:

1 — актин, 2 — небулин, 3 — α -актинин, 4 — комплекс тропонинов, 5 — тропомиозин, 6 — титин (тайтин), 7 — миозин, 8 — миомезин. Белковый состав клеточных контактов: 9 — плакоглобин, 10 — плакофилин, 11 — десмоплакин, 12 — кератин, 13 — комплекс десмоглеинов и десмоколинов, 14 — α -катенин, 15 — β -катенин, 16 — кадгерин, 17 — коннексины



Кроме простых контактов, между кардиомиоцитами в области вставочных дисков имеются адгезивные контакты, десмосомы и нексусы (рисунок 52). Адгезивные контакты обеспечивают прикрепление актиновых филаментов и образованы N-кадгерином (трансмембранным белком, обеспечивающим связь с соседней клеткой) и цитоплазматической бляшкой, состоящей, в том числе, из α -катенина и β -катенина (белки, связывающие актин). Десмосомы — это плотные клеточные контакты, которые образуются следующим образом: наружные поверхности цитоплазматических мембран двух клеток соединяются белками кадгеринами, десмоглеином и десмоколлином, указанные белки связаны с цитоплазматическими бляшками из десмоплакина, плакофилина и плакоглобина. Прочность данного соединения обеспечивает контакт цитоплазматической бляшки с промежуточными филаментами внутренней мембраны каждой клетки, образуемой десмином. Нексусы являются щелевыми контактами, состоящими из двух цилиндрических полуканалов — коннексонов, в состав которых в свою очередь входят шесть коннексинов (белковых субъединиц), окружающих канал шириной от 1,6 до 2,0 нм. У беспозвоночных в построении щелевых контактов участвуют иннексины. Нексусы являются высокопроницаемыми контактами, которые также могут проводить потенциал действия и являются электрическими синапсами. Щелевые контакты в основном располагаются на границах между клетками миокарда, соединенными продольно, и практически не встречаются между клетками, просто расположенными рядом. Таким образом, при сокращении сердца, благодаря десмосомам, тяга одного кардиомиоцита передается другому, а нексусы обеспечивают синхронность сокращений.

Следует отметить, что выделение адгезивных контактов достаточно условно в связи с тем, что при иммуноэлектронной микроскопии было обнаружено, что в их состав входят также и десмосомные белки — десмоплакин, плакофилин и плакоглобин. В связи с этим, часто для обозначения разнообразия клеточных контактов вставочных дисков используется термин композитная область («*area composita*»).

Сократительный аппарат сходен со скелетными мышечными волокнами и образован миофибриллами. В миофибриллах тонкие нити актина и толстые нити миозина сократительных белков

расположены таким образом, чтобы обеспечить наибольшую силу сокращения. Основная единица миофибрилл называется саркомером (область между двумя Z-дисками).

Тонкие актиновые филаменты в миофибриллах собраны в структуру, называемую светлым (изотропным) I-диском, толстые миозиновые — в темный (анизотропный) A-диск.

Z-диски состоят из α -актинина, основного маркерного белка Z-дисков, а также множества других цитоскелетных и сигнальных белков. К Z-дискам прикрепляются тонкие нити, состоящие из актина, тропомиозина и тропонинового комплекса и направленные к центру саркомера. Острые концы актиновых филаментов в Z-диске закрыты белком CapZ, а концы, растягивающиеся по направлению к середине саркомера, тропомодулином.

В середине анизотропного диска саркомера располагается M-линия (полоса), которая удерживает толстые нити в середине саркомера. Основным маркерным белком M-линии является миозин. Выделяют три группы M-белков (миомезиновых), такие как M-белок, EN-миомезин, миомезин-3, которые присутствуют одновременно с миомезином в разные стадии развития сердца.

Миозиновые нити образованы димерами миозина, состоящими из тяжелой и двух легких цепей. Биполярные филаменты с хвостами миозина располагаются в центре саркомера, часть филаментов с головками миозина чередуется с актином и направляется в сторону Z-дисков. Миозин-связывающий C-белок (MyBP-C), контактирует с головками миозина и участвует в контроле сокращения на уровне толстых филаментов. Филаменты актина соединены с Z-линией и нитями миозина фибриллярными нерастяжимыми молекулами небулина.

Еще один вид филаментов представлен эластическими нитями титина (коннектин). Одна молекула титина тянется от Z-диска и ее N-конец связан с M-линией (мезофрагмой), где C-конец перекрывается со второй молекулой титина, растягивающейся от другой половины саркомера. Было показано, что в мутантных клетках, лишенных титина, саркомеры не собираются. По всей видимости, титин играет важную регуляторную роль в миофибриллогенезе (образовании миофибрилл).

Каждую миофибриллу опутывают продольные петли агранулярной эндоплазматической (саркоплазматической) сети или ретикулума, имеющие многочисленные анастомозы. С поверхности миосимпласта плазмолемма образует T-трубочки (тубулы), идущие поперечно в глубину клетки (T-система). У земноводных каналы саркоплазматического ретикулума изменяют направление и образуют поперечные каналы на уровне Z-дисков, у млекопитающих — на границе A- и I-дисков. На концах каналов формируются расширенные терминальные или (латеральные) L-цистер-

ны, участвующие в образовании совместно с Т-трубочками триад или диад.

Так как сердце представляет собой сложную трехмерную структуру, имеет место гетерогенность кардиомиоцитов. Показано, что в базальном миокарде собак плотность сердечных β -адренорецепторов выше, чем в других участках. Дифференциальный «апико-базальный» градиент наблюдается и в сердцах других видов животных. β -адренергическая чувствительность апикального миокарда выше, чем базальная у крыс, кошачьих и кроликов. Усиление симпатического влияния на определенные области сердца, с одной стороны, поддерживает эффективную работу сердца, с другой, может привести к повреждению верхушки сердца при высоком уровне катехоламинов при стрессе. Сравнение мембранной организации кардиомиоцитов у крыс показало наличие большего числа кавеол в плазматических мембранах базальных сердечных клеток (в 8 раз) по сравнению с апикальными. Как известно, кавеолы и липидные рафты имеют высокую плотность множественных мембранных рецепторов и сигнальных рецепторных молекул. В результате более высокой степени организации сигнальных микродоменов базальные клетки миокарда крыс способны к более строгому контролю уровня цАМФ.

2. Атипичные проводящие кардиомиоциты подразделяются на:

а) Р-клетки (от англ. *pace* — светлый) — клетки небольших размеров, полигональной формы, основные генераторы импульсов, практически лишены миофибрилл и имеют мало органелл, обеспечивающих сокращение (митохондрий, цистерн ЭПС). Проводящие кардиомиоциты потребляют мало кислорода, довольствуясь бескислородным окислением гликогена;

б) Т-клетки (от англ. *transitional* — переходный) или переходные клетки имеют небольшое количество сократительных миофибрилл, Т-трубочек и митохондрий, в связи с этим были названы промежуточными между сократительными и проводящими, их задача передавать импульс к клеткам Пуркинью. Как и вышеназванные, клетки обладают способностью к автоматии, но так как Р-клетки генерируют более частый ритм, Т-клетки не успевают генерировать собственный ритм;

в) клетки Пуркинью — крупные округлые клетки со светлой цитоплазмой и центрально расположенным ядром, миофибриллы немногочисленны и расположены нерегулярно, в этих клетках много включений гликогена, Т-трубочки практически отсутствуют (рисунок 53). Передают импульс от промежуточных клеток к рабочим клеткам миокарда. Волокна Пуркинью имеют видовые особенности, например, у лошадей, овец и крупного рогатого скота клетки Пуркинью очень крупные с большим количеством саркоплазмы, в то же время у кошек и собак, имеющих более высокую ЧСС, волокна Пуркинью тонкие.

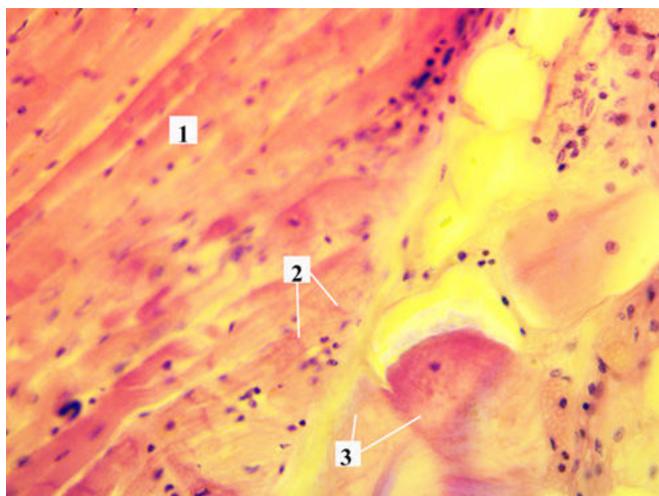


Рисунок 53. Сердечная мышечная ткань КРС. Окраска гематоксилином и эозином. Об.100, ок. 10:

1 — сократительные кардиомиоциты, 2 — вставочные диски, 3 — волокна Пуркинье

3. Секреторные кардиомиоциты имеют компоненты, характерные для рабочих миоцитов, а также хорошо развитую гранулярную эндоплазматическую сеть, комплекс Гольджи, включения с секретом, типичные для секретирующих клеток. Как правило, секреторные кардиомиоциты (СК) окружены капиллярами с фенестрированным эндотелием, среди них выделяют:

а) СК предсердий, участвующие в выработке натрийуретического фактора (натрийуретический пептид, натрийуретический вазодилатирующий фактор, атриопептин). Данный гормон участвует в изменении тонуса сосудов за счет выделения мочи и выведения с ней ионов натрия, в результате понижая артериальное давление;

б) СК желудочков, участвующий в выработке венстрикулина, гормона, вызывающего сокращение гладких миоцитов сосудов, что приводит к их спазму.

Было показано, что у крыс все элементы проводящей системы желудочков, включая клетки Пуркинье, участвуют в выработке натрийуретического гормона. У данного вида животных выделяют волокна Пуркинье I типа, имеющие кабелеобразную структуру, их ультраструктура сходна и с классическими волокнами Пуркинье и с предсердными секреторными клетками. Волокна Пуркинье II типа напоминают рабочие желудочковые кардиоциты и располагаются под волокнами I типа, либо опираются в эндо-

кард. Еще одной особенностью волокон II типа является то, что они не отделены от соседних сократительных кардиомиоцитов соединительной тканью.

3.2.1 Автоматия. Проводящая система сердца

Автоматия сердца. Сердце способно к ритмическому сокращению благодаря импульсам, возникающим внутри самого органа, без воздействия внешних раздражителей. Автоматическая работа сердца возможна благодаря наличию в нем атипических мышечных клеток, получивших название «пейсмекеры» и находящихся в узлах проводящей системы.

Пейсмекеры или водители ритма регулируют не только частоту сокращений сердца, но и взаимосвязь и последовательность сокращений предсердий и желудочков, в каждой группе клеток проводящей системы сердца заложена целая программа частотных сокращений.

Основными элементами проводящей системы сердца млекопитающих являются (рисунок 54):

1. Синоатриальный узел (синусно-предсердный, синусный, узел Кейса-Флека) расположен в области устья полых вен. Данный узел является главным центром автоматии сердца, т.е. пейсмекером первого порядка. Возбуждение от синоатриального узла передается к следующему узлу по трем предсердным проводящим трактам: переднему, среднему (Венкебаха) и заднему (Тореля). От правого предсердного проводящего тракта отходит пучок Бахмана, идущий в левое предсердие.

Если перевязать сердце лягушки между синусом и предсердиями (лигатура Станниуса), то синусный узел будет обеспечивать только сокращение синуса, а предсердия и желудочки не сокращаются.

2. Атриовентрикулярный узел (предсердно-желудочковый, пограничный, Ашофф-Тавара) расположен в правом предсердии в области межпредсердной перегородки вблизи от соединительного кольца, разделяющего предсердия и желудочки. Важным свойством второго узла является его способность проводить возбуждение только в одном направлении, что обеспечивает направленность возбуждения и координированную работу предсердий и желудочков.

Импульсы, проходя через атриовентрикулярный узел, задерживаются на 0,02—0,04 с («атриовентрикулярная задержка»). Также в литературе используют термин «атриовентрикулярное соединение» — это анатомическая область локализации атриовентрикулярного узла, прилегающие к нему части предсердий и ствола пучка Гиса.

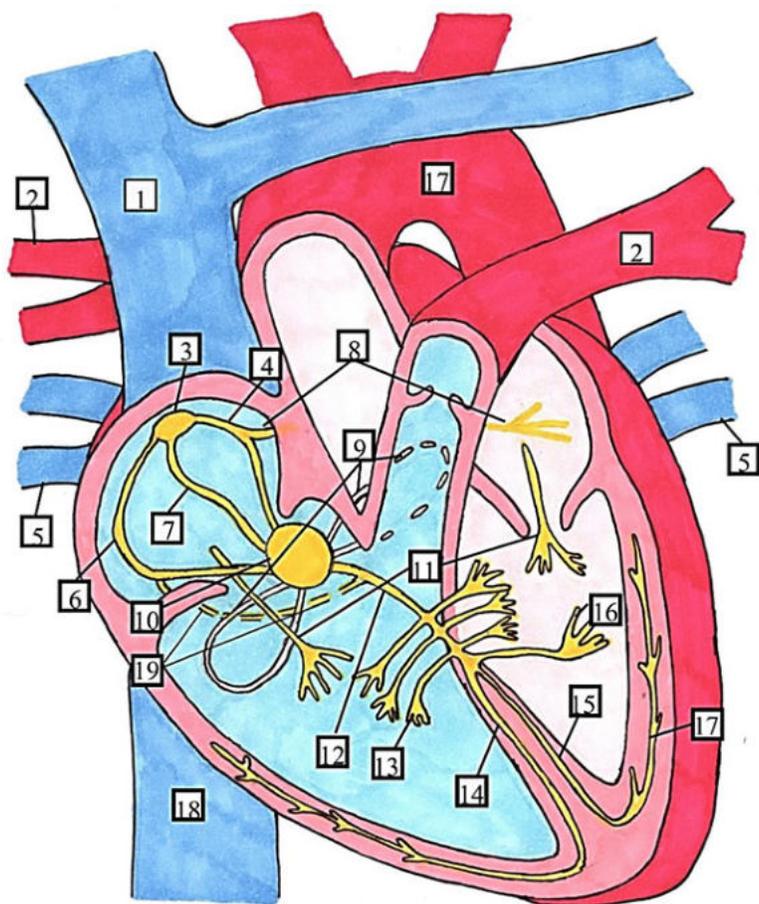


Рисунок 54. Проводящая система сердца.

1 — краниальная полая вена, 2 — легочные артерии, 3 — синусный узел, 4 — передний предсердный тракт, 5 — легочные вены, 6 — задний предсердный тракт, 7 — средний предсердный тракт, 8 — пучок Бахмана, 9 — аортальное кольцо (проводящий путь, имеющийся у птиц и в эмбриональном периоде у млекопитающих), 10 — атриоventрикулярный узел, 11 — пучки Кента, 12 — ствол пучка Гиса, 13 — волокна Махейма, 14 — правая ножка пучка Гиса, 15 — левая ножка пучка Гиса, 16 — задняя ветвь пучка Гиса, 17 — волокна Пуркинье, 18 — каудальная полая вена, 19 — пучок Джеймса

3. Третий узел проводящей системы, участвующий в обеспечении ритмической активности сердца, представлен пучком Гиса и волокнами Пуркинье.

Пучок Гиса начинается от атриовентрикулярного узла и идет по межжелудочковой перегородке, затем он разветвляется на две основные ветви — правую и левую ножки. В свою очередь левая ножка пучка Гиса отдает переднюю и заднюю ветви.

Конечные разветвления проводящей системы представлены анастомозирующими, расположенными под эндокардом сетями волокон Пуркинье, которые через транзиторные клетки соединяются с сократительным миокардом. По разветвлениям проводящей системы возбуждение доходит до всех клеток сердечной мышцы, вызывая ее сокращение.

У некоторых видов млекопитающих достаточно подробно описаны и дополнительные тракты проводящей системы. В частности, пучки Кента передают импульс из предсердий в соответствующие желудочки; пучок Джеймса идет из предсердий к окончанию атриовентрикулярного соединения; ствол пучка Гиса пронизывают волокна Махейма, идущие в миокард правого и левого желудочков.

Анатомические особенности проводящей системы у животных.

Пучок Гиса является единственной частью проводящей системы сердца, которая пронизывает центральное волокнистое тело сердца. Центральное волокнистое тело сердца образовано путем объединения соединительной ткани листков аортального и митрального клапанов с перегородчатой створкой трикуспидального клапана (тригона) и перепончатой частью межжелудочковой перегородки. Во многих сердцах млекопитающих тригон является волокнистым, но в сердцах крупного рогатого скота имеет костную или хрящевую центральную часть (*os cordis*). В то же время у кашалотов волокнистое тело сердца образовано рыхлой соединительной тканью. Левая ножка пучка Гиса у телят состоит из трех ветвей и берет начало в верхней части межжелудочковой перегородки, у овец имеются только две ветви, которые начинаются на середине межжелудочковой перегородки. Как в сердцах телят, так и овец, дистальные разветвления его ветвей направлены к папиллярным мышцам и прилегающим стенкам желудочков и располагаются внутри небольших мышечных трабекул, пересекающих желудочковую полость и формирующих «ложное сухожилие».

Волокна Пуркинье млекопитающих были разделены в зависимости от структуры на три группы: I типа — обычно встречается у копытных, II типа — у обезьян, плотоядных и человека и III типа — у грызунов. У овец и коз клетки Пуркинье крупнее рабочих миоцитов и в образовании сети волокон Пуркинье участвуют от 2 до 8 клеток, отдельные нити Пуркинье окружены ретикулярными волокнами. Клетки связаны с помощью щелевых контактов

и десмосом. В сердцах копытных субэндокардиальная сеть Пуркинье имеет эллиптическое расположение как в левом, так и в правом желудочках, от контура эллипсов отходят ветви, которые, проходя через стенки желудочков, либо отдают новые ветви, либо образуют анастомозы с другими ветвями. В сердцах крупного рогатого скота мало переходных клеток, не имеющих оболочки из соединительной ткани. В сердцах овец переходные клетки не были обнаружены.

Сеть волокон Пуркинье у приматов и плотоядных более сложная, клетки Пуркинье имели цилиндрическую или веретенообразную форму, за исключением клеток, расположенных на бифуркациях и имеющих многоугольную или звездчатую форму. Ретикулярные волокна окружали каждую клетку сети волокон Пуркинье.

У грызунов клетки Пуркинье (III типа) по цитоархитектонике сходны с желудочковыми миоцитами и даже несколько меньше последних в диаметре, имеют цилиндрическую форму и организованы в параллельные ряды, продолжающиеся в эндокарде. Как и у животных второй группы, каждая клетка Пуркинье окружена ретикулярной тканью.

У китообразных ретикулярные волокна окружают нити волокон Пуркинье, клетки Пуркинье морфологически сходны с таковыми у животных I и II типа.

Проводящая система птиц недостаточно исследована, имеется лишь достаточно подробное описание у африканского страуса. Синоатриальный узел у страуса находится рядом с окончанием правой полой вены, волокна данного узла являются промежуточными по строению между мышечными волокнами и волокнами Пуркинье. Истинные Р-клетки располагаются внутри узла на периферии и в пучках, отходящих от узла. Атриовентрикулярный узел у страуса лежит напротив ушка сердца в основании предсердия. В сердце страуса имеются полосы модераторов (септомаргинальные трабекулы) в разных участках как в правом, так и в левом желудочках. Данные полосы рассматриваются как кратчайший путь от межжелудочковой перегородки к свободной стенке левого и правого желудочка. Волокна Пуркинье имеют большие размеры и сходны с таковыми у собаки, но у страуса отсутствует прозрачная перинуклеарная область в клетке Пуркинье. Также у страуса в клетках Пуркинье описаны округлые скопления лептомеров (форма миофибрилл), значение которых не установлено.

Филогенез проводящей системы сердца.

Среди беспозвоночных наиболее исследованным является сердце маленькой плодовой мушки *Drosophila melanogaster*. Было доказано, что импульс, вызывающий движение гемолимфы, возникает в участке спинной аорты — аналог сердца хордовых. Тем

не менее, неизвестно, являются ли миоциты кардиостимуляторами или биения являются нейрогенными. У ряда крошечных ракообразных отряда *Stomatopoda* (*Squilla mantis*, *Squilla oratoria*) кардиостимуляция сердца осуществляется волокнами нервного ганглия, расположенного за дорсальной стенкой сердца. У других примитивных ракообразных (например, *Daphnia*) автоматика сердца является миогенной.

У примитивных хордовых, таких как оболочники, сердце трубчатое и кровеносная система незамкнутая. Стенка сердца состоит из одного слоя миоэндотелиальных клеток, связанных электромеханически и обладающих автоматией. Главного центра автоматии нет, центр кардиостимуляции переключается с одного полюса сердечной трубки на другой. Специализированные проводящие миоциты были обнаружены только в сердечной трубке оболочников рода *Ciona*. Также было выяснено, что у вида *Ciona savignyi* перикард, представляющий жесткий внешний слой клеток и окружающий миокард, улучшает кровоток и обеспечивает структурную поддержку миокарда. При повреждении перикарда наблюдалось аневризматическое выпячивание миокарда и частичное закрытие просвета сердца во время сокращения.

У ланцетников, представителей примитивных хордовых, кровеносная система становится замкнутой, но функцию сердца также выполняют сосуды. Основная насосная функция отмечена в вентральной аорте, также к автономным сокращениям способны и субинтестинальная, воротная и печеночная вены.

У рыб, имеющих одно предсердие и один желудочек, специфические клетки проводящей системы были обнаружены в венозной пазухе и предсердии. Было описано, что импульс распространяется через предсердие рыб, затем происходит его задержка в атриовентрикулярном соединении и далее протекает быстрая активация желудочков от вершины к основанию. И хотя гистологически определенного проводящего пучка тканей в желудочке рыб не было обнаружено, тем не менее, есть некоторые субэндокардиальные трабекулярные полосы, которые ограничивают атриовентрикулярный канал и верхушку. Предполагают, что эти трабекулы могут быть функциональным эквивалентом ветвей пучка и волокон Пуркинье.

У эмбрионов млекопитающих клетки синусового узла образуются из клеток, экспрессирующих T-box транскрипционные факторы (Tbx3) и Islet-1. Тем не менее, у низших позвоночных, как говорилось выше, не выявлены ни структурные, ни молекулярно различимые компоненты проводящей системы. В связи с чем невозможно объяснить эволюционные предпосылки возникновения проводящей системы у более развитых животных. Однако Ф. Тесадори и соавторы (2012) показали, что в сердце эмбриона рыб-

ки-зебры есть клетки экспрессирующие *Islet-1* и *Tbx3*, а у взрослых рыбок данные клетки продолжают экспрессировать типичный для клеток-кардиостимуляторов фактор *Islet-1* и образуют кольцеобразную структуру на стыке венозного синуса и предсердия.

У земноводных основные зоны распространения возбуждения располагаются в области атриовентрикулярного канала, однако проводящая система не дифференцирована. Наиболее совершенна среди земноводных проводящая система у жабы *Xenopus laevis*, в сердце которой были продемонстрированы субэндокардиальные трабекулярные связи, соединяющие атриовентрикулярный канал с верхушкой желудочка.

Среди рептилий наибольший интерес представляет сердце крокодилов. Из правого желудочка кровь выбрасывается в общий легочный ствол и левую аорту (питающую кишечник), из левого желудочка кровь выбрасывается в правую аорту и снабжает остальные органы насыщенной кислородом кровью. Правая и левая аорты разделяют стенку сердца и сообщаются через отверстие *Panizzae*, ниже сердца имеется еще один анастомоз аорт. Открытие и закрытие отверстия *Panizzae* контролируется. Кроме того, в подлегочном конусе имеется гребень, работающий как функциональный сфинктер, в результате кровотока может переключаться из легочной системы на систему кровоснабжения органов у ныряющего крокодила. Ученые предполагают, что у динозавров строение сердца было таким же, как у крокодилов. Однако проводящая система крокодилов недостаточно изучена. Синоатриальный узел был обнаружен у американского аллигатора, хотя анатомически сформированные проводящие пути у крокодилов не описаны.

Хотя у ряда птиц описан синоатриальный узел, но все еще есть некоторые сомнения относительно его положения и даже его присутствия в качестве отдельного узла у птиц, связано это с тем, что собраны в основном электрофизиологические, а не гистологические доказательства его наличия у птиц. Проводящая система птиц имеет в своем составе атриовентрикулярный пучок, ветвь перегородки, ретроаортальную корневую ветвь и правый кольцевой атриовентрикулярный пучок. Атриовентрикулярные волокна идут от атриовентрикулярного кольца, не контактируя с мышечными волокнами предсердий, к желудочкам.

У млекопитающих подкласса *Prototheria*, представителями которого являются утконос, ехидна, левый атриовентрикулярный клапан сердца трехстворчатый, правый в отличие от остальных млекопитающих состоит из одного листка. Также уникально у этих животных строение вен: верхняя полая вена билатеральная или двойная и не изменяется у половозрелых животных, а в дренировании сердечной стенки принимают участие не только сердечные вены, но также и коронарные вены, впадающие в правое

предсердие. Проводящая система сердца также имеет особенности: правая ветвь пучка Гиса разветвляется. Одна ветвь располагается каудально и вентрально на правой стороне желудочковой перегородки, большая вторая ветвь располагается позади и спускается вниз по перегородке и после этого делится на четыре пучка, которые распространяются на стенку желудочка и продолжают субэндокардиальную сеть Пуркинье.

3.2.2 Возбудимость. Потенциалы покоя и действия кардиомиоцитов и пейсмекерных клеток

Возбудимость — это свойство возбудимых тканей, и в том числе сердца, переходить в состояние возбуждения под действием раздражителей, в частности, электрических или химических. Возбуждение связано с изменением мембранного потенциала клеток миокарда.

Клетки миокарда, как и клетки других возбудимых тканей, имеют мембранный потенциал покоя, связанный с действием ионных насосов мембраны и разной концентрацией ионов натрия, калия, кальция и хлора по обе стороны мембраны.

Мембранный потенциал покоя рабочих кардиомиоцитов составляет в среднем от — 80 до — 90 мВ (для сравнения в скелетных мышцах и нервных клетках от — 60 мВ до — 80 мВ).

Основной причиной формирования постоянного мембранного потенциала в клетке является разность катионов (калий, натрий, кальций) и анионов (хлор, глутамат, аспартат, органические фосфаты и другие) внутри клетки и снаружи. В клетке больше всего ионов K^+ — 135 мМ (внеклеточная концентрация 4 мМ). Ионов Na^+ , Ca^{2+} и Cl^- больше во внеклеточной среде 145 мМ, 2 мМ и 120—130 мМ, внутри клетки — 10 мМ, 10^{-4} мМ и 4 мМ соответственно. Меньшее количество Ca^{2+} в клетке связано с тем, что он находится в связанном состоянии с кислотами цикла Кребса в митохондриях, а также поглощается саркоплазматическим ретикулумом. Концентрация органических анионов значительно выше внутри клетки и из-за большого размера молекул мембрана для них непроницаема.

Важную роль в поддержании мембранного потенциала покоя играет проницаемость мембраны сердечных миоцитов для ионов. Мембрана кардиомиоцитов в покое проницаема для ионов K^+ , но практически непроницаема для ионов Na^+ , Ca^{2+} и, как говорилось выше, органических анионов. Транспорт K^+ осуществляется через специфические калиевые каналы по концентрационному градиенту (из клетки, где много K^+ наружу, где его мало). В сердце выделяют три основных типа калиевых каналов: каналы на-

пряжения, выпрямления и каналы утечки. Диффузия K^+ в покое осуществляется через каналы выпрямления, в результате выхода K^+ из клетки ее содержимое становится электроотрицательным, так как крупные анионы не могут пройти через мембрану. В результате в клетке возникают две силы: химическая сила, зависящая от концентрации K^+ и приводящая к его диффузии, электростатическая связана с тем, что отрицательные анионы внутри клетки притягивают положительные ионы калия обратно.

В случае если происходит уравнивание электростатической и химической сил возникает равновесный потенциал для K^+ , который описывается уравнением Нернста:

$$E_K = -61,5 \times \log\left(\frac{[K^+]_{in}}{[K^+]_{out}}\right),$$

где E_K — равновесный потенциал для калия, $[K^+]_{in}$ — концентрация калия внутри клетки, $[K^+]_{out}$ — концентрация калия снаружи клетки.

Естественно, что для получения точной величины потенциала клетки нужно учитывать внутри- и внеклеточные концентрации других ионов. Однако для покоящейся клетки часто используют уравнение Нернста для K^+ , так как проводимость для ионов калия в 100 раз выше, чем проводимость для Na^+ .

Третий механизм, поддерживающий мембранный потенциал клетки, это работа Na^+/K^+ насоса, который выводит 3 иона Na^+ из клетки и закачивает 2 иона K^+ в клетку с затратой энергии АТФ.

В результате действия раздражителя любой природы (например, электрического импульса, пришедшего от пейсмекера или соседней клетки), приводящего к изменению потенциала покоя до критического уровня (порога), возникает потенциал действия.

Потенциал действия сердечной мышцы значительно отличается от скелетных мышц и нервов. Первое отличие заключается в том, что начинается потенциал действия сердца от более негативного потенциала покоя — 80 до — 90 мВ против — 60 мВ до — 80 мВ скелетных мышц и нервов. Второе отличие — амплитуда потенциала действия сердечной мышцы больше по величине и составляет 130 мВ, в отличие от других возбудимых тканей. И третье — фаза плато потенциала действия сердца имеет иной механизм возникновения и длительнее (от 150 до 300 мс), чем потенциал действия нейрона (1—5 мс).

Выделяют два типа потенциала действия в сердце: быстрый ответ рабочих кардиомиоцитов и волокон Пуркинье и медленный ответ, характерный для синусно-предсердного и предсердно-желудочкового узлов (рисунок 55). Ниже в тексте мы разберем их основные отличия.

В большинстве сердечных клеток выделяют пять фаз потенциала действия (рисунок 55).

Фаза 0 — быстрая деполяризация. Эта фаза вызвана быстрым и относительно большим притоком Na^+ в кардиомиоцит. При изменении потенциала покоя (V_m) до порогового уровня происходит изменение свойств клеточной мембраны, приводящее к открытию селективных быстрых Na^+ -каналов. Данные каналы имеют m-ворота (активационные), стремящиеся открыть канал, если V_m станет менее отрицательным, и h-ворота (инактивационные), которые, напротив, закрывают канал при менее отрицательном V_m . Обозначения m и h были приняты А.Л. Ходжкином и А.Ф. Хаксли. Таким образом, пороговый потенциал приводит к открытию m-ворот, активируя быстрые Na^+ -каналы. По мере поступления Na^+ в клетку, V_m становится все и менее и менее отрицательным, открывая большее число каналов до тех пор, пока все m-ворота Na^+ -каналов не откроются.

В течение данной фазы происходит сначала нейтрализация отрицательного заряда внутри клетки (вследствие поступления положительных ионов натрия). Затем V_m приобретает нулевое значение и хотя электростатическая сила, требующаяся для переноса натрия, исчезает, Na^+ продолжает поступать в клетку через Na^+ -каналы из-за большого концентрационного градиента. В результате внутренняя часть клетки приобретает положительный заряд. Изменение заряда мембраны на противоположный называется овершутом. Ионы натрия перестают входить в клетку, когда в течение нескольких мс закрываются h-ворота.

Величину и скорость притока натрия в сердечные клетки во время данной фазы определяет соотношение величины и скорости изменения мембранного потенциала (dV/dt). При большем dV/dt возбудимость клетки и передача импульса происходит быстрее. Клетки сердца с более отрицательным мембранным потенциалом, а именно рабочие миоциты и клетки Пуркинье, имеют большую возбудимость и более быструю скорость проведения, в сравнении с клетками с менее отрицательным мембранным потенциалом (синоатриального и атриовентрикулярного узлов, патологически измененными кардиомиоцитами).

Фаза 1 — ранняя реполяризация, вызванная временным оттоком из клетки K^+ . Положительный заряд внутри клетки и высокая концентрация K^+ внутри способствуют непродолжительному выбросу K^+ , способствуя частичной реполяризации.

Фаза 2 — плато. Во время данной фазы наблюдается приток Ca^{2+} через кальциевые каналы, которые более медленные, чем Na^+ -каналы. Наиболее распространенным типом кальциевых каналов является Ca^{2+} -канал L-типа, названный так из-за того, что прохождение тока через эти каналы продолжается в течение дли-

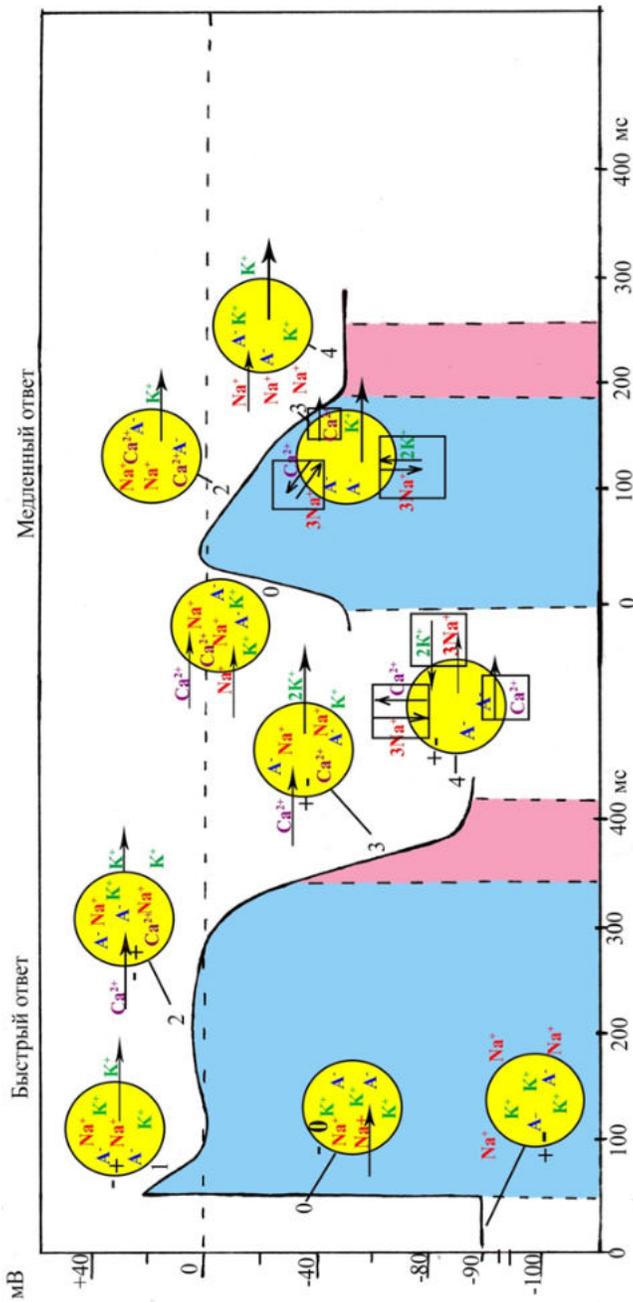


Рисунок 55. Потенциал действия сердечных волокон с быстрым и медленным ответом. График потенциала действия изображен сплошной линией черного цветом. Области, выделенные голубым цветом, соответствуют абсолютной рефрактерности волокон, розовым — относительной. Желтым кругом схематично изображена клетка, стрелками — поток ионов (Na^+ — ионы натрия, Ca^{2+} — ионы кальция, K^+ — ионы калия, A^- — анионы органических кислот), выделенные рамкой представляют ионные насосы, работающие с затратой энергии АТФ. Заряд клетки внутри и снаружи показан при быстром ответе, при медленном — заряд клетки в соответствующие фазы не отличается

тельного периода времени (long lasting). Возрастание кальциевой проводимости начинается сразу после того, как потенциал действия становится менее негативным, причем вначале потенциала действия внутри клетки Ca^{2+} меньше чем снаружи. Вхождение Ca^{2+} наблюдается на протяжении всей стадии плато, что необходимо для сопряжения процессов возбуждения и сокращения (внеклеточный Ca^{2+} вызывает внутриклеточное высвобождение кальция).

Кроме того, химическая и электростатическая силы в начале данной фазы способствуют выходу K^+ из клетки, но по мере достижения V_m положительных значений, K^+ ток уменьшается. Таким образом, пока заряд, приносимый Ca^{2+} в течение фазы 2, уравновешивается зарядом, выходящим из клетки с K^+ , на графике потенциала действия мы наблюдаем горизонтальный участок — плато.

Фаза 3 — окончательная реполяризация. Во время данной фазы мембранный потенциал возвращается к состоянию покоя, что связано с тем, что выход ионов K^+ преобладает над входом ионов Ca^{2+} . В совокупности каналы, отвечающие за фазу 3, также определяют продолжительность действия сердечного потенциала, рефрактерность сердечной клетки и продолжительность сверхнормального периода.

Фаза 4 — отдыха или восстановления ионных концентраций. Избыток ионов Na^+ , поступивший в клетку наиболее интенсивно во время фазы 0, начинает выкачиваться с помощью Na^+ - K^+ -насоса, фермента с АТФазной активностью. Данный белок выносит 3 иона Na^+ из клетки и 2 K^+ в клетку с затратой энергии АТФ.

Ионы Ca^{2+} удаляются Na^+ - Ca^{2+} -обменником (3 иона Na^+ закачивает в клетку и удаляет 1 ион Ca^{2+}), а также АТФ-зависимым Ca^{2+} -насосом.

Потенциал действия по типу медленного ответа имеет следующие отличия: фаза 1 (ранней реполяризации) отсутствует, за ней сразу следует плато (фаза 2), которое менее выражено; переход от фазы 2 к окончательной реполяризации (фаза 3) менее выражен, завершается потенциал действия также фазой восстановления (4).

Так как деполяризация и реполяризация в отдельных участках сердца возникают одновременно, разность биопотенциалов между такими участками миокарда изменяется в течение сердечного цикла. В каждый момент времени возникают две точки (полюса) с разницей потенциалов, условная линия, проложенная между ними, называется электрической осью сердца.

Отличительной особенностью пейсмейкерных клеток является то, что потенциал действия у них развивается в период покоя — спонтанная диастолическая деполяризация (потенциал кардио-

стимулятора или «кардиостимулирующий потенциал»). Кардиостимулирующий потенциал имеет малую крутизну подъема, а также слабовыраженную стадию реполяризации, во время которой мембранный потенциал достигает уровня -50 до -60 мВ (фаза 4), после чего вновь начинается фаза медленной диастолической деполяризации (у клеток, не обладающих автоматией, как описано выше, потенциал фазы 4 постоянен). Деполяризация пейсмейкеров имеет постоянную скорость до достижения порога, запуская потенциал действия.

Частота разряда пейсмейкерных клеток зависит от: степени деполяризации фазы 4; максимального отрицательного заряда фазы 4 или порогового потенциала.

Диастолическую деполяризацию пейсмейкерных клеток обеспечивают три разновидности ионных токов:

1. Входящий ток ионов Na^+ , вызванный гиперполяризацией, осуществляющий перенос Na^+ через специфические каналы. В литературе встречается также название данного тока — I_f (от англ. funny — странный (смешной) ток), связанный с тем, что при открытии данного тока, исследователи не ожидали того, что после реполяризации Na^+ начнет заходить в клетку. Активация I_f начинается после снижения мембранного потенциала от -50 мВ.

2. Второй ток возникает к концу фазы 4, когда мембранный потенциал снижается приблизительно до -55 мВ, в результате открываются каналы и приток Ca^{2+} в клетку увеличивается. Приток ионов Ca^{2+} приводит к нарастанию диастолической деполяризации, переходящей в потенциал действия.

3. Третья разновидность ионного тока, возникающая в пейсмейкерных клетках, является антагонистом двух выше названных токов — выходящий калиевый ток задержанного аномального выпрямления. Указанный ионный ток вызывает длительную утечку ионов K^+ после нарастания потенциала действия. Снижение утечки K^+ отмечается в течение 4 фазы, в результате уменьшается и его противодействие входящим кальциевому и натриевому токам

Ионные токи, обеспечивающие явление автоматии в пейсмейкерных клетках волокон Пуркинье желудочков, синоатриального и атриовентрикулярного узлов сходны, однако в волокнах Пуркинье отсутствует входящий Ca^{2+} ток.

3.2.3 Проводимость, сократимость, рефрактерность

Проводимость — свойство сердечных клеток проводить волну возбуждения. В сердечной мышце, в отличие от скелетных,

возбуждение передаются от кардиомиоцита к кардиомиоциту. Это особенность сердечных волокон связана с наличием между кардиомиоцитами особых клеточных контактов — адгезивных контактов, десмосом и нексусов.

Десмосомы и адгезивные контакты объединяют кардиомиоциты с помощью промежуточных филаментов в единую прочную структуру. Нексусы участвуют в обмене между клетками ионов, сахаров, небольших пептидов и других веществ с небольшой молекулярной массой. Благодаря способности к быстрому перемещению ионов по данным каналам, нексусы также выполняют функцию быстрых электрических синапсов, что позволяет проводить волну возбуждения электрическим путем от мышечных клеток-пейсмейкеров, вырабатывающих потенциал действия.

Центры автоматии имеют разный ритм возбуждения. При этом в сердце существует иерархия центров автоматии, по мере удаления от синусно-предсердного узла, происходит уменьшение способности к автоматии центров проводящей системы сердца. В норме ритм возбуждения миокарда задает именно синусно-предсердный узел. Данная особенность названа законом градиента сердца. Атриовентрикулярный узел и нижележащие структуры проводящей системы сердца имеют более медленный ритм, чем синусно-предсердный узел.

Однако вся мышца сердца, как говорилось выше, сокращается в быстром ритме первого узла. С чем это связано? Была выявлена еще одна особенность сердечной мышцы, носящая название усвоение ритма — структуры с более медленным ритмом генерации потенциала действия подстраиваются и работают в более частом ритме других участков проводящей системы.

Клеточный состав проводящей системы сердца функционально неоднороден. Выделяют истинные пейсмекеры, способные к спонтанной генерации потенциала действия, и потенциальные (латентные). Латентные водители ритма имеют такой же ритм сокращения, что и рабочие кардиомиоциты. Однако в случае нарушения функционирования истинного пейсмекера латентный пейсмекер может выполнять его функцию, в то время как обычные сократительные кардиомиоциты не обладают такой способностью. В норме в потенциальных водителях ритма спонтанная диастолическая деполяризация прерывается импульсом, приходящим от синусного узла, что обуславливает скачкообразный переход фазы 4 в фазу 0 следующего цикла.

Необходимым условием нормального проведения волны возбуждения в сердце является целостность всех узлов и путей проводящей системы.

При этом если по каким-то причинам разрушается или нарушается функционирование главного центра автоматии, его функ-

цию берут клетки атриовентрикулярного узла. Через какое-то время клетки предсердий, обладающие свойством автоматии, становятся доминирующими. При повреждении атриовентрикулярного узла, волокна Пуркинье также могут задавать ритм сердца, однако пейсмейкерные клетки желудочков разряжаются с меньшей частотой (от 30—40 ударов в минуту).

Инициировать сокращение сердца могут разные области сердца, в том числе и не принадлежащие проводящей системе и носящие название эктопических водителей ритма (фокусов). Эктопические водители ритма могут проявлять свою активность в условиях, когда основные пейсмейкерные центры дают сбой, что является проявлением компенсаторного механизма. В случаях, если эктопические ритмы срабатывают одновременно с ненарушенными основными центрами автоматии, это может привести к нарушению ритма сердца.

Электрические (нексусы) и механические связи (адгезивные контакты, десмосомы) между кардиомиоцитами также позволяют синхронизировать возбуждение и сокращение сердечных клеток в виде целостной сократительной реакции (функциональный синцитий). Потенциал действия передается от волокон Пуркинье к сократительным кардиомиоцитам, локализованным субэндокардиально, далее потенциалы передаются на соседние кардиомиоциты по направлению к эпикарду.

Сократимость — это способность миокарда отвечать на возбуждение сокращением. Хотя приведенное понятие сократимости для сердечной и скелетной мышц не отличается, сократимость миокарда отражает еще и его способность отвечать различной силой и скоростью сокращения на различные нагрузки или регуляторные воздействия.

Сердечная мышца имеет следующие особенности, которые обуславливают отличия от скелетных мышц при сокращении:

1. Щелевые и плотные контакты формируют функциональный синцитий сердечной ткани.

2. Сердечная ткань содержит огромное количество митохондрий в сравнении со скелетной мышцей. Объем митохондрий составляет 20—40 % от клеточного объема. В сердце существует несколько взаимодействующих биоэнергетических путей, способствующих метаболизму митохондриальной энергии: окисление пирувата, цикл трикарбоновых кислот (Кребса), митохондриальное β -окисление жирных кислот, и общий конечный путь — окислительное фосфорилирование. Жирные кислоты являются основным энергетическим субстратом. В сердце плода преобладающими энергетическими субстратами являются глюкоза, лактат, а также запасы гликогена (источник глюкозы). Изменения биоэнергетической функции митохондрий и дефекты митохондриаль-

ной ДНК имеют важное значение в патогенезе сердечно-сосудистых заболеваний.

3. Миокард сильнее васкуляризирован, одно сердечное волокно кровоснабжается 6—8 и более капиллярами.

4. В обмене веществ участвует также система поперечных тубул (Т-система, мембранные инвагинации), заполненных интерстициальной жидкостью с высоким содержанием кальция. В желудочках млекопитающих соседние тубулы соединены продольными тубулами (осевыми), образуя решетку. В предсердиях поперечные тубулы могут быть не развиты или вообще отсутствовать. Миофибриллы также окружены тубулами саркоплазматического ретикулула. Между кальциевыми каналами L типа тубул Т-системы и рианодиновыми рецепторами микротубул саркоплазматической сети имеются соединения — диады. Взрослые желудочковые кардиомиоциты обычно имеют хорошо организованную сеть диад с поперечными элементами, локализованными вдоль z-линий по концам саркомера. Осевые (продольные) диады также встречаются на уровне полосы А и располагаются вдоль длинной оси ячейки. В предсердиях плотность диад ниже, чем в желудочках, однако отмечено, что у разных видов она характеризуется значительной вариабельностью. У видов млекопитающих мелкого размера с высокой частотой сердечных сокращений, например, у крыс и мышей, отмечается высокая плотность диад в обоих направлениях. В желудочковых кардиомиоцитах более крупных видов менее плотная диадическая сеть с меньшим количеством продольных канальцев в желудочках. Таким образом, для сокращения сердечных мышц Ca^{2+} поступает из внеклеточных и внутриклеточных источников, в то время как скелетные мышцы используют только внутриклеточные источники ионов Ca^{2+} .

Сокращение сердца так же, как и скелетных мышц, обеспечивается миофибриллами, состоящими из сократительных белков актина и миозина. В сердце имеет место электромеханическое сопряжение, согласованность между возбуждением и сокращением сердечной мышцы (рисунок 5б).

Возбуждение кардиомиоцитов начинается с распространения волны возбуждения через щелевые контакты вдоль сарколеммы, а также через поперечные трубки Т-системы. При достижении мембранного потенциала значения — 40 мВ происходит открытие медленных потенциалзависимых кальциевых каналов L типа, имеющих как в поверхностной мембране, так и в мембранных инвагинациях трубочек Т-системы. Механизм их открытия связан с фосфорилированием белков каналов при участии цАМФ-зависимой протеинкиназы. В результате из внеклеточной среды поступает небольшое количество ионов Ca^{2+} . Источниками Ca^{2+} во внеклеточной среде являются интерстициальная жидкость,

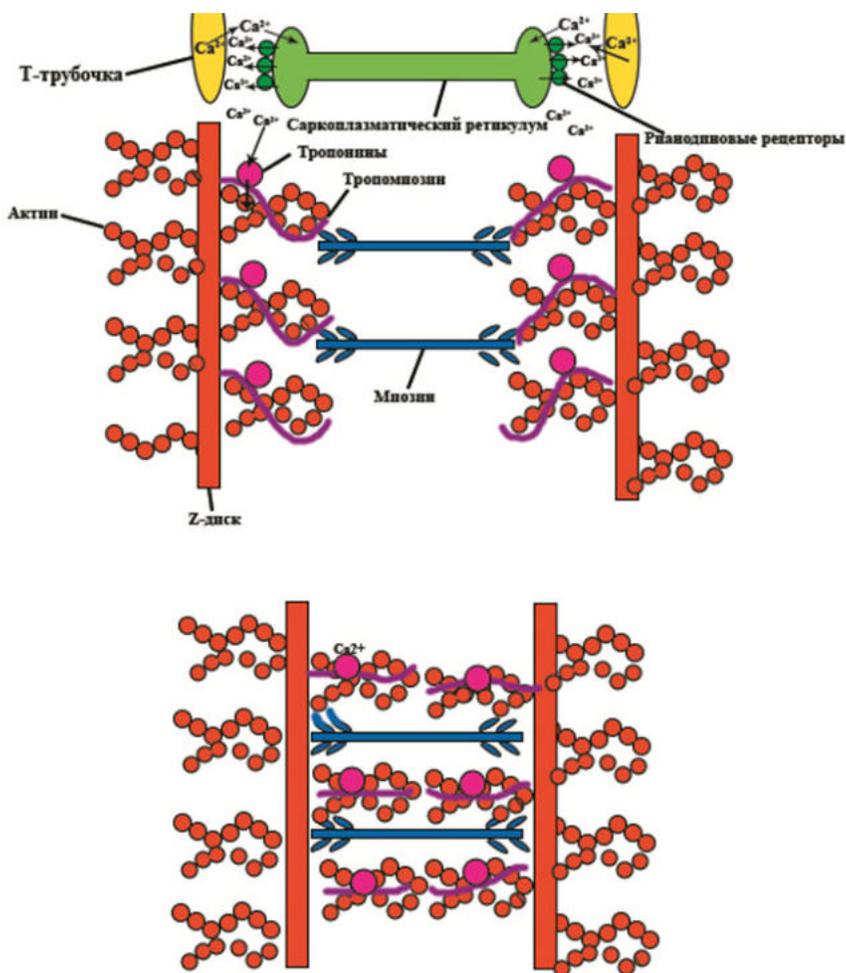


Рисунок 56. Сокращение кардиомиоцитов. Стрелками показан переход ионов Ca^{2+} при запуске потенциала действия

сарколемма и гликокаликс. Хотя количества поступившего Ca^{2+} (триггерного) недостаточно для запуска сокращения миофибрилл, тем не менее, его хватает, чтобы запустить высвобождение Ca^{2+} из рианодиновых рецепторов (RyR) цистерн саркоплазматического ретикулума. В связи с этим Ca^{2+} , запускающий освобождение ионов Ca^{2+} из ретикулума, носит название триггерного, а процесс сокращения в сердце кальций-индуцированного.

В результате в клетке возрастает уровень ионов Ca^{2+} , который при достижении высокой концентрации связывается с белком

тропонином-С. Образование кальциево-тропонинового комплекса после конформационного изменения приводит к появлению тянущего влияния на молекулу тропомиозина. Тропомиозин задвигается в желобок между двумя нитями актина, в результате актиновая нить освобождается от тропонин-тропомиозинового комплекса. Как только актиновая нить освобождается, головки миозина в присутствии ионов магния и АТФ прикрепляются к ее активным участкам. Важно отметить, что АТФ-азная активность головки миозина активируется до сокращения, при этом продукты расщепления (АДФ и фосфат) остаются связанными с головкой.

Дальнейшее взаимодействие актина и миозина объясняет гипотеза храпового механизма сокращения или теория зубчатого колеса. При прикреплении головки миозина к активному участку актиновой нити возникают конформационные изменения головки миозина, приводящие к ее наклону к плечу поперечного мостика. Наклон головки (рабочий ход) приводит к освобождению АДФ и фосфата и протягиванию актиновой нити. После выделения АДФ, к головке миозина снова присоединяется АТФ, в результате головка миозина отсоединяется от актина, переходит на следующий активный участок вдоль нити актина, возникает следующий рабочий ход. Таким образом, миозиновые головки задвигают шаг за шагом актиновые нити к центру миозина. Поперечные мостики работают независимо друг от друга.

В ряде литературных источников встречается также «модель скользящих нитей» или весельная модель, которая является наиболее общепризнанной. При освобождении активных центров актиновых филаментов, миозиновые мостики прикрепляются к актиновым нитям, формируя актинмиозиновый комплекс с АТФ-азной активностью.

При расщеплении АТФ конформационные изменения миозина приводят к тому, что головки мостиков поворачиваются внутрь саркомера. Это вызывает скольжение нитей актина относительно толстой нити миозина к центру саркомера, и, в конечном итоге, мышца укорачивается. Затем миозин соединяется со следующими активными центрами актина и т.д. Таким образом, основное отличие модели — это то, что актинмиозиновый комплекс является механохимическим преобразователем энергии АТФ.

В конце систолы Ca^{2+} не поступает в клетку и прекращается выход Ca^{2+} из саркоплазматической сети. В результате саркоплазматический ретикулум начинает закачивать обратно Ca^{2+} с помощью АТФ-зависимой Ca^{2+} помпы (насоса). Активация данного насоса запускается после фосфорилирования фосфоламбана цАМФ-зависимой протеинкиназой. В то же время происходит фосфорилирование тропонина I, препятствующее связыванию Ca^{2+} тропонином-С. В результате тропомиозин блокирует

активные участки актиновой нити, препятствуя связыванию с миозином, сердечная мышца расслабляется. Триггерный Ca^{2+} также удаляется из клетки при помощи $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ -насоса, который выкачивает из цитозоля один ион Ca^{2+} , а закачивает три Na^+ , а также Ca^{2+} АТФ-зависимого насоса (Ca^{2+} -помпа).

У животных, впадающих в спячку, уровень саркоплазматической кальциевой АТФазы 2а (SERCA 2а) увеличен в три раза по сравнению с животными, не впадающими в спячку. Ученые связывают это с тем, что при достижении температуры тела низких величин вплоть до 0°C необходимо предотвратить дисфункцию сердца, вызванную увеличением цитозольного Ca^{2+} . Ca^{2+} -АТФаза является ключевым ферментом, который предотвращает перегрузку кальция в кардиомиоцитах у впадающих в спячку животных. Интересно, что активность этого трансмембранного насоса в сердцах у зимующих сирийских хомячков *Mesocricetus auratus* зависит от состава жирных кислот в фосфолипидах саркоплазматического ретикулума. Состав фосфолипидов впадающих в длительную спячку хомячков характеризовался преобладанием линолевой кислоты и низким уровнем докозагексаеновой кислоты.

Сокращение сердца также подчиняется следующим закономерностям:

1. Сокращение сердца подчиняется закону «все или ничего», любой пороговый раздражитель приводит к возбуждению сердечной мышцы и максимальному сокращению. Сверхпороговый раздражитель не приведет к усилению амплитуды сокращения. Следовательно, пороговое раздражение сердечной мышцы одновременно является и максимальным.

2. Сердечная ткань не способна к суммированному сокращению (тетанусу) как скелетная мышца, даже при высокой частоте стимуляции она ответит одиночными сокращениями. Зависимость «частота-сила» мышцы сердца носит название хроноинотропно (*греч. chronos* — время, *inos* — сила) эффекта или «лестница Боудича». Впервые эта зависимость была обнаружена физиологом Х. Боудичем в 1871 г. на сердце лягушки, а затем и на сердечных мышцах других животных: кролика, собаки и морской свинки. Интересно, что у мелких млекопитающих, например у крысы, наблюдается как положительный, так и отрицательный хроноинотропный эффект, что может быть связано с колебанием концентрации внеклеточного уровня Ca^{2+} .

3. Сила сокращения миокарда прямо пропорциональна начальной длине мышечных волокон, то есть длине предшествующей сокращению. Ранее мы писали про открытие данного закона работы сердца, в настоящее время он носит название «закон сердца» (закон Франка-Старлинга).

4. Сила и скорость сокращения обратно пропорциональны друг другу. При нулевой нагрузке скорость мышечных сокращений максимальна, и, напротив, при максимальной нагрузке равна нулю, так как отсутствует укорочение мышцы.

Рефрактерность.

Сердечная мышца, относящаяся к возбудимым тканям, невосприимчива к действию повторных стимулов во время потенциала действия, то есть обладает рефрактерностью (рисунок 55). Особенностью рефрактерного периода сердца является его большая длительность (почти в 100 раз) в сравнении со скелетными мышцами. Длительный рефрактерный период сердечных клеток предохраняет их от быстрого повторного возбуждения. Потенциал действия и наличие рефрактерного периода миокарда создают предпосылки для ритмичной, стабильной работы сердца. Это позволяет закончиться предыдущей фазе возбуждения и связанно с ней сокращению сердечной мышцы.

Абсолютная рефрактерность (невозбудимость) клеток сердца с быстрым ответом наблюдается в течение 240 мс (общая продолжительность потенциала действия 300 мс) во время фазы 0 до середины фазы 3 (реполяризация), что связано с инактивацией Na^+ -каналов. Даже если в этот период на сердце подействует раздражитель сверхпороговой силы, он не окажет никакого влияния на сердечную мышцу. В норме рефрактерный период желудочков по длительности составляет 0,25—0,30 сек, в предсердиях он значительно короче и продолжается примерно 0,15 сек.

Во время периода относительной рефрактерности, сменяющего абсолютную рефрактерность (с середины фазы 3), возможна активация Na^+ -каналов при действии на сердечную мышцу раздражителя сверхпороговой силы. Длительность данного периода составляет около 30 мс. Также в сердце за несколько миллисекунд до окончания реполяризации наблюдается супернормальный период (повышенная возбудимость), в который даже подпороговый раздражитель может вызвать возбуждение. Этот период в кардиологии носит название «периода уязвимости» сердца, так как в этот период возрастает вероятность сбоя нормального ритма сердца, например при наличии эктопических очагов возбудимости.

В клетках сердца с потенциалом действия по типу медленно го ответа абсолютная рефрактерность наблюдается до конца фазы 3, т.е. до момента пока не произойдет реполяризация волокна.

В сердце возбудимость развивается циклически, эта закономерность носит название закона периодической невозбудимости сердца или рефлекс Мэрея. Возбудимость отсутствует во время систолы, а в диастоле достигает высокого уровня.

3.3 СЕРДЕЧНЫЙ ТОЛЧОК, ТОНЫ СЕРДЦА

В результате изменения формы сердца при сокращении и расслаблении (от эллипсоидной до круглой) возникает сердечный толчок. Так как плотность стенок желудочков увеличивается, то стенка сердца ударяет и надавливает на грудную клетку. Сердечные толчки у здоровых животных удовлетворительной упитанности хорошо ощущаются рукой при накладывании ладони или пальцев к груди в области расположения сердца.

У крупного и мелкого рогатого скота сердечный толчок лучше всего выявляется в четвертом межреберье на 2—3 см выше локтевого бугра на площади 5—7 см². У лошадей сердечный толчок определяется слева на площади 4—5 см² в пятом межреберье, также его можно ощутить справа в четвертом межреберье на 7—8 см ниже горизонтальной линии, проведенной от лопатко-плечевого сочленения. У свиней тяжело исследовать сердечный толчок из-за чрезмерного развития подкожной жировой клетчатки.

У плотоядных сердечный толчок лучше ощущается слева в пятом межреберье ниже середины нижней трети грудной клетки, справа его можно определить в четвертом-пятом межреберьях.

Сердечный толчок птиц выявляется одинаково с обеих сторон и ощущается ближе к переднему краю боковых частей грудной кости.

Сокращение предсердий и желудочков, наполнение кровью их полостей, захлопывание клапанов во время работы сердца приводят к возникновению механических, электрических, звуковых и некоторых других явлений.

Звуковые явления, сопровождающие работу сердца, называются тонами сердца. При аускультации у здоровых животных слышны два тона, фонетически их можно обозначить как «буутуп». Их легко прослушать, если приложить к грудной клетке животного ухо или фонендоскоп, усиливающий звук. Также для более чувствительного прослушивания сердечных звуков, производимого отдельными структурами сердца, применяют ультразвуковой способ.

Первый тон возникает в начале систолы желудочков (систолический), он более глухой, продолжительный, громкий и низкий; второй тон слышен в начале диастолы желудочков (диастолический), он более короткий, высокий, ясный и резкий.

Возникновение систолического тона связано с двумя мышечными, а также с клапанным и сосудистым компонентами: 1) систолой обоих предсердий, 2) систолой обоих желудочков, 3) захлопыванием правого и левого атриовентрикулярных клапанов, 4) колебательными движениями стенок аорты и легочной артерии

во время сокращения желудочков. Однако самый слышимый звук вызывает захлопывание атриовентрикулярных клапанов.

Диастолический тон связан с клапанным и сосудистым компонентами. Происхождение первого связано с закрыванием полулунных клапанов, второго — с колебанием стенок аорты и легочной артерии во время расслабления (диастолы) желудочков, когда давление в них ниже, чем в аорте и легочной артерии.

Звучность сердечных тонов зависит от условий проведения колебаний на поверхность грудной клетки животного, например от степени упитанности животного, толщина грудной клетки, вязкость крови и др. Существуют точки наилучшей слышимости сердечных тонов у разных видов животных — *puncta optima*.

У крупного рогатого скота, овец и коз проекция двухстворчатого клапана находится в четвертом межреберье слева, на уровне нижней трети грудной клетки. Полулунные клапаны аорты также можно прослушать в данном межреберье на лопатко-плечевой линии. На том же уровне справа хорошо слышен трехстворчатый клапан. Также слева в области третьего межреберья на уровне слышимости двухстворчатого клапана хорошо прослушиваются полулунные клапаны легочной артерии.

У свиней двухстворчатый клапан хорошо прослушивается слева в четвертом межреберье посередине нижней трети грудной стенки; полулунные клапаны — с той же стороны в третьем межреберье ниже лопатко-плечевого сустава на 1—2 см. Полулунные клапаны легочной артерии лучше всего прослушиваются слева во втором межреберье на уровне середины нижней трети грудной клетки; точка лучшей слышимости трехстворчатого клапана располагается справа в третьем межреберье посередине нижней трети грудной клетки.

У лошадей двухстворчатый клапан хорошо прослушивается в пятом межреберье слева в середине нижней трети грудной стенки, причем хорошо слышен и систолический и диастолический тоны. Полулунные клапаны аорты слышны в четвертом межреберье слева на ширину 2—3 см ниже горизонтальной линии от лопатко-плечевого сустава. Справа в третьем межреберье в середине нижней трети грудной стенки располагается проекция полулунных клапанов легочной артерии, с той же стороны в четвертом межреберье посередине нижней трети грудной клетки — трехстворчатого клапана.

У плотоядных слева прослушивают двустворчатый клапан в пятом межреберье над горизонтальной линией посередине нижней трети грудной клетки; полулунные клапаны аорты в четвертом межреберье под горизонтальной линией, идущей от плечевого сустава; полулунные клапаны легочной артерии — в третьем межреберье. Точка лучшей слышимости трехстворчатого клапана

располагается в четвертом межреберье справа над горизонтальной линией посередине нижней трети грудной клетки.

У крупного рогатого скота оба тона сердца громкие, однако систолический прослушивается отчетливее второго. У мелкого рогатого скота тоны сердца ясные, отчетливые и прослушиваются с обеих сторон грудной клетки достаточно хорошо. У свиней оба тона приглушенные, первый тон ослаблен. У лошадей систолический тон длиннее, ниже и затухает медленнее, чем диастолический. У плотоядных и систолический и диастолический тоны сердца ясные, громкие и отчетливые.

При обеспечении приборов прослушивания тонов сердца электронными усилителями можно выявить менее интенсивные тоны, а использование осциллографа позволит графически записать их в виде фонокардиограммы. Этот способ является более чувствительным и помогает установить точное время образования тонов сердца и соотнести их с другими процессами сердечного цикла.

3.4 ОСНОВЫ ЭЛЕКТРОКАРДИОГРАФИИ

Первоначально электрокардиография возникла как научный метод в 1849 году, это связано с открытием изменения заряда возбужденного участка миокарда в сравнении с невозбужденным (находящимся в состоянии покоя). Измерение разности потенциалов сердечных мышечных волокон производилось с использованием гальванометра. И. Мюллер и Р. Кёлликер проводили запись электрокардиограммы (ЭКГ) — кривой отражающей возбуждение сердца, на открытом сердце лягушки с 1855 г. В 1860—87 гг. А. Уоллер провел первые исследования на изолированных сердцах млекопитающих (кошки и собаки), Уоллер был также первым ученым пытавшимся получить электрокардиограмму у лошади. Итогом указанных исследований являлось то, что запись электрокардиограммы изолированного сердца может быть получена при накладывании электродов на определенные участки тела животных без вскрытия грудной клетки.

Последующее совершенствование и повышение чувствительности аппаратуры, упрощение записи ЭКГ и возможность ее длительного сохранения независимо от условий внешней среды, а также расшифровка электрокардиограммы привели к новому витку развития электрокардиографии. Наибольший вклад в развитие электрокардиографии того времени внес В. Эйнтховен, который обозначил зубцы электрокардиограммы (P, Q, R, S и T) (1895 г.), а также предложил три «стандартных отведения» (1903 г., отведения Эйнтховена названы стандартными в наше время), позволяющих выявить процессы, происходящие во фронтальной

плоскости сердца. Исследования В. Эйнтховена позволили использовать электрокардиографию в медицине человека.

Первыми приборами для снятия электрокардиограмм были струнные гальванометры, их использовали вплоть до 1925 г. Затем их сменили надежные и компактные катодные электрокардиографы. Кроме того, к этому времени накопился и обширный теоретический материал по электрокардиографии при различных патологиях сердца, были определены изменения на кривой ЭКГ, сопровождающие их.

В 1931 г Ф. Вильсоном с сотрудниками и в 1942 г. Е. Гольдбергером были записаны электрокардиограммы при использовании отведений с трех контактов (а не двух), при этом к пациенту не подключались дополнительные электроды, а усиление биопотенциалов осуществлялось при помощи резисторов (5000 Ом). Данные отведения с фронтальной плоскости получили названия VR, aVL и aVF, а с прекардиальной (при использовании грудных электродов) — V1, V2, V3, V4, V5, V6.

Несмотря на то, что свое развитие электрокардиография начала при использовании животных, в ветеринарии ее использовали крайне редко до 70-х годов двадцатого века, да и позже, исключительно для научных целей. Такая картина наблюдалась и в нашей стране, и за рубежом. В связи с чем, ветеринарная электрокардиография продолжает развиваться, чтобы накопить большой объем данных по отдельным видам животных. Основные трудности ветеринарной электрокардиографии объясняются существенными отличиями анатомии и топографии органов у разных видов животных.

Таким образом, происхождение ЭКГ объясняется следующими причинами:

1. При сложении электрических полей сердечных волокон образуется общее электрическое поле сердца.

2. При возникновении возбуждения каждое волокно представляет собой диполь, имеющий дипольный вектор определенной величины и направления. Например, на участке длиной 2 мм во время потенциала действия будет наблюдаться градиент напряжения (dV/dx) величиной 120 мВ, соответствующий амплитуде потенциала действия. Параметры диполя изображают вектором, с направлением от минуса (возбужденного участка) к плюсу (невозбужденному участку).

3. Интегральный вектор в отдельные моменты периода возбуждения представляет собой результирующую отдельных векторов.

Оборудование и приборы.

В настоящее время существует много разновидностей электрокардиографов с фото-, термо- и чернильным принципом записи, однако чаще применяются два последних типа аппаратов.

Чернильный принцип записи ЭКГ более стоек к механическим повреждениям (трению, царапанью, нанесению надписей и пр.).

Чернильная запись ЭКГ осуществляется при помощи аппаратов со сменными картриджами с капиллярным пишущим узлом. Указанные приборы позволяют записывать электрокардиограмму на бумагу формата А4, на бумагу в рулоне или выводить ее на экран монитора. Также в настоящее время используется сохранение ЭКГ на электронном носителе, что позволяет при повторном обследовании провести сравнение электрокардиограмм путем наложения одной на другую, при условии, что они сняты в одинаковых режимах.

Электрокардиографы могут быть стационарными и портативными, отличаются они, прежде всего габаритами. В ветеринарной практике чаще используют портативные электрокардиографы, в то же время стационарные компьютерные комплексы применяют в крупных ветеринарных клиниках.

Запись электрокардиограммы может быть одноканальной (последовательно с каждой пары электродов, требует переключения каналов) или многоканальной (запись сразу с нескольких пар электродов без переключения каналов). Как правило, многоканальными электрокардиографами являются стационарные.

Электрокардиограф имеет следующие узлы: усиления и регистрации биопотенциалов (практически одинаков у всех электрокардиографов), ленто (бумаго-)протяжного механизма, блока питания (стабилизации, трансформации и помехоподавления), управления.

Запись электрокардиограммы.

Для получения электрокардиограммы, отражающей реальную работу сердца, необходимо придерживаться следующих правил.

1. Подготовка пациента. На первом этапе производят обезжиривание и смачивание участков кожи животного, к которым будут крепиться электроды, составами-электролитами. Это необходимо для того, чтобы снизить диэлектрические свойства кожи и шерсти животных, повысив их электропроводность. Кроме растворов электролитов, можно применять гели для УЗИ или для ЭКГ, а также водные растворы мыла, шампуней и т.д. После обезжиривания кожу и шерсть пациента смачивают выше названными составами, а затем укрепляют электроды.

Чаще в ветеринарной медицине применяют отведения с конечностей пациента, без использования грудных электродов. Связано это, по всей видимости, с трудностью закрепления грудных электродов у животного, поскольку они вызывают ощутимый дискомфорт и беспокойство у пациентов. В связи с редким применением грудных электродов теоретический материал по интерпритации ЭКГ с их использованием также мал. Важно отметить, что и теоретический материал по использованию усиленных от-

ведений от конечностей (aVR, aVL, aVF) стал собираться в последние годы, так как ЭКГ животных в большинстве ветклиник записывалась только по стандартным отведениям (I, II, III отведения).

2. Заземление. Данный этап необходим, чтобы исключить влияние внешних помех, идущих от сети переменного тока, радиостанций, сотовых телефонных сетей, компьютеров, приборов, двигателей автомобилей и др. Как правило, в электрокардиографах, «кабель пациента» экранируется, а сам прибор заземляется, что позволяет без внешних помех записать малые по величине биопотенциалы с поверхности тела животного.

3. Расположение пациента. Для обеспечения безопасности пациента и записи ЭКГ без помех, его располагают на сухих поверхностях (деревянном, пластиковом, резиновом), изолированных от земли. Важно не допускать электрический контакт между конечностями и отдельными частями тела животного.

4. Позиция пациента. Ветеринарные школы зарубежом чаще используют при записи ЭКГ лежачее боковое положение, отечественные — положение животного стоя. Последнее является естественным и привычным для большинства видов животных, а значит, приводит к меньшему стрессу, и на ЭКГ отмечается меньшее количество артефактов. Однако если у животного присутствует сильный тремор мускулатуры, вызванный стрессом, необходимо провести запись ЭКГ в различных положениях, чтобы получить возможность ее оценить. Также следует отметить, что при оценке нескольких записей ЭКГ у одного животного через разные промежутки времени, необходимо, чтобы все они были проведены в одинаковых режимах и в одной позиции пациента.

Электрокардиографию используют в ветеринарии также для определения сердечной деятельности у разных видов животных в связи с их адаптацией (в животноводческих комплексах), при усиленных тренировках (у лошадей, собак), изучением обмена веществ.

ЭКГ животных в норме имеет зубцы, обозначаемые буквами латинского алфавита P, Q, R, S, T и U, и интервалы между ними (рисунок 57). Зубец P соответствует возбуждению правого и левого предсердий. Поскольку возбуждение левого предсердия немного запаздывает от правого, нередко зубец P имеет раздвоенную вершину, например у КРС и лошадей. Идущий далее интервал от начала зубца P до начала зубца Q отражает время проведения возбуждения по предсердиям к желудочкам. Наибольший по амплитуде комплекс зубцов QRS соответствует процессу возбуждения желудочков в момент их систолы. Зубец QRS отражает момент проведения волны возбуждения от основания сердца к его верхушке, зубец Q возникает при возбуждении межжелу-

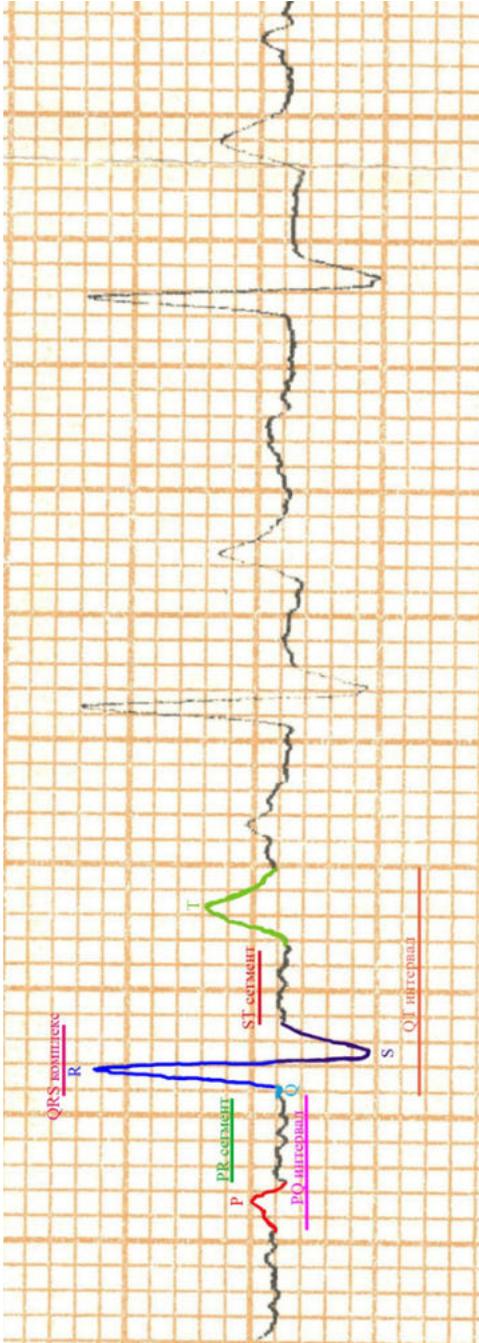


Рисунок 57. Электрокардиограмма байкальской нерпы (самец, 10 лет)

дочковой перегородки, R — при возбуждении желудочков, S — желудочки полностью охвачены возбуждением. **Сегмент ST** (отрезок между концом комплекса QRS и началом зубца T) отражает период сердечного цикла, когда оба желудочка полностью охвачены возбуждением. Зубец T соответствует восстановлению потенциала миокарда желудочков. Интервал Q — T является электрической систолой, механическая систола начинается несколько позже, данный интервал характеризует время возбуждения желудочков в момент систолы. Таким образом, при анализе кривой электрокардиограммы можно выделить предсердный (начинается с зубца P до зубца Q) и желудочковый комплексы (от зубца Q до зубца T).

Если имеются данные о величине зубцов и интервалов у животного в норме, то по отклонениям их размеров можно судить о нарушении проведения возбуждения в отдельных участках сердца, особенно информативно ЭКГ отражает изменения в синоатриальном узле. В ЭКГ здоровых коров длительность интервала P — Q составляет от 0,19 до 0,21с; QRS — от 0,07 до 0,08с; интервала Q — T — от 0,35 до 0,39с.

В ряде случаев на электрокардиограмме регистрируется зубец U, однако происхождение этого зубца до сих пор обсуждается. Существуют несколько гипотез происхождения зубца U: зубец U связан с потенциалами, возникающими при растяжении мышцы сердца во время периода быстрого притока крови к сердцу; зубец U обусловлен реполяризацией папиллярных мышц либо волокон Пуркинье; образование данного зубца связано с вхождением ионов калия в клетки миокарда во время диастолы; зубец T и U являются результатом процесса реполяризации всего желудочка, нормальный зубец U обычно имеет ту же полярность, что и зубец T.

Зубцы U были зарегистрированы на электрокардиограмме, измеренной в разных положениях тела у африканских и азиатских слонов, содержащихся в неволе, а также часто регистрируются на электрокардиограмме у лошадей. В других электрокардиографических исследованиях было показано, что с увеличением возраста у азиатских слонов наблюдалась тенденция к снижению частоты сердечных сокращений и значительно более длинным зубцам P. Увеличение массы тела значительно коррелировало с более длинными интервалами QT и зубцами T с более низкой амплитудой. Таким образом, при интерпретации ЭКГ следует использовать референтные диапазоны для конкретных позиций, кроме того, ветеринарные врачи должны знать, каким образом у определенного вида животных возраст и масса тела могут влиять на ЭКГ.

Выделяют биполярные и униполярные отведения электрокардиограммы. При униполярном отведении активный электрод на-

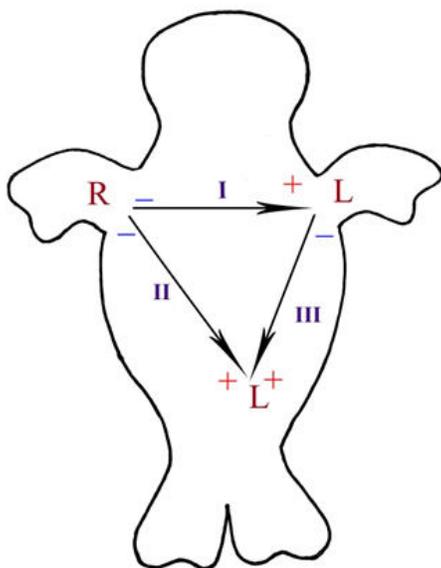


Рисунок 58. Стандартные отведения Эйнтховена у животных на примере нерпы

кладывают на какую-либо точку поверхности тела животного, изменения потенциала будет регистрироваться по отношению к референтному электроду, помещенному между отрицательным и положительным полюсами диполя.

В ветеринарной практике часто используют отведения от конечностей: усиленные отведения по Гольдбергеру (униполярные) и стандартные отведения по Эйнтховену (биполярные); и грудные отведения: прекардиальные по Вильсону (униполярные) и отведения по Нэбу (биполярные).

Стандартные отведения Эйнтховена.

В качестве отведений по Эйнтховену используют три точки, расположенные в месте соединения конечностей с туловищем, при данном методе электрокардиографии конечности исполняют роль проводников. Точки отведения образуют треугольник, стороны которого являются осями отведения (I, II и III) (рисунок 58). Амплитуда зубцов ЭКГ во всех отведениях является проекцией фронтальной векторной петли, имеющей вытянутую форму, на оси отведений.

Направление главного вектора наибольшего по величине называют электрической осью сердца. Во фронтальной проекции направление оси совпадает с главной анатомической осью серд-

ца, что позволяет использовать отведения от конечностей для определения расположения сердца.

Отведения от конечностей по Гольдбергеру.

При данном методе регистрации электрокардиограммы используют усиленные отведения от правой (Right) и левой (Left) верхних конечностей, называемых aVR (от слов augmented — усиленный, voltage — напряжение) и aVL, а также отведение от левой нижней конечности aVF (от слова Foot — нога). Разность потенциалов регистрируется между электродом, который накладывают на одну конечность, и референтным электродом, являющимся объединенным электродом от двух других конечностей (униполярные отведения). Ось aVR является биссектрисой угла между I и II отведениями по Эйнтховену. Оси aVL и aVF также представляют собой биссектрисы двух других углов треугольника Эйнтховена.

Отведения по Вильсону (прекардиальные).

Для проведения электрокардиографии по отведениям Вильсона активный электрод помещают на отдельные участки грудной клетки в области сердца, а референтный электрод представляет собой объединенный электрод от трех конечностей. Такие отведения позволяют исследовать горизонтальную проекцию векторной петли. Проекция вектора ЭКГ на оси отведений зависят от положений активного электрода, так положительное отклонение отмечается, если вектор направлен к грудному электроду, отрицательное, напротив, если вектор направлен от электрода.

3.5 НЕРВНАЯ И ГУМОРАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИИ РАБОТЫ СЕРДЦА

Регуляция сердечной деятельности осуществляется путем изменения частоты сердечных сокращений или систолического объема.

Нервная регуляция сердечной деятельности.

Рецепторы, участвующие в регуляции деятельности сердца, представлены механорецепторами растяжения, барорецепторами, интерорецепторами внутренних органов и брюшины, хеморецепторами, волюмрецепторами (реагирующие на изменение объема крови), экстерорецепторами кожи (болевые, температурные и тактильные). Барорецепторы, реагирующие на изменение давления крови, расположены в дуге аорты и каротидных синусах, волюмрецепторы в правом предсердии в месте впадения полых вен, в левом — в месте впадения легочных вен. Наибольшая концентрация хеморецепторов отмечена в рецепторных

участках дуги аорты и каротидных синусах, в последних они формируют каротидные тельца. Чувствительная информация от рецепторов по афферентным нервным волокнам поступает в центр регуляции деятельности сердца, который образован нейронами различных отделов ЦНС (продолговатого мозга, гипоталамуса, спинного мозга и других отделов). Характерной особенностью указанного центра регуляции является способность к автоматии.

Регуляция скорости сердечных сокращений, ритм и сократимость миокарда регулируют центры коры головного мозга, расположенные в лобных долях, премоторной, орбитальной и двигательной зонах, передней части височных зон, островке и поясной извилине. Кортиковые центры регуляции сердечной деятельности активируются при стрессе, тревоге и других эмоциональных состояниях. Учащение частоты сердечных сокращений происходит при стимуляции таламуса и промежуточного мозга.

В дорсальных участках продолговатого мозга имеются зоны ускоряющие работу сердца за счет увеличения частоты сердечных сокращений (правая сторона продолговатого мозга) и усиливающие сердечные сокращения путем увеличения сократительной способности миокарда (левая сторона). Эффекты, наблюдаемые при стимуляции данных зон продолговатого мозга, проявляются у подопытных животных при перерезке блуждающих нервов.

Центры терморегуляции гипоталамуса также участвуют в изменении деятельности сердца, а именно частоты сердечных сокращений и сопротивления периферических сосудов.

Сигналы, идущие от сердечных центров продолговатого мозга и моста, передаются по нервам парасимпатического и симпатического отделам вегетативной нервной системы. Способность нервов влиять на частоту сокращений называется хронотропным действием, на силу — инотропным и на скорость атриовентрикулярного проведения — дромотропным действием.

Симпатические нервы берут свое начало в интермедиолатеральных столбах 5—6 верхних грудных или 1—2 нижних шейных сегментах спинного мозга и входят в паравертебральные ганглионарные цепочки. Далее в зависимости от вида животного аксоны пре- и постганглионарных нейронов прерываются в шейногрудном или среднем шейном ганглии. В средостении постганглионарные волокна симпатических и преганглионарные волокна парасимпатических нервов идут в составе смешанных эфферентных нервов. Медиатором симпатических нервов является норадреналин.

Симпатические волокна в составе указанных эфферентных нервов, располагаясь в адвентиции крупных сосудов, достигают сердца и формируют обширное нервное сплетение эпикарда, от которого проходят в миокард в составе оболочки сосудов. Сим-

патические нервы правой и левой сторон тела иннервируют разные зоны сердца, асимметрия может быть выражена в разной степени и отличаться как между видами, так и среди представителей одного вида. Например, у собак симпатические нервы левой стороны сильнее влияют на сократительную способность миокарда, а правой — на частоту сердечных сокращений.

Влияние симпатической нервной системы также усиливает деятельность путем активации Ca^{2+} -каналов мембраны сердечных миоцитов. Норадреналин связывается с β -адренергическими рецепторами мембран кардиомиоцитов. В результате активируется аденилатциклаза, вызывающая увеличение цАМФ. Последующее образование протеинкиназ приводит к фосфорилированию различных белков эритроцитов, в том числе белков вызывающих активацию Ca^{2+} -каналов. В результате во время фазы плато потенциала действия большее количество Ca^{2+} выходит из саркоплазматической сети, сила сокращения сердца увеличивается.

Важной особенностью влияния симпатических нервов на сердце является то, что ответная реакция сердца на их стимуляцию протекает медленно. Это связано с тем, что медиатор симпатической нервной системы норадреналин вырабатывается медленно, кроме того, его действие опосредуется через относительно медленную систему вторичных мессенджеров, в том числе через аденилатциклазу.

Симпатические нервы также усиливают атриовентрикулярное проведение, следствием чего является укорочение интервала между сокращениями предсердий и желудочков (положительный дромотропный эффект).

Парасимпатические волокна берут свое начало от дорсального ядра блуждающего нерва или двойного ядра X черепного нерва. Точное расположение нервных волокон парасимпатической нервной системы имеет видовую специфику.

Правый и левый блуждающие нервы располагаются в разных сердечных структурах. Правый нерв, как правило, иннервирует синоатриальный узел и замедляет его возбуждение. Левый нерв, как правило, подавляет атриовентрикулярный узел, тем самым, вызывая предсердно-желудочковую блокаду.

В синаптических окончаниях блуждающего нерва выделяется ацетилхолин. В то же время в синоатриальном и атриовентрикулярных узлах содержится много холинэстеразы, что приводит к быстрому разрушению ацетилхолина. Таким образом, воздействие блуждающего нерва прекращается очень быстро после окончания стимуляции. Ацетилхолин действует на быстрые специфические ацетилхолинрегулируемые K^+ -каналы в кардиомиоцитах напрямую, минуя систему медленных вторичных мессенджеров, обеспечивая очень короткий латентный период (от 50 до 100 мс) влияния блуждающего нерва. Описанные особенности меди-

атора парасимпатического нерва позволяют контролировать деятельность синоатриального и атриовентрикулярного узлов при каждом сокращении сердца. Важно также отметить, что в области синоатриального узла преобладающее влияние оказывают парасимпатические нервы.

Возбуждение блуждающего нерва приводит к: угнетению сердечного пейсмейкера, сокращению миокарда предсердий и желудочков, а также усилению атриовентрикулярного проведения. Важно отметить, что в желудочках эти эффекты менее выражены, чем в предсердиях. В настоящее время известны два наиболее изученных механизма влияния блуждающего нерва на миокард. Первый механизм заключается в том, что взаимодействие ацетилхолина с мускариновыми рецепторами кардиомиоцитов приводит к ингибированию аденилатциклазы. Вследствие происходит уменьшение количества цАМФ, ведущее к снижению транспорта Ca^{2+} в клетку и уменьшению сократительной способности миокарда. Второй механизм связан с тем, что ацетилхолин способен снижать выделение норадреналина нервными окончаниями симпатической нервной системы.

Изучение доминирования симпатической или парасимпатической системы у сельскохозяйственных животных может иметь большое значение, поскольку животные, имеющие более низкий вагусный тонус, потенциально более уязвимы к стрессу. Интенсификация животноводства приводит к увеличению стрессовых воздействий на организм животных. В качестве неинвазивного метода оценки регуляции сердечной деятельности вегетативной нервной системой применен метод исследования variability сердечного ритма. Были исследованы две породы свиней Ландрас × Йоркшир и Ландрас / Йоркшир × Ландрас / Дюрок, при измерении базовой активности сердца выяснено, что свиньи Ландрас × Йоркшир будут менее подвержены стрессу и будут более легко адаптироваться в сложных ситуациях. Знание породных особенностей вегетативной нервной системы может быть использовано в ветеринарии и животноводстве.

Нервная регуляция сердечной деятельности осуществляется также при помощи собственных внутрисердечных механизмов — метасимпатической нервной системы. Наличие собственных регуляторных механизмов в сердце доказали эксперименты на денервированных сердцах, которые в условиях стресса также способны к адаптации. У собак породы грейхаунд после полной денервации сердца жизненные функции оставались почти в таком же хорошем состоянии, как и у собак с ненарушенной иннервацией. Функциональные элементы метасимпатической нервной системы включают сенсорные клетки, интегрирующий аппарат межнейронных связей и двигательные нейроны. Собственная

внутрисердечная регуляция осуществляет местные сердечные рефлексы с помощью двух основных механизмов: механизма Франка-Старлинга и регуляции интервала между сердечными сокращениями (ритмо-инотропная зависимость). Эти рефлексы обеспечивают стабильность наполнения кровью артериальной системы.

Гуморальная регуляция деятельности сердца.

Скорость секреции катехоламинов надпочечников (адреналина и норадреналина) и активность симпатической нервной системы регулируют одни механизмы. Кроме того, гормоны мозгового вещества надпочечников повышаются в крови при тех же условиях, в которых активируется симпатoadреналовая система. Однако в условиях нормы влияние адреналина и норадреналина циркулирующих в крови минимальное, это было подтверждено в опытах на собаках в состоянии покоя и при физической нагрузке. Хотя скорость повышения давления в левом желудочке пропорциональна повышению концентрации норадреналина в крови, при физической нагрузке сократительная способность миокарда в большей степени зависела от симпатической нервной системы, поскольку концентрация катехоламинов надпочечников в крови увеличивалась незначительно.

Адренокортикостероиды у ряда видов повышают сократительную способность миокарда. Согласно литературным данным гидрокортизон угнетает механизмы захвата катехоламинов, таким образом, усиливая их эффекты.

Сократительную способность миокарда также усиливают гормоны щитовидной железы посредством увеличения скорости гидролиза АТФ и поглощения ионов Ca^{2+} саркоплазматическим ретикуломом. Известно, что данные гормоны увеличивают количество белков в сердце и синтез миозиновых изоферментов, кроме того, тироксин увеличивает плотность β -адренергических рецепторов в кардиомиоцитах.

Инсулин и глюкагон оказывают положительное инотропное действие на сердце, последний также оказывает положительное хронотропное влияние. Глюкагон активирует аденилатциклазу, увеличивающую уровень цАМФ, в результате повышается освобождение и захват ионов кальция саркоплазматическим ретикуломом. Меланостимулирующий гормон гипофиза, а также простагландины E и F вызывают положительный хронотропный эффект, усиливая и учащая сердцебиение. Брадикинин и калликреин вырабатываемые эндокринными клетками желудочно-кишечного тракта угнетают деятельность сердца и вызывают брадикардию.

На деятельность сердца влияют не только гормоны. Небольшое снижение количества кислорода в артериальной крови, про-

ходящей через сердце, оказывает активирующее воздействие, сильная гипоксия напротив угнетает сердечную деятельность. Эндотелин 1 — фактор, синтезируемый внутренней стенкой сосудов, а именно эндотелием, увеличивает сердечный выброс, а также повышает тонус гладких мышц сосудов.

Снижение уровня pH, увеличение содержания мочевины и молочной кислоты повышают сердечную деятельность. Избыток ионов калия снижает частоту ритма и силу сокращений, т.е. снижает возбудимость и проводимость, а также может вызвать остановку сердца в фазе диастолы. Ионы кальция, наоборот, улучшают ритм и силу сердечных сокращений. Однако при избытке кальция сердце останавливается в стадии систолы.

Благодаря согласованной нервной и гуморальной регуляции работы сердца поддерживается не только давление крови, но и постоянный газовый состав крови, ее pH, таким образом, сохраняется гомеостаз внутренней среды организма.

Глава 4

БОЛЬШОЙ И МАЛЫЙ КРУГИ КРОВООБРАЩЕНИЯ

В пренатальном периоде у плода чисто артериальная и чисто венозная кровь отсутствует, она у него смешанная (смешивается три раза) (рисунок 59). Первое смешение крови происходит в каудальной полой вене за счет прилития крови из Аранциева протока (у к.р.с. и собак), воротной вены и из печеночных вен, ответвляется от пупочной вены и поступает в каудальную полую вену, минуя печень. Пупочная вена после рождения запус­тевает и превращается в круглую связку печени, обеспечивает поступление крови от плаценты.

Второе смешение — в правом предсердии за счет прилития крови по краниальной полой вене. Дважды смешанная кровь устремляется в правый желудочек и левое предсердие, так как в сердечной перегородке между предсердиями имеется овальное окошко. Овальное окошко зарастает после рождения у лошади через 3—5 недель, у крупного рогатого скота через 3—4 недели, у свиней через 4—5 мес. Незаращение овального окна наблюдается у крупного рогатого скота в 21,2 %, свиней — 17,21 %. Третье смешение крови отмечено в аорте за счет Боталлова протока (рисунок 60), по которому дважды смешанная кровь идет из легочного ствола, так как легкие в этот период не функционируют и нуждаются в небольшом количестве крови. После рождения Боталлов проток запус­тевает и образует артериальную связку между легочным стволом и аортой. К голове кровь идет дважды смешанная, так как Боталлов проток входит в аорту после плечоголового ствола.

В постнатальном периоде в организме животных имеется два круга кровообращения: большой и малый. Круги кровообращения сообщаются между собой, но функцию выполняют каждый свою. В малом круге кровообращения циркуляция идет через легкие, где происходит газообмен. По большому кругу кровообращения кровь поставляет к тканям и клеткам организма кислород, а так-

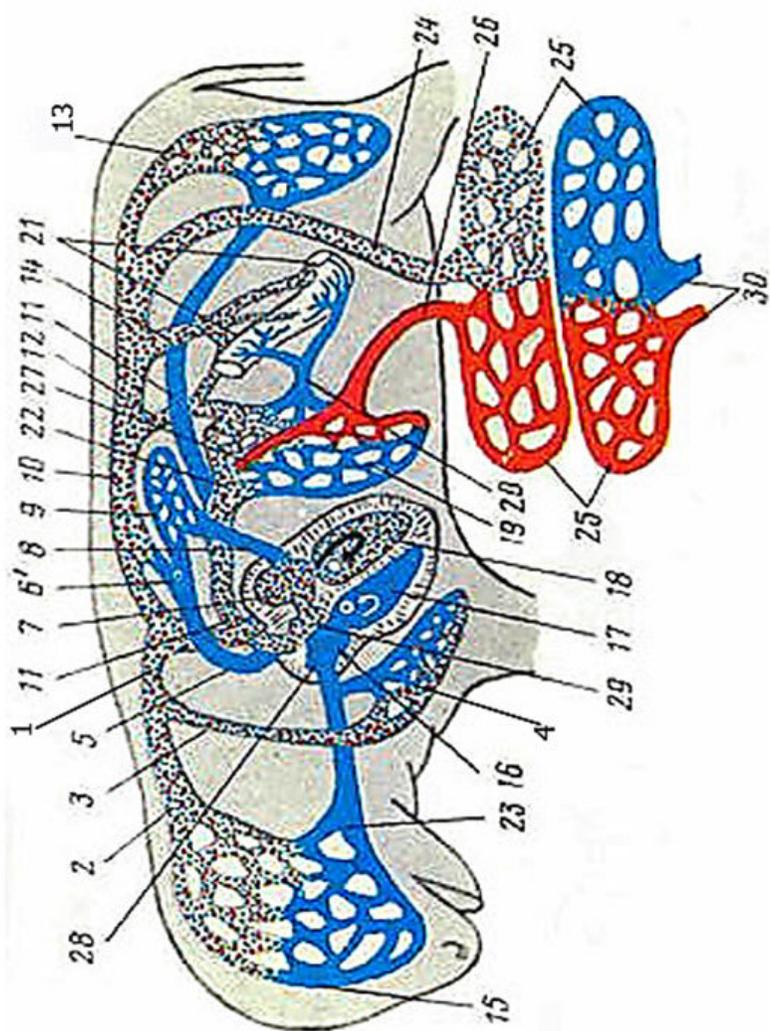


Рисунок 59. Схема кровообращения плода:

1 — плечеголовной ствол; 2 — сонные аа.; 3 — подмышечная а.; 4 — сосуды передней конечности; 5 — легочной ствол; 6 — Боталлов проток; 7 — левое предсердие; 8 — легочные вены; 9 — микроциркуляторное русло легких; 10 — аорта; 11 — каудальная полая вена; 12 — чревная а.; 13 — артерии таза и тазовой конечности; 14 — краниальная брыжечная а.; 15 — сосуды головы; 16 — правое предсердие; 17 — правый желудочек; 18 — левый желудочек; 19 — сосуды печени; 20 — воротная вена; 21 — кишечник; 22 — печеночные вены; 23 — яремные вены; 24 — пупочная а.; 25 — плацентарная кровеносная сеть; 26 — пупочная вена; 27 — Аранциев проток; 28 — краниальная полая вена; 29 — овальное окно; 30 — сосуды матери



Рисунок 60. Кровообращение плода марала. Коррозионный препарат:

1 — пупочная вена; 2 — пупочная артерия; 3 — каудальная полая вена; 4 — брюшная аорта; 5 — грудная аорта; 6 — сердце; 7 — Аранциев проток; 8 — воротная вена; 9 — печеночные вены; 10 — легочной ствол; 11 — Боталлов проток

же питательные вещества, соли, витамины, гормоны и уносит от них продукты метаболизма.

4.1 МАЛЫЙ КРУГ КРОВООБРАЩЕНИЯ

Малый круг кровообращения — *circulation minor* у животных начинается от правого желудочка сердца легочной артерией или легочным стволом — *truncus pulmonalis*, который несет венозную кровь (рисунок 61). В устье легочного ствола имеется синус — *sinus trunci pulmonalis*. Легочной ствол направляется влево, затем поворачивает каудодорсально и соединяется с аортой артери-

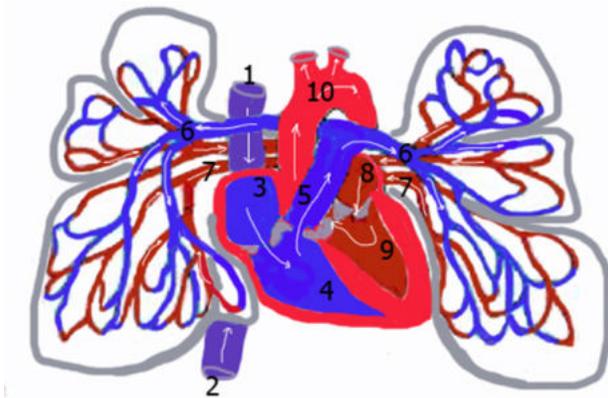


Рисунок 61. Схема малого круга кровообращения:

1 — краниальная полая вена; 2 — каудальная полая вена; 3 — правое предсердие; 4 — правый желудочек; 5 — легочной ствол; 6 — правая и левая легочные артерии; 7 — правая и левая легочные вены; 8 — левое предсердие; 9 — левый желудочек; 10 — аорта

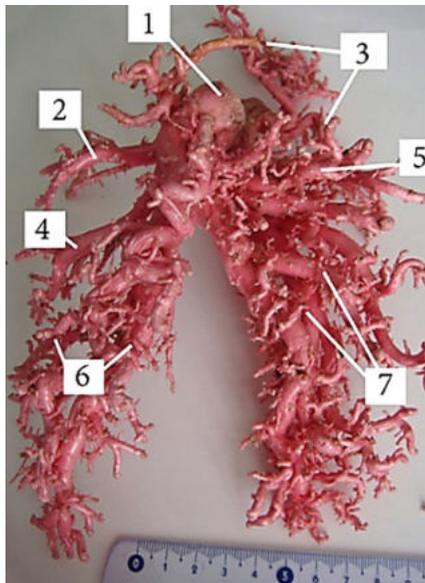


Рисунок 62. Артерии легких овцы:

1 — легочной ствол; 2 — аа. левой краниальной доли легкого; 3 — аа. правой краниальной доли; 4 — аа. левой средней доли; 5 — аа. правой средней доли; 6 — аа. левой каудальной доли; 7 — аа. правой каудальной доли

альной связкой — *ligamentum arteriosum* (бывший Боталлов проток).

Перед корнями легких легочный ствол разделяется на правую и левую легочные артерии — *aa. pulmonalis dextra et sinistra*. Легочные артерии располагаются вентролатерально от соответствующего бронха и делятся на множество ветвей, проникающих вместе с ветвями бронхов во все доли легких (рисунок 62). Соответственно, от правой легочной артерии отходят ветви в краниальную, в среднюю, в каудальную и добавочную доли правого легкого, а от левой легочной артерии — в краниальную, в среднюю, в каудальную доли левого легкого.

В микроциркуляторном русле легких кровь обогащается кислородом, становится артериальной, затем она по легочным венам собирается в левое предсердие, где малый круг кровообращения заканчивается.

4.2 БОЛЬШОЙ КРУГ КРОВООБРАЩЕНИЯ

Большой круг кровообращения — *circulation mayor* — начинается от левого желудочка аортой, несущей артериальную кровь (рисунок 63). При сокращении миокарда кровь под давлением из левого желудочка сердца направляется в аорту, а затем по артериям распределяется ко всем частям тела. Артерии делятся

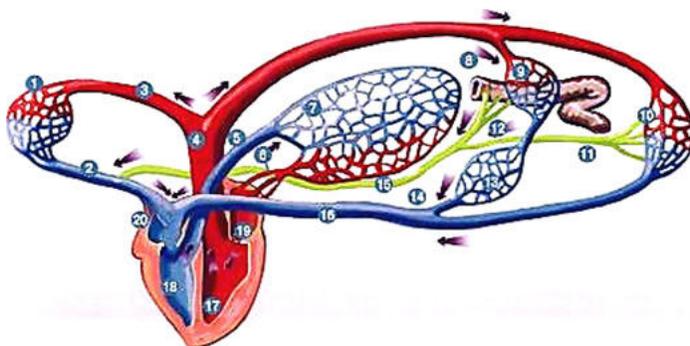


Рисунок 63. Большой и малый круги кровообращения:

1 — микроциркуляторное русло краниальной части туловища; 2 — краниальная полая вена; 3 — плечеголовной ствол; 4 — дуга аорты; 5 — легочный ствол; 6 — легочные вены; 7 — микроциркуляторное русло легких; 8 — висцеральные артерии брюшной аорты; 9 — микроциркуляторное русло внутренних органов брюшной полости; 10 — микроциркуляторное русло каудальной части туловища; 11, 12 — лимфатические сосуды; 13 — воротная система; 14 — почечные, печеночные вены; 15 — грудной лимфатический проток; 16 — каудальная полая вена; 17 — левый желудочек; 18 — правый желудочек; 19 — левое предсердие; 20 — правое предсердие

на внеорганные, приносящие кровь к органу, и внутриорганные, разветвляющиеся в его пределах. Строение внутриорганных артериальных русел зависит от развития, строения и функции органа. Внутриорганные артерии последовательно ветвятся на артерии нескольких порядков до микроциркуляторного русла, где происходит обмен веществ. Вены микроциркуляторного русла впадают в вены, которые объединяются в краниальную и каудальную полые вены, они несут венозную кровь в правое предсердие, где заканчивается большой круг кровообращения.

4.2.1 Плечеголовной ствол

Основной магистралью, снабжающей тело животного артериальной кровью, является аорта — сосуд эластического типа.

Аорта — *aorta* — выходит из левого желудочка сердца. Аорта имеет расширение — луковицу аорты (*bulbus aortae*) — на выходе из сердца, которая вместе с полулунным клапаном формирует синус аорты — *sinus aortae*. В синусе имеются краниальный и левый каудальный кармашки, где берут начало правая и левая венечные (коронарные) артерии из соответствующих отверстий. Аорта от места выхода из левого желудочка сердца до шестого грудного позвонка изгибается, формируя **дугу** — *arcus aortae*. У байкальской нерпы дуга аорты имеет ампулообразное расширение (рисунок 64). Далее аорта направляется каудально и проходит вдоль позвоночного столба, располагаясь слева от него. До диафрагмы она называется грудной, а позади диафрагмы — брюшной.

Плечеголовной ствол (рисунок 65) — *truncus brachiocephalicus* — у **крупного рогатого скота и лошадей** короткий и отдает левую подключичную и плечеголовную артерии (рисунки 66—70). Плечеголовная артерия продолжается в правую подключичную. У **свиней, собак и байкальской нерпы** плечеголовного ствола нет, а плечеголовная артерия и левая подключичная артерия, которые, как и плечеголовной ствол, снабжают кровью холку, шею, голову, грудные конечности и вентральную стенку грудной клетки (рисунок 71).

От плечеголовной артерии — *a. brachiocephalica* отходит общий ствол сонных артерий — *truncus bicarotis*, направляющий кровь к голове. Общего ствола сонных артерий нет у **собаки и байкальской нерпы** — артерии идут самостоятельно. Кроме этого, у байкальской нерпы левая сонная артерия отходит непосредственно от дуги аорты.

От каждой **подключичной артерии** — *a. subclavia* — отходит общий реберно-шейный ствол, внутренняя, наружная грудные

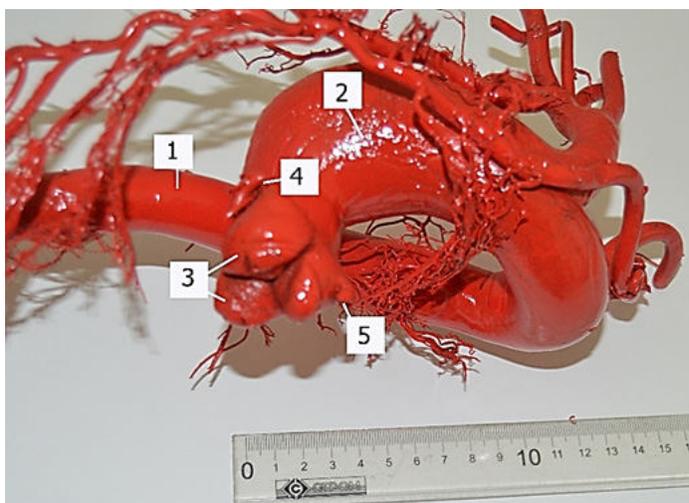


Рисунок 64. Синус и ампулообразное расширение аорты байкальской нерпы:

1 — грудная аорта; 2 — ампулообразное расширение аорты; 3 — полулунный клапан; 4, 5 — коронарные артерии

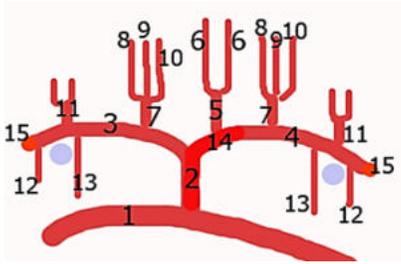
артерии и плечешейный ствол. Далее подключичная артерия переходит в подмышечную.

Реберно-шейный ствол — *truncus costocervicalis* — отдает поверхностную шейную артерию — *a. cervicalis superficialis*, глубокую шейную — *a. cervicalis profunda* и позвоночную артерию — *a. vertebralis*. У **лошадей** реберно-шейного ствола нет, а перечисленные артерии отходят самостоятельно от плечеголовной и от левой подключичной артерий (рисунок 66). У **собаки и байкальской нерпы** позвоночная артерия также идет самостоятельно от правой и левой подключичной артерий, а реберно-шейный ствол представлен поверхностной шейной и глубокой шейной артериями (рисунок 71).

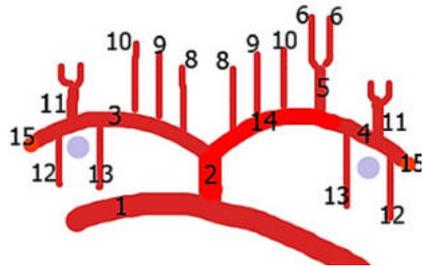
Поверхностная шейная артерия — *a. cervicalis superficialis* — идет в область холки, где снабжает кровью мышцы. У верхнего края лопатки она делится на две ветви для ромбовидной мышцы.

Глубокая шейная артерия — *a. cervicalis profunda* — подходит под полуулитистую мышцу головы и отдает краниальную и каудальную ветви, питающие кровью дорсальную мускулатуру шеи. Краниальная ее ветвь анастомозирует с затылочной и позвоночной артериями.

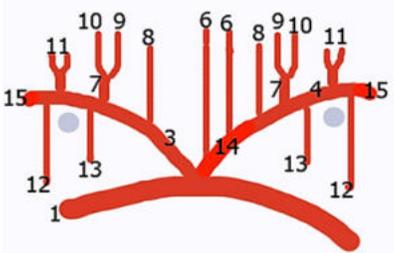
Позвоночная артерия — *a. vertebralis* — в области шестого шейного позвонка вступает в боковые позвоночные отверстия



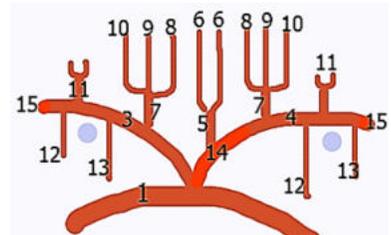
A



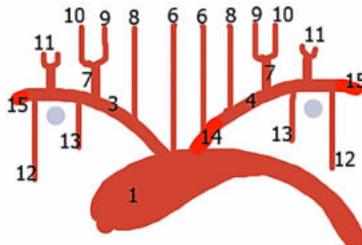
A



A



A



A

Рисунок 65. Схемы ветвления плечеголового ствола у жвачных (А), лошади (Б), собаки (В), свиньи (Г), байкальской нерпы (Д):

1 — дуга аорты; 2 — плечеголового ствола; 3 — левая подключичная артерия; 4 — правая подключичная артерия; 5 — ствол сонных артерий; 6 — левая и правая сонные артерии; 7 — реберно-шейный ствол; 8 — позвоночная артерия; 9 — глубокая шейная артерия; 10 — поверхностная шейная артерия; 11 — плечешейный ствол; 12 — наружная грудная артерия; 13 — внутренняя грудная артерия

шейных позвонков и идет до атланта, где отдает латеральную и медиальную ветви. Первая через межпозвоночное отверстие атланта выходит на дорсальную поверхность, питая мышцы шеи и головы и анастомозируя с затылочной артерией. Медиальная

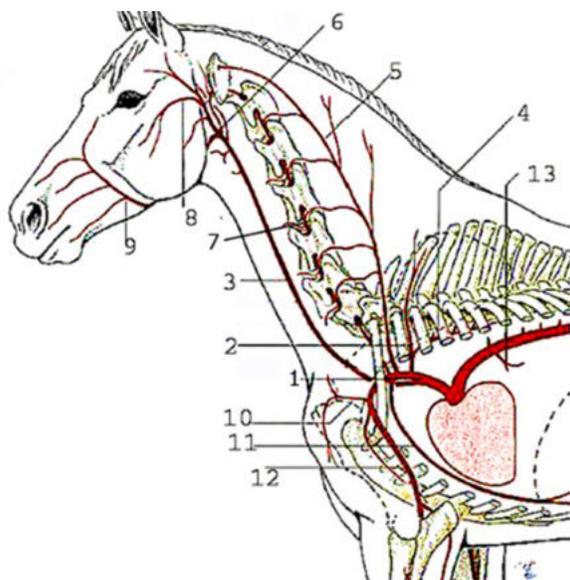


Рисунок 66 . Плечеголовной ствол лошади:

1 — левая подключичная а.; 2, 4 — поверхностная шейная а.; 3 — позвоночная а.; 5 — глубокая шейная а.; 6 — наружная сонная а.; 7 — позвоночная а.; 8 — поперечная лицевая а.; 9 — лицевая а.; 10 — плечешейный ствол; 11 — внутренняя грудная а.; 12 — подмышечная а.; 13 — бронхопищеводная а.

ветвь, соединяясь с мышечковой артерией, формирует каудальную эпидуральную чудесную сеть. По ходу она отдает позвоночные ветви для шейного отдела спинного мозга и мышечные ветви для окружающих мышц. Особенно хорошо развиты мышечные ветви у байкальской нерпы.

Плечешейный ствол — *a. cervicalis superficialis* — прикрыт плечеголовным мускулом, поднимается кранио-дорсально и отдает восходящую ветвь для грудинно-щитовидной и грудинно-подъязычной мышцы и нисходящую ветвь для плечеголовной и поверхностной грудной мышцы.

Внутренняя грудная артерия — *a. thoracica interna* — направляется каудально по внутренней поверхности грудины под поперечным грудным мускулом. По ходу она отдает межреберные артерии, а также мышечно-диафрагмальную артерию для реберной части диафрагмы и поперечной брюшной мышцы. Кроме того, от нее отходят ветви для вилочковой железы и перикарда. Пробождая диафрагму, внутренняя грудная артерия переходит на брюшную стенку и называется краниальной надчревной артерией — *a. epigastrica cranialis*. Последняя питает прямую и поперечную брюшные мышцы, анастомозируя на середине живота с ветвями каудальной надчревной артерии.

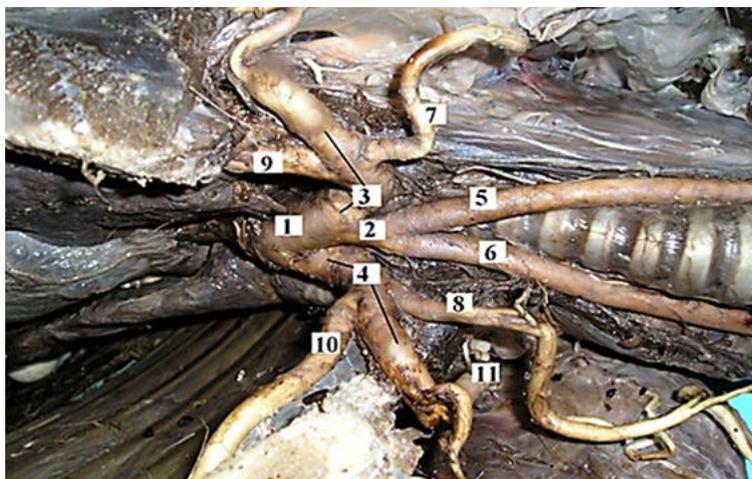


Рисунок 67. Плечеголовной ствол марала:

1 — плечеголовная артерия; 2 — общий ствол сонных артерий; 3 — правая подключичная артерия; 4 — левая подключичная артерия; 5 — правая сонная артерия; 6 — левая сонная артерия; 7, 8 — реберно-шейный ствол; 9, 10 — внутренняя грудная артерия; 11 — плечешейный ствол

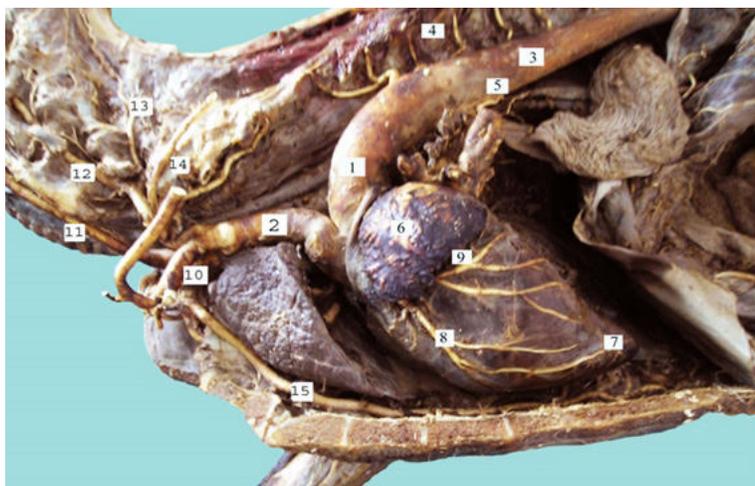


Рисунок 68. Плечеголовной ствол у марала:

1 — дуга аорты; 2 — плечеголовной ствол; 3 — грудная аорта; 4 — межреберные артерии; 5 — бронхиальная артерия; 6 — левое предсердие; 7 — верхушка сердца; 8 — паракопальная межжелудочковая артерия; 9 — левая венечная артерия; 10 — левая подключичная артерия; 11 — левая сонная артерия; 12 — позвоночная артерия; 13 — глубокая шейная артерия; 14 — поверхностная шейная; 15 — левая внутренняя грудная артерия

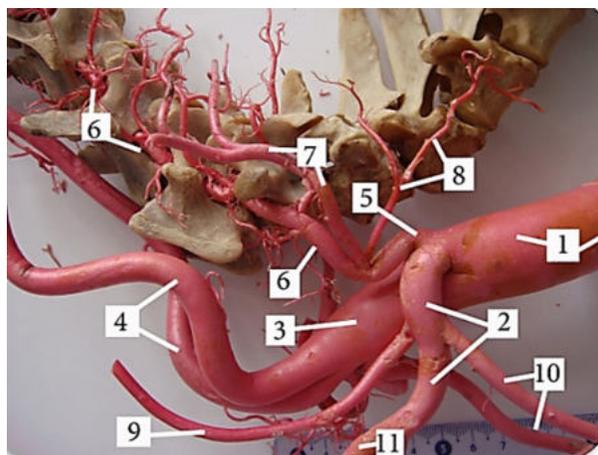


Рисунок 69. Плечеголовной ствол овцы:

1 — плечеголовной ствол; 2 — левая подключичная а.; 3 — общий ствол сонных артерий; 4 — левая и правая сонные артерии; 5 — реберно-шейный ствол; 6 — позвоночная а.; 7 — глубокая шейная а.; 8 — поверхностная шейная а.; 9 — плечевой ствол; 10 — внутренняя грудная а.

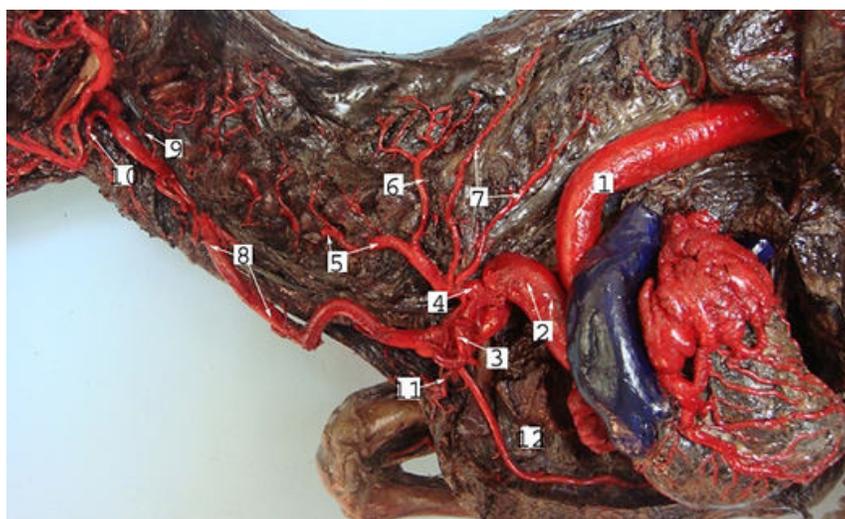


Рисунок 70. Плечеголовной ствол крупного рогатого скота:

1 — дуга аорты; 2 — плечеголовной ствол; 3 — левая подключичная а.; 4 — реберно-шейный ствол; 5 — позвоночная а.; 6 — глубокая шейная а.; 7 — поверхностная шейная а.; 8 — левая общая сонная а.; 9 — мышечная ветвь; 10 — крапильная щитовидная а.; 11 — наружная грудная а.; 12 — внутренняя грудная а.

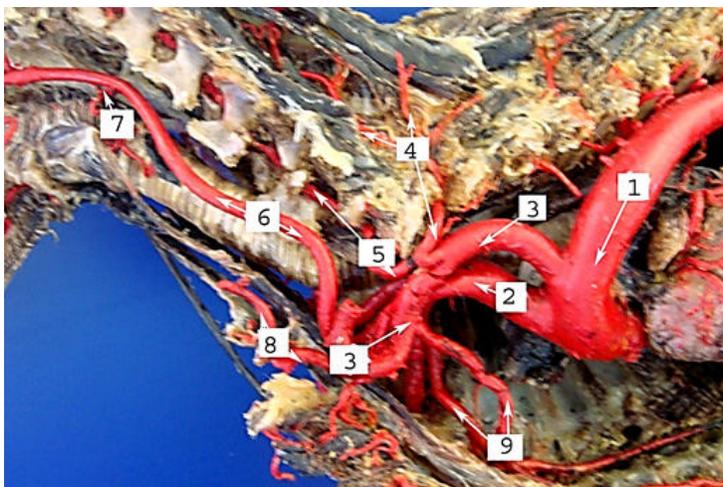


Рисунок 71. Плечеголовной ствол собаки:

1 — дуга аорты; 2 — плечеголовная а.; 3 — левая подключичная а.; 4 — реберно-шейный ствол; 5 — позвоночная а.; 6 — левая сонная а.; 7 — краниальная щитовидная а.; 8 — плечешейный ствол; 9 — внутренние грудные аа.

Наружная грудная артерия — *a. thoracica externa* — отходит от подключичной на латеральную поверхность реберной стенки, огибая первое ребро. Разветвляется в поверхностных и глубоких грудных мышцах, а также анастомозирует с ветвями внутренней грудной артерии (рисунки 66—71).

4.2.2 Артерии головы

Главными магистральными сосудами для головы являются левая и правая общие сонные артерии, отходящие коротким общим стволом от плечеголовной артерии у всех перечисленных выше животных, за исключением собаки и байкальской нерпы.

Каждая **общая сонная артерия** — *a. carotis communis* расположена на латеральной поверхности трахеи и доходит до затылочно-атлантного сустава. По ходу общая сонная артерия отдает трахеальные, пищеводные и мышечные ветви для окружающих органов. В области гортани от нее отделяется краниальная щитовидная, гортанная, восходящая глоточная и артерии нижнечелюстной и околоушной слюнных желез. У байкальской нерпы от общей сонной артерии, кроме перечисленных ветвей, отходит вторая глубокая шейная артерия, кровоснабжающая дорсальную область мышц шеи. Ее ветви анастомозируют с ветвями глубокой шейной артерии, которая отходит от реберно-шейного ствола (рисунок 72).

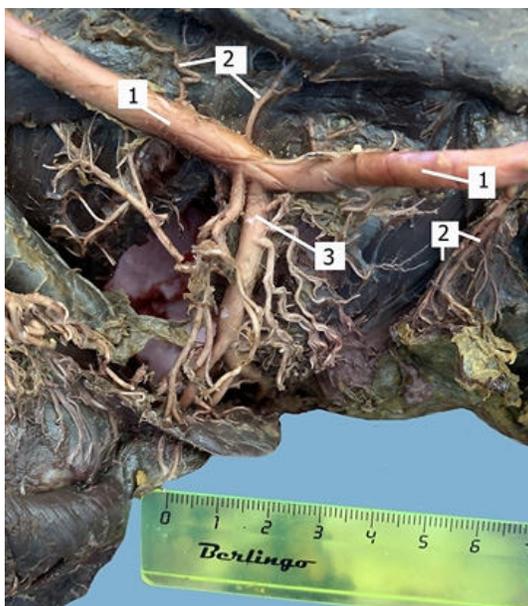


Рисунок 72. Глубокая шейная артерия у байкальской нерпы:
 1 — левая общая сонная артерия; 2 — мышечные ветви от общей сонной артерии; 3 — глубокая шейная артерия

Краниальная щитовидная артерия — *a. thyreoidea cranialis* отделяется в области первых двух колец трахеи в щитовидную железу. У крупного рогатого скота и лошадей **гортанная артерия** — *a. laryngea* является ветвью краниальной щитовидной артерии, погружается под щитовидный хрящ впереди дужки перстневидного хряща и разветвляется в голосовом и кармашковом мускуле, а также слизистой гортани. **Восходящая глоточная артерия** — *a. pharyngea ascendens* также отделяется от краниальной щитовидной артерии в мышцы глотки и небной занавески. У марала к щитовидной железе идет еще одна ветвь — **каудальная щитовидная артерия** — *a. thyreoidea caudalis* (рисунок 73). У байкальской нерпы в кровоснабжении участвует медиальная артерия, расположенная между краниальной и каудальной щитовидной артериями (рисунки 74, 75).

Околоушная артерия — *a. parotidea* — начинается от общей сонной артерии впереди от щитовидной артерии и дихотомически делится на ветвь для околоушной железы и ветвь для вентральных мышц шеи.

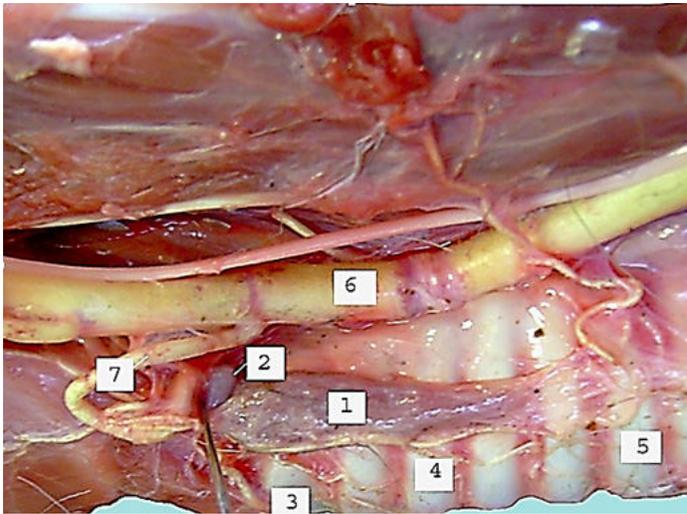


Рисунок 73. Краниальная и каудальная щитовидные артерии марала:
 1 — щитовидная железа; 2 — паращитовидная железа; 3 — первое кольцо трахеи; 4 — третье кольцо трахеи; 5 — каудальная щитовидная а.; 6 — левая сонная а.; 7 — краниальная щитовидная а.

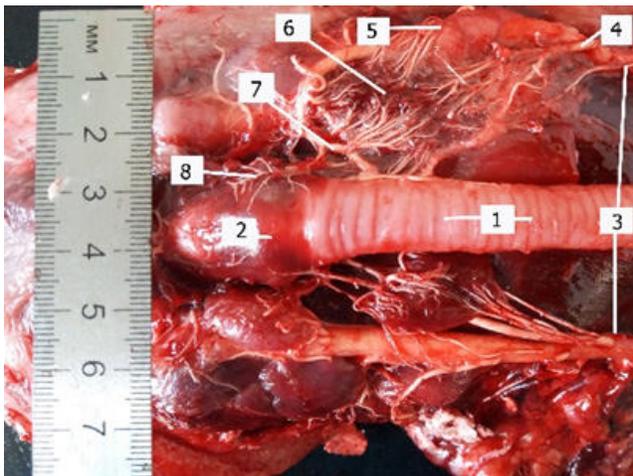


Рисунок 74. Ветвление экстраорганных артерий щитовидной железы байкальской нерпы:
 1 — трахея; 2 — гортань; 3 — сонные артерии; 4 — каудальная щитовидная а.; 5 — медиальная щитовидная а.; 6 — щитовидная железа; 7 — краниальная щитовидная а.; 8 — гортанная а.

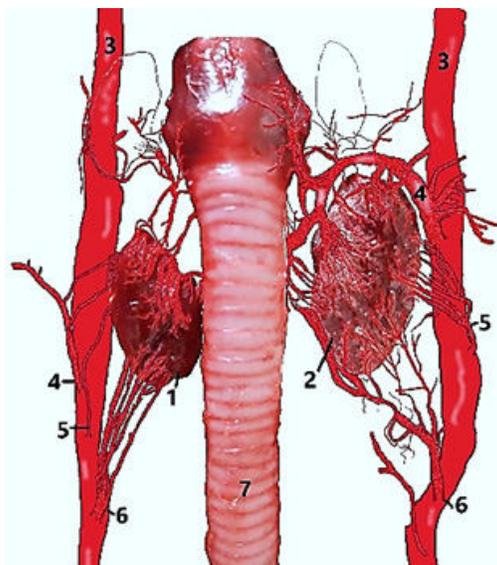


Рисунок 75. Схема ветвления экстраорганных артерий щитовидной железы байкальской нерпы:

1 — правая щитовидная железа; 2 — левая щитовидная железа; 3 — сонные аа.; 4 — краниальные щитовидные аа.; 5 — медиальная щитовидная а.; 6 — каудальные щитовидные аа., 7 — трахея

Артерия нижнечелюстной слюнной железы — *a. glandulae mandibularis* — отходит впереди от предыдущей артерии от общей сонной в соответствующую слюнную железу.

Вблизи атлантнозатылочного сустава каждая общая сонная артерия разветвляется на внутреннюю и наружную сонные артерии. Наружная сонная артерия, отдавая дорсальные и вентральные ветви, перед входом в клинонебную ямку переходит в верхнечелюстную артерию. Основные артерии головы представлены на схеме (рисунок 76). На рисунках 77, 78 представлены оригинальные препараты кровоснабжения головы марала.

Внутренняя сонная артерия — *a. carotis interna* — направляется через рваное отверстие в полость черепа для кровоснабжения головного мозга. В черепной полости артерия разветвляется на более мелкие сосуды. У жвачных и свиней она является ветвью затылочной артерии, кроме того, у **жвачных** как самостоятельная присутствует только у плодов и молодых (до 6 месяцев) животных, с возрастом она редуцируется и идет в виде соединительнотканного тяжа от затылочной артерии (рисунок 78). У **байкальской нерпы** внутренняя сонная артерия проходит в коротком сонном канале, который располагается в барабанном пузыре, но не сообщается с барабанной полостью (рисунок 79).

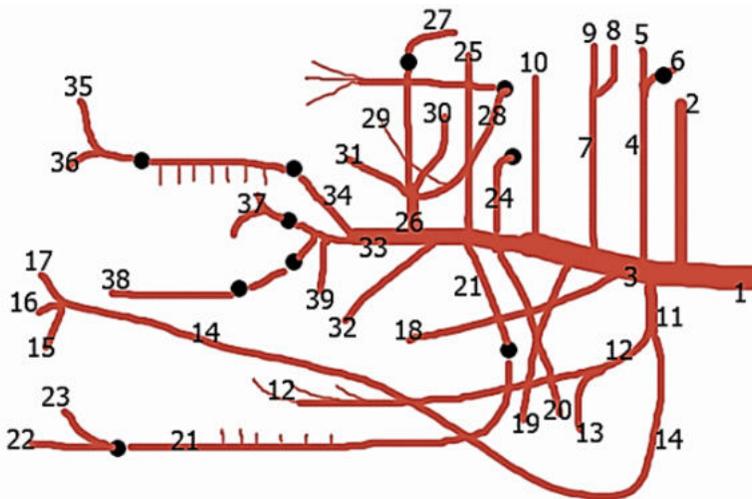


Рисунок 76. Схема ветвления артерий головы (• — отверстия в черепе):

1 — левая общая сонная а.; 2 — внутренняя сонная а.; 3 — наружная сонная а.; 4 — затылочная а.; 5 — мышцелковая а.; 6 — каудальная а. мозговых оболочек; 7 — каудальная ушная а.; 8 — а. для каудальных мышц ушной раковины; 9 — глубокая ушная а.; 10 — поверхностная височная а.; 11 — язычно-лицевой ствол; 12 — язычная а.; 13 — подъязычная а.; 14 — лицевая а.; 15 — а. нижней губы; 16 — а. угла рта; 17 — а. верхней губы; 18 — поперечная лицевая; 19 — жевательная а.; 20 — крыловидные аа.; 21 — нижняя альвеолярная а.; 22 — подбородочная а.; 23 — а. для резцов; 24 — оболочечные аа.; 25 — глубокая височная а.; 26 — наружная глазничная а.; 27 — лобная а.; 28 — решетчатая а.; 29 — аа. для мышц глаза; 30 — а. для слезной железы; 31 — подблоковая а.; 32 — щечная а.; 33 — верхнечелюстная а.; 34 — подглазничная а.; 35 — латеральная а. носа; 36 — а. угла рта; 37 — клинонебная а.; 38 — большая небная а.; 39 — малая небная а.

Наружная сонная артерия— а. carotis externa — идет по каудальному краю нижней челюсти, прикрыта околоушной слюнной железой. Дорсально от наружной сонной артерии отходят следующие ветви:

Затылочная артерия — а. occipitalis — направляется в крыловую ямку атланта, выходит через крыловое отверстие, снабжая короткие мышцы головы. Здесь она также анастомозирует с позвоночной и глубокой шейной. От затылочной артерии отходят: **мышцелковая артерия** — а. condylaris — направляется через подъязычное отверстие в черепную полость, где разделяется на две ветви. Одна участвует в образовании каудальной эпидуральной чудесной сети, а другая направляется в мышцелковый канал и анастомозирует с артериями мозговых оболочек; **кау-**

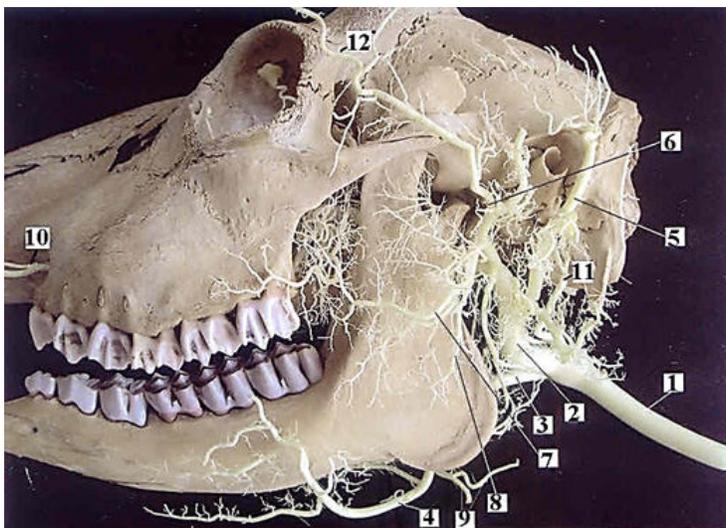


Рисунок 77. Артерии головы марала (коррозионный препарат).

1 — общая сонная артерия; 2 — наружная сонная а.; 3 — наружная челюстная а.; 4 — лицевая а.; 5 — большая ушная а.; 6 — поверхностная височная а.; 7 — поперечная лицевая а.; 8 — а. жевательного мускула; 9 — а. околоушной железы; 10 — подглазничная а; 11 — затылочная а; 12 — а. рога

дальняя артерия мозговых оболочек — *a. meningea caudalis* — направляется в височный ход и разветвляется в оболочках головного мозга. У **жвачных** она развита слабо и от нее отходят — **восходящая небная артерия** — *a. palatina ascendens*, которая разветвляется в мышцах глотки; **средняя оболочечная артерия** — *a. meningea media* для оболочек головного мозга; **затылочная ветвь** — *ramus occipitalis* питает короткие разгибатели головы. У **лошадей** затылочная артерия в самом начале отдает железистую ветвь кровоснабжающую околоушную слюнную железу. У **свиней** вместе с мышцелковой артерией отходит шило-сосцевидная артерия — *a. stylomastoidea*, которая через шило-сосцевидное отверстие следует в лицевой канал. У **собак и байкальской нерпы** от каудальной оболочечной артерии отходит **каудальная барабанная артерия** — *a. thympanica caudalis* для обеспечения поступления кислорода и питательных веществ в барабанную полость среднего уха. Кроме того, у плотоядных от затылочной артерии ответвляется **краниальная гортанная артерия** — *a. laryngea cranialis* для кровоснабжения глотки и гортани и **восходящая глоточная артерия** — *a. pharyngea ascendens*, питающая глотку и небную занавеску.

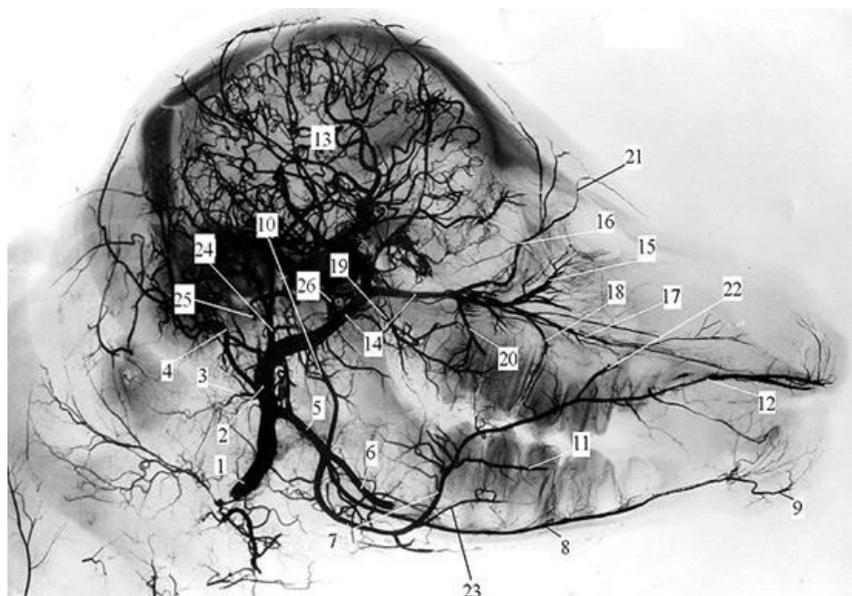


Рисунок 78. Кровоснабжение головы новорожденного мараленка.
Компьютерная томография:

1 — общая сонная артерия; 2 — наружная сонная артерия; 3 — внутренняя сонная артерия; 4 — затылочная артерия; 5 — наружная челюстная артерия; 6 — язычная артерия; 7 — лицевая артерия; 8 — подъязычная артерия; 9 — подбородочная артерия; 10 — жевательная артерия; 11 — глубокая нижняя губная артерия; 12 — верхняя губная артерия; 13 — артерии твердой мозговой оболочки; 14 — верхнечелюстная (внутренняя челюстная) артерия; 15 — клиноносовая артерия; 16 — артерия нижнего века; 17 — подглазничная артерия; 18 — альвеолярная артерия; 19 — крыловая артерия; 20 — небная артерия; 21 — дорсальная артерия носа; 22 — щечная артерия; 23 — поверхностная нижняя губная артерия; 24 — височная артерия; 25, 26 — оболочечные ветви

Каудальная ушная артерия — *a. auricularis caudalis*, отдает одну крупную и несколько мелких ветвей в околоушную слюнную железу, проходит под околоушной слюнной железой к основанию ушной раковины и разветвляется в мышцах ушной раковины и коже. Она отдает ветви к околоушной слюнной железе, для двубрюшной мышцы и делится на каудальную и глубокую ушные артерии. Первая по каудальному краю ушной раковины латеральными и медиальными ветвями снабжает ушной хрящ и мышцы уха.

Поверхностная височная артерия — *a. temporalis superficialis* — отходит от наружной сонной артерии на уровне нижнего края основания ушной раковины, медиально от слюнной железы, параллельно краю нижней челюсти. После того, как артерия выходит из-под верхнего края околоушной слюнной железы и на-

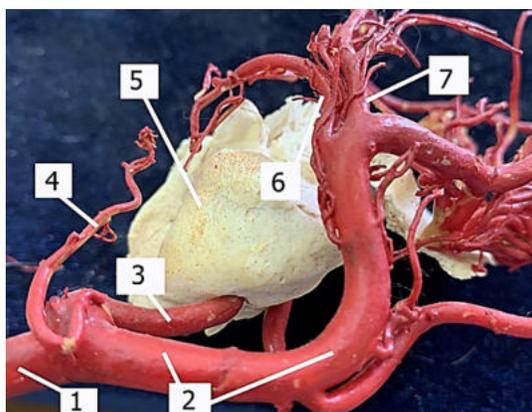


Рисунок 79. Наружная и внутренняя сонная артерии байкальской нерпы. Коррозионный препарат после инъекции монтажной пеной: 1 — правая общая сонная артерия; 2 — наружная сонная а.; 3 — внутренняя сонная артерия; 4 — затылочная а.; 5 — барабанный пузырь; 6 — каудальная ушная а.; 7 — поверхностная височная а.

правляется на дорсальную спинку носа, она продолжается как дорсальная носовая артерия. Питает кожу лба, спинку носа, носогубной подниматель и опускаетель нижнего века.

Вентрально от наружной сонной артерии отходят следующие ветви:

Язычно-лицевой ствол — *truncus lingafacialis* — отходит от наружной сонной артерии в подчелюстной области и делится на язычную и лицевую артерии.

Язычная артерия — *a. lingualis* — отходит от вентральной стенки, снабжает язык, доходя до его верхушки. По ходу она отдает ветви для мышц подъязычной кости, дорсальную артерию языка, подъязычную артерию, которая разветвляется в подъязычной слюнной железе и окружающей мускулатуре.

Лицевая артерия — *a. facialis* — идет вентрально по медиальной поверхности крыловой мышцы к сосудистой вырезке нижней челюсти вместе с протоком околоушной слюнной железы, выходит на наружную поверхность лицевого отдела черепа, поднимаясь вдоль переднего края большой жевательной мышцы до поднимателя верхней губы, после чего отдает три ветви: **артерии нижней губы** — *a. labialis inferior*, **верхней губы** — *a. labialis superior*, **артерию угла рта** — *a. anguli oris*, а далее делится на латеральную артерию носа — *a. nasi lateralis* и артерию угла глаза — *a. angulus oculi*. У овец и коз лицевая артерия отсутствует (рисунки 80, 81).

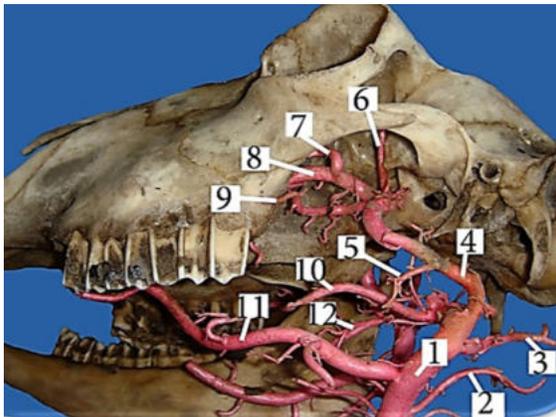


Рисунок 80. Артерии головы овцы (левая нижняя челюсть удалена):
 1 — левая наружная сонная а.; 2 — левая внутренняя сонная а.; 3 — затылочная а.; 4 — левая внутренняя челюстная а.; 5 — нижняя альвеолярная а. от левой внутренней челюстной а.; 6 — глубокая височная а.; 7 — подглазничная а.; 8 — клиноносовая а.; 9 — щечная а.; 10 — крыловидные ветви; 11 — язычная а.; 12 — нижняя альвеолярная от правой верхнечелюстной а.

Артерия жевательного мускула — *a. masseterica* — отходит от латеральной поверхности наружной сонной артерии и отдает веточки в околоушную железу, а сама разветвляется в большом жевательном мускуле.

Поперечная лицевая артерия — *a. transversa faciei* — отходит от поверхностной височной артерии на уровне нижнего края основания ушной раковины, идет под суставным отростком ниж-

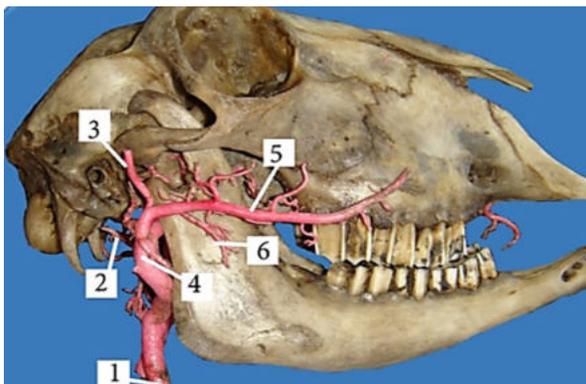


Рисунок 81. Лицевая артерия овцы:
 1 — правая сонная а.; 2 — затылочная а.; 3 — поверхностная височная а.; 4 — наружная сонная а.; 5 — поперечная лицевая а.; 6 — жевательная а.

ней челюсти на латеральную поверхность большого жевательно-мускула, после чего проходит в его толщу, где и разветвляется. Поперечная лицевая, кроме вышеуказанных ветвей, отдает ветви в подкожный и скуловой мускулы, а также опускает нижнего века и околоушную слюнную железу.

После отделения поверхностной височной артерии наружная сонная артерия продолжается в верхнечелюстную.

Верхнечелюстная артерия — *a. maxilaris* — направляется в клинонебную ямку. У лошадей и собак проходит в крыловом канале (рисунок 82).

Дорсально от верхнечелюстной артерии отходят:

Средняя оболочечная артерия — *a. meningea media* проходит через рваное отверстие, у **собак** через овальное отверстие и разветвляется в твердой мозговой оболочке. У **жвачных** — отсутствует.

Глубокая височная каудальная артерия — *a. temporalis profunda caudalis*. У **жвачных** отходит между нижней альвеолярной

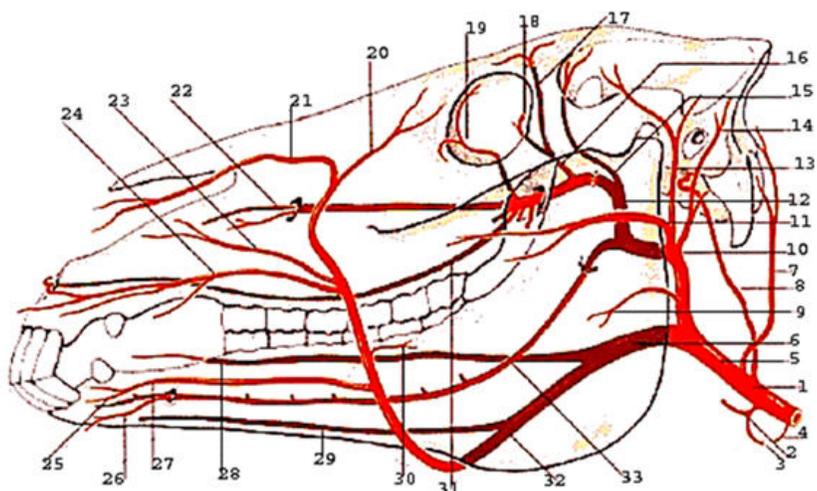


Рисунок 82. Артерии головы лошади:

1 — общая сонная а.; 2 — восходящая глоточная а.; 3 — краниальная щитовидная а.; 4 — каудальная щитовидная а.; 5 — наружная сонная а.; 6 — язычно-лицевая а.; 7 — затылочная а.; 8 — внутренняя сонная а.; 9 — жевательная а.; 10 — поверхностная ушная а.; 11 — поперечная лицевая а.; 12 — внутренняя челюстная или верхнечелюстная а.; 13 — поверхностная височная а.; 14 — каудальная ушная а.; 15 — глубокая височная а.; 16 — глазничная а.; 17 — лобная а.; 18 — слезная а.; 19 — скуловая а.; 20 — а. угла глаза; 21 — латеральная а. носа; 22 — подглазничная а.; 23 — а. угла рта; 24 — а. верхней губы; 25 — резцовые а.; 26 — подбородочная а.; 27 — а. нижней губы; 28 — язычная а.; 29 — подъязычная а.; 30 — щечная а.; 31 — большая небная а.; 32 — лицевая а.; 33 — нижняя альвеолярная а.

и крыловидной артериями, у **свиней и собак** — между средней мозговой и крыловидной, у **лошадей** — непосредственно перед вступлением верхнечелюстной в крыловую канал. Питает глубокую височную мышцу и анастомозирует с ветвями поверхностной височной артерии.

Наружная глазничная артерия — *a. ophthalmica externa* — отделяется от верхнечелюстной артерии, проходит впереди крыловидного гребня клиновидной кости и погружается в решетчатое отверстие, где под названием **решетчатой артерии** — *a. ethmoidalis externa* разветвляется в лабиринте решетчатой кости и носовых раковинах. Отделяет ветви для мышц глазного яблока.

Надглазничная артерия — *a. supraorbitalis* — отделившись от наружной глазничной артерии, направляется в соответствующее отверстие, проходит в лобную пазуху и кожу этой области. Часто бывает двойной.

Слезная артерия — *a. lacrimalis* — идет в слезную железу, отделяет ветви к мышцам глазного яблока и рогатральную артерию мозговых оболочек. **Подблоковая артерия** — *a. subtrochlearis*, которая с одноименным нервом следует в медиальный угол глаза.

Вентрально от верхнечелюстной артерии отходят следующие ветви:

Крыловидные ветви — *rr. pterigoidei* разветвляются в крыловидных мышцах.

Нижняя альвеолярная артерия — *a. alveolaris mandibulae* — входит в канал нижней челюсти через нижнечелюстное отверстие, где отдает ветви коренным зубам. До выхода из подбородочного отверстия от нижнечелюстной артерии отходит резцовая ветвь в специальный канал для резцовых зубов. Выйдя из подбородочного отверстия, артерия делится на подбородочную, идущую в одноименную мышцу, нижнюю артерию угла рта и нижнегубную ветвь.

Щечная артерия — *a. buccalis* — отходит от основного ствола на уровне скулового бугра верхней челюсти вместе с веной и нервом, идет по краю щечной мышцы, где на уровне середины нижнего края орбиты делится у **собак и свиней** на глубокую височную рогатральную и артерию угла глаза. Щечная артерия отдает ветви в щечную мышцу и глубокую часть большого жевательного мускула, а также небольшую ветвь в крыловой мускул. **Поверхностная щечная артерия** — *a. malaris* — питает область лба, носа, третьего и нижнего века.

В области клинонебной ямки верхнечелюстная артерия отдает следующие ветви:

Подглазничная артерия — *a. infraorbitalis* — погружается в одноименный канал через верхнечелюстное отверстие, где отдает ветви коренным зубам и клыку. Выйдя из подглазничного канала

через одноименное отверстие, подглазничная артерия делится на артерию угла рта и латеральную носовую. **Артерия угла рта** идет в мышцы и кожу угла рта и дорсальные щечные железы. **Латеральная носовая артерия** — *a. lateralis nasi* — является ветвью подглазничной артерии и питает кожу боковой стенки носа, а также клыковой мускул, носогубной и специальный подниматели губы.

Клинонебная артерия — *a. sphenopalatina*, она следует в носовую полость и кровоснабжает ее слизистую оболочку.

Нисходящая небная артерия — *a. palatina descendes*, от нее отходят **малая небная** — *a. palatina minor*, отдающая ветви в мягкое небо и частично в стенку глотки; **большая небная артерия** — *a. palatina major* — погружается в небный канал и по выходе из него следует в небном желобе до резцового сосочка, анастомозируя с ветвями одноименной артерии другой стороны.

4.2.3 Артерии грудной конечности

Основным источником кровоснабжения грудной конечности являются подмышечная артерия — продолжение подключичной артерии после ответвления от них наружных грудных артерий. Общая архитектоника сосудов передней конечности представлена на схеме (рисунок 83).

Подмышечная артерия — *a. axillaris* — идет по медиальной поверхности плечевого сустава и у его каудального края делится на 2 ствола: подлопаточную и плечевую артерии. У краниального края плечевого сустава у **жвачных и свиньи** отходит **предлопаточная артерия** — *a. suprascapularis*, а у лошади — **надлопаточная** — *a. suprascapularis*, которая кровоснабжает предостную, глубокую грудную и капсулу сустава.

Подлопаточная артерия — *a. subscapularis* — отделившись от подмышечной, направляется дорсо-каудально до основания лопатки между подлопаточным и большим круглым мускулами, от нее отходят следующие артерии:

- **Каудальная окружная артерия плеча** — *a. circumflexa humeri caudalis* — идет с подмышечным нервом по латеральной поверхности шейки лопатки и образует анастомозы с краниальной окружной артерией плеча.
- **Грудоспинная артерия** — *a. thoracico dorsalis* идет каудально в широчайший мускул спины, отдавая ветви большому круглому мускулу.
- **Окружная артерия лопатки** — *a. circumflexa scapulae* — окружает лопатку с обеих сторон и кровоснабжает мышцы, расположенные в области лопатки.

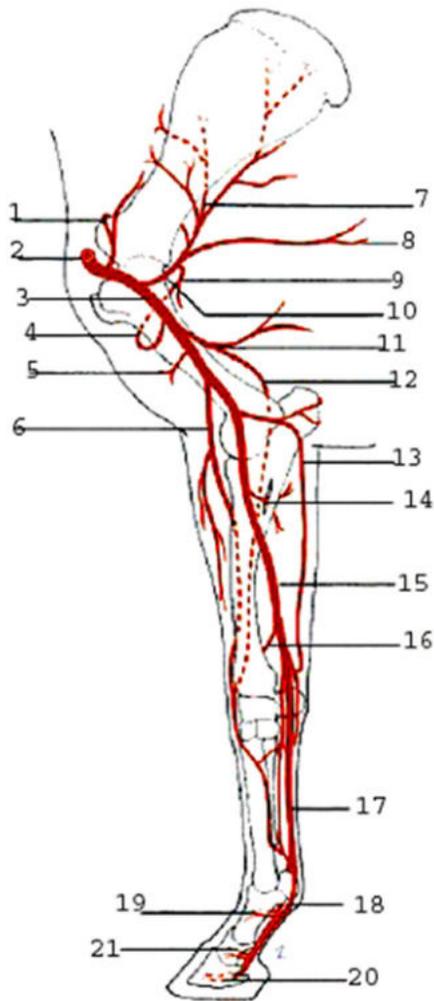


Рисунок 83. Схема ветвления артерий передней конечности лошади:

1 — надлопаточная а.; 2 — подмышечная а.; 3 — плечевая а.; 4 — окружная плечевая краниальная; 5 — а. двуглавого мускула; 6 — коллатеральная лучевая а.; 7 — подлопаточная а.; 8 — грудоспинная а.; 9 — окружная плечевая каудальная; 10 — плечевой сустав; 11 — глубокая плечевая а.; 12 — локтевая а.; 13 — коллатеральная локтевая а.; 14 — межкостные а.; 15 — срединная а.; 16 — лучевая а.; 17 — пястная волярная; 18 — волярная пальцевая а.; 19, 21 — медиальные волярные пальцевые а.; 20 — копытная а.

- **Мышечные ветви** — *rr. muscularis* — направляются к дорсальной группе мышц, прикрепляющих конечность к туловищу.

Плечевая артерия — *a. brachialis* — идет в свободную конечность и является главной магистралью области плеча (рисунки 84, 85). От плечевой артерии отходят ветви в окружающие мышцы и кости:

- **Краниальная окружная артерия плеча** — *a. circumflexa humeri cranialis* — следует по медиальной поверхности шейки плечевой кости под коракоидно-плечевой мышцей и анастомозирует с ветвями каудальной окружной артерией плеча.
- **Глубокая плечевая артерия** — *a. profunda brahii* — распределяется на ветви, снабжающие трехглавый мускул плеча и внутренний плечевой мускул. Развита мало у **крупного рогатого скота, свиней и собак**, ее компенсирует краниальная окружная артерия плеча.

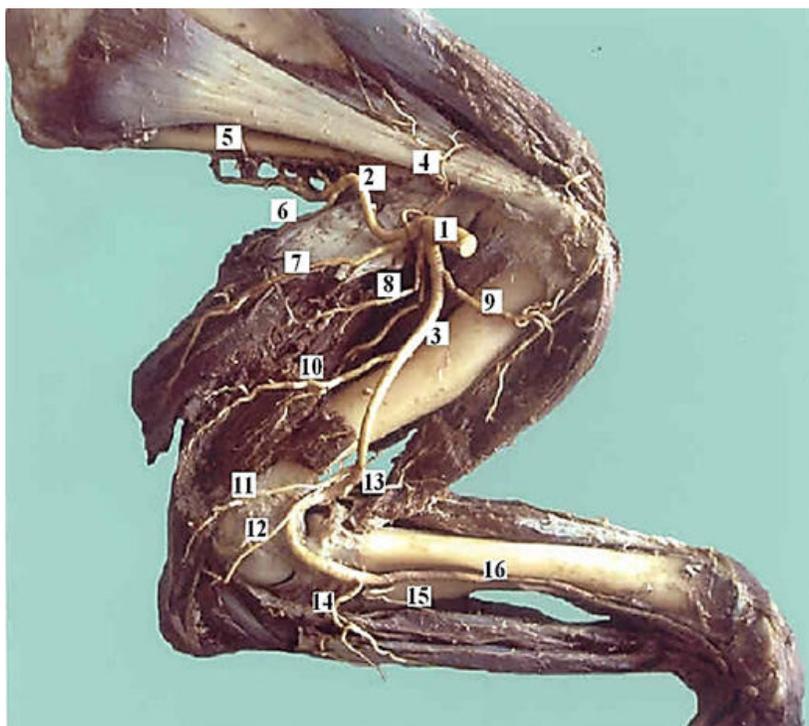


Рисунок 84. Артерии передней конечности марала:

1 — подмышечная артерия; 2 — подлопаточная артерия; 3 — плечевая артерия; 4 — ветви подлопаточной артерии; 5 — дорсальная лопаточная артерия; 6 — ветвь к напрягателю фасции предплечья; 7 — грудоспинная а.; 8 — мышечные ветви; 10 — глубокая плечевая артерия; 9 — окружная плечевая краниальная а.; 11 — поперечная а. локтя; 12 — коллатеральные локтевая а.; 13 — артерия двухглавого мускула; 14 — лучевая а.; 15 — межкостные аа.; 16 — срединная артерия

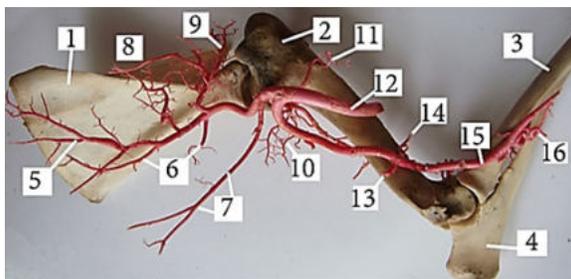


Рисунок 85. Артерии передней конечности:

1 — лопатка; 2 — плечевая кость; 3 — лучевая кость; 4 — локтевая кость; 5 — подлопаточная а.; 6 — мышечные ветви; 7 — грудоспинальная а.; 8 — окружная лопаточная а.; 9 — окружная плечевая каудальная; 10, 11 — окружная плечевая краниальная; 12 — подмышечная а.; 13 — глубокая плечевая а.; 14 — а.двуглавого мускула; 15 — срединная а.; 16 — межкостные аа.

- **Артерия двуглавой мышцы** — *a. bicipitalis* — отходит дистальнее вышеуказанных артерий и отдает ветви в двуглавую мышцу.
- **Коллатеральная лучевая артерия** — *a. collateralis radialis* — отделяется от плечевой артерии выше локтевого сустава, проходит между двуглавым мускулом и лучевым разгибателем запястья на дорсальную поверхность предплечья и разветвляется в разгибателях запястья и коже, идет параллельно срединной артерии.
- **Коллатеральная локтевая артерия** — *a. collateralis ulnaris* — отделяется от плечевой артерии и проходит в области локтевого сустава вдоль медиальной головки трехглавого мускула. Отдает ветви в длинную и медиальную головки трехглавого мускула, напрягатель фасции предплечья, поверхностный грудной мускул и заканчивается в сгибателях запястья, коже плеча и предплечья. У **крупного рогатого скота и плотоядных** развита слабо, у **свиней и лошадей** переходит в локтевую артерию.
- **Общая межкостная артерия** — *a. interossea communis* — идет в проксимальное межкостное отверстие лучевой и локтевой костей, выходит на латеральную поверхность предплечья и делится на краниальную и каудальную межкостные ветви. Артерия лежит в межкостном желобе и снабжает разгибатели запястья и пальцев. От общей межкостной артерии отделяется пальмарная ветвь, которая разветвляется в специальном разгибателе третьего пальца, локтевом разгибателе запястья и длинном абдукторе большого пальца. Ветви выше перечисленных артерий образуют сосудистые ветви вокруг локтевого и запястного суставов.

Срединная артерия — *a. mediana* — является продолжением плечевой артерии, лежит медиально вместе со срединными веной и нервом в одноименном желобе. На своем пути она отдает:

- **лучевую артерию** — *a. radialis* — для формирования дорсальной сосудистой сети запястья.
- **срединно-лучевую артерию** — *a. medianoradialis*, — которая питает кожу предплечья и переходит в поверхностную пальмарную пястную артерию.

Артерии кисти локализуются на ее дорсальной и пальмарной поверхностях. Чем больше лучей имеет кисть, тем большее количество сосудов идет вдоль пясти и в области пальца оно удваивается:

- **У жвачных** на пальмарную поверхность пясти идет **поверхностная пястная пальмарная артерия** — *a. ramus palmaris superficialis*, — она идет центрально по пальмарной стороне пясти, продолжается в области межпальцевой щели и делится в ее нижней трети на **III и IV собственно пальцевые артерии**, идущие в сосудистый канал копытцевидных костей. От поверхностной пястной пальмарной артерии ответвляются в верхней трети пясти еще две поверхностные артерии — **II и IV общие пальмарные пальцевые артерии** — *aa. digitalis palmares communes II et IV* и далее они продолжают как **собственно пальцевые** — *aa. Digitalis palmares propriae II et IV*. Несколько глубже, латерально от межкостной мышцы, проходят **II и IV глубокие пальмарные пястные артерии** — *aa. palmares metacarpea profundus II et IV*. На дорсальную поверхность через проксимальный сосудистый канал выходит прободающая артерия (ветвь срединно-лучевой) — **III дорсальная средняя пястная артерия** — *a. metacarpea dorsalis III*. В области путового сустава эта артерия разделяется на **III и IV собственно дорсальные пальцевые артерии** — *aa. digitalis dorsales III et IV*, достигающие III фаланги и копытец.
- **У лошадей** на дорсальную поверхность пясти следуют две дорсальные пястные артерии, а по пальмарной — три: две глубокие пальмарные пястные и одна самая мощная поверхностная пальмарная ветвь.
- **У свиней** проходят на дорсальной поверхности три пястных и восемь пальцевых артерий (рисунок 86). На пальмарной поверхности пясти из глубокой пальмарной дуги выходят три тонкие глубокие пальмарные пястные артерии, вливающиеся в прободающую пястную артерию и продолжающиеся как срединная ветвь.
- **У собак** расположены на дорсальной поверхности кисти пять дорсальных пястных артерий: продолжение поверхностной лучевой артерии и II, III, IV и V дорсальные пястные артерии;

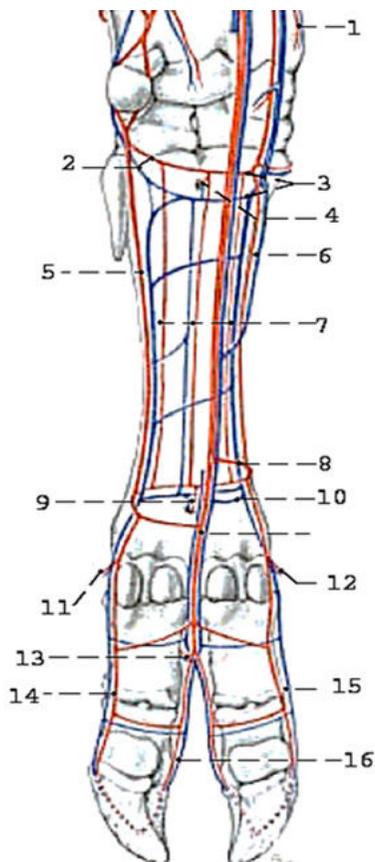


Рисунок 86. Артерии кисти свиньи (волярная или пальмарная поверхность):

1 — пальмарная запястная ветвь; 2 — глубокие ветви; 3 — глубокие пальмарные дуги; 4 — проксимальная прободающая а. и в.; 5 — латеральная поверхностная пястная а.; 6 — медиальная поверхностная пястная а.; 7 — II и IV поверхностная прободающая ветвь; 8 — поверхностная пальмарная дуга; 9 — дистальная глубокая пальмарная дуга; 10 — дистальная глубокая пальмарная дуга; 11 — пальмарная а. V пальца; 12 — пальмарная а. II пальца; 13 — межпальцевая а. и в.; 14 — латеропальмарная а. IV пальца; 15 — латеропальмарная а. III пальца; 16 — медиальные пальмарные а. и в. IV и III пальца

в области пальцев соответственно проходит 10 собственных дорсальных пальцевых артерий. По пальмарной поверхности кисти идут шесть пальмарных пястных артерий, из них более поверхностно — продолжение срединной артерии и II и IV пальмарные пястные артерии, глубже — три глубокие пальмарные пястные артерии; в области пальмарной поверхности пальца идет десять пальмарных пальцевых артерий.

4.2.4 Грудная аорта

Грудная аорта — *aorta thoracica* — проходит слева по вентральной поверхности тел грудных позвонков между листками средостения. Грудная аорта имеет париетальные и висцеральные ветви.

- К париетальным сосудам относятся: **межреберные артерии** — *aa. intercostalis*. Каждая межреберная артерия вначале отдает дорсальную межреберную артерию — *a. intercostalis dorsalis*, которая делится на **спинномозговую** — *a. spinales* и **мышечную ветви** — *rr. muscularis* для грудного отдела спинного мозга и дорсальной мышцы позвоночного столба и кожи. Основной ствол межреберной артерии направляется в сосудистый желоб каждого ребра и вместе с веной и нервом опускается до реберного хряща, где анастомозирует с ветвями внутренней грудной артерии. От грудной аорты в область диафрагмы отделяется **краниальная диафрагмальная артерия** (непостоянно) — *a. phrenicus cranialis* для диафрагмы.
- К висцеральным ветвям относится **бронхопищеводная артерия** — *a. bronchoesophagea*. Она у лошади и жвачных на уровне шестого грудного позвонка отдает бронхиальную — *a. bronchalis* и пищеводную — *a. oesophagei* артерии в соответ-

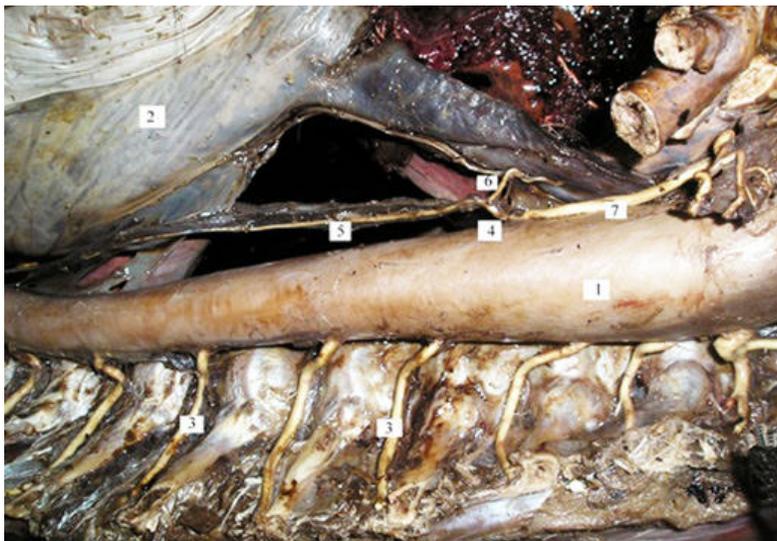


Рисунок 87. Грудная аорта марала:

- 1 — грудная аорта; 2 — диафрагма; 3 — межреберные артерии; 4 — бронхопищеводная артерия; 5 — пищеводная ветвь; 6, 7 — бронхиальные ветви

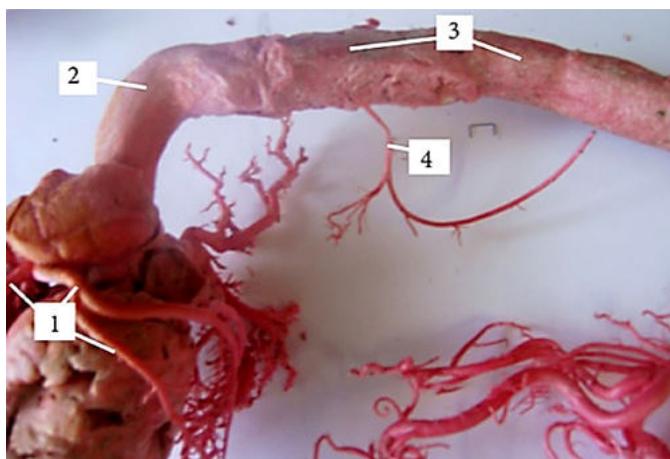


Рисунок 88. Грудная аорта овцы (коррозионный препарат):
 1 — аа. сердца; 2 — дуга аорты; 3 — грудная аорта; 4 — бронхопищеводная а.

ствующие органы (рисунки 87, 88). У **свиньи и собаки** эти артерии самостоятельно ответвляются от грудной аорты.

В области последних грудных позвонков грудная аорта проходит через аортальное отверстие диафрагмы (между ее ножками у лошадей и свиней) или в основании левой ножки (у жвачных и плотоядных) в брюшную полость, где переходит в брюшную аорту.

4.2.5 Брюшная аорта

Брюшная аорта — *aorta abdominalis* — начинается от диафрагмы, следует вдоль позвоночного столба, слева от каудальной полой вены и в области мыса крестцовой кости делится на парные наружные и внутренние подвздошные и непарную — срединную крестцовую. Брюшная аорта также имеет париетальные и висцеральные ветви (рисунок 89).

К **париетальным** сосудам относят: каудальную диафрагмальную, краниальную брюшную парную, поясничные, парные окружающие глубокие подвздошные артерии:

- **Каудальная диафрагмальная** — *a. phrenicus caudalis* — направляется к ножкам диафрагмы, у **крупного рогатого скота и свиней** она может отходить и от чревной артерии, у **лошадей** — отсутствует (рисунок 90).
- **Краниальная брюшная парная** — *a. abdominalis cranialis* — имеется у **свиней и плотоядных**, отходит на уровне крани-



Рисунок 89. Грудная и брюшная аорта марала. Коррозионный препарат с предварительной инъекцией сосудов монтажной пеной «Макрофлекс»:

- 1 — общий ствол сонных артерий; 2 — реберно-шейный ствол; 3 — передняя межреберная артерия; 4 — плечевой ствол; 5 — внутренние грудные артерии; 6 — общий плечеголовный ствол; 7 — левый желудочек; 8 — первая межреберная артерия от грудной аорты; 9 — дорсальные межреберные артерии; 10 — прободающие артерии для каудальной дорсальной зубчатой мышцы; 11 — ветвь для оттягивателя ребра; 12 — краниальная брыжеечная артерия; 13 — чревная артерия; 14 — каудальные диафрагмальные артерии; 15 — грудная аорта; 16 — артерия преддверия рубца

альной брыжеечной артерии, питает мышцы поясницы и живота.

- **Поясничные артерии парные** — *a. lumbalis* — выходят из дорсальной стенки аорты и делятся на дорсальные и вентральные ветви. Дорсальные сосуды кровоснабжают дорсальные мышцы позвоночного столба, от них через межпозвоночные отверстия идут спинномозговые ветви в оболочки спинного мозга. Вентральные ветви питают и отдают мышечные ветви в брюшной пресс.
- **Окружная глубокая подвздошная артерия** — *a. circumflexa iliaca profunda* — имеется у хищников, отходит от аорты последней в мышцы брюшного пресса и поясничные мышцы.

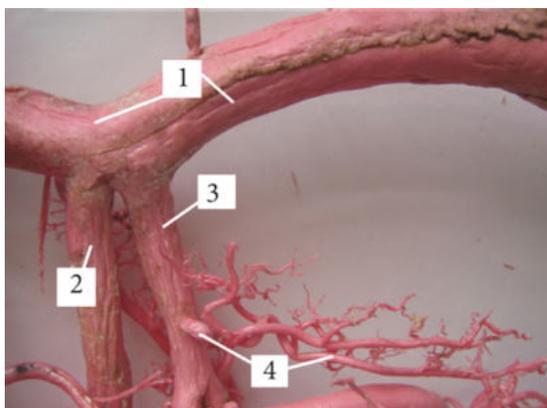


Рисунок 90. Каудальная диафрагмальная артерия овцы (коррозионный препарат):

1 — брюшная аорта; 2 — краниальная брыжеечная а.; 3 — чревная а.; 4 — каудальная диафрагмальная а.

К **висцеральным** ветвям брюшной аорты относятся чревная, краниальная и каудальные брыжеечные, почечные, внутренние семенные (у самцов), яичниковые (у самок) артерии:

- **Чревная артерия** — *a. celiaca* — отделяется от аорты сразу позади диафрагмы, может отдавать у **крупного рогатого скота и свиней** каудальную диафрагмальную артерию к ножкам диафрагмы, а основной ее ствол делится на печеночную, селезеночную и левую желудочную.

У животных с однокамерным желудком (рисунки 91, 92):

а) Селезеночная артерия — *a. lienalis* — идет к воротам селезенки, проходит вдоль органа, отдавая ветви в селезенку, поджелудочную железу и к желудку, а далее переходит в **левую желудочно-сальниковую артерию** — *a. gastroepiploica sinistra*, которая в области большой кривизны желудка анастомозирует с одноименной правой артерией.

б) Левая желудочная артерия — *a. gastrica sinistra* — следует на малую кривизну желудка, отдает ветви в поджелудочную железу — *rr. pancreatici*. У **свиней и хищников** может отходить от селезеночной артерии.

в) Печеночная артерия — *a. hepatica* — вступает в ворота печени совместно с воротной веной. До вступления в печень она посылает на малую кривизну желудка правую желудочную артерию — *a. gastrica dextra* и желудочно-двенадцатиперстную — *a. gastroduodenalis*, последняя отдает краниальную поджелудочно-двенадцатиперстную артерию — *a. pancreatico-duodenalis cranialis*, а затем переходит в правую желудочно-сальниковую артерию — *a. gastroepiploica dextra*.

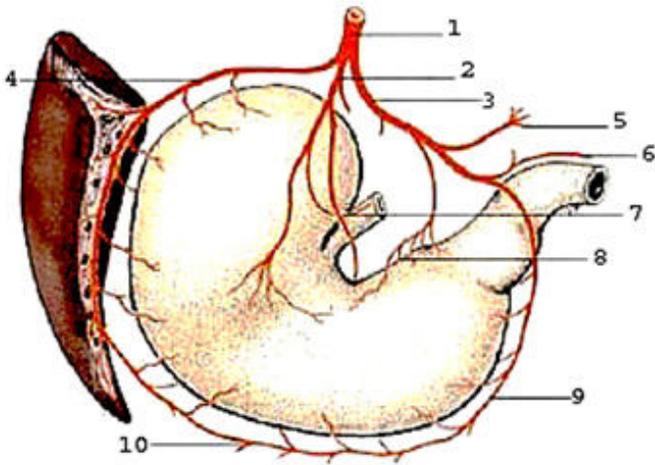


Рисунок 91. Чревная артерия лошади:

1 — чревная а.; 2 — левая желудочная а.; 3 — печеночная а.; 4 — селезеночная а.; 5 — печеночная а.; 6 — краниальная поджелудочно-двенадцатиперстная а.; 7, 8 — желудочные ветви от левой желудочной и от печеночной аа.; 9 — желудочно-сальниковая правая а.; 10 — желудочно-сальниковая левая а.

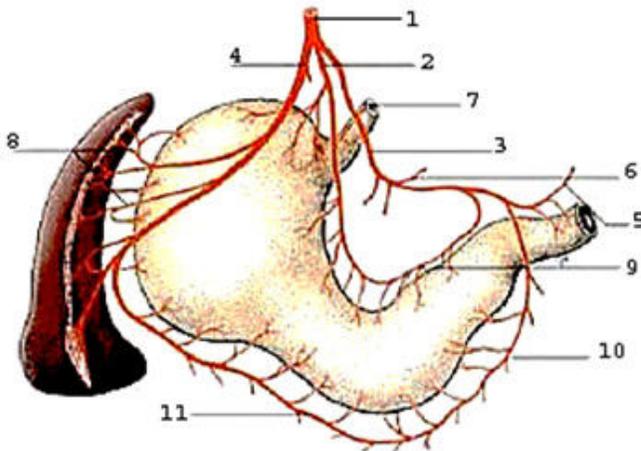


Рисунок 92. Чревная артерия собаки:

1 — чревная а.; 2 — левая желудочная а.; 3 — печеночная а.; 4 — селезеночная а.; 5 — краниальная поджелудочно-двенадцатиперстная а.; 6 — печеночная а.; 7 — пищевод; 8 — желудочные ветви от селезеночной а.; 9 — желудочная а. от печеночной а.; 10 — желудочно-сальниковая правая а.; 11 — желудочно-сальниковая левая а.

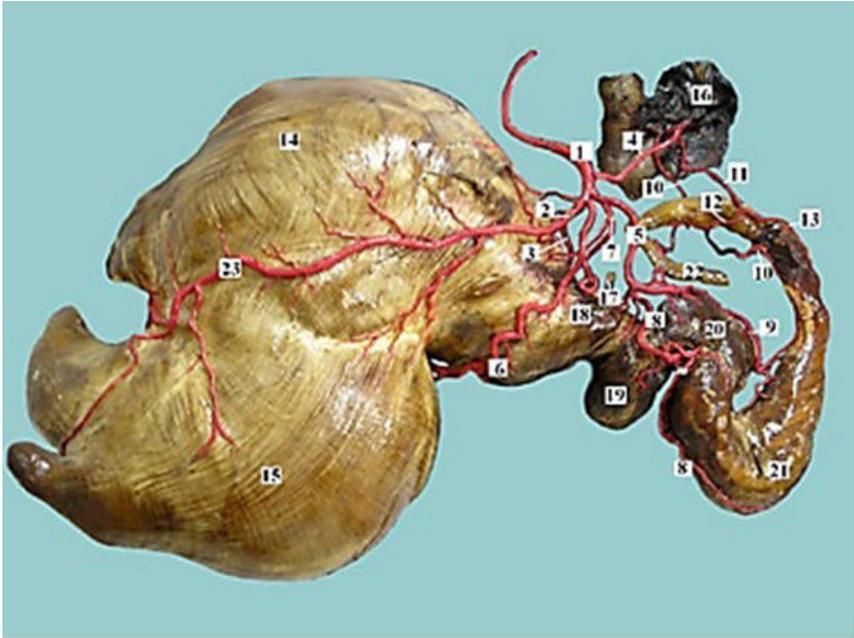


Рисунок 93. Кровоснабжение многокамерного желудка марала:

1 — чревная артерия; 2 — общий ствол селезеночной и правой рубцовой артерий; 3 — селезеночная артерия; 4 — печеночная артерия; 5 — общая желудочная артерия; 6 — левая рубцовая артерия; 7 — артерия преддверия рубца; 8 — левая желудочно-сальниковая артерия; 9 — левая желудочная артерия; 10 — правая желудочная артерия; 11 — желудочно-двенадцатиперстная артерия; 12 — краниальная поджелудочно-двенадцатиперстная артерия; 13 — правая желудочно-сальниковая артерия; 14 — дорсальный мешок рубца; 15 — ventральный мешок рубца; 16 — фрагмент печени; 17 — пищевод; 18 — преддверие рубца; 19 — сетка; 20 — книжка; 21 — сычуг; 22 — двенадцатиперстная кишка; 23 — правая рубцовая артерия

У животных с многокамерным желудком (рисунок 93):

а) Селезеночная артерия — *a. lienalis* — отходит общим стволом с правой рубцовой артерией, следует к воротам селезенки, где и разветвляется в органе.

б) Правая рубцовая артерия — *a. ruminalis dextra* — проходит в правом продольном и каудальном желобах рубца и делится на правые ventральные и дорсальные венечные ветви, а при выходе на левую поверхность подразделяется на левые ventральные и дорсальные венечные артерии.

с) Левая рубцовая артерия — *a. ruminalis sinistra* — проходит в краниальном и левом продольном желобах рубца. От нее отходит **сетковая артерия** — *a. reticularis*. Далее она дихотомически делится на **левую желудочную артерию** — *a. gastrica*

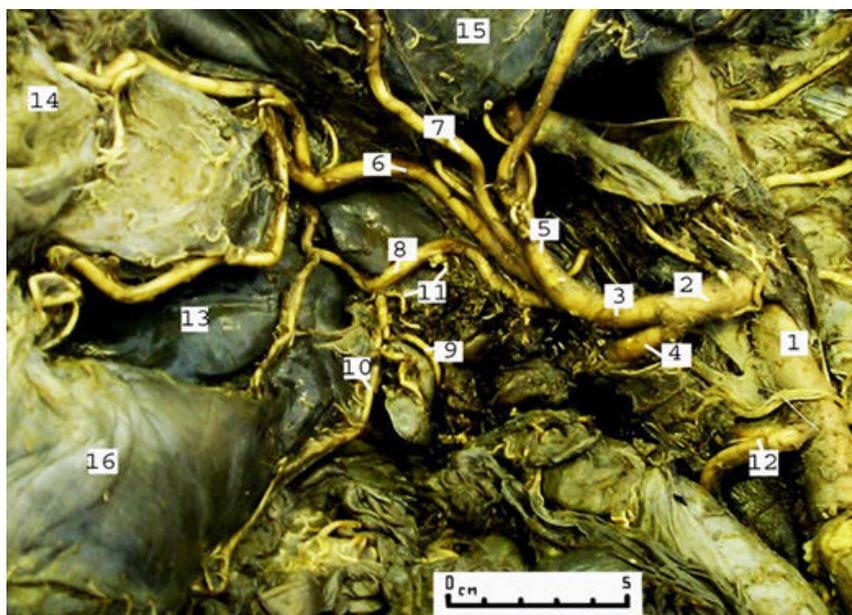


Рисунок 95. Общий ствол чревной и краниальной брыжеечной артерий марала. Препарирование с предварительной инъекцией сосудов монтажной пеной «Макрофлекс»:

1 — брюшная аорта; 2 — общий ствол чревной и краниальной брыжеечной артерий; 3 — чревная артерия; 4 — краниальная брыжеечная артерия; 5 — селезеночная артерия; 6 — левая желудочная; 7 — правая рубцовая артерия; 8 — печеночная артерия; 9 — краниальная поджелудочно-двенадцатиперстная артерия; 10 — желудочно-сальниковая артерия; 11 — поджелудочные ветви от печеночной артерии; 12 — почечная артерия; 13 — печень; 14 — рубец; 15 — селезенка; 16 — сычуг

а) каудальную поджелудочно-двенадцатиперстную артерию — *a. pancreatico-duodenalis caudalis* — она снабжает двенадцатиперстную кишку и правую долю поджелудочной железы, анастомозируя с краниальной поджелудочно-двенадцатиперстной артерией в области каудальной петли двенадцатиперстной кишки;

б) большое количество тощекишечных ветвей — *a. jejunales*, — которые проходят в брыжейке гирлянд и вблизи стенки тощей кишки;

с) подвздошно-ободочную артерию — *a. iliocolica*, — которая делится на ободочную ветвь — *r. colicus* — для начала ободочной кишки, **артерию слепой кишки** — *a. caecalis* и **правые ободочные артерии** — *aa. colicae dextrae* — для правого колена ободочной кишки (**у лошадей**). У жвачных вокруг диска ободочной кишки образуется дуга, от которой следует большое ко-

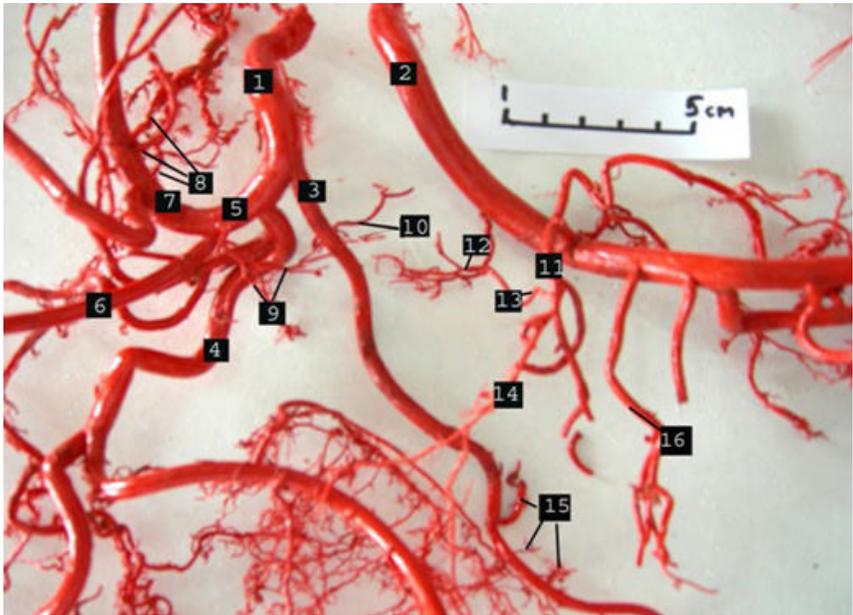


Рисунок 96. Чревная и краниальная брыжеечные артерии крупного рогатого скота. Коррозионный препарат с предварительной инъекцией сосудов монтажной пеной «Макрофлекс»:

1 — чревная а.; 2 — краниальная брыжеечная а.; 3 — печеночная а.; 4 — левая желудочная а.; 5 — общий ствол селезеночной и правой рубцовой аа.; 6 — правая рубцовая а.; 7 — селезеночная а.; 8 — поджелудочные ветви от селезеночной артерии; 9 — поджелудочные ветви от общего ствола и левой селезеночной; 10 — поджелудочная ветвь от печеночной артерии; 11 — каудальная поджелудочно-двенадцатиперстная а.; 12 — поджелудочная ветвь от краниальной брыжеечной а.; 13 — собственно-панкреатическая малая а.; 14 — собственно-панкреатическая большая а.; 15 — поджелудочные ветви от печеночной а.; 16 — тощекишечные аа.

личество межкишечных артерий тощей кишки. Для толстой кишки от нее отходит средняя ободочная и подвздошно-слепая артерии.

- **Парная почечная артерия** — *a. renalis* — кровоснабжает почки, отдает **ветви** в надпочечники и мочеточник — *rr. suprarenalis*.
- **Семенниковая у самцов** — *a. testicularis*, или **яичниковая у самок** — *a. ovarica*. Семенниковая артерия идет в составе семенного канатика через паховый канал и разветвляется в семеннике, придатке семенника и семяпроводе. Яичниковая артерия посылает ветви к яйцеводам и в рог матки.
- **Каудальная брыжеечная артерия** — *a. mesenterialis caudalis* — отходит в виде непарного ствола отделяется от брюшной аорты на уровне 4-5 поясничных позвонков и делится на

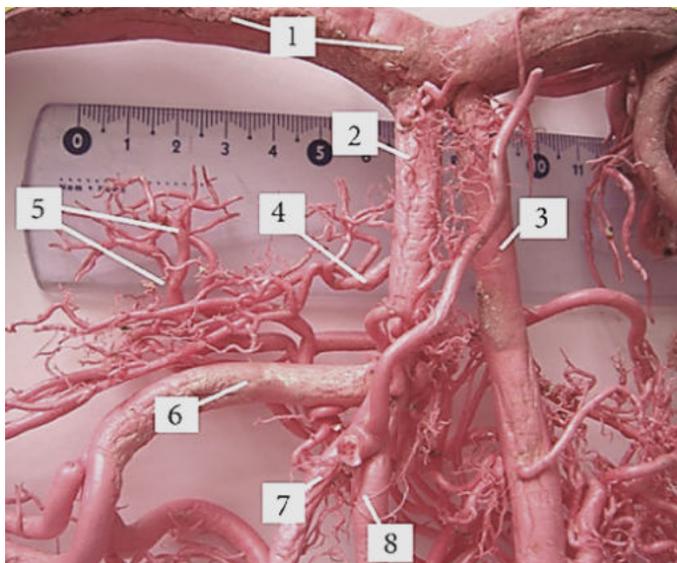


Рисунок 97. Чревная и краниальная брыжеечная артерии овцы. Коррозионный препарат с предварительной инъекцией сосудов монтажной пеной «Макрофлекс»:

1 — брюшная аорта; 2 — чревная а.; 3 — краниальная брыжеечная а.; 4 — каудальная диафрагмальная а.; 5 — селезеночная а.; 6 — желудочная а.; 7 — правая рубцовая а.; 8 — печеночная а.

левую ободочную — *a. colica sinistra*, питающую конечный участок ободочной кишки, и **краниальную прямокишечную** — *a. rectalis cranialis* — кровоснабжающую передний отрезок прямой кишки.

4.2.6 Артерии таза

Брюшная аорта на уровне мыса крестцовой кости делится бифуркационно на парные наружную и внутреннюю подвздошные артерии. В области крестца брюшная аорта переходит в **срединную крестцовую артерию** — *a. sacralis mediana*, которая продолжается как **срединная хвостовая артерия** — *a. caudalis mediana* — она отдает ветви в мышцы хвоста, является самой крупной среди хвостовых артерий, особенно у собак. На уровне 2—3 хвостового позвонка она отдает две дорсальные и две вентральные хвостовые артерии.

Наружные подвздошные артерии являются основными магистралями для мускулатуры и костей тазовой конечности. Вну-

трение подвздошные артерии — для стенок и органов тазовой полости.

Внутренняя подвздошная артерия — *a. iliaca interna* — идет каудовентрально по медиальной поверхности крестцово-седалищной связки, отделяет каудальную ягодичную и внутреннюю срамную артерии, направляется в малую седалищную вырезку и покидает тазовую полость.

Внутренняя подвздошная артерия отдает париетальные и висцеральные ветви (рисунок 98).

К **париетальным** ветвям относятся:

- **Подвздошно-поясничная артерия** — *a. iliolumbalis* — идет по крылу подвздошной кости и затем разветвляется в поясничных мышцах, средней ягодичной и разгибателях позвоночного столба. У **плотоядных** она отходит первым сосудом, у **крупного рогатого скота и свиней** — вторым, у **лошадей** — общим стволом с краниальной ягодичной и запирающей.

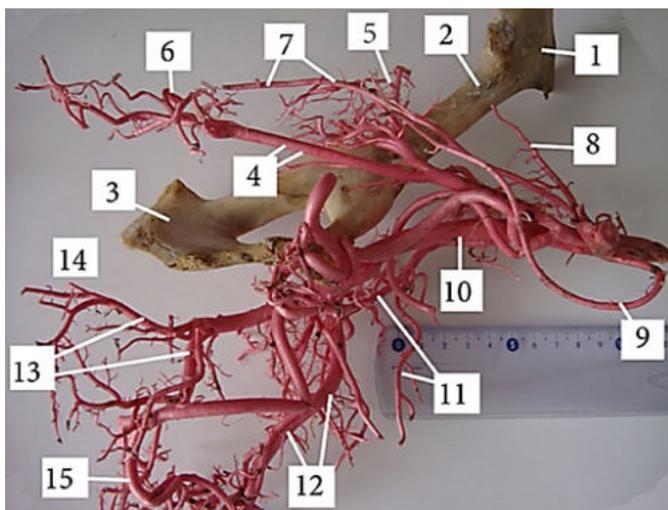


Рисунок 98. Артерии таза и тазовой конечности овцы. Коррозионный препарат с предварительной инъекцией сосудов монтажной пеной «Макрофлекс»:

1 — крыло подвздошной кости; 2 — тело подвздошной кости; 3 — седалищная кость; 4 — внутренняя подвздошная а.; 5 — краниальная ягодичная а.; 6 — каудальная ягодичная а.; 7 — яичниковая а.; 8 — пузырьная а.; 9 — каудальная брыжеечная а.; 10 — наружная подвздошная а.; 11 — окружная глубокая подвздошная а.; 12 — бедренная а.; 13 — медиальная окружная а. бедра; 14 — глубокая бедренная а.; 15 — надчревносрамной ствол

- **Краниальная ягодичная артерия** — a. glutea cranialis — хорошо развита, направляется через большую седалищную вырезку подвздошной кости и отдает ветви ягодичным мышцам, крестцовой и седалищной головкам двуглавого мускула бедра. У **плотоядных** она отходит вторым сосудом, у **крупного рогатого скота** — третьим, у **свиней** — четвертым, у **лошадей** — общим стволом с краниальной ягодичной и запирательной.
- **Запирательная артерия** — a. obturatoria — проходит по телу подвздошной кости через запертое отверстие, где и разветвляется в мышцах-запирателях. По выходе из таза делится на латеральные ветви, питающие аддукторы бедра и напрягатель широкой фасции бедра. У самцов есть еще медиальная ветвь, которая идет в половой член как средняя **артерия полового члена** — a. penis media.
- **Каудальная ягодичная артерия** — a. glutea caudalis — через малую седалищную вырезку выходит на латеральную поверхность и разветвляется в ягодичной и двуглавой мышцах.
К **висцеральным ветвям** относятся:
 - **Пупочная артерия** — a. umbilicalis — парная, сильно развита у плода (обеспечивает контакт с плацентой), а после рождения она облитерируется, формируя круглую связку мочевого пузыря. У лошадей она берет свое начало от внутренней срамной артерии. Пупочная артерия отдает следующие ветви:
 - а) **краниальную и каудальную пузырную артерии** — aa. vesicularis cranialis et caudalis — для питания мочевого пузыря, мочеоточника, семяпровода у самцов и матки у самок;
 - б) **артерию предстательной железы** — a. prostatica. Она выражена у плотоядных, может отходить и от внутренней подвздошной самостоятельно. Кровоснабжает семяпровод и предстательную железу;
 - в) **артерию прямой кишки** — a. rectalis, — которая анастомозирует с краниальной и каудальной артериями прямой кишки. У самок эта артерия называется **влагалищной** — a. vaginalis — и она посылает маточную артерию — a. uterinas — и среднюю артерию прямой кишки — a. rectalis media.
 - **Внутренняя срамная артерия** — a. pudenda interna — направляется к седалищной дуге, отделяя каудальную маточную артерию для тела, шейки матки и влагалища у самок, а у самцов васкуляризирует уретру. От внутренней срамной артерии отходит **каудальная прямокишечная артерия** — a. rectalis caudalis — на прямую кишку и анус. У самок она идет в половые губы, клитор и промежность как **промежностная артерия** — a. perinealis, а у самцов как **артерия пениса** — a. penis, которая делится на глубокую и дорсальную артерии.

4.2.7 Артерии тазовой конечности

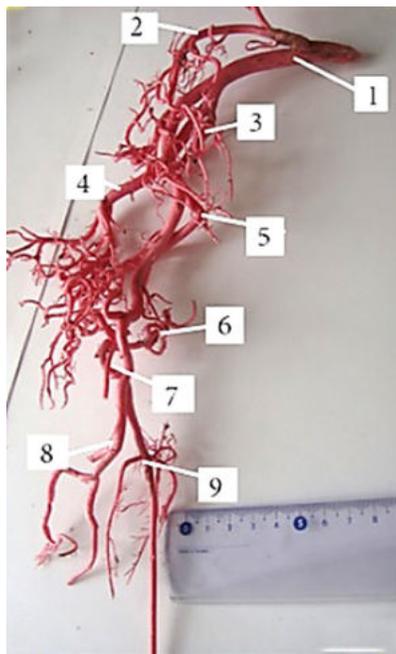
Наружная подвздошная артерия — *a. iliaca externa* — является основной магистралью для всей тазовой конечности. Она направляется в бедренный канал и еще в брюшной полости от нее отходит окружная глубокая подвздошная артерия (рисунки 99—102).

- **Окружная глубокая подвздошная артерия** — *a. circumflexa ilii profunda* — на уровне маклока отдает краниальную и каудальную ветви. Первая идет в маклоково-реберной ножке наружного косого мускула живота, вторая направляется в напрягатель широкой фасции бедра, кожу коленной складки и четырехглавый мускул бедра. У **плотоядных** она отходит непосредственно от брюшной аорты, а вместо нее — **каудальная брюшная артерия** — *a. abdominalis caudalis* — кровоснабжает брюшные мышцы. У **жвачных** отдает ветви к ягодичным мышцам, у **лошадей** — в кожу вымени.
- **Глубокая бедренная артерия** — *a. profunda femoris* — отделяется от наружной подвздошной артерии каудально, под тазовой костью, отдавая 2—3 запирательные ветви для одноименных и гребешковой мышц. От глубокой бедренной артерии отделяется **надчревно-срамной ствол** — *truncus pudendo-epigastricus* — и отдает **каудальную надчревную** — *a. epigastrica caudalis* и **наружную срамную** артерии — *a. pudenda externa*. Каудальная надчревная артерия по краю прямой мышцы живота направляется краниально, разветвляется в мышцах брюшного пресса, анастомозирует с ветвями краниальной над-

Рисунок 99. Наружная подвздошная артерия овцы.

Коррозионный препарат с предварительной инъекцией сосудов монтажной пеной «Макрофлекс»:

- 1 — наружная подвздошная а.; 2 — окружная глубокая подвздошная а.; 3 — надчревносрамной ствол; 4 — медиальная окружная а. бедра; 5 — бедренная артерия; 6 — подколенная а.; 7 — а. сафена; 8 — передняя большеберцовая а.; 9 — задняя большеберцовая а.



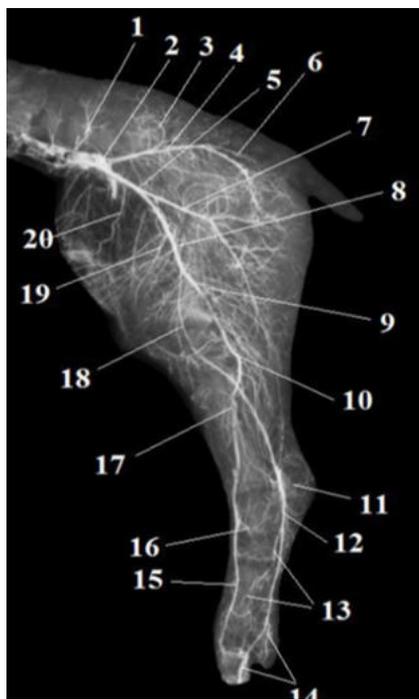


Рисунок 100. Артерии тазовой полости и тазовой конечности поросенка породы ландрас. Вазорентгенограмма (Фото Стратонова А.С., 2020). Инъекция сосудов взвесью свинцового сурика:

1 — подвздошно-поясничные артерии; 2 — правая внутренняя подвздошная артерия; 3 — поясничные артерии; 4 — внутренняя подвздошная артерия; 5 — наружная подвздошная артерия; 6 — каудальная ягодичная артерия; 7 — глубокая бедренная артерия; 8 — бедренная артерия; 9 — каудальная бедренная артерия; 10 — подколенная артерия; 11 — лодыжковые артерии; 12 — плантарная медиальная артерия; 13 — дистальная прободающая артерия; 14 — осевые плантарные артерии второго и третьего пальцев; 15 — дорсальная третья плюсневая артерия; 16 — проксимальная прободающая артерия; 17 — краниальная большеберцовая артерия; 18 — артерия сафена; 19 — каудальная надчревная артерия; 20 — окружная глубокая подвздошная артерия

чревной артерии. Наружная срамная артерия у **самцов** следует в паховый канал, по выходе из которого разветвляется в коже мошонки и отдает краниальную артерию пениса, у **самок** дает ветви к молочной железе.

После отделения глубокой бедренной артерии наружная подвздошная становится бедренной артерией.

Бедренная артерия — *a. femoralis* — проходит в бедренном канале по медиальной поверхности бедра между портняжной,

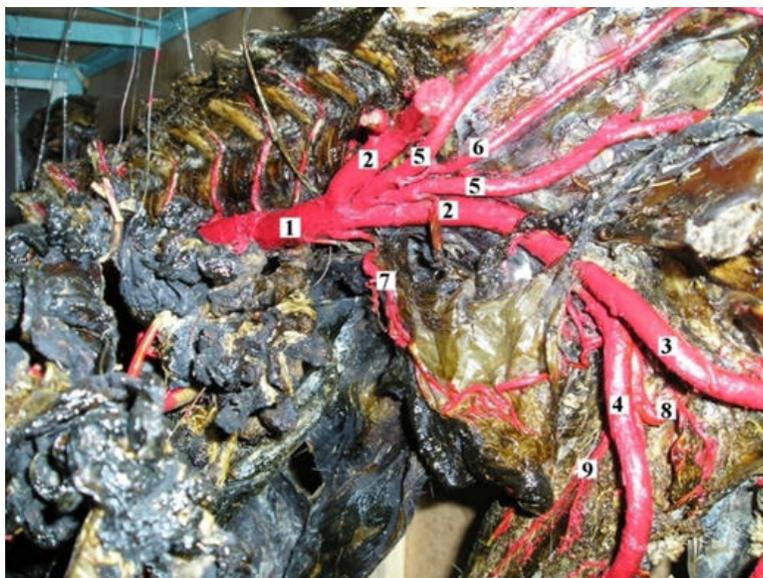


Рисунок 101. Артерии тазовой конечности марала:

1—брюшная аорта; 2—наружная подвздошная артерия; 3—глубокая бедренная а.; 4—бедренная а.; 5—внутренняя подвздошная а.; 6—средняя крестцовая а.; 7—окружная глубокая подвздошная а.; 8—каудальная бедренная а.; 9—проксимальная коленная а.

стройной и гребешковой мышцами (рисунки 101, 102). В области плантарной поверхности коленного сустава она переходит в подколенную артерию. Бедренная артерия отдает следующие ветви:

- **Краниальная бедренная артерия** — *a. femoris cranialis* — идет между медиальной и прямой головками четырехглавого мускула.
- **Окружная бедренная латеральная артерия** — *a. circumflexa femoralis lateralis* направляется на латеральную поверхность бедра в четырехглавый мускул, напрягатель широкой фасции бедра и ягодичные мышцы. У **живачных** — подвздошные мышцы, у **лошадей** отходит от запирающей артерии.
- **Артерия сафена** — *a. saphena* или скрытая артерия, — отделяется от бедренной артерии на середине бедра и кровоснабжает кожу медиальной поверхности бедра и голени. Переходя на каудальную поверхность голени, сафена делится на плюсневые плантарные латеральную и медиальную артерии и дорсальные артерии стопы.
- **Проксимальная коленная артерия** — *a. genus proximalis* — отходит от бедренной артерии в нижней трети бедра и направляется к коленному суставу.

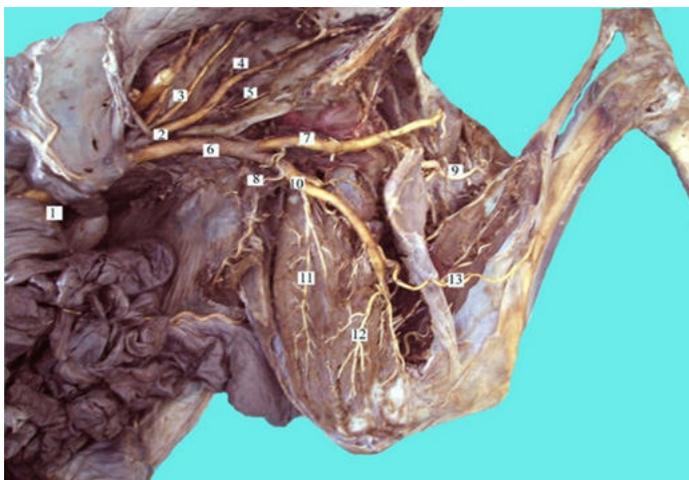


Рисунок 102. Артерии тазовой конечности марала:

1 — брюшная аорта; 2 — внутренняя подвздошная артерия; 3 — ягодичные аа.; 4 — внутренняя срамная а.; 5 — запирающая а.; 6 — наружная подвздошная а.; 7 — глубокая бедренная а.; 8 — наружная срамная а.; 9 — каудальная надчревная а.; 10 — бедренная а.; 11 — краниальная бедренная а.; 12 — проксимальная коленная а.; 13 — артерия сафена

- **Каудальная бедренная артерия** — *a. femoris caudalis* — отделяется от бедренной артерии двумя-тремя ветвями и направляется каудально в мышцы заднебедренной группы, делясь на две ветви.

Отдав вышеназванные сосуды, бедренная артерия проходит между головками икроножной мышцы и переходит в подколенную артерию.

Подколенная артерия — *a. poplitea* — следует по плантарной поверхности коленного сустава, посылает к нему сосудистые ветви, после чего она делится на переднюю и заднюю большеберцовые артерии.

- **Передняя большеберцовая артерия** — *a. tibialis cranialis* — хорошо развита, направляется на латеро-дорсальную поверхность голени между малоберцовой и большеберцовой костями, прикрыта передним большеберцовым мускулом. Далее она идет на дорсальную поверхность заплюсны, отделяет прободающую заплюсневую артерию, а сама называется дорсальной плюсневой артерией. Снабжает кровью мышцы дорсо-латеральной поверхности голени. У **жвачных** она отдает краниальную лодыжковую артерию и переходит в дорсальную артерию стопы, которая продолжается как третья дорсальная плюсневая артерия; у **лошадей** — поверхностную ветвь и в об-

ласти заплюсны переходит в дорсальную артерию стопы; у **свиней** — возвратную большеберцовую артерию межкостную артерию голени, на уровне заплюсны отдает латеральную лодыжковую артерию; у **собак**, отдав краниальную возвратную большеберцовую артерию и поверхностную ветвь, она переходит в дорсальную артерию стопы.

- **Задняя большеберцовая артерия** — a. peronea — идет между длинным пальцевым разгибателем и специальным разгибателем четвертого пальца. Своим конечным участком малоберцовая артерия вливается в общую пальцевую артерию. Наибольшего развития достигает у **лошадей**, отдает **латеральную лодыжковую артерию** (рисунок 103); у **жвачных** относительно слабо развита и отдает **медиальную лодыжковую артерию** (рисунок 104); у **свиней** — **окружную ветвь** малой берцовой кости.

Дорсальная артерия стопы — a. dorsalis pedis — является продолжением передней большеберцовой артерии, лежит на дорсальной поверхности стопы.

- У **жвачных** дорсальная артерия стопы отдает прободающую **заплюсневую артерию** — a. tarsea perforans, — от нее на плантарной поверхности стопы выходит средняя плантарная плюсневая артерия. В области плюсны дорсальная артерия стопы продолжается как **плюсневая дорсальная третья артерия** — a. metatarsa dorsalis III, которая следует в желобе плюсневых костей, она в области путового сустава отдает **прободающую артерию** и делится на **дорсальные собственно пальцевые**. На плантарную поверхность стопы кровь несет артерия сафена. С медиальной стороны пяточной кости она делится на более **мощную медиальную** и более **тонкую латеральную плюсневые артерии**, которые по ходу вместе с прободающими артериями образуют **проксимальную и дистальную плантарные дуги**. Латеральная плантарная артерия переходит в четвертую **общую плантарную пальцевую артерию** — a. digitalis communis IV, а медиальная делится на **вторую-третью плантарные пальцевые** — a. digitalis communis II et III. Третья плантарная пальцевая артерия проходит по краям межпальцевой щели, разделяясь на две ветви, достигающие копытцевой кости.
- У **лошадей** идет пять артерий: одна самая мощная следует по дорсолатеральной стороне и четыре по плантарной — две поверхностные плантарные плюсневые и две глубокие плантарные плюсневые артерии.
- У **свиней** по дорсальной поверхности стопы следует три артерии: из них самая мощная третья плюсневая дорсальная и первая, вторая плюсневые дорсальные. По плантарной поверхности плюсны проходят также три артерии: третья план-

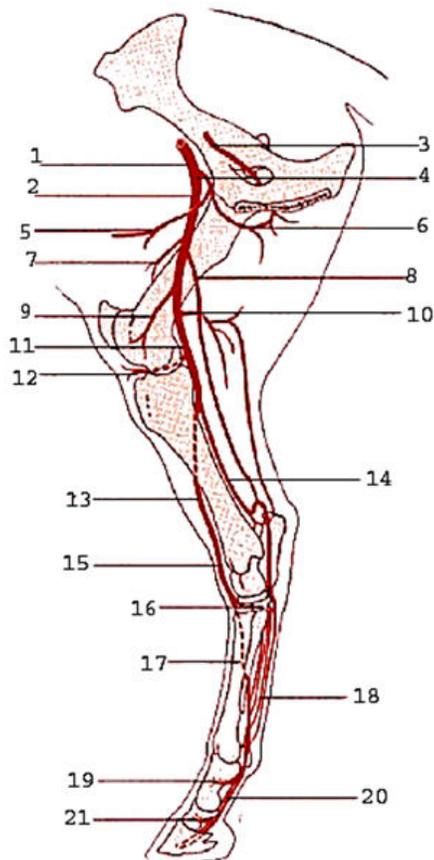


Рисунок 103. Артерии таза и тазовой конечности лошади:

1 — наружная подвздошная а.; 2 — бедренная а.; 3 — запирательная а.; 4 — глубокая бедренная а.; 5 — наружная срамная а.; 6 — каудальная надчревная а.; 7 — краниальная бедренная а.; 8 — каудальная бедренная; 9 — проксимальная коленная а.; 10 — артерия сафена; 11 — подколенная а.; 12 — артерия коленного сустава; 13 — передняя большеберцовая а.; 14 — задняя большеберцовая а.; 15 — дорсальная а. заплюсны; 16 — прободающая заплюсневая а.; 17 — дорсальная плюснева а.; 18 — плантарные плюсневые аа.; 19, 20 медиальные пальцевые аа.; 21 — плантарные пальцевые аа.

тарная плюсневая и вторая, четвертая плантарные плюсневые, выходящие из проксимальной плантарной дуги (рисунок 105).

- У собак по дорсальной поверхности стопы идет пять дорсальных пальцевых артерий, по плантарной — четыре плантарных плюсневых артерий.

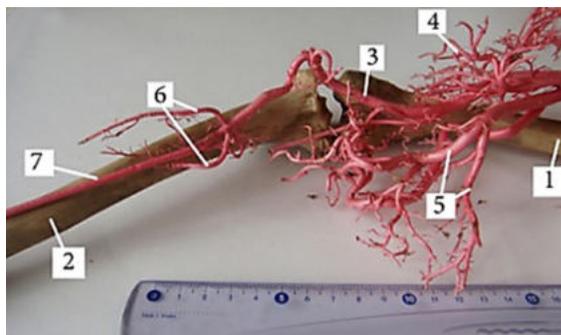
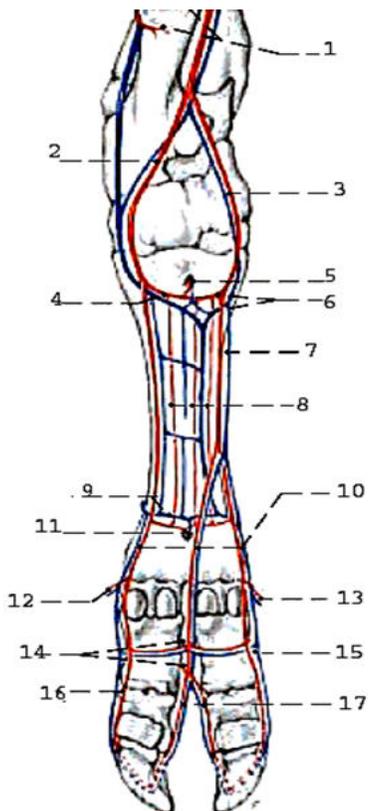


Рисунок 104. Задняя большеберцовая артерия овцы. Коррозионный препарат с предварительной инъекцией сосудов монтажной пеной «Макрофлекс»:

1 — бедренная кость; 2 — большеберцовая кость; 3 — а. сафена; 4 — латеральная окружная бедренная а.; 5 — медиальная окружная бедренная а.; 6 — латеральная и медиальная плантарные ветви; 7 — задняя большеберцовая а.

Рисунок 105. Артерии стопы свиньи (плантарная поверхность):

1 — каудальная ветвь медиальной а.в. сафена; 2 — латеральная плантарная а.в.; 3 — медиальная плантарная а.в.; 4 — проксимальная глубокая плантарная а.в.; 5 — проксимальная прободающая ветвь; 6 — глубокая ветвь; 7 — поверхностная плантарная а.в.; 8 — плантарные плюсневые а. и в.в.; 9 — дистальная глубокая плантарная ветвь; 10 — плантарные общие II-IV пальцевые а.и в.в.; 11 — дистальная прободающая ветвь; 12 — ветвь V пальца; 13 — ветвь II пальца; 14 — межпальцевая а. и в.; 15, 16 — латеро-плантарные пальцевые а. и в.; 17 — медиальные плантарные пальцевые а. и в.



4.2.8 Вены

Вены (Venae)

В венозной системе различают, как правило, поверхностные и глубокие магистрали. Поверхностная венозная сеть расположена под кожей, глубокая магистраль повторяет ход артерий. В венах, идущих вертикально или под углом, близким к вертикальному, на внутренней поверхности сосудов имеется клапанный аппарат в виде полулунных кармашков. Количество и характеристика клапанов вен зависит от функционального состояния органа.

К венозной системе относятся венозные синусы головного мозга, различные венозные сплетения и сети, например, в носовой полости, слизистая твердого неба и т.д.

Наиболее крупными венозными магистралями тела животных являются краниальная и каудальная полые вены (рисунок 106).

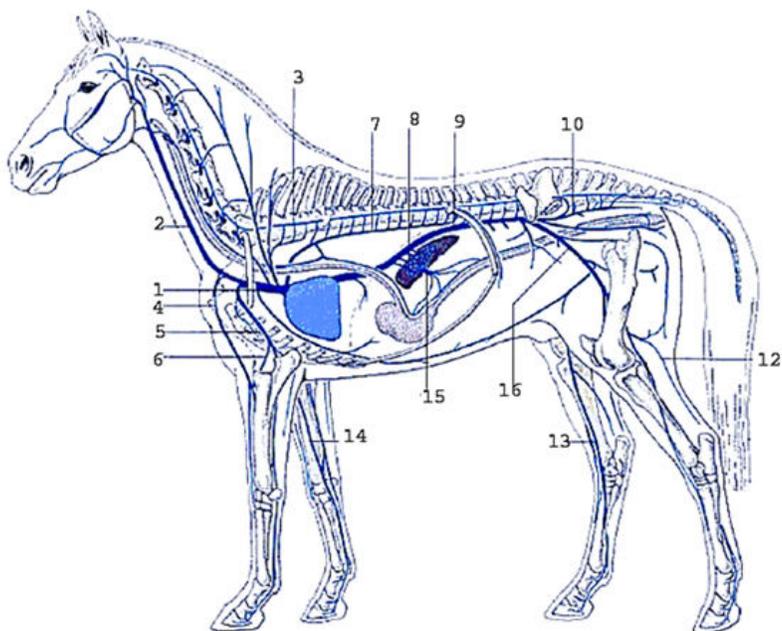


Рисунок 106. Вены лошади:

1 — краниальная полая в.; 2 — яремная в.; 3 — поверхностная шейная в.; 4 — подкожная в. плеча; 5 — плечевая в.; 6 — срединная в.; 7 — правая непарная в.; 8 — печеночные вв.; 9 — каудальная полая в.; 10 — внутренняя подвздошная в.; 11 — поверхностная в. сафена; 12 — передняя большеберцовая в.; 13 — срединная в.; 14 — средняя в.; 15 — воротная в.; 16 — наружная подвздошная в.

4.2.9 Краниальная полая вена

— *v. cava cranialis* формируется слиянием:

- **ствола яремных вен** — *truncus jugularis*, несущих кровь от головы.
- **подмышечных правой и левой вен** — *vv. axillaris dexter et sinister*, несущих кровь от конечностей.
- **шейных вен** — *vv. cervicalis*, которые соответствуют артериям, отходящим от подключичных артерий (глубокие шейные, поверхностные шейные и позвоночные)
- **внутренних грудных вен** — *vv. thoracica interna*, собирающих кровь из вентральной части грудной клетки и впадающих в правое предсердие, образуя венозный синус.

У лошадей образуется общий ствол путем слияния парных яремных вен и подкожных вен, который входит в краниальную полую вену вместе с подмышечными. В венозный синус входит **правая непарная вена** — *v. azygos dextra*, собирающая кровь от межреберных вен.

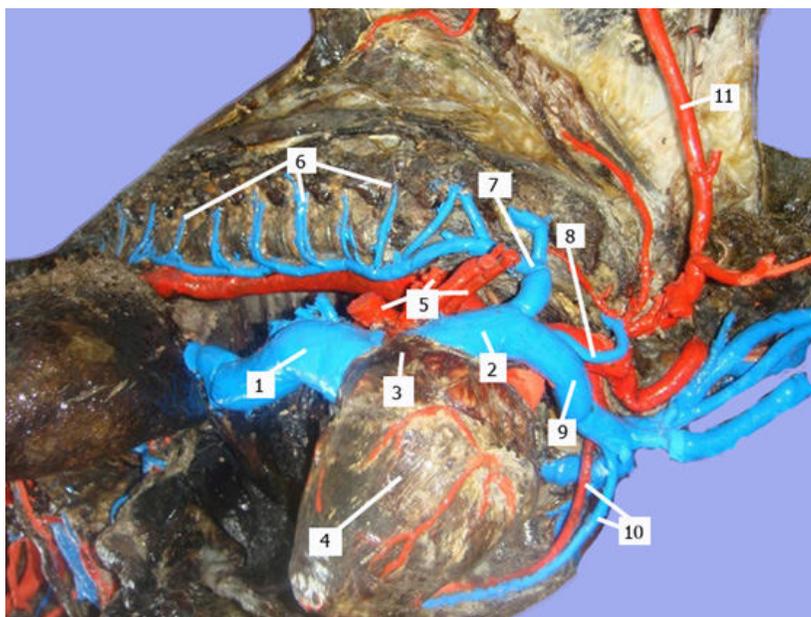


Рисунок 107. Краниальная и каудальная полые вены марала:

1 — каудальная полая вена; 2 — краниальная полая вена; 3 — правое предсердие; 4 — правый желудочек; 5 — легочные вены; 6 — межреберные и мышечные вены; 7 — левая непарная вена; 8 — реберно-шейная вена; 9 — правая подключичная вена; 10 — внутренние грудные артерия и вена; 11 — сонная артерия

У хищных также имеется **правая непарная вена** — *v. azygos dextra*, наружная и внутренняя яремные вены сливаются в общий ствол.

У жвачных наружная и внутренняя яремные вены и подкожная вена плеча образуют общий парный яремный ствол, имеется **левая непарная вена** — *v. azygos sinistra* (рисунок 107).

У свиней краниальная полая вена расположена непосредственно на рукоятке грудной кости, что является ориентиром для внутривенных инъекций и вливаний.

4.2.10 Кaudальная полая вена

Кaudальная полая вена — *v. cava caudalis* — формируется парными общими подвздошными венами на уровне 5—6 поясничного позвонка путем слияния парных наружных и внутренних подвздошных вен. Кaudальная полая вена лежит справа от аорты под поясничными позвонками, направляясь вперед к тупому

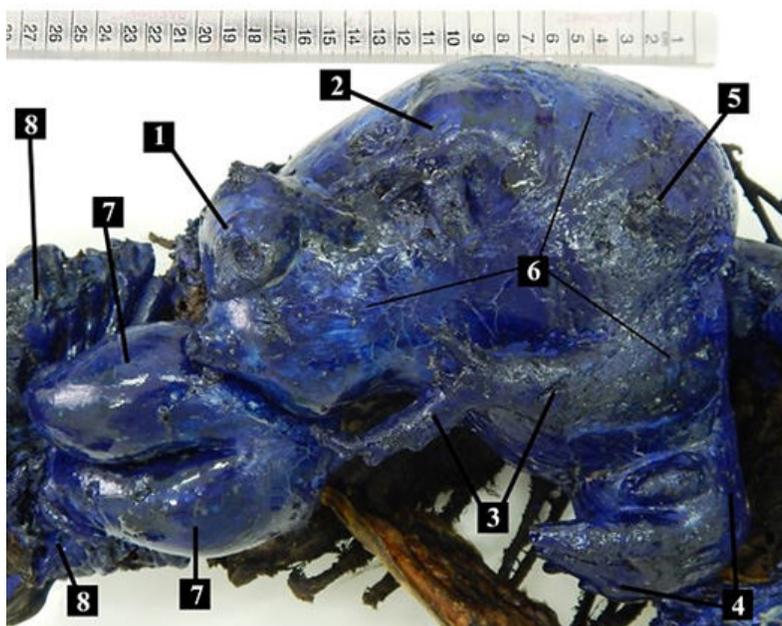


Рисунок 108. Кaudальная полая вена самца байкальской нерпы:

1 — добавочная печеночная вена; 2 — правая печеночная вена; 3 — средняя печеночная вена; 4 — левые печеночные вены и мешкообразное расширение печеночного синуса; 5 — хвостатая печеночная вена; 6 — печеночный синус; 7 — правый и левый стволы каудальной полой вены; 8 — наружные и внутренние подвздошные вены

краю печени и через специальное отверстие диафрагмы идет в грудную полость, где следует в средостении вентрально от пищевода и вливается на уровне венечной борозды в правое предсердие. В каудальную полую вену впадают следующие вены:

- 4—5 пар **поясничных вен** — *v. lumbales*, повторяют ход поясничных артерий.
- **Внутренние семенниковые вены** — *vv. testicularis interni*, у самцов или **яичниковые вены** — *vv. ovarica*, у самок, повторяют ход одноименных артерий.
- **Почечные вены** — *vv. renalis*, осуществляют отток крови из почек.
- **Печеночные вены** — *vv. hepatica*, вливаются в области тупого края печени и несут обезвреженную кровь из чудесной венозной сети системы воротной вены печени.

Каудальная полая вена у байкальской нерпы начинается парными стволами на уровне тазовых костей от внутренних и наружных подвздошных вен. На уровне 4—5 поясничного позвонка, они соединяются в общий ствол каудальной полой вены. В правом подвздохе мезогастрия каудальная полая вена формирует расширение — печёночный синус. Он краниально прилегает к диафрагме и располагается со стороны тупого края и висцеральной поверхности печени. Печёночный синус при наполнении расширяется настолько, что занимает собой правое и левое подреберья эпигастрия, тем самым вызывая смещение печени (рисунок 108).

4.2.11 Воротная вена печени

Воротная вена печени — *v. porta* — отводит кровь от желудка, кишечника (кроме заднего отдела прямой кишки), поджелудочной железы и селезенки (рисунки 109, 110).

Короткий ствол воротной вены формируется слиянием:

- **желудочно-селезеночной вены** — *v. gastrosplenicis*,
- **краниальной и каудальной брыжеечных вен** — *v. mesenterica cranialis et caudalis*.

При вступлении в ворота печени вена делится на **междольковые вены** — *vv. interlobularis*, в каждой доле печени, а затем на капилляры печеночных долек. Внутри каждой дольки капилляры объединяются с капиллярами печеночной артерии. Проходя между гепатоцитами, кровь обезвреживается от вредных токсинов и других вредных веществ. После этого капилляры вливаются в **центральную вену** дольки — *v. centrale*, а центральные вены — в **печеночные вены** — *vv. hepatica*. Печеночные вены вливаются в каудальную полую вену.

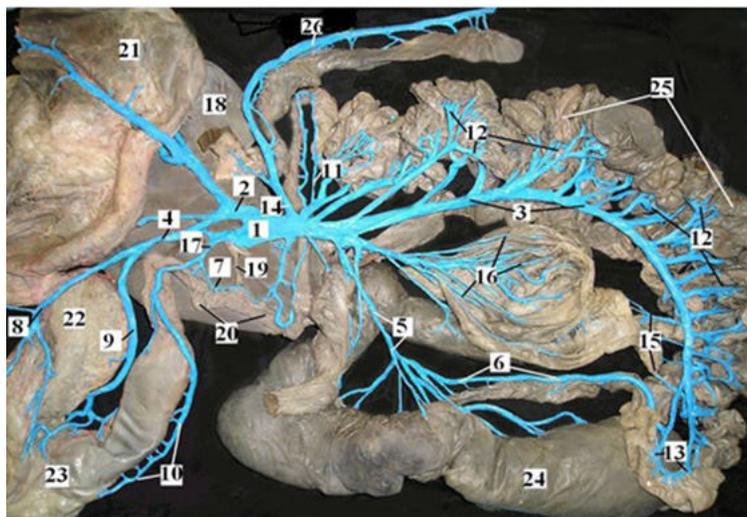


Рисунок 109. Система воротной вены печени марала:

1 — воротная вена; 2 — желудочно-селезеночный ствол; 3 — тощекишечный ствол; 4 — общая желудочная вена; 5 — подвздошно-слепокишечная вена; 6 — подвздошная вена; 7 — краниальная поджелудочно-двенадцатиперстная вена; 8 — левая желудочно-сальниковая вена; 9 — левая желудочная вена; 10 — правая желудочно-сальниковая вена; 11 — каудальная поджелудочно-двенадцатиперстная вена; 12 — тощекишечные вены и анастомозы; 13 — коллатераль; 14 — средняя ободочная вена; 15 — ветви к лабиринту ободочной кишки; 16 — правые ободочные вены; 17 — желудочно-12-перстная вена; 18 — печень; 19 — общий проток печени и поджелудочной железы; 20 — двенадцатиперстная кишка; 21 — рубец; 22 — сетка; 23 — сычуг; 24 — слепая кишка; 25 — петли тощей кишки; 26 — левая ободочная вена

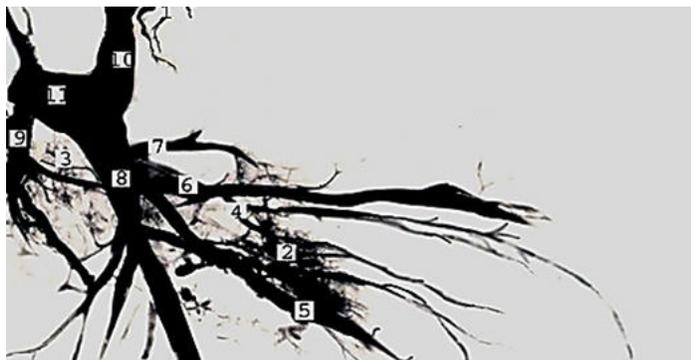


Рисунок 110. Воротная вена марала. Фоторентгенограмма:

1 — воротная вена; 2 — собственно-панкреатические вены; 3 — поджелудочные вены тела железы; 4 — краниальная поджелудочно-двенадцатиперстная вена; 5 — каудальная поджелудочно-двенадцатиперстная вена; 6 — левая ободочная вена; 7 — подвздошно-ободочная вена; 8 — краниальная брыжеечная вена; 9 — вены печени; 10 — общий ствол селезеночной и левой желудочной вен

4.2.12 Венозный отток

Венозный отток от вымени происходит в обе полые вены — краниальную и каудальную. В краниальном направлении **выменные вены** — *vv. uberi* — собираются в **каудальную надчревную поверхностную (молочную) вену** — *v. epigastricacfundalis superficialis*, которая идет под кожей по вентральной брюшной стенке к области мечевидного хряща в виде извилистого шнура. В этом месте она прободает стенку, образуя значительное отверстие под названием «молочный колодец» и впадает во **внутреннюю грудную вену** — *v. thoracica interni*, которая по внутренней поверхности реберных хрящей направляется в краниальную полую вену. Молочная вена хорошо видна и вместе с «молочным колодцем» прощупывается, что используется в ветеринарной практике. В каудальном направлении выменные вены собираются в надчревно-срамную и далее направляются в краниальную полую вену, которые, сливаясь, образуют общий ствол подвздошных вен, формирующих в каудальной части поясничного отдела начало каудальной поллой вены.

4.2.13 Вены головы

Кровь из головы выносится в краниальную полую вену двумя яремными венами — наружной и внутренней (рисунок 111).

Наружная яремная вена — *v. jugularis externa* — проходит непосредственно под кожей в яремном желобе, образованном плече-головным и грудинно-головным мускулами. Она образуется слиянием язычно-лицевой (наружночелюстной) и верхнечелюстной вен и начинается каудовентрально от околоушной слюнной железы. При нажатии на нее в нижней трети шеи она наполняется кровью и хорошо контурируется в яремном желобе, что используется при взятии крови из яремной вены.

Язычно-лицевая вена — *v. linguofacialis* — формируется слиянием лицевой и язычной вен.

- **Лицевая вена** — *v. facialis* — на уровне сосудистой вырезки нижней челюсти переходит на медиальную поверхность крыла и впадает в наружную челюстную вену. В межчелюстном пространстве в нее впадают язычная и подъязычная вены. До сосудистой вырезки лицевая вена принимает следующие вены:

- а) **латеральная носовая вена** принимает ростральную носовую вену, вену ноздри и мелкие вены верхней губы и носового зеркала;

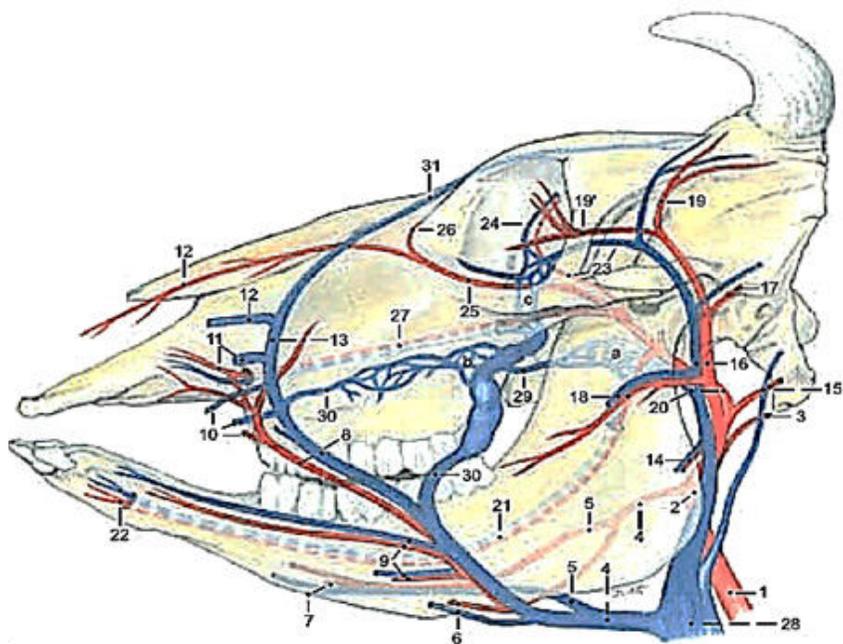


Рисунок 111. Вены и артерии головы крупного рогатого скота:

1 — левая сонная артерия; 2 — наружная сонная артерия; 3 — затылочная артерия; 4 — язычно-лицевая артерия и вена; 5 — язычная артерия и вена; 6 — подъязычная артерия и вена; 7 — язычная артерия и вена; 8 — лицевая артерия и вена; 9 — артерии и вены нижней губы и угла рта; 10 — артерии и вены верхней губы и угла рта; 11 — роstralные и латеральные артерии и вены носа; 12 — дорсальные назальные артерии и вены; 13 — короткая жевательная артерия и вена; 14 — вентральная короткая жевательная вена; 15 — каудальная ушная артерия и вена; 16 — поверхностная височная артерия и вена; 17 — роstralная ушная артерия и вена; 18 — поперечная лицевая артерия и вена; 19 — артерия и вена рога; 20 — верхнечелюстная артерия и вена; 21 — нижняя альвеолярная артерия и вена; 22 — подбородочная артерия и вена; 23 — дорсальная глазничная артерия, дорсальная наружная глазничная вена; 24 — надглазничная артерия и вена; 25 — молярная артерия и вена; 26 — артерия угла глаза; 27 — подглазничная артерия и вена; 28 — наружная яремная вена; 29 — щечная вена; 30 — поперечная лицевая вена; 31 — лобная вена; — деерлицевая вена; а — крыловидное сплетение; б — деерлицевое сплетение; с — глазничное сплетение

б) верхнегубная вена собирает кровь со специального поднимателя верхней губы, клыкового мускула и опускающего верхней губы. В нее впадает вена угла рта;

с) нижнегубная вена отводит кровь от нижней губы и ее опускающего, а также принимает ветви от щечного мускула, впадая в основную магистраль у переднего края большого жевательного мускула.

- **Язычная вена** — *v. lingualis* — отводит венозную кровь от языка, дна ротовой полости и образуется слиянием глубокой язычной и подъязычной вен.
- **Верхнечелюстная вена** — *v. maxillaris* — более глубокая магистраль, собирающая кровь из мозгового и частично лицевого отделов черепа. В нее сливаются следующие ветви:
- **Подглазничная вена** — *v. infraorbitalis* — находится в одноименном канале вместе с артерией и нервом, отводит кровь от зубов верхней челюсти.
- **Клинонебная вена** — *v. sphenopalatina* — отводит кровь из носовой полости, носовой раковины, носовой перегородки, участвуя в формировании венозного подслизистого сплетения.
- **Большая небная вена** — *v. palatine major* — берет начало из венозного сплетения твердого и мягкого неба.
- **Глубокая лицевая вена** — *v. facialis profunda* — формируется слиянием подглазничной, клинонебной, большой небной и глазничной вен. Она имеет расширение, в котором отсутствуют клапаны и анастомозирует с ветвями поверхностной лицевой вены. По этой вене кровь может передвигаться в обратном направлении.
- **Вентральная мозговая вена** — *v. cerebri ventralis* — берет начало из системы базиллярных синусов головного мозга и, выйдя через овальное отверстие, впадает в верхнечелюстную вену.
- **Глазничная вена** — *v. ophthalmica* — отводит кровь из орбиты глаза и глазного яблока.
- **Нижнеальвеолярная вена** — *v. mandibularis* — обслуживает зубы нижней челюсти и расположена в одноименном канале. В нее вливается **подбородочная вена** — *v. mentalis* — обслуживает подбородочную область и нижнюю губу, погружаясь в отверстие нижнечелюстного канала.
- **Большая ушная вена** — *v. auricularis magna* — обслуживает кожу и мышцы ушной раковины и сопровождает ветви одноименной артерии.
- **Поверхностная височная вена** — *v. temporalis superficialis* — сливается из глубокой ушной, вены жевательной мышцы, дорсальной мозговой, выходящей через височный ход из черепной полости, латеральной вены рогового отростка, глазничной вены.
- **Глубокая височная вена** — *v. temporalis profunda* — идет вместе с артерией и собирает кровь из височного мускула.
- **Затылочная вена** — *v. occipitalis* — сливаясь с мышечковой веной, выходящей из одноименного канала затылочной кости, собирает кровь с затылочной области и впадает в верхнечелюстную или наружную яремную вену.

4.2.14 Вены грудной конечности

Вены грудной конечности формируют две магистрали: поверхностную и глубокую (рисунок 112).

Глубокая венозная магистраль сопровождает артериальную, повторяя ее название. Истоками ее являются вены пальцев, которые формируют глубокие парные пальмарные пястные вены. У **крупного рогатого скота и свиней** глубокая магистраль берет

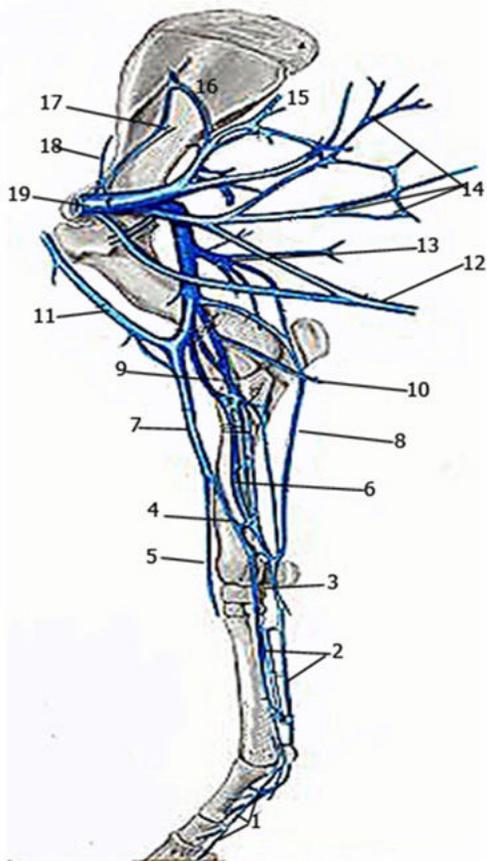


Рисунок 112. Вены передней конечности лошади:

1 — медиальные пальцевые вв.; 2 — латеральные и медиальные пальмарные пястные вв.; 3 — межкостные запястные вв.; 4 — медиальная в. 5 — добавочная подкожная в.; 6 — срединная в.; 7 — подкожная в. предплечья; 8 — локтевая в.; 9 — лучевая в.; 10 — поперечная в. локтя; 11 — подкожная в. плеча; 12 — поверхностная грудная в.; 13 — глубокая плечевая в.; 14 — дорсальные грудные вв.; 15 — мышечные вены; 16 — окружная в. лопатки; 17 — подлопаточная в.; 18 — надлопаточная в.; 19 — подмышечная в.

начало из общей пальмарной пальцевой вены, образованной слиянием специальной пальмарной пальцевой вены 3 и 4 пальца.

Общая пальцевая пальмарная вена на середине пясти анастомозирует с медиальной пальмарной пястной веной и переходит в срединную вену. Последняя принимает срединно-лучевую вену. На предплечье в срединную вену впадает общая межкостная вена, проходящая через проксимальное межкостное пространство между лучевой и локтевой костями. Затем срединная вена впадает в плечевую вену. Плечевая вена поднимается выше, принимая коллатеральную лучевую, коллатеральную локтевую вену, соединительную ветвь от подкожной вены плеча в области сгибательной поверхности локтевого сустава, далее глубокую плечевую, окружную плечевую, краниальную и грудоспинную вены. Сливаясь с подлопаточной веной, плечевая переходит в подмышечную вену, которая переходит в подключичную вену, впадающую в краниальную полую вену.

Поверхностная венозная магистраль расположена под кожей, хорошо пальпируется. В области плеча и предплечья она представлена **подкожной веной плеча и подкожной веной предплечья** — *v. cephalica humerie antibrachii*, а в области пясти — **добавочной подкожной веной** — *v. cephalica accessoria*.

Все венозные магистрали начинаются из венозной сети когтя, копытца или копыта. Добавочная подкожная вена берет начало из дорсальных внутренних пальцевых вен, которые переходят в дорсальную третью пястную вену. Последняя анастомозирует с общей пальмарной пястной веной и переходит в добавочную подкожную вену.

Пальмарные пальцевые вены 3 и 4 пальцев принимают в себя внутренние пальцевые вены 2 и 5 пальцев и формируют дистальную пальмарную дугу, из которой берут начало пальмарные пястные вены, переходящие в подкожные вены предплечья. Последняя сливается с добавочной подкожной веной, анастомозирует со срединно-лучевой и продолжается как подкожная вена плеча. Подкожная вена плеча лежит в боковой грудной борозде между плечеголовной и поверхностной грудной мышцами и впадает в яремную или краниальную полую вену.

У лошадей глубокая венозная магистраль образуется слиянием пальмарных пальцевых вен и поверхностной пальмарной пястной вены, а поверхностная венозная магистраль идет от поверхностной пальмарной, медиальной пястной, соответствующей пальцевой вен, образуя подкожную вену предплечья, переходящую в подкожную вену плеча. В подмышечную вену впадает только **наружная грудная или шпорная вена** — *v. thoracica externa*, которая проходит вдоль дорсального края грудной мышцы.

У собак глубокая венозная магистраль идет от дорсальных и глубоких пальцевых и пястных вен каждого луча. Поверхностная — от добавочной подкожной и третьей дорсальной поверхностной пястной вены.

4.2.15 Вены таза и тазовой конечности

Вены таза повторяют ход артерий, они представлены внутренней срамной и каудальной прямокишечной веной, которые начинаются в соответствующих органах и мускулатуре. Вливаются они во **внутреннюю и наружную подвздошные вены** — *v. iliaca interna et externa*, а также в **общий ствол подвздошных вен**.

Следует обратить внимание на то, что прямокишечные вены оттекают сразу в каудальную полую вену и тем самым минуют барьер печени. Эту особенность используют в ветеринарной практике для введения лекарственных препаратов. А при задержании каловых масс создается риск попадания из этого участка токсинов прямо в общий ток крови.

Отток венозной крови от тазовой конечности происходит по глубокой и двум поверхностным магистральям. Глубокая магистраль проходит вместе с артерией и нервами, а поверхностная магистраль представлена латеральной и медиальной венами — сафена.

Латеральная вена сафена (малая) — *v. saphena lateralis (parva)* голени и стопы формируется слиянием дорсальной и плантарной плюсневых вен. Латеральная вена сафена расположена под кожей на латеральной поверхности голени (для различного рода инъекций и введений у **мелких домашних животных** ее можно обнаружить в треугольном пространстве между костями голени и ахилловым сухожилием), проходит под икроножную мышцу и вливается в каудальную бедренную вену. В области заплюсневое сустава все три венозные магистральи анастомозируют друг с другом.

Медиальная вена сафена — *v. saphena medialis* — берет начало медиальной веной III пальца и плантарной веной II пальца. На середине голени эта вена впадает в бедренную вену, то есть сливается с глубокой магистралью. Бедренная вена переходит в наружную подвздошную вену.

У **крупного рогатого скота** латеральная вена сафена развита сильнее, чем медиальная. У **свиней** она очень развита и проходит по поверхности икроножного мускула.

Глава 5

ФИЗИОЛОГИЯ СОСУДОВ

5.1 ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ СОСУДОВ

Существует и другая классификация кровеносных сосудов, в зависимости от выполняемой ими функции. Выделяют амортизирующие сосуды, имеющие мощный эластический компонент в стенке и способные благодаря этому сглаживать периодичность систолических волн кровотока (например, аорта, легочная артерия и участки крупных артерий). Резистивные сосуды (прекапиллярные сосуды, концевые артерии, артериолы, в небольшой степени вены и капилляры) оказывают большое сопротивление току крови за счет развитой мышечной стенки и малого просвета. Резистивные сосуды артериального звена являются основным механизмом регуляции объемной скорости кровотока и перераспределения крови в различных органах. В свою очередь венозное звено регулирует посткапиллярное сопротивление. Следующая разновидность сосудов — это сосуды-сфинктеры, представляющие собой конечные отделы прекапиллярных артериол. Обменными сосудами называют капилляры, в которых протекают процессы диффузии и фильтрации. К емкостным сосудам относятся вены, стенка которых легко растяжима, в результате чего они способны депонировать большой объем крови.

5.2 ФИЗИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ГЕМОДИНАМИКИ. ЛАМИНАРНЫЙ И ТУРБУЛЕНТНЫЙ ТОКИ КРОВИ. ЛИНЕЙНАЯ И ОБЪЕМНАЯ СКОРОСТИ КРОВОТОКА, ВРЕМЯ КРОВООБОРОТА

Изучением закономерностей движения крови по сосудам занимается наука гемодинамика. Гемодинамика — это раздел физиологии кровообращения, использующий законы гидродинамики (науки о физических законах движения жидкости) для исследования механизмов движения крови. Гемодинамика учитывает

сложность динамики сердечно-сосудистой системы, заключающейся в том, что кровь неоднородная жидкость, а сложная суспензия форменных элементов и липидов в коллоидном растворе белков. Кроме того, сильное ветвление сосудов и особенности строения их стенки, позволяющей изменять их диаметр, вносят вклад в сложность изучения кровотока.

Гемодинамика различных отделов сосудистой системы значительно отличается. В прямых участках сосудистого русла наблюдается ламинарное течение крови (рисунок 113). При таком типе кровотока слои перемещаются параллельно оси сосуда, отдельные слои скользят относительно друг друга подобно трубке телескопа: пристеночный слой остается неподвижным, по второму скользит следующий слой, по нему — третий и т.д. Таким образом, продольный профиль скорости имеет параболическую форму. Чем ближе центральные слои к стенке, тем больше торможение тока крови и тем ниже средняя скорость кровотока. Более крупные частицы крови при движении располагаются ближе к оси сосуда, соответственно их скорость максимальна, а скорость тока плазмы, напротив, ниже средней скорости кровотока.

Турбулентный ток крови характеризуется тем, что слои перемещаются параллельно и перпендикулярно оси сосуда, при этом частицы располагаются не в одном слое, а радиально перемешиваются (рисунок 113). Неоднородный кровоток наблюдается в местах разветвления и изгибах сосудов, с аортальной стороны

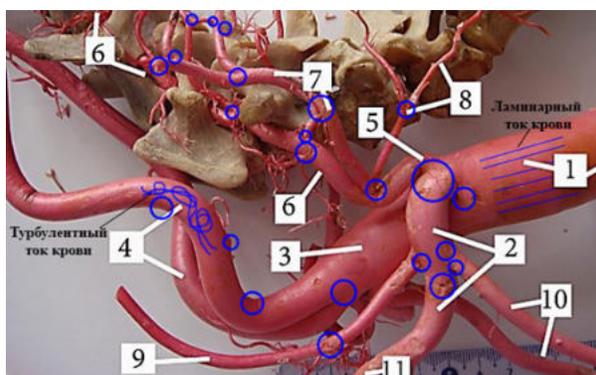


Рисунок 113. Ламинарный и турбулентный токи крови. Синей рамкой обозначены участки турбулентного тока крови на примере плечеголовного ствола овцы (коррозионный препарат):

1 — плечеголовной ствол; 2 — левая подключичная а.; 3 — общий ствол сонных артерий; 4 — левая и правая сонные артерии; 5 — реберно-шейный ствол; 6 — позвоночная а.; 7 — глубокая шейная а.; 8 — поверхностная шейная а.; 9 — плечевой ствол; 10 — внутренняя грудная а.

двустворчатого клапана. В венах турбулентный ток крови возникает при недостаточности клапанов вен, обструкции, стазе или комбинации указанных факторов из-за обратного или ретроградного тока (рефлюкс) крови. Для обеспечения движения крови при наличии завихрений требуется значительно большее давление, чем при ламинарном течении, что связано с повышением периферического сопротивления сосудов. Объемная скорость кровотока будет равна квадратному корню разности давления, в отличие от ламинарного кровотока, при котором скорость потока пропорциональна градиенту давления.

Характер кровотока возможно предсказать при помощи числа Рейнольдса (N_R), представляющего отношение сил инерции к вязкости и не имеющее размерности.

$$N_R = \rho * D * u / \eta,$$

где ρ — плотность крови ($1060 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-3}$), D — диаметр сосуда, u — средняя линейная скорость кровотока, η — вязкость.

При $N_R < 2000$ течение крови, как правило, ламинарное, при $N_R > 3000$ течение будет турбулентным, переходный поток наблюдается между названными величинами и обладает характеристиками и ламинарного и турбулентного тока крови.

В экспериментальных моделях было показано, что в сосудистых зонах турбулентный ток крови приводит к большей чувствительности сосудистой стенки к патологическим изменениям (например, образованию атеросклеротической бляшки). Было показано, что характер кровотока влияет на экспрессии генов эндотелиоцитов. В то же время в участках сосудистого русла с турбулентным кровотоком нарушается равновесие профиля экспрессии генов, выражающееся в соотношении атерогенных и атеро-защитных генов, в связи с чем воздействие патологических факторов быстрее приведет к развитию атеросклероза.

В организме существуют силы, которые способствуют или, напротив, препятствуют движению крови. Основной силой, способствующей движению крови, является разность давления в сосудах, максимальный перепад давления отмечается на уровне артериол и капилляров. В то же время периферическое гидродинамическое сопротивление сосудистой стенки, зависящее от размера и длины сосуда, вязкости крови, препятствует движению крови.

Движение крови по сосудам осуществляется благодаря сокращениям сердца. Индекс систолического объема у собак породы боксер колеблется от 22—50 мл/м², это означает, что при каждом сокращении сердца в сосудистую систему выталкивается 22—50 мл крови на 1 м² площади тела животного. Произведение

систолического объема на частоту сердечных сокращений в минуту позволит вычислить минутный объем.

К основным показателям, описывающим закономерности движения крови, относятся: объемная скорость кровотока, линейная скорость кровотока, время кровооборота.

Объемная скорость кровотока (Q) — объем крови в см^3 или л, протекающей через общую площадь сечения сосудов за единицу времени (с, мин). Объемная скорость кровотока в сосудах, притекающих к сердцу и оттекающих от сердца, одинакова.

Объемную скорость кровотока можно вычислить с помощью различных способов. Объемная скорость кровотока прямо пропорциональна разности среднего давления в венозной и артериальной частях отдельного участка сосудистого русла и обратно пропорциональна гидродинамическому сопротивлению: $Q = \Delta P/R$.

В случае если движение в трубке является ламинарным, а жидкость ньютоновской, возможно использовать для вычисления объемной скорости закон Пуазейля. Согласно данному закону объемная скорости изменяется прямо пропорционально разности давлений в начале и конце трубки ($P_i - P_o$) и радиусу сосуда (r) в четвертой степени и обратно пропорционально длине трубки (l) и вязкости жидкости (η): $Q = \pi^*(P_i - P_o)*r^4/8*\eta*l$.

Если сосудистая трубка имеет переменные размеры поперечного сечения, объемную скорость можно вычислить, используя линейную скорость кровотока (u) и площадь поперечного сечения сосуда (S): $Q = u*S$ или $Q = u*\pi*r^2$.

Объемная скорость кровотока в различных органах зависит от функциональной активности клеток в определенный отрезок времени. Максимальная объемная скорость кровотока отмечается в щитовидной железе, почках, миокарде, легких и головном мозге.

В отличие от объемной скорости кровотока линейная скорость является скоростью перемещения крови в единицу времени (например, $\text{см}/\text{с}$, $\text{м}/\text{с}$). Линейная скорость жидкости в любой точке гидравлической системы зависит от площади поперечного сечения сосудов, а также объемной скорости кровотока (см. уравнение выше).

Линейная скорость кровотока с динамической составляющей (P_d) общего давления следующим уравнением: $v = \sqrt{P_d*2/\rho}$, где ρ — плотность жидкости.

Таким образом, при уменьшении линейной скорости кровотока уменьшается и динамическая составляющая в общем давлении, с другой стороны, при уменьшении просвета сосудов динамическая составляющая увеличивается. Например, наибольшая линейная скорость у здоровых собак отмечается в восходящем участке аорты и составляет около $150 \text{ см}/\text{с}$. Минимальная линей-

ная скорость отмечается в капиллярах и способствует осуществлению транскапиллярного обмена.

Величины линейной и объемной скоростей постоянно изменяются в артериальном русле, в связи с пульсирующим характером кровотока, в то время как в венах и капиллярах они относительно постоянны.

Следующей характеристикой, описывающей кровоток, является время кровооборота. Время кровооборота — это время, за которое частица крови проходит по системному и легочному кругам кровообращения (в среднем 20—25 с), определяется при помощи введения рентгеноконтрастных веществ.

Необходимо рассмотреть еще одно важное свойство крови — вязкость. Ключевую роль в поведении крови как неньютоновской жидкости играют форменные элементы крови и, главным образом, эритроциты. Упругие, но податливые эритроциты способны образовывать агрегаты и продавливаться при движении через мелкие кровеносные сосуды. Вязкость зависит от диаметра и гемодинамики сосудов. В естественных условиях вязкость крови уменьшается с уменьшением диаметра сосуда, это явление носит название эффекта Форейя-Линдквиста или гемодинамического парадокса. Объясняется это явление тем, что эритроциты при движении по тонкому капилляру располагаются в центре, а по краям протекает тонкий слой плазмы, облегчая движение красных клеток крови. Следствием данного эффекта при протекании крови в микроциркуляторном русле является также уменьшение гематокрита (отношение объема эритроцитов к объему крови) при уменьшении диаметра капилляра. Исследование вязкости крови у нескольких видов животных (лошадей, овец, крупного рогатого скота, коз, верблюдов, свиней, собак, кроликов) и людей показало, что вязкость у всех видов сравнима при высоких скоростях сдвига. В то же время при низких скоростях сдвига у исследуемых видов наблюдалась переменчивость вязкости крови в зависимости от гибкости эритроцитов и косвенно от концентрации фибриногена.

5.3 РОЛЬ СОСУДИСТОЙ СТЕНКИ В ГЕМОСТАЗЕ. РОЛЬ ЭНДОТЕЛИЯ В ФОРМИРОВАНИИ РЕАКЦИИ НАПРЯЖЕНИЯ СДВИГА НА СОСУДИСТОЙ СТЕНКЕ

Выше мы описали строение стенки сосудов. Внутренней оболочкой сосудов является интима, выстланная единичным слоем клеток — эндотелием.

Ученые предполагают, что кровеносная система возникла более 600 млн. лет назад у трипобластов (двусимметричных жи-

вотных с третьим слоем зародышевых клеток — мезодермой), а эндотелий сосудов — 540—510 млн лет назад, чтобы оптимизировать динамику кровотока, барьерную, иммунную и коагуляционную функции. Сосуды беспозвоночных выстланы только внеклеточным матриксом. Только позвоночные имеют истинную эндотелиальную оболочку. Эндотелий представляет собой слой эпителиальных клеток, характеризующихся прикреплением к базальной мембране, межклеточными соединениями и выраженной полярностью клеток. Хотя у некоторых беспозвоночных (голубоногих моллюсков, кольчатых червей и амфиоксусов) также имеются клетки, выстилающие базальную мембрану, однако они не полностью покрывают базальную мембрану и у них отсутствуют межклеточные контакты. В связи с этим их правильнее называть амебоцитами, а не эндотелиальными клетками.

Уже у первых предков позвоночных эндотелий имеет все вышеуказанные черты. Какие предпосылки привели к возникновению эндотелия у предкового позвоночного? Одно из предположений связано с тем, что гладкая оболочка, образуемая эндотелием, сводит к минимуму энергию, необходимую для движения крови. Эндотелий опосредует вазомоторный контроль у самого раннего существующего позвоночного. Таким образом, строение эндотелия, видимо, смогло обеспечить критически новый способ вазорегуляции, позволяющий создать систему с более высоким давлением. Кроме того, барьерная функция, обеспечиваемая эндотелием, предотвратила бы потерю белков плазмы, необходимых для поддержания равновесия между осмотическим и гидростатическим давлением. В дальнейшем более высокое давление потребовало формирование лимфатической системы для отвода избытка интерстициальной жидкости, а также новых иммунных и коагуляционных механизмов.

Современные исследования показали, что эндотелий не просто выполняет барьерные функции, но и играет важную роль в регуляции гомеостаза организма, вырабатывая огромное количество биологически активных веществ. В настоящее время разработано несколько классификаций эндотелия сосудов, основанных на данных электронной микроскопии.

T. Fujita предлагает следующую классификацию эндотелия:

1. Эндотелий закрытого типа, не имеющий фенестр. Также в литературе часто встречается и другое название данного типа эндотелия — эндотелий соматического типа. Данное название связано с тем, что до недавнего времени кровеносные капилляры скелетных мышц являлись типичными микрососудами с эндотелием закрытого типа. Однако к этому типу относится и эндотелий крупных сосудов.

2. Эндотелий пористого или перфорированного (фенестрированного) типов, характеризующийся тонкими и пористыми сегментами эндотелиальной цитоплазмы (полями фенестрации), ограниченными гребнями цитоплазмы, ответвляющимися от ядерных выпячиваний. Данный тип эндотелия встречается в эндокринных железах, почках, ворсинках тонкого кишечника и других органах, в связи, с чем также носит название висцерального эндотелия.

3. Большой пористый, крупнокошечный или печеночный (синусоидный) тип эндотелия. В данном эндотелии отмечается наличие большого количества межэндотелиальных щелей и внутриклеточных отверстий, отличающихся от вышеописанного типа эндотелия тем, что кроме полей фенестрации, встречаются еще более крупные отверстия диаметром более 1 мкм.

4. Щелевой, решетчатый или синусный эндотелий встречается в венозных синусах селезенки. Состоит из параллельных вытянутых клеток, соединяющихся боковыми отростками, и пространств между ними, обеспечивающих миграцию клеток.

5. Высокий звездчатый эндотелий встречается в посткапиллярных венулах и лимфоидных органах. Звездчатые клетки, цепляясь отростками образуют промежутки, через которые могут мигрировать только зрелые лимфоциты.

Формы и специализация эндотелия значительно варьируют у высших млекопитающих и характеризуются гетероморфизмом и органоспецифичностью, в связи с чем даже предложенная классификация не отражает все существующие типы эндотелия. Например, в скелетной мышце крысы эндотелиоциты кровеносных капилляров частично перфорированные. Формирование эндотелия определенного типа зависит от микроокружения, а также интенсивности и особенностей кровотока.

Наличие пор, везикул и фенестр способствует активному транспорту различных веществ, при изменении структуры эндотелия (например, при набухании) может произойти закрытие просвета капилляра.

Однако касательно тканевой принадлежности эндотелия существуют две точки зрения, его относят либо к эпителиальным, либо к соединительным тканям. Эндотелий имеет следующие сходные черты с эпителиальными тканями: пограничное положение, отсутствие межклеточного вещества, наличие базальной мембраны, полярность клеток, наличие клеточного пласта, образованного при помощи межклеточных контактов, механизм регенерации, источником эндотелия являются клетки мезодермы (как и мезотелия). В то же время возникновение эндотелия сосудов из кровяных островков внезародышевой и зародышевой мезенхимы позволяет рассматривать его как форму клеточной органи-

зации соединительной ткани. Ученые предлагали выделить эндотелий в особый тканевой тип, однако это не решает проблему определения его тканевой принадлежности. В настоящее время в качестве критериев тканевой принадлежности сосудистого эндотелия рассматриваются биохимические, структурные и биофизические свойства клеточной поверхности.

Исследование строения эндотелиоцита при помощи электронного микроскопа позволило выделить в нем следующие зоны: ядерную, органелл, контактную и периферическую (рисунок 114). Центральная ядерная зона содержит овальное или лопастное ядро с одним ядрышком, пластинчатый комплекс и клеточный центр. В зоне органелл располагаются органеллы общего назначения: митохондрии, эндоплазматическая сеть, лизосомы, к органеллам специального назначения относятся тельца Вейбеля-Палладе, встречающиеся в отдельных эндотелиоцитах. Периферическая зона содержит специальные транспортные структуры: микропиноцитозные везикулы, каналы, fenestры, поры и др. Контактная зона образована комплексом белков цитоскелета (актина, тубулина, виментина, кортактина и др.), обеспечивающих поддержание формы, межэндотелиальные контакты и подвижность.

В эндотелиоцитах также выделяют люминальную, аблюминальную и контактную (латеральную) стороны поверхности. Клеточная (люминальная) поверхность эндотелия контактирует с кровью (или лимфой). Клеточную поверхность эндотелиоцита часто называют органеллой, воспринимающей «внешний мир» клетки. В составе клеточной поверхности эндотелиоцитов выделяют следующие слои: параплазмолеммальный внешний слой (гликокаликс), плазматическая мембрана и подмембранный внутренний (кортикальный) слой.

Параплазмолеммальный слой эндотелия представлен сложными углеводами: гликопротеидами, гликолипидами, моно- и полисахаридами и гликозаминогликанами. Также в гликокаликсе эндотелиоцитов содержатся белки, связанные с сиаловой кислотой, гепарин-, хондроитин- и гиалуроматсульфатами. Углеводная сеть параплазмолеммы пропитана водой и содержит микроионы, а также небольшие молекулы плазмы крови. Внешний слой эндотелия наиболее изменчивая часть клеточной поверхности, его граница условна и толщина может варьировать от весьма незначительной до нескольких десятков нанометров.

Функции гликокаликса связаны с его пограничной локализацией, это не просто защитный слой, препятствующий действию патогенов. Внешний слой эндотелия выполняет транспортную функцию, препятствуя передвижению отдельных молекул через углеводную сеть и регулируя трансэндотелиальное передвиже-

ние частиц. Гликозаминогликаны и гликопротеины гликокаликса обеспечивают отрицательный заряд эндотелия, усиливающий связь с гепарином, в результате эндотелий обладает атромбогенностью и тромборезистентностью. Также гликозаминогликаны эндотелия выполняют и защитную функцию, так как препятствуют действию протеаз, иммунных комплексов, эндо- и экзотоксинов на стенку сосуда, стимулируют ангиогенез (образование сосудов), иммуногенез и синтез провоспалительных цитокинов. Рецепторная и энзиматическая активность эндотелиальной поверхности будут подробно описаны ниже.

С одной стороны, молекулярная структура гликокаликса капилляров одинакова, в то же время имеются морфологические различия гликокаликса разных органов. Показано, что структурные изменения в эндотелиальном гликокаликсе приводят к множественным патофизиологическим изменениям (повышенная проницаемость сосудов, ослабленная сосудистая реакция на напряжение сдвига, адгезия тромбоцитов и лейкоцитов и др.). Существуют современные фармакологические методы лечения, направленные на защиту и восстановление гликокаликса, с целью защиты органов животных.

Следующим структурным элементом клеточной поверхности эндотелия является плазмолемма эндотелиоцитов. В основе ее строения лежит липидный бислой, образованный фосфоглико- и нейтральными липидами, с обеих сторон в толщину бислоя погружены белковые молекулы. Толщина плазмолеммы постоянна и составляет примерно 7,5 нм.

Кортикальный внутренний слой составлен тремя структурными детерминантами: актиновыми волокнами, субмембранным скелетом и корковым актиновым кольцом. Трансклеточные актиновые волокна и мембранный цитоскелет образуют слой толщиной 100 нм, образованный короткими нитями F-актина.

Аблюминальная поверхность эндотелиоцитов участвует в образовании контактов с перицитами, гладкими миоцитами и структурами соединительной ткани.

Как говорилось выше, эндотелиоциты образуют единый клеточный пласт. Латеральные поверхности эндотелиоцитов содержат различные типы клеточных контактов: плотный, щелевой (ширина около 3 нм), простой (ширина около 15 нм) и по типу «замка». В образовании плотных контактов важную роль играют интегриновые рецепторы, связанные с субэндотелиальными матриксными белками. Важно отметить, что в обеспечении межклеточных и клеточно-матриксных взаимодействий принимают участие селектины, интегрины, кадгеринины и суперсемейство иммуноглобулинов (ICAM-1,2, VCAM-1, JAM, ESAM, PECAM-1, MAdCAM-1). В контроле клеточной адгезии принимает участие

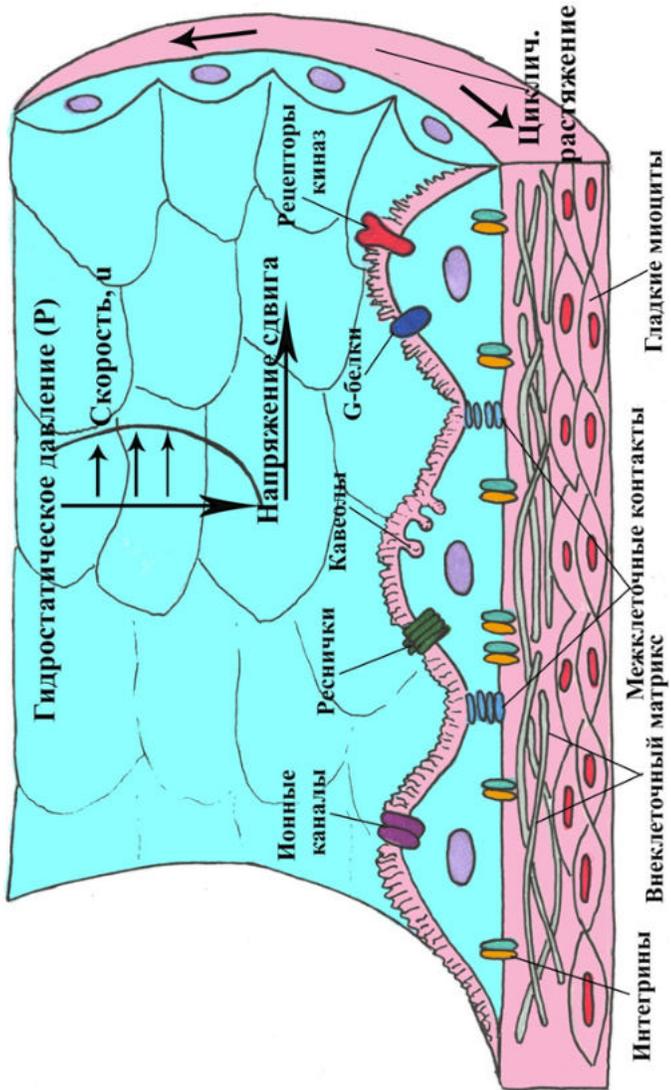


Рисунок 114. Строение эндотелия и напряжение сдвига. На схеме также показаны потенциальные механорецепторы напряжения сдвига в эндотелиальных клетках

CD146, экспрессируемая на поверхность эндотелиальных клеток. Растворимая форма CD146 циркулирует в плазме крови и модификация его базальных уровней может отражать изменение клеточных соединений и, следовательно, клеточной проницаемости.

На поверхности эндотелиальной клетки со стороны просвета сосудов имеются инвагинации, называемые кавеолами. Кавеолы эндотелиоцитов различных тканей имеют разные формы от простых U-образных инвагинаций до пузырьков, объединенных в «грозди винограда» или «розетки». В состав кавеол, кроме двух слоев фосфолипидов, также входят микродомены мембраны, содержащие холестерин и сфинголипиды (сфингомиелины и гликоцилинголипиды), белки кавеолины и кавины.

Первым в кавеолах был открыт белок кавеолин-1 (Cav-1), относящийся к семейству кавеолинов, затем были идентифицированы кавеолин-2 и -3, имеющие различия по нескольким фрагментам последовательностей аминокислот. У млекопитающих Cav-1 и -2 экспрессируются совместно в различных типах клеток, особенно высокий их уровень отмечен в фибробластах, жировых и эндотелиальных клетках. В гладких мышцах экспрессируются все кавеолины, в поперечно-полосатых — только Cav-3.

В кавеологенезе участвуют Cav-1 и -3, в то же время роль Cav-2 в образовании кавеол противоречива. При дефиците Cav-2 адипоциты и эндотелиальные клетки мышей способны образовывать кавеолы. Тем не менее, другие исследования сообщают, что без Cav-2 сборка кавеол не произойдет. В фибробластах Cav-1 способен образовывать только кавеолы, но коэкспрессия с Cav-2 приводит к образованию более глубоких кавеол.

Кавеолины были обнаружены не только у млекопитающих, но и у беспозвоночных, например, у червей и некоторых насекомых, что указывает на то, что кавеолины могут быть связаны не только с кавеологенезом.

Кавеолы, как пулы хранения холестерина, обеспечивают трансмембранную транспортировку холестерина, эндоцитоз и трансцитоз липопротеинов. В нормальных клетках 90 % белков Cav-1 находятся в кавеолах в плазматической мембране. Когда вновь синтезированные уровни холестерина или внутриклеточные уровни холестерина повышаются, Cav-1 транслоцируется в эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи и эндоплазматический ретикулум или между транспортерами и комплексом Гольджи для переноса внутриклеточного холестерина в кавеолы. Затем холестерин в мембране может быть обратно передан в печень через процесс, опосредованный ЛПВП. Таким образом, Cav-1 играет роль в накоплении холестерина и трансцитозе. Кроме того, кавеолин, циклофилин А, циклофилин 40 и HSP56 (белок теплово-

го шока 56) составляют транспортный комплекс холестерина, участвующий в его оттоке.

Cav-1 участвует в регуляции широкого спектра клеточных процессов, таких как пролиферация, липидный обмен, транспорт веществ, ангиогенез, опухолевый рост, сигнальная трансдукция. Несмотря на сотрудничество и тесно связанную экспрессию Cav-1 и Cav-2, независимые исследования показывают, что данные белки могут оказывать противоположное влияние на различные клеточные процессы. Следовательно, возможно, что Cav-2 вместе с Cav-1 участвует в тонкой настройке основных клеточных процессов, действуя иногда в противовес.

Вторым значимым белковым компонентом кавеол является семейство белков кавинов, в который входят Cavin1 (PTRF), имеющий широкий профиль экспрессии и, подобно CAV1, необходимый для формирования всех кавеол, Cavin2 (SDPR), Cavin3 (PRKCDBP) и мышечно-специфическая изоформа Cavin4 (MURC). В отличие от кавеолинов кавины имеются только у позвоночных и их появление, вероятно, совпадает с появлением морфологически наблюдаемых кавеол.

В кавеолах было обнаружено большое количество белков, участвующих в сигнальных каскадах, и их рецепторов. К белкам кавеол, способным передать внеклеточные сигналы внутрь клетки, относятся протеинкиназы, передающие сигнал путем фосфорилирования (Src и фосфолипаза C γ (тирозиновые протеинкиназы); MAPK или митоген-активируемая киназа), семейство G-белков (ГТФаз), каспаза-3, а также простаглицлин-синтаза, NO-синтаза и др.

Так как в кавеолах более высокая плотность расположения рецепторов, чем в других участках плазматической мембраны, кавеолы называют «сигналосомами». К основным рецепторам кавеол эндотелия относятся: 1) адренергические; 2) холинэргические; 3) киназные рецепторы (в частности, тирозинкиназный рецептор эпидермального фактора роста); 4) скавенджер-рецепторы, способные присоединять модифицированные ЛНП (SR B1 и CD36); 5) рецепторы гормонов и других БАВ (инсулин, андрогены, эндотелин, брадикинин, гистамин, серотонин и др.); 6) глюкокортикоидные; 7) ангиотензиновые; 7) рецепторы протеиназ; 8) мультитилигандные и множество других.

Идентификация и исследование сигнальных молекул и их рецепторов эндотелия продолжается и в настоящее время. Было показано, что высокие уровни внеклеточного пула белков теплового шока с молекулярной массой 70 кДа (Hsp70) связаны с более низкими рисками развития атеросклероза. Ученые предполагают, что Hsp70 связывается с рецепторами на поверхности эндотелия, однако эти рецепторы до сих пор не обнаружены. В то же время экзогенный белок теплового шока Hsp60 (напри-

мер, образуемый при разрушении клеток, либо микробного происхождения) инициирует выработку эндотелиальных цитокинов и экспрессию молекул адгезии, приводя к атерогенезу.

Эндотелий также вырабатывает вещества, вызывающие сокращение или расслабление гладких мышц сосудов, таким образом, регулируя их просвет в зависимости от функционального состояния клетки или ткани. К веществам-вазодилляторам (расширяющие просвет сосудов) относятся: простаглицлин, фактор релаксации (EDRF) или монооксид азота (NO, оксид азота), эндотелий-продуцируемый гиперполяризующий фактор (EDHF), ангиотензин-превращающий фермент (АПФ). Продуцируемые эндотелием вещества-вазоконстрикторы (сужающие просвет сосудов) включают эндотелины, тромбоксан A_2 (выделяется в небольшом количестве). Эндотелий принимает участие в образовании факторов свертывания крови, факторов фибринолиза, кроме того, сосудистая стенка является источником естественных антикоагулянтов и факторов роста клеток.

Каким образом эндотелий определяет необходимость выделения тех или иных факторов? В настоящее время известны следующие факторы, активирующие эндотелий: напряжение сдвига, ряд гормонов и БАВ (например, катехоламины, антидиуретический гормон, ацетилхолин, брадикинин, аденозин, гистамин и др.), факторы, выделяемые тромбоцитами (серотонин, аденозинтрифосфат, тромбин, тромбоксан A_2).

На клетки эндотелия в сосуде воздействуют следующие механические силы: гидростатическое давление крови на стенку сосуда; циркулярное растяжение сосуда, вызывающее изменение эндотелиальных клеток и, наконец, напряжение сдвига. Напряжение сдвига — это вязкостное сопротивление, которое производит ток крови на стенки сосуда, в котором течет (рисунок 114). При ламинарном токе крови, соответствующем движению ньютоновской жидкости, напряжение сдвига согласно закону Пуазейля можно вычислить следующим образом:

$$\tau = 4 \cdot \eta \cdot Q / \rho \cdot r^3,$$

где τ — напряжение сдвига, η — скорость сдвига возле стенки сосуда, Q — объемная скорость кровотока, r — радиус сосуда.

Эндотелий, закрепленный на базальной мембране, при действии текущей крови начинает деформироваться и даже изменять ориентацию внутриклеточных органелл. Изменение эндотелиальной мембраны приводит к запуску внутриклеточных посредников, синтезу веществ, регулирующих просвет сосуда, изменению профиля экспрессируемых генов эндотелиоцита, метаболизма и структуры клетки. В системе СИ напряжение сдвига измеряют в Паскалях (Па). Однако при описании напряжения сдвига

в сердечно-сосудистой системе чаще используют дин/см^2 ($1 \text{ Па} = 10 \text{ дин/см}^2$).

Высокое напряжение сдвига вызывает гемолиз и может также приводить к вызванной сдвигом активации тромбоцитов и агрегации тромбоцитов, происходящих независимо от агонистов активации. Этот процесс зависит от величины и продолжительности напряжения сдвига. Также показано, что более сложные градиенты напряжения сдвига способствуют независимой от активации агрегации тромбоцитов с участием связывающего белка, фактора фон Виллебранда. Напряжение сдвига в объемном потоке или на поверхности также будет влиять на воспалительный ответ. Активированные тромбоциты сами по себе высвобождают ряд протромботических и провоспалительных молекул. Эти процессы активируют механотрансдуктивные механизмы в моноцитах, которые очень чувствительны к натяжению мембран посредством клеточной активации, передачи сигналов и миграции.

При исследовании видоспецифичных значений вязкости цельной крови, вязкости плазмы и агрегации эритроцитов у девяти видов млекопитающих (лошади, свиньи, собаки, кошки, крысы, крупного рогатого скота, овец, кроликов и мышей) было выяснено, что гемореологические параметры различались между видами. Кроме того, каждый вид имеет свой уникальный реологический профиль. Вязкость крови способствует напряжению сдвига эндотелиальных клеток. Можно предположить, что факторы, влияющие на передачу сигнала эндотелиальными клетками, обусловленными потоком, отличаются у разных видов.

Были открыты первичные и промежуточные посредники преобразования механической деформации эндотелиальных клеток, вызванной напряжением сдвига, в биохимический сигнал внутри клетки. К механосенсорам напряжения сдвига ученые относят различные ионные каналы, кавеолы, G-белки, а также интегрины. Белки, передающие сигнал от механосенсоров, принадлежат семейству протеинкиназ, к таковым относятся, например, протеинкиназа C, митоген-активируемые и серин/треониновые протеинкиназы. Кроме того, напряжение сдвига увеличивает текучесть бислоя мембраны эндотелиоцита, приводя к активации рецепторов клетки. В частности, активируются рецепторы брадикинина B_2 , которые посредством передачи сигнала через G-белки, в конечном итоге, запускают вазодилатацию гладких мышц стенки сосудов.

В качестве первичного механосенсора напряжения сдвига рассматривают также гликокаликс. Хотя и не получены прямые доказательства его участия в преобразовании сигнала, однако в экспериментах *in vitro* и *ex vivo* при обработке эндотелиоцита ферментами (гепариназой-III и гиалуронидазой), разрушающими угле-

воды, отмечалось снижение образования монооксида азота, вызванного напряжением сдвига. Таким образом, данные исследования свидетельствуют о том, что гепарансульфат и гиалуронан могут участвовать в восприятии поток-индуцированных сил. В то же время гепарансульфат гликокаликса не принимает участия в наклоне эндотелиоцитов в ответ на напряжение сдвига.

Известно, что структурные изменения гликокаликса приводят к множественным патофизиологическим изменениям, таким как увеличение проницаемости, ведущее к интерстициальному отеку и протеинурии, ослабленным сосудистым реакциям на напряжение сдвига, адгезии тромбоцитов и лейкоцитов, образованию протромботической среды и изменению микрососудистой реологии. Проведение операционных мероприятий может привести к изменению толщины гликокаликса. Фармакологические методы защиты (лежащие в основе механизма ингибирования множества неблагоприятных факторов и ферментативных атак) и восстановления (лежащие в основе механизма повторной сборки компонентов и ускорения ангиогенеза) гликокаликса были протестированы на животных с целью защиты органов. Используемые методы защиты гликокаликса способствовали улучшению хирургических результатов путем уменьшения сосудистых реакций.

В качестве одного из претендентов на роль механорецепторов рассматриваются первичные реснички (cilia) эндотелиоцитов, располагающиеся на апикальной поверхности. При сниженной экспрессии аппарата первичных ресничек в линии мышей отмечалось нарушение направленной миграции клеток эндотелия и их проницаемость.

В случае если напряжение сдвига постоянное, эндотелиоциты адаптируются к нему, наклоняясь под определенным углом по направлению потока. Экспериментально *in vitro* и *in vivo* (в нисходящей аорте мыши) было показано, что при определенном угле наклона межклеточного соединения клеток в условиях ламинарного тока крови снижается напряжение на мембране эндотелиоцитов. Если же происходит изменение напряжения сдвига, клетки восстанавливают исходное положение межэндотелиальных стыков, что приводит к повышению уровня Ca^{2+} в эндотелиоцитах. При ламинарном токе крови, чем больше угол наклона межэндотелиальных стыков и ниже реакция эндотелиоцитов, тем выше эффективность адаптации к механическому стрессу (напряжению сдвига).

В эксперименте провели сравнение действия различных гемодинамических условий на культуру клеток эндотелия. Пониженное напряжение сдвига (в сравнении с физиологическим артериальным) приводило к активации экспрессии генов, вызывающих пролиферацию клеток эндотелия. В то же время в гемоди-

намических условиях изменяющего направление потока наблюдалась адгезия моноцитов к эндотелию. В другой серии экспериментов отмечено, что снижение напряжения сдвига приводит к экспрессии V1R рецептора кининов, оказывающих провоспалительное действие в организме. При низком напряжении сдвига в сочетании с неравномерным током жидкости в эндотелиоцитах экспрессируются молекулы адгезии VCAM-1, ICAM-1 и в небольшом количестве E-селектин.

Как говорилось выше, эндотелий выделяет биологически активные вещества, наибольшее значение из вышеперечисленных имеют NO (окись азота), эндотелин и простаглицлин. Окись азота является наиболее эффективным вазодилататором, вырабатываемым эндотелием в ответ на напряжение сдвига. Оксид азота диффундирует из эндотелия в гладкую мускулатуру сосудов, где активируя гуанилатциклазу и повышая уровень цГМФ (циклический гуанозинмонофосфат), вызывает повышение уровня цГМФ-зависимых протеинкиназ, снижает уровень кальция и расслабляет гладкомышечные клетки. NO образуется из L-аргинина при помощи NO-синтазы. Эндотелиальная изоформа данного фермента (eNOS) локализуется в кавеолах. Ингибирование eNOS осуществляется при образовании комплекса кавеолина-1 с кальмодулином, если в клетке повышается уровень кальция, последний связывает кальмодулин, вытесняя кавеолин-1 eNOS активируется, образуя большое количество NO. Индуцибельная изоформа NO-синтазы образуется в эндотелиоцитах только при патологических состояниях.

Окись азота не только участвует в расслаблении сосудов, но и стимулирует ангиогенез и продукцию эндотелиального фактора роста, а также тормозит пролиферацию и миграцию гладкомышечных клеток. NO также имеет антиоксидантные, противовоспалительные и антитромбогенные свойства.

Вторым вазодилататором, образуемым эндотелием, является простаглицлин. Он образуется из арахидоновой кислоты при помощи простаглицлинсинтазы. Простаглицлин вызывает увеличение сигнальной молекулы цАМФ (циклический аденозинмонофосфат), которая активирует аденилатциклазу, в результате происходит расслабление гладкомышечных клеток. Механизм, запускающий синтез простаглицлина в эндотелии, неизвестен, однако при действии на эндотелий напряжения сдвига пульсирующего кровотока происходит активное высвобождение простаглицлина. Простаглицлин препятствует прилипанию тромбоцитов к эндотелию и их агрегации.

Эндотелий сосудов также является источником медиатора сокращения и митогенным фактором гладкомышечных клеток — эндотелина-1. Всего существует три разновидности эндотелинов, в эндотелии сосудов вырабатывается большая часть эндотели-

на-1, эндотелин-2 и эндотелин-3 синтезируются эндотелиальными клетками сердца, легких, почек, мозга, матки и других органов. Эндотелины имеют два типа рецепторов на мембране клетки — А и В. Рецепторы А находятся в гладких миоцитах сосудов, при соединении с данными рецепторами эндотелина-1 и эндотелина-2 просвет сосудов уменьшается (вазоконстрикторный эффект). Рецепторы второго типа локализуются в эндотелиоцитах и отвечают за эндотелий-зависимую вазодилатацию. Повышенный уровень эндотелина вызывает вазоконстрикцию, вследствие повышения давления, в результате увеличивается риск возникновения атеросклероза, легочной и системной гипертензии, диабета. Многие исследователи отмечают возможность использования уровня эндотелина-1 в качестве маркера тяжести и исхода вышеперечисленных патологических состояний.

Вазоконстрикторным действием обладает также ангиотензин-превращающий фермент (АПФ). Растворимые формы АПФ обнаруживаются в плазме крови, предполагают, что они образуются путем протеолитического расщепления мембранного фермента. Белок АПФ пронизывает бислой мембраны эндотелиоцитов, превращая ангиотензин I в ангиотензин II, разрушающий вазодилататор брадикинин, в результате вызывая сильный вазоконстрикторный эффект.

Простагландин H_2 и тромбоксан A_2 , синтезирующийся в небольшом количестве в эндотелии, также являются вазоконстрикторами. Хотя простагландин H_2 является предшественником тромбоксана A_2 , связываются оба с одними рецепторами гладких миоцитов, в результате происходит снижение количества цАМФ и повышение тонуса сосудов.

Таким образом, эндотелий сосудов является сложным параэндокринным органом, регулирующим просвет сосудов и кровоток, реакцию сосудистой стенки на различные факторы, т.е. участвует в поддержании сосудистого гомеостаза.

5.4 АРТЕРИАЛЬНЫЙ ПУЛЬС

Во время систолы кровь, выбрасываясь в аорту, вызывает повышение давления на ее стенки и, вследствие, их растяжение. Ритмические колебания распространяются по стенкам аорты и сосудам от нее отходящим несколько быстрее, чем кровь. Волна давления является артериальным пульсом. Снижение эластических свойств артерий дистальных участков сопровождается увеличением скорости пульсовой волны (в аорте скорость пульсовой волны от 5—8 м/с, в периферических артериях — 6—12 м/с).

При регистрации артериального пульса на кривой отмечаются три разных участка (рисунок 115). Систолический участок волны



Рисунок 115. Артериальный пульс

давления соответствует первому подъему кривой (анакрота). Затем отмечается спуск кривой пульса — катакрота, на котором имеется выемка, за которой следует вторичный или дикротический подъем. Подъем на дикротическом участке волны давления связан с ретроградным током крови в направлении левого желудочка по крупным артериям в момент закрытия полулунного клапана. В результате кровь, ударяясь о полулунный клапан аорты, вызывает растяжение стенки сосудов. В дистальных концах брюшной аорты на кривой артериального пульса может отсутствовать дикротический подъем, что связано с повышением растяжимости стенки и повышением вязкости крови.

Артериальный пульс прощупывается при пальпации поверхностных артерий. Более точная регистрация артериального пульса осуществляется с использованием сфигмографов (приборов, позволяющих графически регистрировать пульс) и пульсотаксметров, а также радиотелеметрическими способами.

Пульсация поверхностных артерий ощущается при пальпации подушечками 2—3 пальцев руки. У лошадей, мулов, ослов доступными для пальпации являются наружная челюстная артерия, реже — поперечная лицевая артерия, поверхностная височная артерия, дорсальная артерия стопы и хвостовая артерия. У крупного рогатого скота артериальный пульс определяют на лицевой артерии, артерии сафена, а также срединной хвостовой артерии.

У овец, коз, кроликов, собак и кошек хорошо пальпируется пульс по бедренной артерии, у плотоядных также возможно исследовать пульс по артерии сафена. У свиней исследование пульса проводится также по бедренной артерии, однако пальпация затрудняется из-за наличия жировых отложений. У верблюда для пальпации пульса используют заднюю большеберцовую ар-

терию. Артериальный пульс можно пальпировать также у крупных птиц по плечевой артерии.

У животных оценивают такие характеристики пульса, как частота, ритм и его качество. Качество пульса дает представление о его размере, силе и продолжительности пульсовой волны и расширении артерии. Нарушения в частоте пульса или ритме должны предупредить исследователя о возможности сердечных аритмий.

5.5 ВЕННЫЙ ПУЛЬС

Венный пульс регистрируется в крупных венах, расположенных близко к сердцу. Во время сокращения предсердий и желудочков отток крови к сердцу из вен затруднен, поскольку сердце кратковременно не принимает кровь, в результате в венах повышается давление, что вызывает колебание их стенок. Исследование венного пульса проводится при помощи пальпации, флеботонометрии и регистрируется графически (флебография). У животных исследуют яремные, шпорные, бедренные, молочные, а также подкожные (на теле и в области морды) вены.

Графическая регистрация венного пульса (флебограмма) записывается с яремной вены при помощи флебографов (рисунок 116). На флебограмме отмечают три волны: первая — повышение давления в вене во время систолы предсердий, вторая — вызвана волной артериального пульса сонной артерии и замыкания трехстворчатого клапана, третья — повышение давления в вене во время окончания диастолы предсердий.



Рисунок 116. Венный пульс.

5.6 ДАВЛЕНИЕ КРОВИ

Давление в артериях определяется количеством крови, поступающей из сердца в артерии, и, соответственно, зависит от сопротивления оттоку крови в мелких артериях, артериолах и капиллярах. Если вызвать увеличение минутного объема крови, например, при переливании животному крови в артерию, кровяное давление увеличится, и, наоборот, уменьшение количества крови, например, при кровопотере, приведет к падению артериального давления.

Как мы уже говорили выше, чем дальше расположены артерии от сердца, тем ниже в них давление. Это связано с тем, что часть энергии тока крови расходуется на преодоление сопротивления оттоку крови через всю сосудистую систему организма, причем по мере продвижения крови через артериолы и капилляры к веным капиллярам давление постепенно падает до 10 — 15 мм рт. ст.

Систола желудочков приводит к подъему кровяного давления в артериях, возникает максимальное, или систолическое, давление. Спад давления во время диастолы характеризует диастолическое давление, или минимальное. Разность между максимальным и минимальным давлениями (амплитуда колебания давления) называется пульсовым давлением. Эти три величины — систолическое, диастолическое и пульсовое давления крови — являются важнейшими показателями функционального состояния всей сердечно-сосудистой системы и деятельности сердца в определенный период времени.

При уменьшении количества крови, возвращающейся к сердцу, происходит снижение минутного объема крови, в результате артериальное давление снижается. Падение давления крови также может быть связано с повышением содержания CO_2 в крови.

Давление крови увеличивается при физической нагрузке, что связано с усилением работы сердца, а также при снижении температуры воздуха вследствие сужения периферических сосудов кожи.

В венах грудной полости давление крови почти равно атмосферному и определяется дыхательными фазами. В венах за пределами грудной полости давление составляет 3 — 10 мм рт. ст., в крупных венах давление ниже на 2 — 6 мм рт. ст. ниже атмосферного и называется отрицательным. Гемодинамику в венах с низким давлением гемодинамику обеспечивают присасывающее влияние грудной клетки, сокращение мышц, клапанный аппарат, препятствующий обратному току в венах. Зависимость венозного кровообращения от дыхательных движений называют дыхательным насосом.

Измерение артериального кровяного давления у мелких животных осуществляется по бедренной или плечевой артерии, у крупных — по хвостовой артерии. Существуют прямые (кровяные) или непрямые (бескровные) методы определения артериального давления. Прямое измерение давления осуществляется с помощью иглы, введенной в артерию и соединенной через канюлю и резиновую трубку с манометром. Чаще используют непрямой (бескровный) метод измерения давления при помощи сфигмоманометра (ртутного или пружинного манометра), соединенного с резиновой манжетой и нагнетальной грушей. При непрямом измерении давления систолическое давление определяется появлением звука, который вызывают порции крови, проходящие через сжатую артерию по мере того, как давление в манжете снижается ниже наивысшей точки артериального давления. Диастолическое давление определяется при исчезновении звука, связано с тем, что кровоток, проходящий через артерию, становится равномерным, когда давление в манжете снижается ниже минимального артериального давления.

5.7 РЕГУЛЯЦИЯ КРОВООБРАЩЕНИЯ

Выделяют два уровня регуляции кровообращения: центральный и местный. Главным образом, регуляция движения крови осуществляется путем изменения диаметра кровеносных сосудов. Сосудодвигательный центр локализуется на дне IV мозгового желудочка продолговатого мозга. Центр имеет два отдела: прессорный и депрессорный. Раздражение первого отдела вызывает сужение артерий и подъем кровяного давления, раздражение второго — расширение артерий и соответственное падение давления.

Сосудодвигательный центр регулирует кровообращение рефлекторным и гуморальным путями. К артериям и артериолам подходят как вазоконстрикторные (сосудосуживающие) нервные волокна, принадлежащие симпатической нервной системе, так и волокна-вазодилататоры (сосудорасширяющие), являющиеся парасимпатическими. Симпатические нервы регулируют просвет сосудов всех внутренних органов, за исключением сердца, парасимпатические — сосудов головы и внутренних органов, за исключением сосудов скелетных мышц и кожи.

Вазоконстрикторное действие связано с тем, что по симпатическому нерву к кровеносным сосудам поступают нервные импульсы, которые поддерживают их стенки в состоянии некоторого напряжения (тонуса). Если симпатический нерв перерезать, то поток импульсов прекратится и сосуды расширятся.

Расширение сосудов возникает при раздражении задних корешков спинного мозга, в которых локализуются парасимпатические нервные волокна, однако вазодилататоры, по-видимому, играют роль корректоров при регуляции тонуса сосудов, так как артерии и артериолы всегда находятся в состоянии определенного тонуса, обуславливающего степень их сужения.

Артериальный тонус определяется тонической активностью сосудодвигательного центра, получающего импульсы с периферии от рецепторов, расположенных в различных органах и тканях, особенно в стенке дуги аорты, в сосудах предсердий и желудочков сердца, сонных артериях и сосудах легких. Точки наибольшей концентрации прессорецепторов, участвующих в регуляции кровообращения и давления крови, называют сосудистыми рефлексогенными зонами. Наибольшее значение имеют прессорорецепторы, расположенные в дуге аорты и в области разветвления сонной артерии на внутреннюю и наружную (каротидный синус), причем последние являются наиболее чувствительными. Прессорорецепторы передают информацию сосудодвигательному центру через специальные нервы. В частности, рецепторы дуги аорты передают сигналы депрессорному нерву, идущему в составе блуждающего нерва, рецепторы сонной артерии — синокаротидному нерву Геринга, проходящему в составе языкоглоточного нерва и направляющемуся в мозг.

Раздражение депрессорного нерва приводит к рефлекторному повышению тонуса центра блуждающего нерва и снижению тонуса сосудосуживающего центра, в результате сосуды внутренних органов расширяются, замедляется сердечная деятельность, кровяное давление падает.

Значимость рефлексогенной зоны сонной артерии в регуляции давления крови можно подтвердить экспериментальным путем. При пережатии сонной артерии в точке перед ее делением на наружную и внутреннюю сонные артерии, сосуд быстро заполняется кровью, что приводит к возбуждению рецепторов каротидного синуса, сигнал от них передается в сосудодвигательный центр. Рефлекторная реакция проявляется в виде понижения АД. Это связано с тем, что импульсы от рецепторов каротидного синуса передаются в вазоконстрикторный центр, вызывая рефлекторное понижение его тонуса, в то же время, повышая тонус вазодилататорного ядра блуждающего нерва, что приводит к замедлению сокращений сердца, расширению сосудов и, как следствие, падению АД (депрессорный эффект).

В сосудистой системе, кроме барорецепторов, имеются также хеморецепторы, реагирующие на изменения химического состава крови: напряжение O_2 и CO_2 , изменение pH. Скопления данных рецепторов в восходящей части аорты образуют аортальное

тельце, в сонных артериях — каротидное тельце, также они локализируются в сосудах сердца, селезенки, надпочечников, почек. Раздражение хеморецепторов передается сосудодвигательному центру, повышая его тонус. В результате этого быстро суживаются сосуды, повышается кровяное давление и возбуждается центр дыхания. При одновременном возбуждении хемо- и барорецепторов, преобладают влияния последних.

Сосудистые рефлексy могут возникать в результате воздействия разных раздражителей: электротока, холода и тепла, радиации и других физических факторов.

Сосудодвигательный центр подчиняется влиянию коры больших полушарий и других отделов головного мозга (сигмовидная извилина, премоторная зона). У животных это проявляется при эмоциональном возбуждении, приводящем к повышению АД. Кроме того, влияния коры полушарий мозга на функцию сосудодвигательного центра подтверждает возможность формирования условных рефлексов на изменение тонуса кровеносных сосудов.

Гуморальная регуляция связана с тем, что некоторые БАВ (гормоны, медиаторы) обладают сосудосуживающим и сосудорасширяющим действием. Адреналин надпочечников может действовать по-разному на сосуды скелетных мышц, в малой концентрации он расширяет их — β -адренергический эффект, в высокой — сужает (α -адренергический). В других сосудах гормоны надпочечников (адреналин и норадреналин) вызывают вазоконстрикцию. Вазопрессин (антидиуретический гормон (АДГ)) вызывают констрикцию артерий и артериол органов брюшной полости и легких. В слизистой оболочке кишечника, в мозге при распаде кровяных пластинок образуется серотонин, имеющий вазоконстрикторный эффект, что способствует остановке кровотечения при повреждении ткани указанных органов.

В почках вырабатывается сосудосуживающее вещество — ренин. При нормальном кровообращении в почках образуется сравнительно мало ренина, но при ограниченном притоке крови или падении кровяного давления вырабатывается значительное количество.

Способностью расширять сосуды обладают: гистамин, ацетилхолин, простагландины, АТФ, брадикинин. Брадикинин — очень активное сосудорасширяющее вещество, образующееся в тканях здорового организма. В состоянии физиологического покоя гормоны-вазодилататоры циркулируют в крови в небольшом количестве, но если необходимо снизить кровяное давление, например, при усиленной физической нагрузке, они в большом количестве поступают в кровь, вызывая депрессорный эффект.

Глава 6

ЛИМФАТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

6.1 АНАТОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЛИМФАТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ

Лимфатическая система входит в состав сосудистой системы и является дополнением кровеносной системы. Лимфатическая система представлена лимфатическими сосудами (лимфатические капилляры, интраорганные и экстраорганные лимфатические сосуды, лимфатические протоки) и лимфатическими узлами (рисунок 117).

По лимфатическим сосудам движется лимфа (lymph), этот процесс называется лимфообращением. Лимфа также заполняет и межклеточное пространство.

6.2 ФУНКЦИИ ЛИМФАТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ

Лимфатическая система выполняет следующие функции, отличные от кровеносной:

1) дренажную функцию — избыток жидкости отводится в кровь из всех тканей и органов, из серозных полостей, из межболоч-

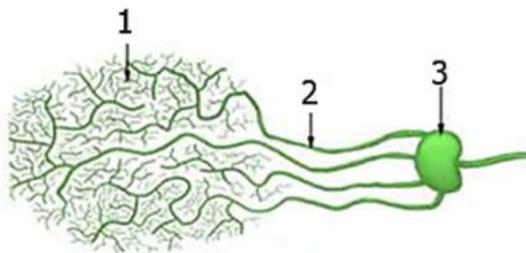


Рисунок 117. Анатомический состав лимфатической системы:

1 — капилляры; 2 — сосуды; 3 — узел

ных пространств ЦНС, из суставов и перераспределяется в организме;

2) резорбирует из тканей коллоидные растворы белковых веществ, не способные пройти в кровеносные капилляры и возвращает белок в кровь;

3) из кишечника резорбирует жиры и белки и осуществляет транспорт липидов;

4) выполняет защитную функцию, которая выражается в очищении тканевой жидкости от посторонних частиц, микроорганизмов и токсинов путем их удаления и уничтожения. Чужеродные частицы попадают в лимфатическую, а не в кровеносную систему, так как лимфатические капилляры имеют более проницаемые стенки. В лимфатических узлах осуществляется механическая фильтрация тканевой жидкости, а также происходит уничтожение инородных частиц ретикулоэндотелиальными клетками. У животных, живущих в крупных городах, а также работающих в условиях содержания большого количества пыли (на пыльных дорогах, каменоломнях), в лимфатических сосудах легких находится большое количество пыли («пыльные легкие»);

5) кровообразовательную функцию — в лимфатических узлах развиваются лимфоциты, поступающие в кровоток;

6) участвует в иммунных реакциях, так как в лимфатических узлах образуются антитела.

6.3 ЛИМФАТИЧЕСКИЕ СОСУДЫ

Лимфатические сосуды — *vasa lymphatica* — проходят во все ткани и органы. Исключением являются центральная нервная система, плацента, оболочки глазного яблока, хрусталик глаза, паренхима селезёнки, хрящи, эпителиальные покровы слизистых оболочек и кожный эпидермис. Лимфатические сосуды проводят лимфу только от тканей в сторону сердца. Лимфатические капилляры собирают лимфу из межклеточных пространств из каудальной части туловища, органов брюшной полости и объединяются в один общий сосуд поясничную или млечную цистерну, которая в грудной полости переходит в грудной проток и отдает лимфу в краниальную полую вену. В грудной проток вливается лимфа из органов грудной полости, а также левый трахеальный проток, правый трахеальный впадает сразу в краниальную полую или яремную вену (рисунок 118).

Лимфососуды по длине делятся клапанными сегментами — лимфангионами, представляющими собой участки между двумя соседними клапанами (рисунок 119). В лимфангионе выделяют следующие части:

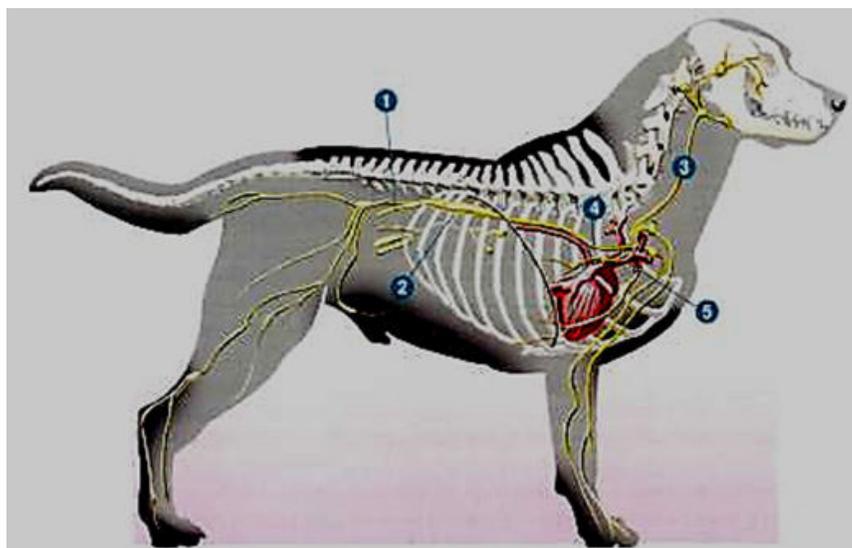


Рисунок 118. Лимфатическая система собаки:

1 — поясничный ствол; 2 — висцеральный (относящийся к внутренним органам) ствол; 3 — трахеальный ствол; 4 — грудной ствол; 5 — бронхо-средостенный ствол

- область крепления клапана, в этом месте сосуд имеет перегородку;
- клапанный синус — расширение, располагающееся за клапаном;
- мышечную манжетку — участок лимфангиона, где миоциты образуют три слоя: средний с циркулярным расположением миоцитов; внутренний и наружный слои с продольным.

Стенка лимфатических капилляров образована одним слоем эндотелия, без выраженной базальной мембраны, вместо нее опорную функцию выполняют стропные элементы (рисунок 120).

В посткапиллярных сосудах, кроме эндотелия и стропных элементов, имеются также прерывистая базальная мембрана и клапаны, образуемые складками стенки.

Крупные лимфатические сосуды имеют, помимо эндотелия, дополнительные оболочки: интиму, медиу и адвентицию. Медиа, несмотря на слабое развитие, содержит гладкие миоциты (рисунок 121).

Диаметр лимфатических сосудов чрезвычайно мал, стенки прозрачные, в связи с чем на препаратах они трудно различимы, если заполнены лимфой. Лимфатические сосуды, располагающиеся вокруг кровеносных, носят название периваскулярных.

Интраорганные лимфатические сосуды очень мелкие и образуют большое количество анастомозов.

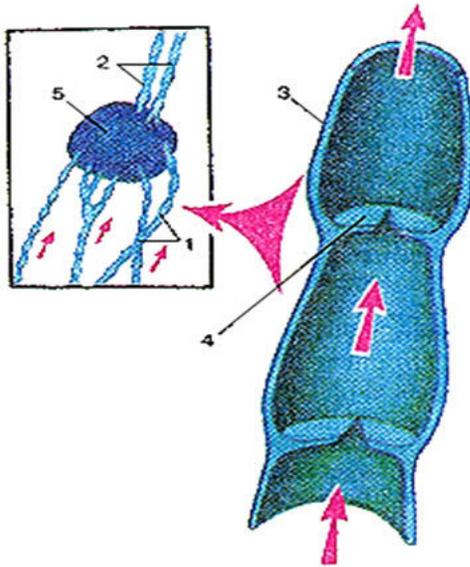


Рисунок 119. Схема строения лимфатических сосудов:

1 — приносящие лимфатические сосуды; 2 — выносящие лимфатические сосуды; 3 — стенка лимфатического сосуда; 4 — клапан; 5 — лимфатический узел

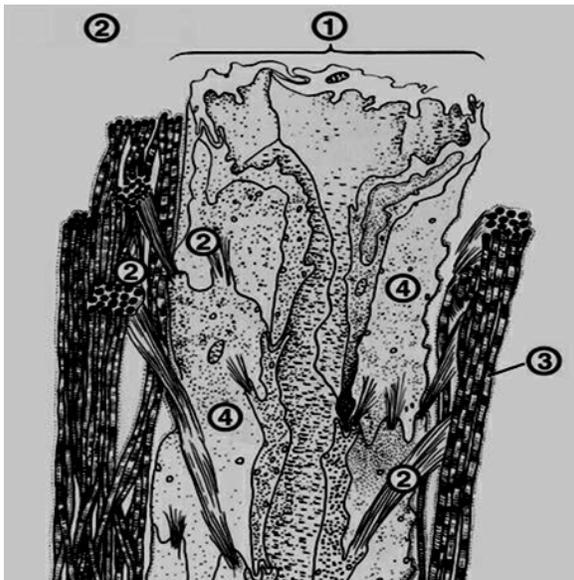


Рисунок 120. Схема строения лимфатического капилляра:

1 — лимфатический капилляр (на разрезе); 2 — атропные (якорные) филаменты; 3 — пучки коллагеновых волокон; 4 — эндотелиоциты

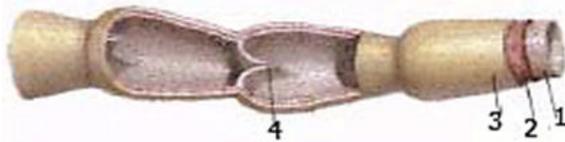


Рисунок 121. Стенка лимфатического сосуда:

1 — внутренняя оболочка (интима); 2 — средняя оболочка (медиа); 3 — наружная оболочка (адвентиция)

Экстраорганные лимфатические сосуды более крупные. Среди них выделяют поверхностные, или подкожные, и глубокие. Подкожные лимфатические сосуды идут радиально в направлении центрально расположенных лимфатических узлов. Глубокие лимфатические сосуды проходят в сосудисто-нервных пучках. Как правило, лимфатические сосуды, впадают в областные (региональные) лимфатические узлы, находящиеся в определенных местах тела.

К числу основных лимфатических сосудов относятся лимфатический грудной проток — *ductus thoracicus*, выносящий лимфу из тела; поясничная цистерна — *ductus lumbalis*.

Грудной проток (*ductus thoracicus*) — основной лимфатический коллектор, собирающий лимфу из большей части тела животного и впадающий в венозную систему, у крупного рогатого скота его диаметр составляет 0,6—1 см. Начинается из поясничной цистерны, идет по дорсальной поверхности грудной аорты и около первого ребра впадает в краниальную полую вену, в устье протока имеется два клапана. У животных грудной проток обычно состоит из нескольких ветвей-коллатералей. Скорость лимфотока в грудном протоке кошки — 2 мл/кг/час. Может возрастать в 10 раз после поедания жирного корма (рисунки 122—124).

Поясничная цистерна — (*ductus lumbalis*) — расширенный участок основной лимфатической магистрали, длиной до 15—18 см. У крупного рогатого скота цистерна расположена от второго поясничного позвонка до одиннадцатого грудного (между ножками диафрагмы). У лошади — от первого-третьего поясничного, у свиньи — от первого-второго, у собаки — от первого-четвертого. В каудальный конец цистерны впадают кишечный лимфатический ствол и поясничные лимфатические стволы, собирающие лимфу из подвздошно-бедренных, подвздошных и подколенных лимфатических узлов.

Лимфа — *lymph* — жидкость, циркулирующая в лимфатической системе позвоночных животных с удельным весом 1,01—

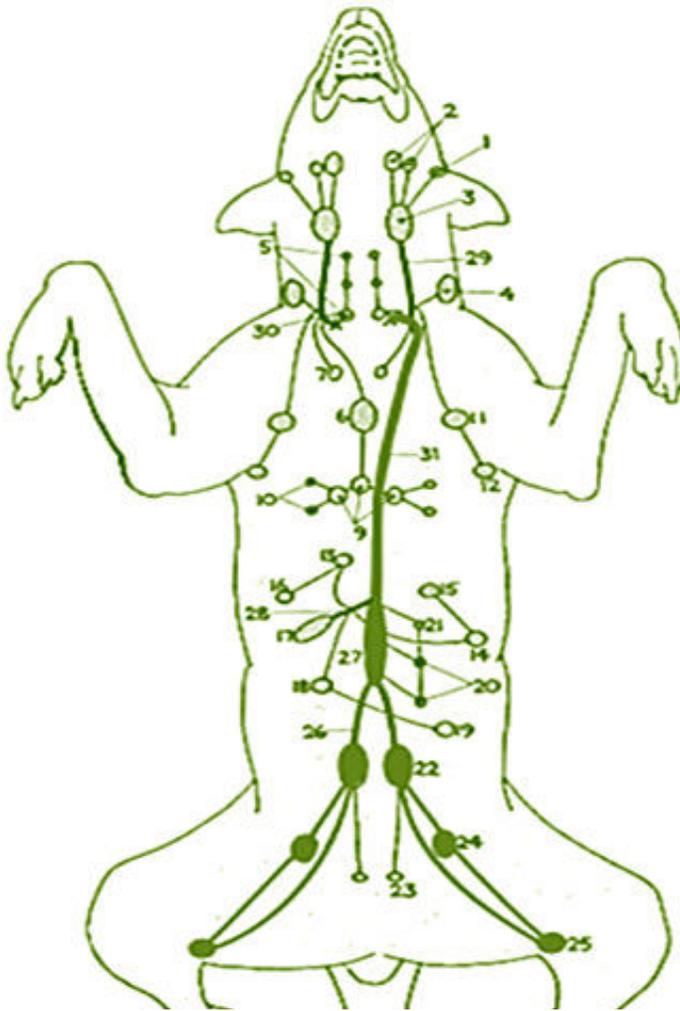


Рисунок 122. Схема грудного протока, поясничной цистерны и лимфатических узлов собаки:

1 — околоушный лимфатический узел (л.у.); 2 — нижнечелюстные л.у.; 3 — за-
 глоточный медиальный л.у.; 4 — поверхностные шейные л.у.; 5 — глубокие шей-
 ные л.у.; 6 — краниальные л.у. средостения; 7 — грудинные л.у.; 9 — трахеоброн-
 хиальные л.у.; 10 — легочные л.у.; 11 — подмышечный л.у.; 12 — добавочный под-
 мышечный л.у.; 13 — печёночные (портальные) л.у.; 14 — л.у. селезёнки; 15 — л.у.
 желудка; 16 — л.у. двенадцатиперстной кишки; 17 — л.у. тощей кишки; 18 — л.у.
 ободочной кишки; 19 — каудальные брыжеечные л.у.; 20 — поясничные аор-
 тальные л.у.; 21 — почечные л.у.; 22 — медиальные подвздошные л.у.; 23 — тазо-
 вые л.у.; 24 — глубокие паховые л.у.; 25 — подколенный л.у.; 26 — поясничный
 лимфатический ствол; 27 — млечная цистерна; 28 — кишечный ствол; 29 — тра-
 хеальный ствол; 30 — правый лимфатический проток; 31 — грудной проток

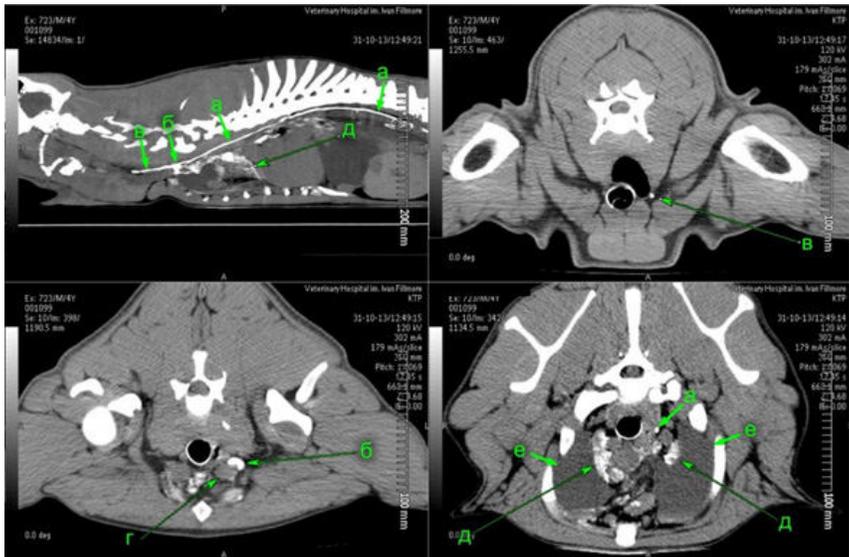


Рисунок 123. Реконструкция в сагитальной плоскости и аксиальные срезы собаки с хилотораксом:

а — грудной лимфатический проток; б — впадение грудного лимфатического протока в яремную вену; в — затек контрастного вещества в трахеальный лимфатический ствол; г — яремная вена; д — новообразование; е — хилус в плевральных полостях

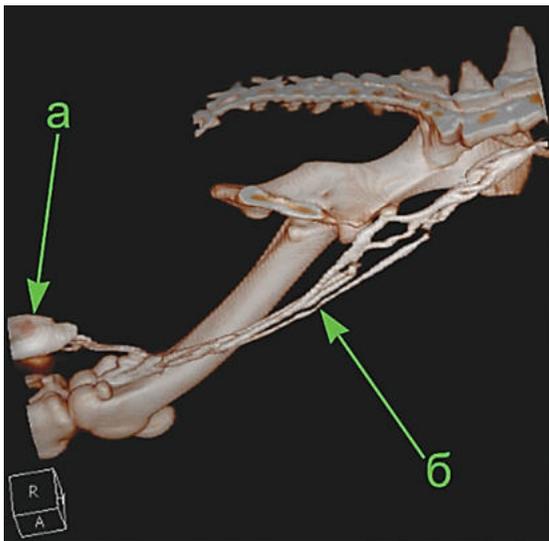


Рисунок 124. Компьютерная томография собаки, трехмерная реконструкция:

а — подколенный лимфатический узел; б — эфферентные лимфатические сосуды

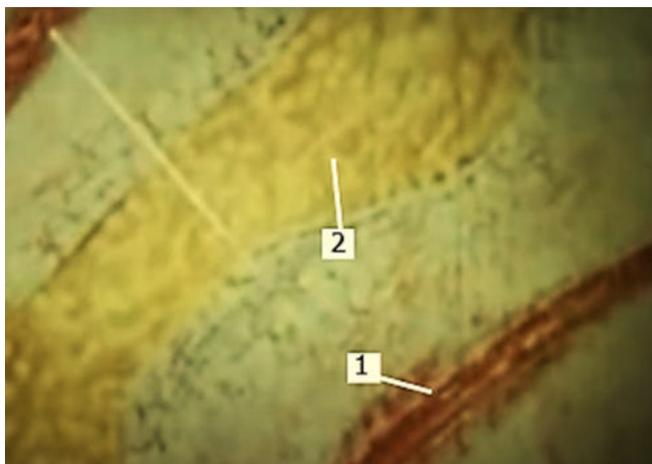


Рисунок 125. Лимфа:

1 — кровеносный сосуд; 2 — лимфатический сосуд

1,016, она имеет щелочную реакцию ($\text{pH} = 7,4\text{—}9$). По химическому составу она наиболее близка к составу плазмы крови, тканевой жидкости, а также других биологических жидкостей (спинномозговой, синовиальной), хотя между ними имеются отличия, связанные с проницаемостью окружающих их мембран. Лимфа содержит белки, небелковые азотистые вещества, глюкозу, соли, гормоны, ферменты, витамины и антитела. Основное отличие состава лимфы от плазмы крови заключается в низком содержании белка, которое в среднем меньше в два раза (рисунок 125).

Клеточный состав лимфы зависит также от того, через какое количество лимфатических узлов она проходит или не контактирует с ними вовсе. Соответственно выделяют периферическую и центральную (взятую из грудного протока) лимфы. Периферическая лимфа содержит меньше клеточных элементов. Например, 2 мм^3 периферической лимфы собаки содержит в среднем 550 лейкоцитов, а центральной — 7800 лейкоцитов (рисунок 126). Давление лимфы равно 20 мм вод. ст. (200 н/м^2); при определённых физиологических условиях оно может возрастать до 60 мм вод. ст. (600 н/м^2). При голодании лимфа — прозрачная жидкость, после приема пищи она становится белой, непрозрачной, в ней увеличивается содержание эмульгированного жира.

Количество лимфы в различных органах неодинаково и определяется их функцией. Наиболее интенсивно лимфа образуется в печени, что связано с ее белоксинтетической функцией, так как лимфа осуществляет транспорт белков от печени. Например, количество лимфы, рассчитанное на 1 кг живой массы животного,

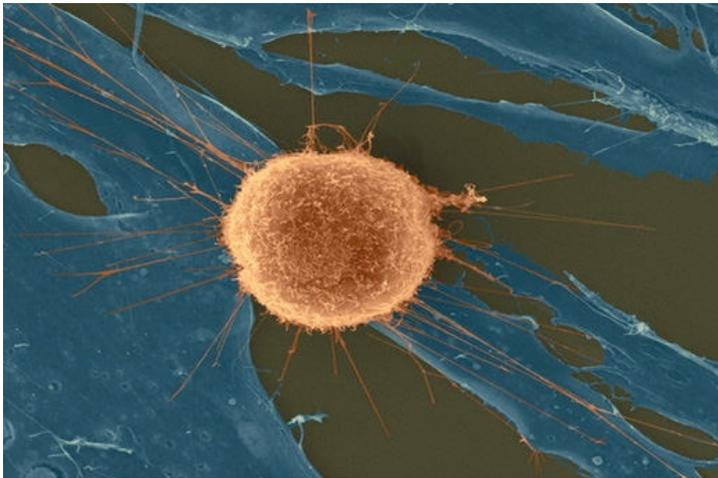


Рисунок 126. Лимфоцит, атакующий раковые клетки (фото Dennis Kunkel Microscopy/Corbis)

составляет: в печени — 21—36 мл, в сердце — 5—18, в селезенке — 3—12, в мышцах конечностей — 2—3 мл. По грудному протоку в кровь поступает около 2 мл лимфы на 1 кг живой массы в час. У коровы массой 500 кг в кровоток попадает приблизительно 24 л лимфы в сутки.

Механизм образования и движения лимфы. Согласно фильтрационной теории К. Людвига (50-е г. XVIII в) образование лимфы происходит благодаря разнице гидростатического давления в кровеносных капиллярах и тканевой жидкости. В последующем данная теория была доработана Э. Старлингом, который выяснил, что не менее важную роль в лимфообразовании играет разница онкотического давления крови и тканей.

Повышение жидкостного давления крови в капиллярах приводит к образованию лимфы, повышение онкотического давления напротив препятствует лимфообразованию. Так как давление выше в артериальном конце кровеносных капилляров (30 мм рт. ст.), в нем происходит образование лимфы. Возвращение жидкости осуществляется в венозном конце капилляров, имеющем более низкое давление (15 мм рт. ст.) и более высокое онкотическое давление в сравнении с артериальным. Осмотическое давление тканевой жидкости и лимфы также усиливает лимфообразование.

Так как стенка капилляров проницаема для одних веществ и непроницаема для других, воздействие на нее определенных биологически активных веществ — лимфогенных (пептоны, ги-

стамин, экстракты из пиявок), увеличивающих проницаемость, приводит к повышению образования лимфы.

Лимфатические капилляры имеют более высокую проницаемость, через их стенку легко проникают эритроциты, лимфоциты, хиломикроны и другие макромолекулы, благодаря чему лимфа реализует не только транспортные, но и защитные функции.

Движение лимфы осуществляется благодаря ритмическим сокращениям стенок некоторых лимфатических сосудов. Выраженной постоянной ритмической активностью обладает грудной проток, самый крупный лимфатический сосуд. Грудной проток, работая подобно сердцу в кровеносной системе, принимает лимфу и перекачивает ее порциями в систему вен, в связи с чем его называют «вторым сердцем». Количество лимфы, поступающей через грудной проток в кровотоки за сутки, приблизительно равно объему всей плазмы.

Так как стенка лимфатических сосудов, как и вен, тонкая, движению лимфы по организму способствуют сокращения мышц, сгибание и разгибание конечностей, а также массаж тела.

Также движению лимфы способствует отрицательное внутриплевральное давление, во время вдоха оно помогает расшириться грудному лимфатическому протоку и присасывает в него лимфу из периферических сосудов, особенно из отдаленных дистальных лимфатических сосудов конечностей. В шейном лимфатическом протоке лошади за 1 минуту проходит 240 — 300 мм лимфы. Давление лимфы в лимфатических сосудах составляет 8 — 10 мм водн. ст., а в месте впадения грудного протока в полые вены — 4 мм водн. ст. Эта разница в давлении крови и лимфы способствует лимфообращению по системе лимфатических сосудов и капилляров (механизм описан выше).

Важную роль в лимфообразовании и лимфообращении играют циркадные ритмы активности гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы, отвечающей за количество циркулирующих в крови биогенных аминов. В свою очередь биологически активные вещества участвуют в регуляции метаболизма белков, липидов и углеводов, вызывающих в свою очередь изменение количества лимфы и ее транспорта. Движение лимфы осуществляется за счет работы лимфангиомов (их структура описана выше), подчиненных главным образом адренергическому влиянию.

Недостаточность лимфообращения наблюдается при повышении венозного давления, а также при механических сдавливаниях (опухолях, хронических инфекциях, появлении рубцов, перевязке лимфатических сосудов), при этом, вследствие застоя лимфы (лимфостаза), орган увеличивается в объеме.

6.4 ЛИМФАТИЧЕСКИЙ УЗЕЛ

6.4.1 Строение лимфатического узла

Лимфатический узел — *lymphonodus* — паренхиматозный орган, состоящий из соединительнотканного остова и паренхимы, располагается по ходу приносящих (афферентных) лимфатических сосудов, выносящих лимфу из определенных органов или частей тела. Основу соединительнотканного остова составляет капсула, от которой радиально внутрь узла отходят трабекулы, придающие ему губчатое строение. В соединительной ткани капсулы и трабекул имеются мышечные элементы, за счет которых орган может увеличиваться при воспалении и принимать прежнюю форму после лечения, а также под влиянием осмотического давления и сокращения мышечных элементов обеспечивается ток лимфы через лимфатический узел. Фолликулы и тяжи формируют паренхиму лимфатического узла, причем фолликулы располагаются по периферии, тяжи — по центру. Между капсулой органа и фолликулами находятся краевые синусы, а между тяжами и трабекулами — мозговые синусы. Внутри синусов лежит мелкопетлистая сеть, образованная отростками ретикулярных

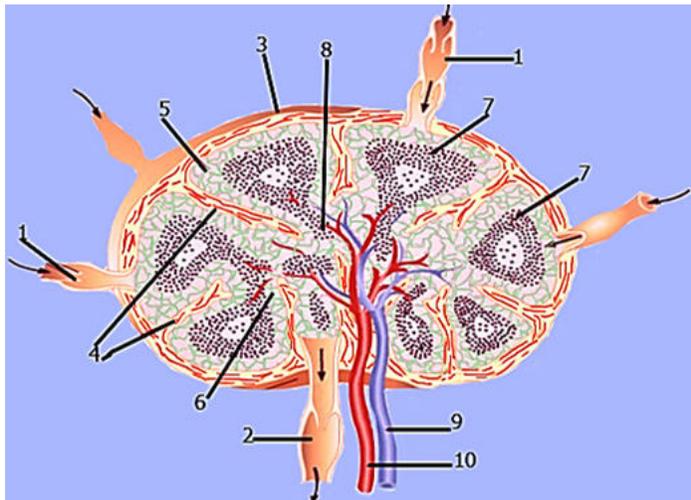


Рисунок 127. Лимфатический узел (схема):

1 — приносящий лимфатический сосуд; 2 — выносящий лимфатический сосуд; 3 — капсула; корковое вещество; 4 — трабекулы; 5 — промежуточный корковый синус; 6 — промежуточный мозговой синус; 7 — корковое вещество (фолликулы); 8 — мозговое вещество (мозговые тяжи); 9 — вена; 10 — артерия

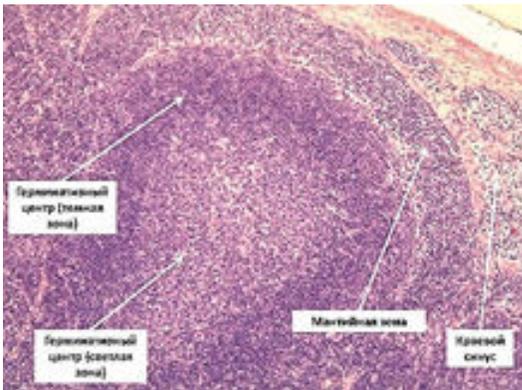
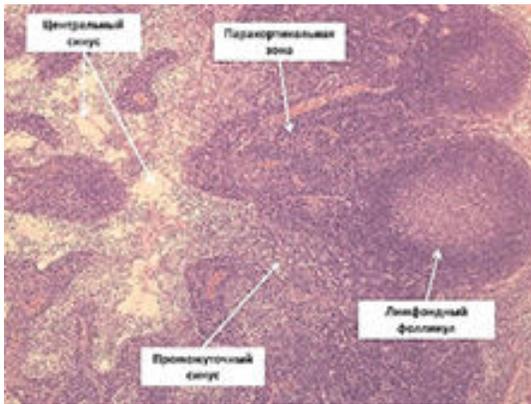
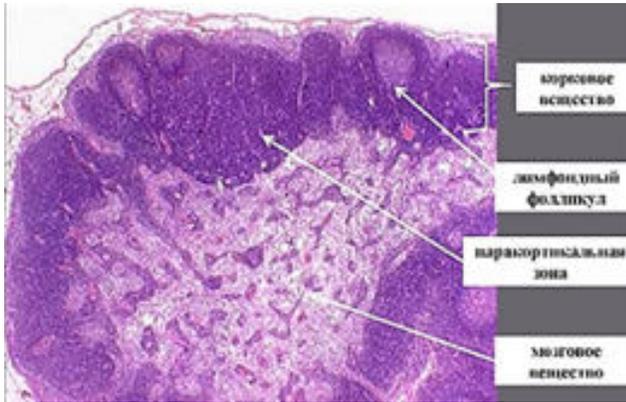


Рисунок 128. Лимфатический узел кошки. Гематоксилин с эозином.
Ок. 10. Об. 4 (А), 40 (Б), 100 (В)

клеток и волокнами. Входящие лимфатические сосуды, несущие лимфу, впадают сначала в краевой синус, затем в паренхиму, в мозговой синус, и, наконец, в ворота органа (небольшое вдавление капсулы), формируя эфферентные лимфатические сосуды. Вместе с выходящими лимфатическими сосудами через ворота узла выходят артерии, вены и нервы. В фолликулах, их тяжах и синусах локализуются лимфоциты, которые из лимфатического узла попадают в лимфу, а затем в кровь (рисунок 127).

В гистологических препаратах лимфатического узла в норме под разным увеличением четко просматриваются корковый более темный (периферический) и мозговой (центральный) более светлый слои (рисунок 128).

Несмотря на разнообразие форм лимфатических узлов, в органе обязательно имеются выпуклая (через нее входят аффе-

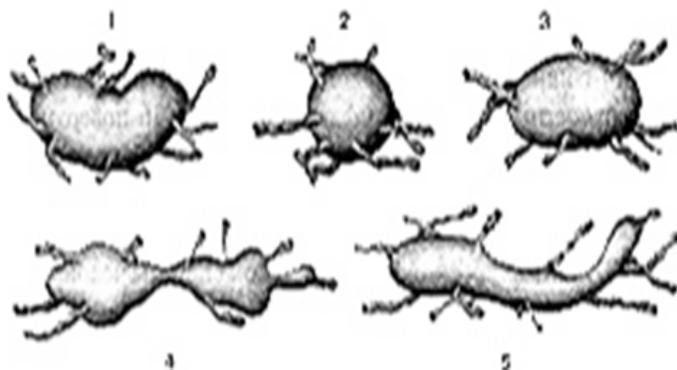


Рисунок 129. Лимфатические узлы различной формы: 1 — бобовидная; 2 — округлая; 3 — овоидная; 4 — сегментарная; 5 — лентовидная

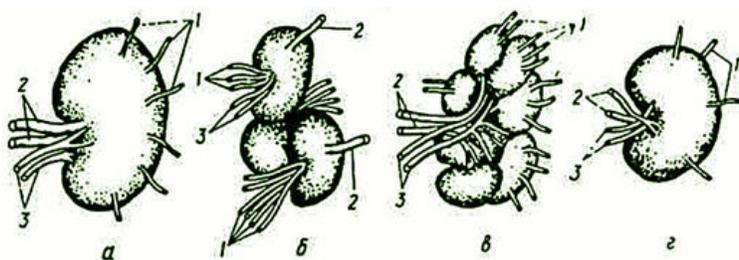


Рисунок 130. Лимфатические узлы: а — крупного рогатого скота; б — свиньи; в — лошади; г — собаки; 1 — приносящие лимфатические сосуды; 2 — выносящие лимфатические сосуды; 3 — артерия и вена лимфоузла



Рисунок 131. Поверхностный шейный лимфатический узел овцы (бобовидная форма):
1—дорсальный край; 2—вентральный край; 3—каудальный край; 4—ворота



Рисунок 132. Узел коленной складки овцы:
1 — дорсальный край; 2 — вентральный край; 3 — латеральный край; 4 — ворота

рентные лимфатические сосуды) и вогнутая поверхности (из нее выходят эфферентные лимфатические сосуды) (рисунок 129). Исключением является лимфатический узел свиньи: входящие сосуды заходят в ворота, выходящие из выпуклой части органа.

Лимфатические узлы варьируют в размерах и в количестве. Их размер может составлять от 1 мм до 10—12 см в длину, при воспалении лимфатические узлы могут увеличиваться до 15 раз, соответственно, и их относительная масса может составлять от тысячных до сотых долей процента от общей массы тела живот-

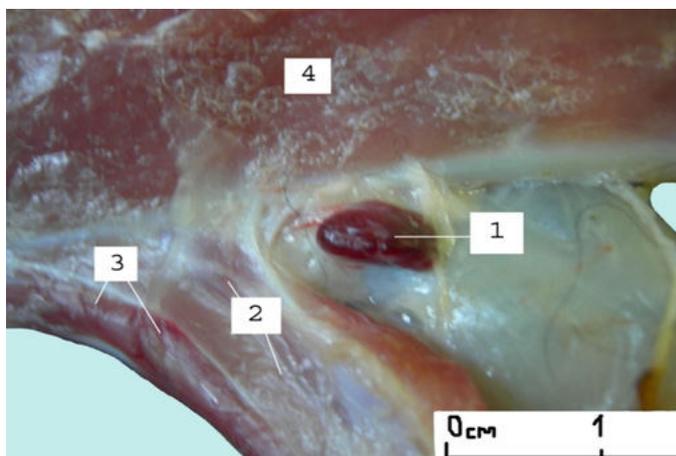


Рисунок 133. Поверхностный седалищный лимфатический узел козы:
1 — седалищный лимфоузел; 2 — боковой подниматель хвоста (сделан разрез); 3 — дорсальный подниматель хвоста; 4 — поверхностный ягодичный

ного. Количество узлов зависит как от вида животного, так и от размера самого узла (чем меньше узел, тем их больше): у лошади насчитывается до 8000 (дисперсные), у рогатого скота — до 300 (промежуточные), у свиньи — до 190, у собаки — до 60 (малочисленные), а у дельфина — 1 (концентрированные) (рисунки 130, 133).

Иногда в организме животных можно встретить лимфоузлы красного цвета — это гемолимфатические узлы. Они встречаются в грудной и брюшной полостях, мышцах и в подкожной клетчатке, имеют небольшой размер (0,5—1 см). Предполагают, что они являются местом распада эритроцитов. Однако их состояние не учитывают при ветеринарно-санитарной экспертизе.

6.4.2 Функции лимфатических узлов

Лимфатические узлы, находясь на путях тока лимфы, выполняют следующие функции:

- функцию механического фильтра выполняют ретикулярные клетки, располагающиеся в краевых синусах, они задерживают поступающие с лимфой инородные частицы и простейшие опухолевые клетки;
- функцию биологического фильтра — задерживают поступающие с лимфой бактерии, вирусы, грибки, которые попадают в узел с лимфой (тканевой жидкостью), доставляемой приносящими (афферентными) сосудами. Благодаря биологической функции организм имеет иммунную защиту. В лимфатическом узле чужеродные частицы фрагментируются фагоцитами, распознаются клетками системы иммунитета, индуцируют формирование иммунного ответа.
- защитная функция — вырабатывают антитела. Клетки, имеющие свойство поддерживать иммунный статус организма получили название иммунокомпетентные клетки. Около 70 % клеток лимфатических узлов представлено Т-клетками, среди которых около 30 % составляют Т-киллеры (CD^{8+}) и около 40 % — Т-хелперы (CD^{4+}). На долю В-клеток приходится около 28 % от общего количества всех лимфоцитов узла.
- кроветворительная функция — размножаются лимфоциты;

6.4.3 Поверхностные лимфатические узлы

При жизни животного в практических целях для подтверждения диагноза обязательно исследуют следующие поверхностные лимфатические узлы на предмет болезненности и увеличения:

- подчелюстной или нижнечелюстной лимфатический узел — *nodus limfaticus submandibularis*, у **жвачных** овальной или округлой формы, расположен между нижнечелюстной слюнной железой и внутренней поверхностью ветви нижнечелюстной кости, позади ее сосудистой вырезки. Собирает лимфу с кожи нижней и боковой части головы, с зубов, со стенок передней половины ротовой и носовой полостей, с языка, верхней и нижней губ, щек, слюнных желез. Отдает лимфу в заглочный боковой лимфатический узел (рисунки 134—137); у **свиньи** расположен в нижнечелюстном пространстве краниально от подчелюстной слюнной железы, прикрыт нижним концом околоушной слюнной железы, возле него имеются добавочные узлы, которые лежат внутрь от нижнего угла околоушной слюнной железы. Все они собирают лимфу с передней половины головы, нижней губы, подбородка, глотки, гортани и миндалин. Выводные протоки соединяются с боковыми заглочными лимфатическими узлами; у **лошади** располагаются в нижнечелюстном пространстве, под кожей и кожным мускулом, на внутренней поверхности ветви нижней челюсти; у **собаки** находится на уровне угла нижней челюсти между нижнечелюстной железой и поперечным межчелюстным мускулом;
- предлопаточный или поверхностный шейный лимфатический узел — *nodus limfaticus cervicalis superficialis*, у жвачных лежит перед краниальным краем лопатки. Этот лимфатический узел сравнительно большой, продолговатый. Он собирает лимфу с кожи и мускулов шеи, холки, спины, подгрудка, с грудной стенки (до 8—10-го ребра) и нижней поверхности груди, с кожи, мускулов, суставов и костей передней конечности. Правый узел отдает лимфу в правый трахеальный проток, а левый — в грудной проток. У **свиньи** состоят из трех групп: дорсальной, вентральной и средней. Дорсальные поверхностные шейные лимфатические узлы — *Inn. cervicales superficiales dorsales* — расположены впереди и выше плечевого сустава, под плечееатлантным и трапециевидным мускулами. Вентральные поверхностные шейные лимфатические узлы — *Inn. cervicales superficiales ventrales* — лежат в яремном желобе по направлению от грудной кости до околоушной слюнной железы в виде 2—8 узлов (наибольшие из них ближе к грудной клетке). Средние поверхностные шейные лимфатические узлы — *Inn. cervicales superficiales medii* (1—2 узла), располагаются дорсально от яремной вены. Дорсальные и вентральные поверхностные шейные узлы собирают лимфу с мускулов нижней части шеи, с плечевого пояса, плечевого сустава и всей передней конечности, а также из подчелюстных, средних и боковых заглочных лимфатических узлов. Отдают лимфу че-

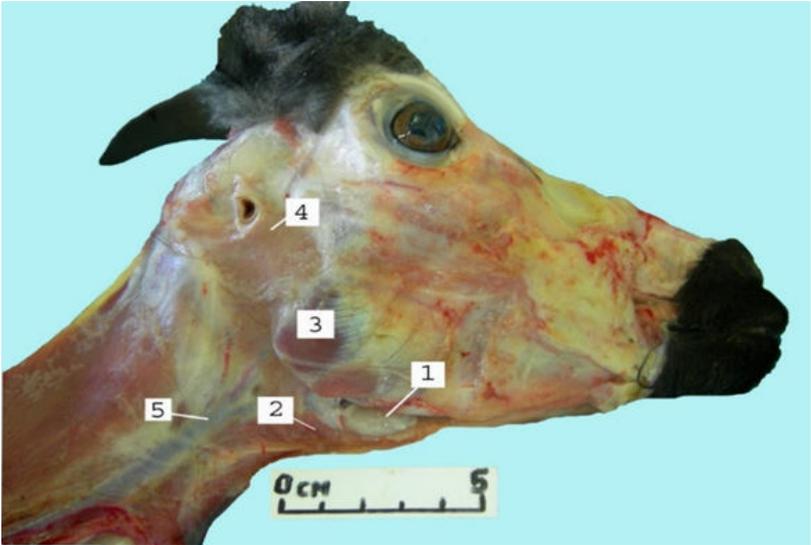


Рисунок 134. Подчелюстной лимфатический узел козы:

1 — лимфатический узел; 2 — поперечный межчелюстной мускул; 3 — большая жевательная мышца; 4 — околоушная слюнная железа; 5 — яремная вена

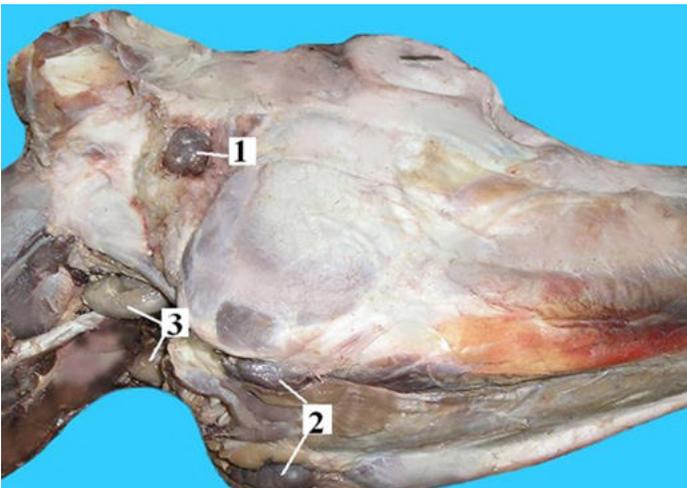


Рисунок 135. Лимфатические узлы головы марала:

1 — околоушной лимфатический узел; 2 — подчелюстные лимфатические узлы
3 — заглоточные лимфатические узлы

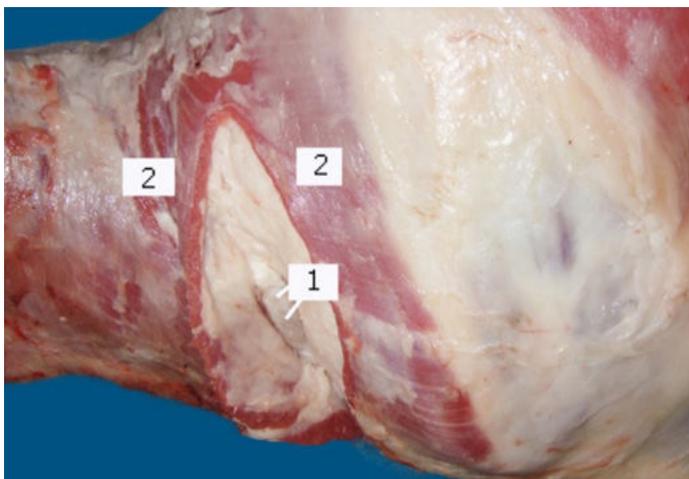


Рисунок 136. Поверхностный шейный лимфатический узел овцы:
 1 — поверхностный шейный лимфатический узел; 2 — шейная часть трапециевидного мускула

рез выводные протоки: слева в грудной лимфатический проток, справа в трахеальный лимфатический проток; у *лошади* расположены впереди плечевого сустава, под плечевым му-

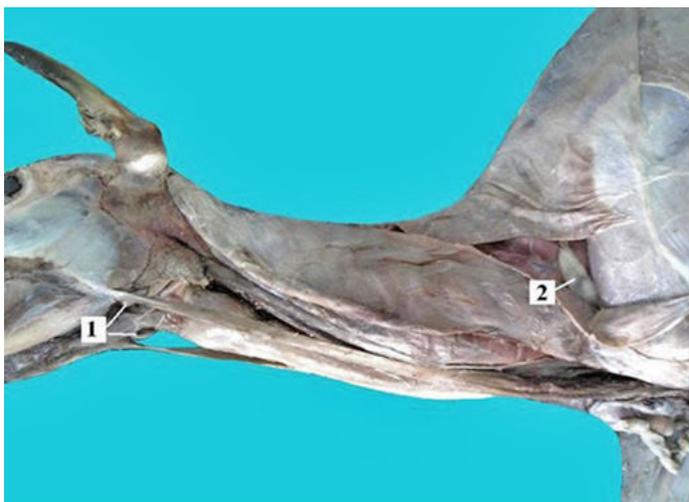


Рисунок 137. Поверхностные лимфатические узлы краниальной части туловища и головы:

1 — подчелюстные лимфатические узлы; 2 — поверхностный шейный лимфатический узел

скулом, вдоль шейного края предлопаточной части глубокого мускула груди. Собирают лимфу с кожи и мускулов задней части головы, шеи, передней конечности и грудной части туловища. Лимфа поступает в трахеальный лимфатический проток соответствующей стороны.

- лимфатический узел коленной складки или надколенный — *ln. subiliacus*, находится в жировом слое коленной складки в области подвздошного бугра, спереди коленной чашки (рисунок 138). Собирает лимфу с кожи брюшной и грудной стенок, с брюшной стенки и подкожных мускулов, с мошонки, с кожи области таза, с бедра и голени. Отдает лимфу в боковую и средний подвздошный лимфатические узлы;
- подколенный лимфатический узел — *ln. popliteus* лежит на мускуле *m. gastrocnemius* в желобе между двуглавым и полусухожильным мускулами *tt. biceps femoris et semitendinosus*, окружен жировой прослойкой (рисунки 139—141). Он собирает лимфу с кожи, мускулов, сухожилий и костей стопы, частично с голени, с глубоких мускулов задней части конечности, с мускулов, сухожилий, связок, суставов и костей средней части задней конечности. Выводные протоки этого узла впадают в передний тазовый, а иногда в седалищные лимфатические узлы. Для отыскания подколенного лимфатического узла необходимо сделать разрез по желобу между мускулами *biceps femoris et semitendinosus* на уровне коленного сустава, глубиной 6—8 см. У свиньи лежит на ахилловом сухожилии, выше

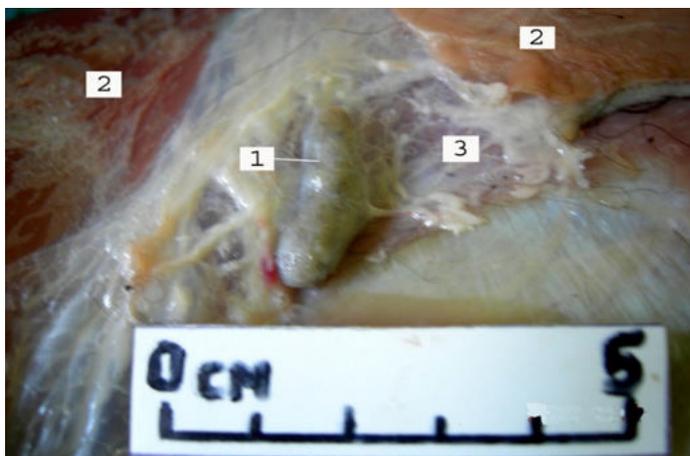


Рисунок 138. Поверхностный узел коленной складки козы:

- 1 — узел коленной складки; 2 — наружный косой брюшной мускул (сделан разрез в области узла); 3 — внутренний косой брюшной мускул



Рисунок 139. Поверхностные лимфатические узлы каудальной части туловища и тазовой конечности марала:
 1 — поверхностный паховый лимфатический узел; 2 — поверхностный седалищный лимфатический узел; 3 — поверхностный подколенный лимфатический узел

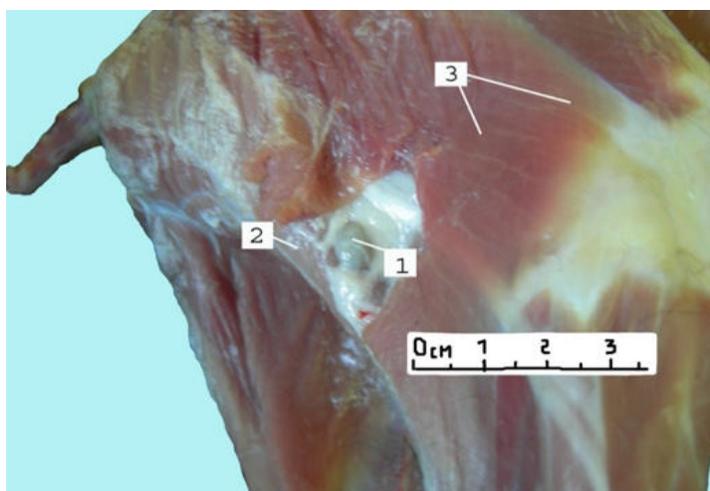


Рисунок 140. Поверхностный подколенный лимфатический узел козы:
 1 — подколенный узел; 2 — полусухожильный мускул; 3 — двуглавый мускул бедра



Рисунок 141. Подколенный лимфатический узел овцы:

1 — подколенный лимфатический узел; 2 — двуглавый мускул (разрезан); 3 — полусухожильный мускул; 4 — полуперепончатый мускул

бугра пяточной кости. Он очень маленький, его часто обрезают при снятии кожи;

- седалищный лимфатический узел — *In. ischiadicus* — лежит на наружной поверхности крестцово-седалищной связки возле малой седалищной вырезки. Собирает лимфу с кожи и мускулов таза, хвоста, тазобедренного сустава, с прямой кишки и ануса, частично с половых органов и подколенного лимфатического узла. Отдает лимфу в передние тазовые лимфатические узлы.

паховый поверхностный лимфатический узел — *In. inguinalis superficialis* — у самцов **жвачных** лежит на нижней брюшной стенке сбоку от полового члена, позади семенного канатика; у самок может быть 2—3 таких узла (рисунок 142). Расположены они над задней четвертью вымени и известны под названием надвыменных узлов — *Inn. supramammarici*. Собирает лимфу с кожи и мускулов нижней поверхности задней части брюшной стенки, с кожи и мускульных слоев внутренней поверхности бедра и голени (до скакательного сустава), с наружных половых органов. Выводные протоки впадают в подвздошный округлый лимфатический узел соответствующей стороны.

У самцов **свиньи** находятся с боков полового члена, впереди пахового кольца; у самок расположены пакетами в жировых прослойках по бокам сосков (иногда рядом с сосками). Эти пакеты состоят из 5—8 небольших узлов. Собирают лимфу с боковой и нижней поверхностей брюшных стенок, с молочных желез, с мошонки и препуция (у самцов), с поверхностных и глубоких слоев заднего пояса. Отдают лимфу в подвздошные узлы. У **лошади** у самцов состоят из двух пакетов: переднего, лежащего впереди семенного канатика на нижней поверхности брюшной стенки, сбо-

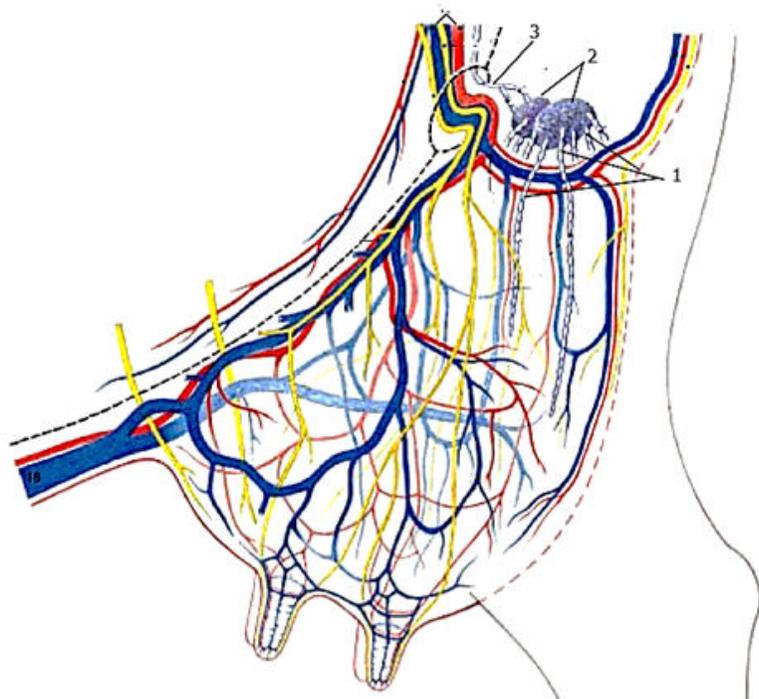


Рисунок 142. Поверхностные паховые лимфатические узлы КРС:
 1 — приносящие лимфатические сосуды; 2 — поверхностные паховые лимфатические узлы; 3 — выносящий лимфатический сосуд

ку полового члена, и заднего, располагающегося позади семенного канатика, тоже сбоку полового члена на нижней поверхности стенки таза. У самок узлы эти находятся сбоку между выменем и брюшной стенкой. Они собирают лимфу с кожи нижней и боковой поверхностей груди и живота, с задней конечности, лонной кости, с вымени и наружных половых органов. Выводные протоки идут в глубокие паховые узлы.

6.4.4 Лимфатические центры

а) Лимфатические узлы головы.

Околоушной лимфатический узел лежит вентрально от челюстного сустава, у каудального края челюсти, под околоушной слюнной железой. Корни: голова. Отток лимфы — в латеральные заглоточные лимфоузлы.

Подчелюстной лимфатический узел лежит в подчелюстном пространстве под кожей, каудально от сосудистой вырезки и впе-

реди от подчелюстной слюнной железы. Корни: голова. Отток лимфы — в заглочные (у собаки и рогатого скота) или в шейные лимфоузлы (у свиньи и лошади).

Медиальный заглочный лимфатический узел лежит дорсально от глотки, рядом с одноименным лимфоузлом другой стороны. Корни: голова, глотка, пищевод и гортань, небная миндалина. Отток лимфы — в трахеальный лимфатический проток.

Заглочный латеральный лимфатический узел лежит в области крыловой ямки атланта под околоушной слюнной железой. Корни: голова. Отток лимфы: различен.

Добавочные подчелюстные лимфатические узлы (у свиньи) в количестве 2—3, величиной 0,3—1 см, лежат медиально от каудо-вентрального угла околоушной слюнной железы, на каудальном конце подчелюстной слюнной железы, у места деления яремной вены (у взрослых свиней имеются не всегда). Корни: околоушная область и передняя половина шеи. Отток лимфы — в поверхностные шейные и заглочный латеральный лимфоузлы.

У рогатого скота (непостоянные): Крыловой лимфатический узел — *ln. pterygoideus* — длиной до 0,75—1,15 см, лежит позади бугра верхней челюсти латерально на крыловой мышце. Отток лимфы — в подчелюстной лимфатический узел. Подъязычный оральный лимфатический узел — *ln. hyoideus rostralis* — лежит латерально на гортанной ветви подъязычной кости. Отток лимфы — в заглочные лимфатические узлы. Подъязычный аборальный лимфатический узел — *ln. hyoideus caudalis* — лежит латерально от проксимального конца средней ветви подъязычной кости. Отток лимфы — в заглочный латеральный лимфатический узел.

б) Лимфатические узлы шеи

Предлопаточный, или поверхностный шейный, лимфатический узел лежит впереди плечевого сустава под плечеголовной мышцей. Корни: задняя половина шеи, передняя половина грудной клетки и частично грудная конечность. Отток лимфы — справа в трахеальный ствол, слева — в грудной проток.

Глубокие шейные лимфатические узлы разделяются на три группы. Краниальная группа узлов лежит на трахее, каудально от гортани и глотки; средняя — на трахее; каудальная — впереди первого ребра. Корни: глотка, гортань, трахея, пищевод, вентральные мышцы шеи, частично грудная конечность. Отток лимфы — в грудной проток и в правый лимфатический ствол.

Реберно-шейный лимфатический узел (у рогатого скота и свиней) длиной до 1,5—3 см лежит впереди и медиально от первого ребра, сбоку от пищевода и трахеи. Корни: каудальная половина шеи и грудные стенки до восьмого ребра. Отток лимфы — в трахеальный лимфатический ствол или в грудной проток

в) Лимфатические узлы грудной конечности

Подмышечный лимфатический узел лежит каудально от плечевого сустава на медиальной поверхности большой круглой мышцы. Корни: грудная конечность. Отток лимфы — различен.

Подмышечный лимфатический узел первого ребра лежит медиально от плечевого сустава в плоскости первого ребра. Корни: вентральные мышцы шеи, мышцы плечевого пояса, грудная конечность. Отток лимфы — в трахеальный или грудной поток или в глубокие шейные каудальные лимфоузлы.

Добавочный подмышечный лимфатический узел иногда встречается у собаки над локтевым бугром между широчайшей мышцей спины и глубокой грудной мышцей в плоскости 3—4-го ребра. Отток лимфы — в подмышечный лимфоузел.

Локтевые лимфатические узлы — *In. cubitales* (KM)- встречаются не всегда у лошади; в количестве 5—30 узелков величиной по 0,3—2,5 см образуют пакет длиной до 4—5 см и шириной до 3—4 см, располагаются близ локтевого сустава, между двуглавой мышцей плеча и медиальной головкой трехглавой мышцы плеча. Корни: грудная конечность. Отток лимфы — в подмышечные лимфоузлы.

У рогатого скота непостоянные лимфатические узлы: ромбовидный лимфатический узел лежит близ шейного угла лопатки под одноименной мышцей; заостренный лимфатический узел лежит у каудального края одноименной мышцы.

г) Лимфатические узлы тазовой конечности

Подколенный лимфатический узел лежит на латеральной головке икроножной мышцы, прикрытый двуглавой мышцей бедра. Корни: голень и лапа. Отток лимфы — в подвздошные лимфоузлы.

Лимфатический узел коленной складки, или надколенный — *In. subiliacus* (K) — лежит у переднего края коленной складки на медиальной поверхности напрягателя широкой фасции бедра на середине расстояния между маклоком и коленной чашкой. Корни: кожа брюшной стенки и тазовой конечности и напрягатель широкой фасции бедра. Отток лимфы — в подвздошные лимфоузлы.

Поверхностный паховый лимфатический узел у самцов лежит сбоку от полового члена на вентральной брюшной стенке, впереди семенного канатика. У самок лежит у основания вымени, под кожей (известен как надвыменный лимфатический узел. Корни: наружные половые органы, кожа, вымя (у самок). Отток лимфы — в наружный подвздошный лимфатический узел, а у лошади — в глубокий паховый.

Глубокие паховые лимфатические узлы постоянно имеются только у лошади, в количестве 6—35 узелков, величиной 0,2—4,5 см, образующих пакет длиной до 8—12 см. Последний лежит между бедренной и глубокой бедренной артериями, в прокси-

мальной части бедренного канала. Корни: брюшные мышцы, тазовые конечности, мочеполовые органы. Отток лимфы — в медиальные подвздошные лимфатические узлы и в поясничную цистерну.

Добавочные паховые лимфатические узлы (у свиньи) — *In. inguinalis superficialis accessorius* — встречаются у 25 % самок, а у самцов — редко. Один-три узла лежат у латерального края молочной железы на уровне 5—6-го соска; отток лимфы — в поясничную цистерну.

У рогатого скота непостоянно встречаются: *In. profundus femoris* — лежит у начала надчревно — срамного ствола; *In. erigastricus* — лежит у начала надчревной каудальной артерии; *In. m. tensoris fasciae latae* — размером до 0,5—1,5 см, лежит на латеральной поверхности дорсальной трети мышцы; *In. coxalis* — лежит впереди тазобедренного сустава, между подвздошной мышцей и прямой головкой четырехглавой мышцы бедра.

д) Лимфатические узлы грудной стенки и органов грудной полости (рисунок 143)

Межреберные лимфатические узлы лежат в межреберных пространствах близ реберных головок, под фасцией и плеврой. Кор-

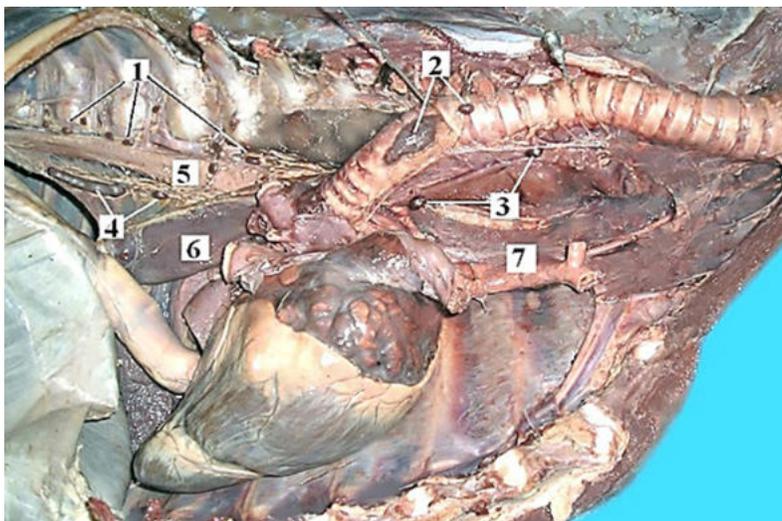


Рисунок 143. Лимфатические узлы грудной полости марала (правое легкое удалено):

1 — аортальные лимфоузлы; 2 — трахеобронхальные лимфоузлы; 3 — краниальные средостенные лимфоузлы; 4 — каудальные средостенные лимфоузлы; 5 — грудная аорта; 6 — пищевод; 7 — правая подключичная артерия

ни: кости и мышцы спины, шеи, плевра, диафрагма. Отток лимфы — в средостенные лимфатические узлы и в грудной проток.

Дорсальные средостенные лимфатические узлы — *In. mediastriales dorsales* — лежат между аортой и позвонками, прикрытые плеврой, трудно отделимы от межреберных лимфоузлов. Корни: дорсальные мышцы спины, позвонки, плевра, аорта, печень. Отток лимфы — из каудальных лимфоузлов в краниальные, а из последних — в грудной проток.

Краниальные средостенные лимфатические узлы — *In. mediastriales craniales* — лежат в прекардиальном средостении дорсально и вентрально от трахеи. Корни: мышцы плечевого пояса, грудные стенки, шея, трахея, плевра, перикард, сердце, аорта. Отток лимфы — в грудной проток и правый лимфатический ствол.

Средние средостенные лимфатические узлы — *In. mediastriales medii* — лежат между аортой и пищеводом, дорсально от сердца. Корни: пищевод, трахея, печень. Отток лимфы — в краниальные средостенные и в бронхиальные лимфоузлы.

Каудальные средостенные лимфатические узлы — *In. mediastriales caudales* — лежат между аортой и пищеводом в посткардиальном пространстве. Корни: пищевод, плевра, печень, селезенка. Отток лимфы — в средние и краниальные средостенные лимфоузлы.

Лимфатический грудинный лимфатический узел — *In. sternalis cranialis* — лежит близ рукоятки грудины на ее дорсальной поверхности. Корни: вентральная часть грудной стенки и диафрагма. Отток лимфы — в грудной проток.

Бронхиальные лимфатические узлы — *In. tracheobronchiales* — лежат в области бифуркации трахеи слева, справа и дорсально. Корни: трахея, легкие, сердце, пищевод, средостение. Отток лимфы — в краниальные средостенные лимфоузлы.

Легочные лимфатические узлы — *In. pulmonales* — лежат на бронхах в легких.

Лимфатический узел сердечной сорочки (у рогатого скота) — *In. pericardiacus* — до 1,5 см длиной, лежит близ дуги аорты.

е) Лимфатические узлы брюшных и тазовых стенок

Поясничные лимфатические узлы лежат слева дорсально от аорты, а справа дорсально от каудальной половой вены, кроме того, встречаются у межпозвоночных отверстий. Корни: поясница, мочеполовые органы, аорта. Отток лимфы — через поясничный ствол в поясничную цистерну.

2) Медиальные подвздошные лимфатические узлы лежат у начала наружной подвздошной артерии, краниально от окружной глубокой подвздошной артерии. Корни: поясница, брюшные стенки, тазовая конечность, мочеполовые органы. Отток лимфы — через поясничный ствол в цистерну.

Латеральные подвздошные лимфатические узлы лежат близ маклока в углу деления окружной глубокой подвздошной артерии на краниальную и каудальную ветви. Корни: поясница, таз, брюшные стенки, диафрагма, почки. Отток лимфы — в медиальные подвздошные и в поясничные лимфоузлы.

Наружные подвздошные лимфатические узлы располагаются на медиальной поверхности брюшной стенки, на конце наружной подвздошной артерии у начала глубокой бедренной артерии. Корни: таз, тазовая конечность, включая лимфатические узлы последней, поясничные и брюшные мышцы. Отток лимфы — в поясничную цистерну, а также в медиальные подвздошные узлы.

Тазовые лимфатические узлы лежат между внутренними подвздошными артериями у их начала. Корни: стенки таза. Отток лимфы — в медиальный подвздошный лимфоузел.

Крестцовые лимфатические узлы лежат близ крестца на широкой тазовой связке. Разделяются на латеральные лимфоузлы, собирающие лимфу из мышц, и медиальные, собирающие лимфу из половых органов, расположенных в тазовой полости.

Седалищный лимфатический узел имеется только у рогатого скота, лежит снаружи широкой тазовой связки в области малой седалищной вырезки. Собирает лимфу с органов и стенок тазовой полости.

Запирательный лимфатический узел (у лошади) встречается у краниального края запертого отверстия.

ж) Лимфатические узлы органов брюшной и тазовой полостей (рисунки 144, 145)

Чревные лимфатические узлы лежат вокруг начала чревной артерии, трудно отделимы от желудочных лимфоузлов. Отток лимфы — через чревный ствол в цистерну.

Печеночные лимфатические узлы лежат в воротах печени.

Селезеночные лимфатические узлы лежат в воротах селезенки.

Лимфатические узлы сальника лежат в желудочно-селезеночной связке.

Желудочные лимфатические узлы — In. gastrici- лежат в области кардиа и вдоль малой кривизны.

Лимфатические узлы поджелудочной железы и двенадцатиперстной кишки лежат у начала двенадцатиперстной кишки.

Краниальные брыжеечные лимфатические узлы лежат у корня одноименной артерии.

Лимфатические узлы тощей кишки лежат в брыжейке тощей кишки.

Лимфатические узлы слепой кишки у свиньи лежат в брыжейке тощей кишки, у крс — между слепой кишкой и подвздошной. У лошади делятся на латеральные и медиальные и располага-

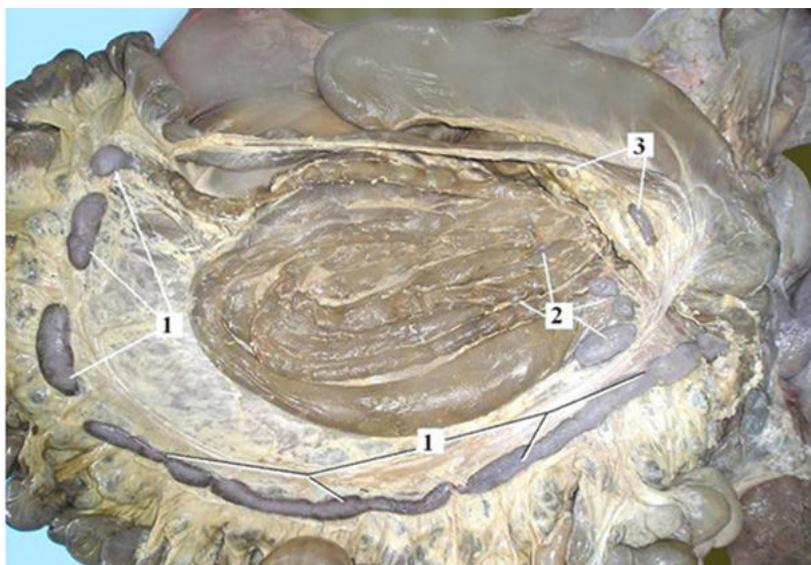


Рисунок 144. Лимфатические узлы кишечника марала:
 1 — брыжеечные (тощекишечные) лимфоузлы; 2 — лимфоузлы ободочной кишки; 3 — лимфоузлы слепой кишки

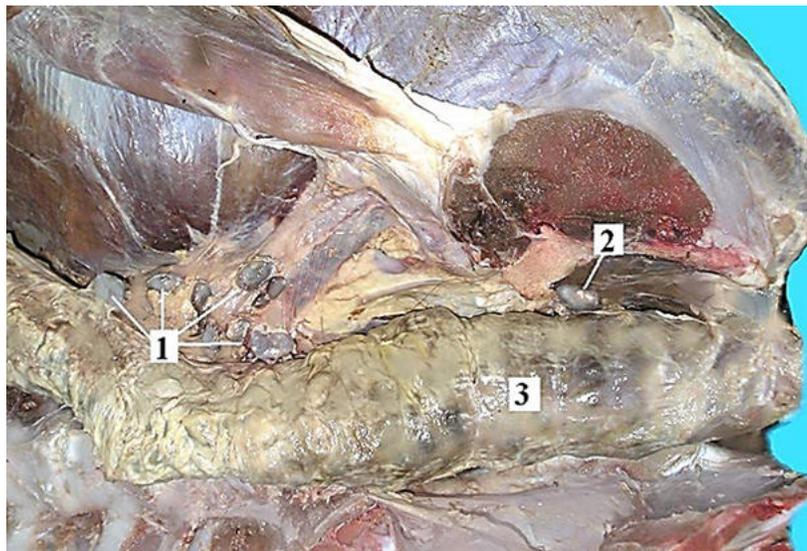


Рисунок 145. Лимфатические узлы тазовой полости марала:
 1 — медиальные подвздошные лимфоузлы; 2 — аноректальный лимфоузел;
 3 — прямая кишка

ются вдоль теней, насчитывают 1000—1400 штук, кроме того, имеются 4—18 дорсальных узлов.

Лимфатические узлы ободочной кишки — *In. colici* — лежат в брыжейке ободочной кишки.

Каудальные брыжеечные лимфатические узлы — *In. mesenterici caudales* — лежат в брыжейке вдоль одноименной артерии.

Лимфатические узлы прямой кишки лежат на дорсальной поверхности кишки.

Заднепроходные лимфатические узлы лежат под кожей дорсально от ануса.

Почечные лимфатические узлы — *In. renales* — лежат на почечных артериях и в почечных воротах.

Маточные лимфатические узлы (у свиньи) — *In. uterini* — лежат в широкой маточной связке. У лошади: лимфатический узел яичника — *In. ovaricus* — маленький, встречается не всегда в связке яичника; маточные лимфатические узелки — *In. uterini* — иногда находятся в широкой маточной связке; лимфатические узлы мочевого пузыря — *In. vesicales* — редко обнаруживают в боковой связке мочевого пузыря.

6.5 ВИДОВЫЕ И ВОЗРАСТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИМФАТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ

Анатомическое положение лимфатических узлов у разных видов животных имеет свои особенности.

У *крупного рогатого скота и овец* лимфатические узлы овальной формы, окружены жировой тканью и имеют на разрезе серый или интенсивно-серый цвет.

У *свиней* форма лимфоузлов округлая, иногда немного бугристая. На разрезе цвет лимфатических узлов светло-желтый (они похожи на жир, но более плотные и компактные). По сравнению с крупным рогатым скотом некоторые лимфатические узлы у свиней отсутствуют. Иногда у старых свиней паренхима узла заполнена обычной жировой тканью. В области головы и особенно шеи располагается большое количество отдельных узелков, разбросанных в жировой ткани в виде пакетов. Также лимфатический узел состоит из нескольких узелков у лесных африканских кабанов, бегемотов, бородавочников, носорогов.

У *лошадей* отдельные лимфатические узлы соединяются в большие пакеты, состоящие из многочисленных узелков различной величины. Обычно у лошадей между лимфатическими сосудами находят анастомозы, которые состоят из групп (20—40) узелков, расположенных в виде пакетов. Цвет лимфатических узлов на разрезе бледно-серый.

Лимфатические капилляры у новорожденных детенышей, а также до полового созревания имеют сравнительно больший диаметр, чем у животных зрелого возраста; контуры капилляров ровные. Лимфатические капилляры образуют густые, мелкопетлистые сети. У взрослого животного лимфатические капилляры имеют меньший диаметр, становятся уже, часть капилляров превращается в лимфатические сосуды. В лимфатических сетях появляются незамкнутые петли, а также выпячивания, вздутия стенок капилляров. В старческом возрасте явления редукции лимфатических капилляров выражены более четко.

Лимфатические сосуды у новорожденных и животных первых лет жизни имеют характерный четкообразный рисунок вследствие наличия перетяжек (сужений) в области клапанов, которые еще не полностью сформированы. Клапанный аппарат лимфатических сосудов достигает своей зрелости к половому созреванию организма. В этом возрасте рядом расположенные лимфатические сосуды соединяются друг с другом многочисленными поперечными и косо ориентированными анастомозами, в результате чего вокруг артерий, вен, протоков желез формируются лимфатические сплетения. У старых животных появляются признаки редукции лимфатических сосудов. Контуры сосудов становятся неровными, местами появляются выпячивания стенок, уменьшается число анастомозов между лимфатическими сосудами, особенно между поверхностными и глубокими. Некоторые сосуды заустевают. Стенки лимфатических сосудов утолщаются, просвет их уменьшается.

Грудной проток у новорожденных и животных до полового созревания имеет соответственно меньшие размеры, чем у взрослых, стенка его тонкая. Максимального развития грудной проток достигает в зрелом возрасте. В старческом возрасте в стенке грудного протока при некоторой атрофии гладкой (непроизвольной) мускулатуры разрастается соединительная ткань.

Патологоанатомические изменения в лимфатических узлах могут быть вызваны различными причинами: фильтрующимися вирусами, микроорганизмами и их токсинами, личинками паразитических червей, химическими веществами и неоплазмами. Реакция лимфатических узлов на внедрение в них инородных тел проявляется в виде различных стадий воспаления (альтерация, экссудация, пролиферация) со всеми переходными формами. В лимфатических узлах могут быть следующие патологоанатомические изменения: увеличение, гиперемия, отек, кровоизлияния, некроз, туберкулез, актиномикоз, цистицеркоз и др.

Таким образом, лимфатическая система — это часть сосудистой системы млекопитающих. Она играет важную роль в обмене веществ и очищении клеток и тканей организма.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Акаевский А.И. Анатомия домашних животных / Ю. Ф. Юдичев, С.Б. Селезнев — 5-е изд., перераб и доп. — М.: ООО «Аквариум принт», 2005. — 640 с.
2. Анатомия домашних животных: учеб.для вузов / И.В.Хрусталева [и др.] ; под ред. И.В.Хрусталевой. — 3-е изд., испр. — М.: Колос, 2004. — 704 с.
3. Анатомия собаки. Соматические системы: учеб. для вузов / Н.А.Слесаренко [и др.] ; под ред. Н.А.Слесаренко. — СПб.: Лань, 2003. — 96 с.
4. Бабушкина И.В. Структурные и функциональные особенности сосудистого эндотелия / И.В.Бабушкина, А.С.Сергеева, Ю.И.Пивоваров и др. // Кардиология. — 2015. — №2. — С. 82—86.
5. Васильев Ю.Г. Цитология. Гистология. Эмбриология: учебник / Ю.Г.Васильев, Е.И.Трошин, В.В.Яглов — СПб.: Издательство «Лань», 2009. — 576 с.
6. Воробьева Е.Н. Роль кавеол и кавеолинов в патогенезе болезни человека / Е.Н.Воробьева, Г.И.Шумахер, М.А.Хорева и др. // Проблемы клинической медицины. — 2008. — № 5—6 (17—18). — С. 117—124.
7. Дворников А.В. Хроноинотропные эффекты изолированного по Лангендорфу сердца крысы / А.В.Дворников, Ч.К.Чан // Современные технологии в медицине. — 2012. — №2. — С. 7—12.
8. Дела Торе П.К. Эхокардиографические показатели грейхаундов, уиппетов и левреток / П.К.Дела Торе, А.К.Кирби, Д.Б.Черч и др. // Российский ветеринарный журнал. Мелкие домашние и дикие животные. — 2006. — №3. — С. 27—31.
9. Дмитриева Т.А. Топографическая анатомия домашних животных/ П.Т.Саленко, М.Ш.Шакуров. — М.: КолосС, 2008. — 414 с.
10. Жеденов В.Н. Легкие и сердце животных и человека. — М.: Советская наука. — 1954. — 202 с.
11. Жилин Р.А. Анатомия сердца водяного оленя (*Hydropotes Inermis Argyropus*) / Р.А.Жилин // Вестник ИрГСХА. —2020. — №98. — С. 43—52.
12. Жилин Р.А. Анатомия сердца дальневосточного леопарда / Р.А.Жилин, И.П.Короткова, С.П.Ханхасыков // Вестник ИрГСХА. — 2020. — №96. — С. 138—147.
13. Жилин Р.А. Морфометрические параметры сердца амурского тигра в 5-месячном возрасте / Р.А.Жилин // Аграрный вестник Приморья. — 2016. — № 2(2). — С. 5—8.

14. Жилин Р.А. Морфометрические характеристики внутренних структур сердца амурского тигра в возрасте одного-трех лет / Р.А. Жилин, И.П. Короткова // Вестник КрасГАУ. — 2015. — № 12. — С. 220—226.

15. Захарова В.П. Новые аспекты строения миокарда желудочков сердца / В.П. Захарова, Е.М. Трёмбовецкая, Т.В. Савчук и др. // Серце і судини. — 2014. — № 3. — С. 35—43.

16. Зеленевский Н.В. Анатомия животных: учебник / Н.В. Зеленевский, М.В. Щипакин. — М.: Лань, 2018 — 484 с.

17. Кабиров Г.Ф., Зеленов Ю.Н. Физиология и этология собаки: учебное пособие / Г.Ф. Кабиров, Ю.Н. Зеленов; под ред. проф. Ю.Н. Зеленова — Казань: Отечество, 2013. — 192 с.

18. Камкин А. Фундаментальная и клиническая физиология: учебник / Под ред. А.Г. Камкина и А.А. Каменского. — М.: Издательский центр «Академия», 2004. — 1072 с.

19. Карпова Е.А. Ветеринарная гематология: учебное пособие / Е.А. Карпова, И.В. Аникиенко, С.А. Сайванова, О.П. Ильина — Молодежный: Издательство ФГБОУ ВО Иркутский ГАУ, 2020. — 102 с.

20. Клиническая диагностика внутренних болезней животных: учебник / под ред. С.П. Ковалева, А.П. Курденко, К.Х. Мурзагулова — СПб.: Изд-во «Лань», 2014. — 544 с.

21. Короткова И.П. Морфометрические показатели внутренних структур сердца дальневосточного лесного кота / И.П. Короткова, Р.А. Жилин // Вестник КрасГАУ. — 2015. — №12. — С. 241—246.

22. Кузник Б.И. Клеточные и молекулярные механизмы регуляции системы гемостаза в норме и патологии. — Чита: Экспресс-издательство, 2010. — 827 с.

23. Куприянов В.В., Бобрик И.И., Караганов Я.Л. Сосудистый эндотелий. — Киев: «Здоров'я», 1986. — 248 с.

24. Лупинская З.А., Зарифьян А.Г., Гурович Т.Ц., Шлейфер С.Г. Эндотелий. Функция и дисфункция. — Бишкек: КРСУ, 2008. — 373 с.

25. Марков Х.М. Оксид азота и ишемическая болезнь сердца / Х.М. Марков // Докл. Российской академии медицинских наук. — 2009. — № 2. — С. 40—46.

26. Маркова М.В. Анатомия животных: Учебное пособие / М.В. Маркова. — Омск: Издательство Омский государственный аграрный университет имени П.А.Столыпина, 2018. — 129с.

27. Мартынов А.И. Дисфункции эндотелия у больных гипертонической болезнью / А.И. Мартынов, Н.Г. Аветян, Е.В. Акатова и др. // Кардиология. — 2005. — № 10. — С. 101—104.

28. Намаканов Б.А. Роль эндотелия в формировании артериальной гипертензии / Б.А. Намаканов // Кардиолог. — 2005. — № 12. — С. 62—66.

29. Пальцев М.А., Иванов А.А., Северин С.Е. Межклеточные взаимодействия. — М.: Медицина, 2003. — 288 с.

30. Рядинская Н. И. Архитектоника кровеносных сосудов дуги аорты, чревной и надпочечниковых артерий байкальской нерпы (*Phoca sibirica* Gm., 1788) / Н. И. Рядинская, И. В. Аникиенко, А. А. Молькова и др. // Морфология. — 2020. — Т. 158. — № 4—5. — С. 53—59.
31. Тарасевич В. Н. Особенности анатомии сердца у щенков байкальской нерпы / В. Н. Тарасевич, Н. И. Рядинская // Иппология и ветеринария. — 2020. — № 3(23). — С. 178—183.
32. Тарасевич В. Н. Особенности артериального кровоснабжения сердца у байкальской нерпы / В. Н. Тарасевич, Н. И. Рядинская // Вестник ИрГСХА. — 2020. — №97. — С. 145—154.
33. Тарасевич В. Н. Особенности морфологии полулунных клапанов сердца байкальской нерпы / В. Н. Тарасевич, Н. И. Рядинская // Вестник ИрГСХА. — 2020. — №98. — С. 111—119.
34. Титов В. Н. Диагностическое значение эндотелийзависимой вазодилатации. Функциональное единение эндотелина, оксида азота и становление функции в филогенезе / В. Н. Титов // Клиническая лабораторная диагностика. — 2009. — № 2. — С. 3—16.
35. Физиология крови и кровообращения: учебное пособие / Ю. С. Завалишина, Т. А. Белова, И. Н. Медведев и др.; под ред. проф. И. Н. Медведева. — СПб.: Изд-во «Лань», 2015. — 176 с.
36. Чернеховская Н. Е. Коррекция микроциркуляции в клинической практике / Н. Е. Чернеховская, В. К. Шишло, А. В. Повалев, З. А. Шевхужев. М.: Бином. Лаборатория знаний, 2013. — 208 с.
37. Чиркова Е. Н. Морфология сердца и его внутренних структур млекопитающих разных экологических групп: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е. Н. Чиркова. — Оренбург. — 2009. — 18 с.
38. Amin T. M. The blood rheology of man and various animal species / T. M. Amin, J. A. Sirs // Q J Exp Physiol. — 1985. — Vol. 70(1). — P. 37—49.
39. Anderson R. M. The Gross Physiology of the Cardiovascular System / R. M. Anderson. — Tucson, AZ: Racquet Press, 1993. — 64 p.
40. Ansari A. Distribution of the Purkinje Fibres in the Sheep Heart / A. Ansari, S. Y. Ho, R. H. Anderson // The Anatomical Record. — 1999. — Vol. 254. — P. 92—97.
41. Arcangelo D. D' Axl receptor activation mediates laminar shear stress anti-apoptotic effects in human endothelial cells/ D. D' Arcangelo, V. Ambrosino, M. Giannuzzo et al. // Cardiovascular Research — 2006. — Vol. 71. — P. 754—763.
42. Bao Li. Innexins form two types of channels / Li Bao, S. Samuels, S. Locovei et al. // FEBS Letters — 2007. — Vol. 581. — P. 5703—5708.
43. Bardin N. Soluble CD146, a novel endothelial marker, is increased in physiopathological setting linked to endothelial functional alteration / N. Bardin, V. Moal, F. Anlosso et al. // J. Thromb. Hemost. — 2003. — Vol. 5. — P. 915—920.

44. Bartlett S.L. Electrocardiography of the Asian elephant (*Elephas maximus*) / S.L. Bartlett, N. Abou-Madi, M.S. Kraus et al. // Journal of Zoo and Wildlife Medicine. — 2009. — Vol. 40(3). — P. 466—473.
45. Belvitch P. Cortical actin dynamics in endothelial permeability / P. Belvitch, Y.M. Htwe, M.E. Brown, S. Dudek // Curr Top Membr. — 2018. — Vol. 82. — P. 141—195.
46. Bestetti R.B. Development of anatomophysiologic knowledge regarding the cardiovascular system: from Egyptians to Harvey / R.B. Bestetti, C.B. Restini, L.B. Couto // Arquivos brasileiros de cardiologia. — 2014. — Vol. 103 (6). — P. 538—545.
47. Bettex D.A. Is our heart a well-designed pump? The heart along animal evolution / D.A. Bettex, R. Pretre, P.-G. Chassot // European Heart Journal. — 2014. — Vol. 35. — P. 2322—2332.
48. Bhoola K.D. Bioregulation of kinins, kallikreins, kininogens, and kininases / K.D. Bhoola, C.D. Figueroa, K. Worthy // Pharmacol Rev. — 1992. — Vol. 44. — P. 1— 80.
49. Cantin M. Atrial natriuretic factor in the impulse-conduction system of rat cardiac ventricles / M. Cantin, G. Tribault, H. Haile-Meskel et al. // Cell and Tissue Research. — 1989. — Vol. 256 (2). — P. 309—325.
50. Cao Rui-Na. Endothelial glycocalyx as a potential therapeutic target in organ injuries / Rui-Na Cao, Li Tang, Z.-Y. Xia, R. Xia // Chinese medical journal. — 2019. — Vol. 132(8). — P. 963—975.
51. Chachisvilis M. G protein-coupled receptors sense fluid shear stress in endothelial cells / M. Chachisvilis, Y.-L. Zhang, J.A. Frangos // PNAS — 2006. — Vol. 103, № 42. — P. 15463—15468.
52. Chai N. Proposed simple method for electrocardiogram recording in free-ranging Asian elephants (*Elephas maximus*) / N. Chai, J. L. Pouchelon, J. Bouvard et al. // Journal of Zoo and Wildlife Medicine. — 2016. — Vol. 47(1). — P. 6—11.
53. Chappell D.C. Oscillatory shear stress stimulates adhesion molecule expression in cultured human endothelium / D. C. Chappell, S. E. Varner, R. Nerem M et al. // Circulation Research — 1998. — Vol. 82. — P. 532—539.
54. Chiu J.-J. Effects of Disturbed Flow on Vascular Endothelium: Pathophysiological Basis and Clinical Perspectives/ J.-J. Chiu, S. Chien // Physiol. Rev. — 2011. — Vol. 91. — P. 327—387.
55. Chiu J.-J. Effects of Disturbed Flow on Vascular Endothelium: Pathophysiological Basis and Clinical Perspectives/ J.-J. Chiu, S. Chien // Physiol. Rev. — 2011. — Vol. 91. — P. 327—387.
56. Cohen A.W. Role of caveolae and caveolins in health and disease / A. W. Cohen R. Hnasko, W. Schubert et al. // Physiol. Rev. — 2004. — Vol. 84. — P. 1341—1379.
57. Conway D.E. Endothelial cell responses to atheroprone flow are driven by two separate flow components: low time-average shear stress

and fluid flow reversal / D.E. Conway, M.R. Williams, S.G. Eskin et al. // *Am. J. Physiol. Heart Circ. Physiol.* — 2010. — Vol. 298. — P. 367—374.

58. Dasbiswas K. Ordering of myosin II filaments driven by mechanical forces: experiments and theory/ K. Dasbiswas, S. Hu, F. Schnorrer et al. // *Phil. Trans. R. Soc.* — 2018. — Vol. B373: 20170114.

59. Davidge S.T. Prostaglandin H synthase and vascular function / S.T. Davidge // *Circulation Research.* — 2001. — Vol. 89. — P. 650—660.

60. Davies P.F. Flow-mediated endothelial mechanotransduction / P.F. Davies // *Physiol. Rev.* — 1995. — Vol. 75. — P. 519—560.

61. De Almeida C.J.G. Caveolin-1 and Caveolin-2 can be antagonistic partners in inflammation and beyond / C.J.G. De Almeida // *Frontiers in immunology.* — 2017. — Vol. 8. — P. 1—15.

62. Dobson G.P. Heart design: free ADF scales with absolute mitochondrial and myofibrillar volumes from mouse to human / G.P. Dobson, U. Himmelfreich // *Biochimica et Biophysica Acta — Bioenergetics.* — 2002. — Vol. 1553 (3). — P. 261—267.

63. Dobson G.P. On being the right size: heart design, mitochondrial efficiency and lifespan potential / G.P. Dobson // *Clin. Exp. Pharmacol. Physiol.* — 2003. — Vol. 30 (8). — P. 590—597.

64. Duchene J. Laminar shear stress regulates endothelial kinin B1 receptor expression and function. Potential implication in atherogenesis / J. Duchene, C. Cayla, S. Vessillier et al. // *Arterioscler. Thromb. Vasc. Biol.* — 2009. — Vol. 29. — P. 1757—1763.

65. Ehler E. Cardiac cytoarchitecture — why the «hardware» is important for heart function! / E. Ehler // *Biochimica et Biophysica Acta.* — 2016. — Vol. 1863. — P. 1857—1863.

66. Erdos E.G. Some old and some new ideas on kinin metabolism / E.G. Erdos // *J. Cardiovasc. Pharmacol.* — 1990. — Vol. 15. — P. 20—24.

67. Frank D. Cardiac Z-disc signaling network / D. Frank, N. Frey // *The Journal of biological chemistry.* — 2011. — Vol. 286 (12). — P. 9897—9904.

68. Franke W.W. The area composita of adhering junctions connecting heart muscle cells of vertebrates. I. Molecular definition in intercalated disks of cardiomyocytes by immunoelectron microscopy of desmosomal proteins / W.W. Franke, C. M. Borrmann, C. Grund et al. // *Eur. J. Cell Biol.* — 2006. — Vol. 85. — P. 69—82.

69. Garcia-Cardena G. Dissecting the interaction between nitric oxide synthase (NOS) and caveolin. Functional significance of the nos caveolin binding domain in vivo / G. Garcia-Cardena, P. Martasek, B. S. Masters et al. // *J. Biol. Chem.* — 1997. — Vol. 272. — P. 25437—25440.

70. Gautel M. The sarcomeric cytoskeleton: from molecules to motion / M. Gautel, K. Djinić-Carugo // *Journal of Experimental Biology.* — 2016. — Vol. 219. — P. 135—145.

71. Giroud S. Membrane phospholipid fatty acid composition regulates cardiac SERCA activity in a hibernator, the syrian hamster (*Mesocricetus auratus*) / S. Giroud, C. Frare, A. Strijkstra et al. // PLOS ONE. — 2013. — Vol. 8. — 5. — P. 1—9.

72. Gohlke P. Distribution and metabolism of angiotensin I and II in the blood vessel wall / P. Gohlke, P. Bunning, T. Unger // Hypertension. — 1992. — Vol. 20. — P. 151—157.

73. Gottschall C.A.M. The greatest medical discovery of the millennium (Fundamental steps to the understanding of cardiac performance) / C.A.M. Gottschall // Arquivos Brasileiros de Cardiologia. — 1999. — Vol. 73(3.). — P. 320—330.

74. Green K.J. Desmosomes: essential contributors to an integrated intercellular junction network / K. J. Green, A. Jaiganesh, J.A. Broussard // F1000Research. — 2019. — Vol. 8: F1000 Faculty Rev-2150.

75. Griffiths P.W. Nitric oxide synthases: properties and catalytic mechanism / P.W. Griffiths, D.J. Stuehr // Ann. Rev. Physiol. — 1995. — Vol. 57. — P. 707—736.

76. Herrmann J. The endothelium: dysfunction and beyond / J. Herrmann, A. Lerman // Journal of Nuclear Cardiology. — 2001. — Vol. 8. — P. 197—206.

77. Hill A.J., Iazzo P.A. Comparative Cardiac Anatomy / A. J. Hill, P.A. Iazzo; editor P.A. Iazzo // Handbook of Cardiac Anatomy, Physiology, and Devices / — 2009, 2st ed, P. 87—108.

78. Holt J.P. Left Ventricular Function in Mammals of Greatly Different Size / J. P. Holt , E. A. Rhode, S. A. Peoples, H. Kines // Circulation Research. — 1962. — V. 10. — P. 798—806.

79. Ibrahim M. The structure and function of cardiac t-tubules in health and disease / M. Ibrahim, J. Gorelik, M. H. Yacoub, C. M. Terracciano // Proc. R. Soc. B. — 2011. — Vol. 278. — P. 2714—2723.

80. Igarashi J. Agonist-modulated targeting of the EDG-1 receptor to plasmalemmal caveolae: eNOS activation by sphingosine 1-phosphate and the role of caveolin-1 in sphingolipid signal transduction / J. Igarashi, T. Michel // J. Biol. Chem. — 2000. — Vol. 275. — P. 32363—32370.

81. Jones P.P. Dyadic Plasticity in Cardiomyocytes / P.P. Jones, N. MacQuaide, W. E. Louch // Front. Physiol. — 2018. — Vol. 9(1773). — P. 1—14.

82. Jones T.J. Primary cilia regulates the directional migration and barrier integrity of endothelial cells through the modulation of hsp27 dependent actin cytoskeletal organization / T. J. Jones, R. K. Adapala, W. J. Geldenhuys et al. // J. Cellular Physiology — 2012. — Vol. 227. — P. 70—76.

83. Ju H. Bradykinin activates the Janus-activated kinase/signal transducers and activators of transcription (JAK/STAT) pathway in vascular endothelial cells: localization of JAK/STAT signalling proteins in

plasmalemmal caveolae / H. Ju, V.J. Venema, H. Liang et al. // *Biochem. J.* — 2000. — Vol. 351. — P. 257—264.

84. Kol A. Chlamydial and human heat shock protein 60s activate human vascular endothelium, smooth muscle cells, and macrophages / A. Kol, T. Bourcier, A. H. Lichtman, P. Libby // *J. Clin. Invest.* — 1999. — Vol. 103(4). — P. 571—577.

85. Kovtun O. Cavin family proteins and the assembly of caveolae / O. Kovtun, V.A. Tillu, N. Ariotti et al. // *Journal of cell science.* — 2015. — Vol. 128(7). — P. 1269—1278.

86. Libby P. Pathophysiology of coronary artery disease / P. Libby, P. Theroux // *Circulation* — 2005. — Vol. 111. — P. 3481—3488.

87. Libby P. Pathophysiology of coronary artery disease / P. Libby, P. Theroux // *Circulation* — 2005. — Vol. 111. — P. 3481—3488.

88. Lisanti M.P. Characterization of caveolin-rich membrane domains isolated from an endothelial-rich source: Implications for human disease / M. P. Lisanti, P. E. Scherer, J. Vidugiriene et al. // *J. Cell. Biol.* — 1994. — Vol. 126. — P. 111—126.

89. Lumb & Jones' veterinary anesthesia and analgesia/ W. J. Tranquilli, J. C. Thurmon, K. A. Grimm. — Oxford (UK): Blackwell Publishing Ltd, 2007. — 1096 c.

90. Mangold E., Kato T. «Zur vergleichenden Physiologie des His'schen Bündels» // «Pflugers Archiv». — 1914. — Vol. 160. — P. 91—131.

91. Marín-García, J. The Mitochondrial Organelle and the Heart / J. Marín-García, M. J. Goldenthal // *Rev. Esp. Cardiol.* — 2002. — Vol. 55(12). — P. 1293—1310.

92. McGuire M.A. Atrioventricular junctional tissue. Discrepancy between histological and electrophysiological characteristics / M. A. McGuire, J. M. de Bakker, J. T. Vermeulen, et al. // *Circulation.* — 1996. — Vol. 94. — P. 571—577.

93. Melchior B. Shear-induced endothelial cell-cell junction inclination / B. Melchior, J. A. Frangos // *Am. J. Physiol. Cell Physiol.* — 2010. — Vol. 299. — P. 621—629.

94. Michel J. B. Reciprocal regulation of endothelial nitric-oxide synthase by Ca²⁺-calmodulin and caveolin / J. B. Michel, O. Feron, D. Sacks et al. // *J. Biol. Chem.* — 1997. — Vol. 272. — P. 15583—15586.

95. Milani-Nejad N. Small and large animal models in cardiac contraction research: advantages and disadvantages / N. Milani-Nejad, P. M. Janssen // *Pharmacol. Ther.* — 2014. — Vol. 141, № 3. — P. 235—249.

96. Mitchell G. An allometric analysis of the giraffe cardiovascular system / G. Mitchell, J. D. Skinner // *Comparative biochemistry and physiology. Part A Molecular and integrative physiology.* — 2009. — Vol. 154 (4). — P. 523—529.

97. Mochizuki S. Role of hyaluronic acid glycosaminoglycans in shear-induced endothelium-derived nitric oxide release / S. Mochizuki, H. Vink, O. Hiramatsu et al. // *Am. J. Physiol. Heart. Circ. Physiol.* — 2003. — Vol. 285. — P. 722—726.

98. Monahan-Earley R. Evolutionary origins of the blood vascular system and endothelium / R. Monahan-Earley, A. M. Dvorak, W. C. Aird // *J. Thromb. Haemost.* — 2013. — Vol. 11. — P. 46—66.

99. Morshed K. N. Theory to Predict Shear Stress on Cells in Turbulent Blood Flow / K. N. Morshed, D. Bark Jr., M. Forleo, L. P. Dasi // *PLOS ONE.* — 2013. — Vol. 9. — №8. — e105357.

100. *Nomina anatomica veterinaria. Sixth edition / International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature.* — Published with permission of the World Association of Veterinary Anatomists, 2017. — P. 160.

101. Oh P. Segregation of heterotrimeric G proteins in cell surface microdomains. G(q) binds caveolin to concentrate in caveolae, whereas G(i) and G(s) target lipid rafts by default / P. Oh, J. E. Schnitzer // *Mol. Biol. Cell.* — 2001. — Vol. 12. — P. 685—698.

102. Ono N. Morphological varieties of the Purkinje fiber network in mammalian hearts, as revealed by light and electron microscopy / N. Ono, T. Yamaguchi, H. Ishikawa et al. // *Arch. Histol. Cytol.* — 2009. — Vol. 72 (3). — P. 139—149.

103. Østergaard K. H. Left Ventricular Morphology of the Giraffe Heart Examined by Stereological Methods / H. K. Østergaard, U. T. Baandrup, T. Wang et al. // *The Anatomical Record Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology.* — 2013. — Vol. 296. — P. 611—621.

104. Parto P. Distribution and Structure of Purkinje Fibers in the Heart of Ostrich (*Struthio camelus*) with the Special References on the Ultrastructure / P. Parto, M. Tadjalli, S. R. Ghazi, M. Ali Salamat // *International Journal of Zoology.* — 2013. — Vol. 2013. — P. 1—6.

105. Passerini A. G. Coexisting proinflammatory and antioxidative endothelial transcription profiles in a disturbed flow region of the adult porcine aorta / A. G. Passerini, D. C. Polacek, C. Shi et al. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* — 2004. — Vol. 101. — P. 2482—2487.

106. Passerini A. G. Coexisting proinflammatory and antioxidative endothelial transcription profiles in a disturbed flow region of the adult porcine aorta / A. G. Passerini, D. C. Polacek, C. Shi et al. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* — 2004. — Vol. 101. — P. 2482—2487.

107. Person D. J. The Physiology of Dinosaurs: Circulatory and Respiratory Function in the Largest Animals Ever to Walk the Earth / D. J. Person // *Respiratory Care.* — 2009. — Vol. 54 (7). — P. 887—911.

108. Philippe G. F. Caveolin, caveolae, and endothelial cell function / G. F. Philippe, E. W. Scott, S. P. David et al. // *Arterioscler. Thromb. Vasc. Biol.* — 2003. — Vol. 23. — P. 1161—1168.

109. Pockley A.G. The atheroprotective properties of Hsp70: a role for Hsp70-endothelial interactions? / A.G. Pockley, S.K. Calderwood, G. Mul-thoff // *Cell Stress and Chaperones*. — 2009. — Vol. 14. — P. 545—553.
110. Potter D.R. The hydrodynamically relevant endothelial cell glycocalyx observed in vivo is absent in vitro / D.R. Potter, E.R. Damiano // *Circ. Res.* — 2008. — Vol. 102. — P. 770—776.
111. Radu-Virgil S. Structure and function of endothelial caveolae / S. Radu-Virgil // *Microscopy research and technique*. — 2002. — Vol. 57. — P. 350—364.
112. Rich S. Endothelial receptors blockers in cardiovascular disease / S. Rich, V.V. McLaughlin // *Circulation*. — 2003. — Vol. 108. — P. 2184—2190.
113. Sánchez-Quintana D. Anatomy of Cardiac Nodes and Atrioventricular Specialized Conduction System / D. Sánchez-Quintana, S.Y. Ho // *Rev. Esp. Cardiol.* — 2003. — Vol. 56(11). — P. 1085—92.
114. Savona V.C. Concepts in cardiology — a historical perspective / V.C. Savona, V. Grech // *Images Paediatr. Cardiol.* — 1999. — Vol. 1(1). — P. 22—31.
115. Scheiffele P. Caveolin-1 and -2 in the exocytic pathway of MDCK cells / P. Scheiffele, P. Verkade, A.M. Fra et al. // *J. Cell. Biol.* — 1998. — Vol. 140. — P. 795—806.
116. Silberbauer K. Thrombocyte function and systemic effect of prostaglandin I₂ inhalation/ Silberbauer K., Sinzinger H. // *Acta Med. Austriaca Suppl.* — 1979. — Vol. 6. — P. 401—403.
117. Smets P. Simpson's method of discs for measurement of echocardiographic end-diastolic and end-systolic left ventricular volumes: breed-specific reference ranges in Boxer dogs / P. Smets, S. Daminet, G. Wess // *Journal of veterinary internal medicine*. — 2014. — Vol. 28(1). — P. 116—122.
118. Šolc, D. The heart and heart conducting system in the kingdom of animals: A comparative approach to its evolution / D. Šolc // *Exp. Clin. Cardiol.* — 2007. — Vol. 12 (3). — P. 113—118.
119. Sotgia F. Intracellular retention of glycosylphosphatidyl inositol-linked proteins in caveolin-deficient cells/ F. Sotgia, B. Razani, G. Bonucelli et al. // *Mol. Cell. Biol.* — 2002. — Vol. 22. — P. 3905—3926.
120. Soukup T. Body, heart, thyroid gland and skeletal muscle weight changes in rats with altered thyroid status / T. Soukup, G. Zacharová, V. Smerdu, I. Jirmanová // *Physiol. Res.* — 2001. — Vol. 50 (6). — P. 619—626.
121. Stone P.H. Prediction of sites of coronary atherosclerosis progression: in vivo profiling of endothelial shear stress, lumen, and outer vessel wall characteristics to predict vascular behavior / P.H. Stone, A.U. Coskun, Y. Yeghiazarians et al. // *Curr. Opin. Cardiol.* — 2003. — Vol. 18. — P. 458—470.

122. Stone P.H. Prediction of sites of coronary atherosclerosis progression: in vivo profiling of endothelial shear stress, lumen, and outer vessel wall characteristics to predict vascular behavior / P.H. Stone, A.U. Coskun, Y. Yeghiazarians et al. // *Curr. Opin. Cardiol.* — 2003. — Vol. 18. — P. 458—470.

123. Stuehr D.J. Mammalian nitric oxide synthases / D.J. Stuehr // *Biochem. Biophys. Acta* — 1999. — Vol. 1411. — P. 217—230.

124. Tang Z. Molecular cloning of caveolin-3, a novel member of the caveolin gene family expressed predominantly in muscle / Z. Tang, P.E. Scherer, T. Okamoto et al. // *J. Biol. Chem.* — 1996. — Vol. 271. — P. 2255—2261.

125. Teerlink J.R. Endothelins: pathophysiology and treatment implications in chronic heart failure / J.R. Teerlink // *Current Heart Failure Reports.* — 2005. — Vol. 2. — P. 191—197.

126. Tessadori F. Identification and Functional Characterization of Cardiac Pacemaker Cells in Zebrafish / F. Tessadori, J. Hendrik van Weerd, S.B. Burkhard et al. // *PLOS ONE.* — 2012. — Vol. 10. — P. 1—9.

127. Traub O. Laminar shear stress: mechanisms by which endothelial cells transduce an atheroprotective force / O. Traub, B.C. Berk // *Arterioscler. Thromb. Vasc. Biol.* — 1998. — Vol. 18. — P. 677—685.

128. Waldrop L.D. The role of the pericardium in the valveless, tubular heart of the tunicate *Ciona savignyi* // *The journal of Experimental Biology.* — 2015. — Vol. 218. — P. 2753—2763.

129. Wegrzyn M. Shape, Size and Weight of the Heart in European Bison / M. Wegrzyn, M. Kupczynska // *ACTA THERIOLOGICA.* — 1986. — Vol. 31 (25). — P. 327—342.

130. Windberger U. Whole blood viscosity, plasma viscosity and erythrocyte aggregation in nine mammalian species: reference values and comparison of data / U. Windberger, A. Bartholovitsch, R. Plasenzotti et al. // *Exp. Physiol.* — 2003. — Vol. 88.3. — P. 431—440.

131. Wright P.T. Cardiomyocyte membrane structure and cAMP compartmentation produce anatomical variation in β_2 AR-cAMP responsiveness in murine hearts / P.T. Wright, N.K. Bhogal, I. Diakonov et al. // *Cell Rep.* — 2018. — Vol. 23 (2). — P. 459—469.

132. Yao Y. Glycocalyx modulates the motility and proliferative response of vascular endothelium to fluid shear stress / Y. Yao, A. Rabodzey, C. F. Jr. Dewey // *Am. J. Physiol. Heart. Circ. Physiol.* — 2007. — Vol. 293. — P. 1023—1030.

133. Zupan M. Behaviour, heart rate, and heart rate variability in pigs exposed to novelty / M. Zupan, T. Framstad, A.J. Zanella // *Revista Brasileira de Zootecnia.* — 2016. — Vol. 45(3). — P. 121—129.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
Глава 1. Сердечно-сосудистая система	4
1.1. Описание и определение системы кровообращения. Общая характеристика сердечно-сосудистой системы	4
1.2 Краткий очерк истории изучения сердечно-сосудистой системы	5
1.3 Анатомический состав сердечно-сосудистой системы	11
1.4 Функции сердечно-сосудистой системы	24
1.5 Методы исследования сердечно-сосудистой системы	25
Глава 2. Анатомия сердца	35
2.1 Топография сердца	35
2.2 Строение сердца	36
2.3 Сердечная сумка	38
2.4 Клапанный аппарат	39
2.5 Кровоснабжение сердца	41
2.6 Иннервация сердца	43
2.7 Видовые особенности сердца	43
2.8 Абсолютные и относительные размеры сердца у разных видов животных	48
2.9 Филогенез сердца	49
Глава 3. Физиология сердца	56
3.1. Сердечный цикл	56
3.2 Свойства сердечной мышцы	60
3.2.1 Автоматия. Проводящая система сердца	67
3.2.2 Возбудимость. Потенциалы покоя и действия кардиомиоцитов и пейсмекерных клеток	73
3.2.3 Проводимость, сократимость, рефрактерность	78
3.3 Сердечный толчок, тоны сердца	86
3.4 Основы электрокардиографии	88
3.5 Нервная и гуморальная регуляции работы сердца	95
Глава 4. Большой и малый круги кровообращения	101
4.1 Малый круг кровообращения	103
4.2 Большой круг кровообращения	105
4.2.1 Плечеголовой ствол	106
4.2.2 Артерии головы	112
4.2.3 Артерии грудной конечности	123
4.2.4 Грудная аорта	129
4.2.5 Брюшная аорта	130

4.2.6 Артерии таза	138
4.2.7 Артерии тазовой конечности	141
4.2.8 Вены	148
4.2.9 Краниальная полая вена	149
4.2.10 Каудальная полая вена	150
4.2.11 Воротная вена печени	151
4.2.12 Венозный отток	153
4.2.13 Вены головы	153
4.2.14 Вены грудной конечности	156
4.2.15 Вены таза и тазовой конечности	158
Глава 5. Физиология сосудов	159
5.1 Функциональная классификация сосудов	159
5.2 Физические основы гемодинамики. Ламинарный и турбулентный токи крови. Линейная и объемная скорости кровотока, время кровооборота	159
5.3 Роль сосудистой стенки в гемостазе. Роль эндотелия в формировании реакции напряжения сдвига на сосудистой стенке	163
5.4 Артериальный пульс	175
5.5 Венный пульс	177
5.6 Давление крови	178
5.7 Регуляция кровообращения	179
Глава 6. Лимфатическая система	182
6.1 Анатомический состав лимфатической системы	182
6.2 Функции лимфатической системы	182
6.3 Лимфатические сосуды	183
6.4 Лимфатический узел	192
6.4.1 Строение лимфатического узла	192
6.4.2 Функции лимфатических узлов	196
6.4.3 Поверхностные лимфатические узлы	196
6.4.4 Лимфатические центры	203
6.5 Видовые и возрастные особенности лимфатической системы	210
Использованная литература	212

Учебное издание

Аникиенко Инна Викторовна,
Рядинская Нина Ильинична,
Тарасевич Вячеслав Николаевич

АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ
СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ ЖИВОТНЫХ

Учебное пособие

Руководитель проекта «Учебники и учебные пособия для вузов»
В. Л. Герасин

Компьютерная вёрстка Р. Ю. Волкова
Корректор Е. Г. Шевченко

Подписано в печать 15.04.2021 г.
Формат 60×88/16. Усл. печ. л. 14,0
Тираж 1000 экз. (1-й завод 100 экз.)

ООО «Издательско-книготорговый центр Колос-с»
115193, Москва, ул. 6-я Кожуховская, д. 29 Б. Телефон (495) 139-80-81
E-mail: izdat@kolos-s.com

ISBN 978-5-00129-175-6



9 785001 291756 >