Известия ТИНРО

2015 **Том 182**

УДК 599.745:591.4(265.5)

А.Е. Кузин*

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

К МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ ЛАСТОНОГИХ (PINNIPEDIA)

Представлено описание морфометрических параметров сердца, абсолютных и относительных показателей калибров дуги аорты и основных артериальных стволов морского котика *Callorhinus ursinus*, сивуча *Eumetopias jubatus*, ларги *Phoca largha*, островного тюленя *Phoca vitulina stejnegeri* и крылатки *Histriophoca fasciata*. Отмечается, что величина сердечного индекса, степень выраженности толщины стенок желудочков сердца, а также относительных показателей диаметров стволов артерий хорошо согласуются с величиной энергозатрат всего организма или отдельных его органов в процессе жизнедеятельности животного. Поддержано мнение предыдущих исследователей относительно причин ярко выраженного расширения восходящей части дуги аорты у тюленей, посредством которого обеспечивается постоянство артериального давления при асфиксии, осуществляется перфузия мозга и кардиальной ткани.

Ключевые слова: морской котик, сивуч, ларга, островной тюлень, крылатка, дуга аорты, артерии, калибр сосудов.

Kuzin A.E. To morphological description of cardiovascular system in pinnipeds (Pinnipedia) // Izv. TINRO. — 2015. — Vol. 182. — P. 69–80.

Morphometric parameters of the heart, the absolute and relative caliber of the aortic arch and the major arterial trunks are determined for northern fur seal *Callorhinus ursinus*, Steller sea lion *Eumetopias jubatus*, spotted seal *Phoca largha*, harbor seal *Phoca vitulina stejnegeri*, and ribbon seal *Histriophoca fasciata*. The value of cardiac index, the thickness of ventricular wall, and the relative diameter of arterial trunks correlate well with energy expenditures of the entire body of mammals or their certain organs during the life cycle. The hypothesis is confirmed on seals' adaptation to asphyxia by pronounced dilatation of the aorta ascending that ensures constant blood pressure and supports perfusion of brain and cardiac tissue.

Key words: northern fur seal, Steller sea lion, spotted seal, harbor seal, ribbon seal, aortic arch, artery, blood vessel caliber.

Введение

Изучению морфологии артериальной системы ластоногих посвящено значительное число работ (Burow, 1838; Murie, 1874; Turner, 1888; Соколов, 1959; King, Harrison, 1961; Elsner et al., 1966; Slijper, 1968; Мужчинкин, 1971, 1975, 1998; Drabek, 1975; King, 1977; Соболевский, 1986; Кузин, 1999, 2010; и др.). Особое внимание в этих исследованиях обращено на начальные отделы артериальных сосудов — дугу аорты и артерии, снабжающие кровью передний отдел туловища животных. При описании

* *Кузин Алексей Егорович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: smperlov@tinro.ru.*

Kuzin Alexey E., Ph.D., leading researcher, e-mail: smperlov@tinro.ru.

аорты подчеркивается наличие расширения в ее восходящей части и резкое сужение калибра в нисходящей части после отхождения основных стволов артерий непосредственно от дуги аорты. Большинство работ носит описательный характер, но среди них имеются сообщения, характеризующие этот феномен как абсолютными значениями, так и относительными показателями (Соколов, 1959; King, Harrison, 1961; Мужчинкин, 1975, 1998; Drabek, 1975; King, 1977; Соболевский, 1986; Кузин, 1999, 2010; и др.). К настоящему времени в том или ином аспекте представлено описание особенностей калибра дуги аорты у 20 видов ластоногих. Практически у всех исследованных тюленей расширение восходящей части аорты было обнаружено, но Слайпером (Slijper, 1968) у морского котика и обыкновенного тюленя этот феномен не отмечен, хотя другими исследователями (Elsner et al., 1966; Мужчинкин, 1975, 1998; Кузин, 1999, 2010) его наличие регистрируется.

Оценка морфологических показателей сердца сделана по таким параметрам, как толщина, ширина, высота и окружность, а также толщина стенок правого и левого желудочков (Соколов, 1959; Slijper, 1968; Drabek, 1975; Мужчинкин, 1998; Кузин, 1999, 2010). Определена функциональная обусловленность морфологических характеристик.

В настоящем сообщении приведены основные параметры морфометрии сердца 5 видов ластоногих: морского котика *Callorhinus ursinus*, сивуча *Eumetopias jubatus*, ларги *Phoca largha*, островного тюленя *Phoca vitulina stejnegeri* и крылатки *Histriophoca fasciata*. Представлены абсолютные и относительные величины измерений дуги аорты в разных ее частях, а также сведения о диаметре основных стволов артериальных сосудов, отходящих от дуги аорты и ее продолжения — брюшной аорты. Все морфологические показатели охарактеризованы изменениями изученных параметров в зависимости от пола и возраста животных. Для сравнения приведены аналогичные материалы по бурому медведю *Ursus arctos*.

Материалы и методы

В работе представлены абсолютные и относительные размеры внешнего диаметра дуги аорты и основных артерий 26 разновозрастных особей морского котика, 10 сивучей, 14 ларги, 11 островных тюленей и 1 крылатки. Вскрытие животных осуществлялось в судовых условиях вскоре после их добычи. Измерения аорты производились штангенциркулем при выходе ее из сердца (устье) в наиболее широкой восходящей части и в месте ее сужения — в нисходящей части. Основные стволы артериальных сосудов, отходящие непосредственно от дуги аорты и далее, измеряли в месте их ответвления. Замеры сердца (длина, ширина, толщина) производились по наибольшим параметрам. Возраст тюленей определяли по слоям цемента в клыках (Тихомиров, Клевезаль, 1964).

Результаты и их обсуждение

Относительная масса сердца у взрослых морских котиков (самцы/самки) составила 0,44/0,56 %, у сивучей — 0,52/0,62, у ларги — 0,65/0,64, у островного тюленя — 0,77/0,69, у крылатки — 0,79/0,71, у самок медведя — 0,72 %. У щенков эти показатели несколько больше (0,8–1,2 %). Другие морфометрические параметры сердца тюленей представлены в табл. 1.

Из анализа данных табл. 1 следует, что у более крупных животных (сивуч и самцы морских котиков) все размерные характеристики сердца больше, чем у мелких (самки морских котиков, ларга, островной тюлень, крылатка). Соответственно, у видов с хорошо развитым половым диморфизмом (сивуч, морской котик) эти показатели больше у самцов. Видовые различия наблюдаются и по форме сердца. Так, по показателю отношения длины к ширине органа установлено, что у котика индекс самый высокий — 1,15, у сивуча — 0,96, у ларги — 0,91, у островного тюленя — 0,85, у крылатки — 0,75. У сухопутного животного, медведя, он составляет 1,38. Поэтому, самое длинное сердце у медведя, самое короткое у крылатки. По ширине сердца звери располагаются в обратном порядке.

Таблица 1

Размеры сердца у тюленей, см

Table 1

Heart dimensions for seals, cm

Возраст, годы	Пол*	Длина	Ширина	Толщина	Толщина стенки левого желудочка	Толщина стенки правого желудочка
Северный морской котик						
Щенки	Самец (1)	6,1	5,1	3,9	1,3	0,6
	Самки (2)	4,6–5,7	4,8–5,4	3,6–4,0	0,9–0,9	0,5–0,7
1–3	Самцы и самки (3)	7,7–9,5	6,3–7,8	4,5–5,7	1,4–2,5	0,4–1,2
4–6	Самцы (2)	10,7–14,0	8,9–13,5	5,5–6,5	1,6–2,5	0,5–0,7
9–11	Самцы (3)	15,9–18,0	14,1–16,5	8,0–9,8	2,0–3,0	0,8–0,9
	Самка (1)	11,7	7,8	6,0	2,9	0,6
Сивуч						
Щенки	Самцы (3)	8,5–10,2	8,0–12,5	6,5–7,9	1,9–2,3	1,0–1,1
1	Самка (1)	9,9	12,2	8,2	2,4	1,1
6–8	Самец (1)	21,0	21,0	12,2	3,6	2,5
	Самка (1)	12,0	18,0	11,6	3,0	1,1
9–11	Самец (1)	26,0	22,0	16,0	5,2	1,5
	Самка (1)	19,0	14,5	9,5	2,5	0,7
Ларга						
Сеголетки	Самец (1)	8,4	10,6	6,0	1,9	0,4
	Самка (1)	9,6	10,0	5,5	1,7	0,4
2–4	Самцы (2)	10,2–12,5	9,3–15,0	6,8–7,3	2,0–2,2	0,5–1,2
	Самки (2)	9,3–9,4	10,3–10,9	5,8–8,1	1,8–1,8	0,4–0,4
7	Самец (1)	12,0	13,0	6,0	3,0	1,5
Островной тюлень						
Щенки	Самец (1)	9,4	8,2	6,6	1,4	0,4
2	Самка (1)	10,0	14,0	6,5	3,3	1,2
5	Самец (1)	11,0	17,0	8,8	2,6	1,0
	Самка (1)	12,3	13,3	8,7	2,7	0,7
Крылатка						
6	Самка (1)	12,0	16,0	7,3	2,1	0,7

* В скобках показано число исследованных особей.

При расчетах индекса «ширина/толщина» сердца видовых различий не выявлено. У всех представленных здесь видов тюленей индекс изменяется в узких пределах: 1,5–1,7.

Общеизвестно (Жеденов, 1961), что у большинства млекопитающих стенка левого желудочка сердца толще, чем правого. Тюлени не являются исключением. Однако степень выраженности соотношения (толщина стенки левого желудочка/толщина стенки правого желудочка) у разных видов разная. Если у ушастых тюленей (морской котик и сивуч) это соотношение равно 2,5 ед., то у настоящих тюленей (ларга, островной тюлень и крылатка) — 3,0–3,7 ед. У медведя показатель отношения стенок левого желудочка к правому ближе к таковому у ушастых тюленей (2,7).

Данные об абсолютных значениях калибра артериальных сосудов у тюленей представлены в табл. 2–5*. Из анализа материалов таблиц следует, что диаметр артериальных сосудов у тюленей связан прямой коррелятивной связью с размером животных, поэтому данный параметр сосудов у самок и самцов ушастых тюленей целесообразно рассмотреть порознь, а сведения о калибре артериальных сосудов у самцов и самок настоящих тюленей, у которых половой диморфизм в размерах тела почти не выражен, объединить.

* В.Ф. Мужчинкиным (1971, 1975, 1998) представлены данные измерений артериальных сосудов по рентгенограммам после фиксации в формалине, по которым «регистрируются не максимальные для живых особей просветы сосудов, а несколько непропорционально уменьшенные».

Таблица 2

Диаметр артериальных сосудов у северного морского котика, см

Table 2

Diameter of arterial vessels in northern fur seal, cm

Сосуд (артерия)	Самцы				Самки		
	Щенок (n = 1)	1–3 года (n = 5)	4–6 лет (n = 7)	8–11 лет (n = 5)	Щенки (n = 2)	3 года (n = 1)	8–16 лет (n = 4)
Основание дуги аорты	0,86	1,31 (1,08–1,48)	1,60 (1,53–1,72)	2,13 (1,85–2,48)	0,98 (0,95–1,02)	1,16	1,48 (1,18–1,63)
Расширенная часть дуги аорты	1,21	1,77 (1,38–2,03)	2,20 (2,03–2,42)	2,89 (2,67–3,12)	1,17 (1,08–1,27)	1,62	2,03 (1,65–2,29)
Нисходящая часть дуги аорты	0,76	1,04 (0,89–1,14)	1,29 (1,08–1,43)	1,67 (1,46–1,78)	0,69 (0,63–0,76)	0,98	1,24 (1,01–1,43)
Плечеголовной ствол	0,63	0,96 (0,79–1,08)	1,08 (0,89–1,21)	1,49 (1,27–2,00)	0,51 (0,51–0,51)	0,79	1,05 (0,86–1,27)
Правая сонная	0,22	0,36 (0,25–0,44)	0,44 (0,38–0,57)	0,48 (0,44–0,54)	0,25 (0,25–0,25)	0,28	0,39 (0,35–0,44)
Левая сонная	0,25	0,34 (0,25–0,38)	0,41 (0,38–0,45)	0,50 (0,44–0,57)	0,26 (0,25–0,28)	0,22	0,42 (0,38–0,48)
Правая подключичная	0,47	0,61 (0,50–0,76)	0,91 (0,83–1,05)	1,30 (1,11–1,59)	0,45 (0,44–0,47)	0,60	0,85 (0,70–1,05)
Левая подключичная	0,51	0,71 (0,57–0,76)	0,94 (0,83–1,11)	1,25 (1,11–1,40)	0,45 (0.44–0,47)	0,63	0,89 (0,83–0,95)
Правая позвоночная	0,25	0,24 (0,12–0,32)	0,40 (0,35–0,44)	0,55 (0,47–0,63)	0,22 (0,19–0,25)	0,25	0,34 (0,32–0,38)
Левая позвоночная	0,22	0,23 (0,12–0,32)	0,37 (0,32–0,51)	0,49 (0,44–0,51)	0,20 (0,16–0,25)	0,28	0,33 (0,25–0,41)
Правая плечевая	0,32	0,39 (0,38–0,44)	0,49 (0,28–0,63)	0,67 (0,57–0,76)	0,22	0,35	0,49 (0,38–0,43)
Левая плечевая	0,32	0,38 (0,38–0,44)	0,46 (0,38–0,57)	0,75 (0,63–0,95)	0,19	0,32	0,53 (0,41–0,70)
Правая внутренняя грудная	0,28	0,35 (0,32–0,44	0,51 (0,44–0,57)	0,72 (0,57–0,89)	0,23 (0,22–0,25)	0,32	0,42 (0,35–0,54)
Левая внутренняя грудная	0,28	0,33 (0,32–0,35)	0,42 (0,35–0,57)	0,66 (0,57–0,95)	0,28 (0,19–0,25)	0,28	0,42 (0,35–0,51)
Правая подмышечная	0,38	0,46 (0,38–0,57)	0,68 (0,44–0,82)	0,87 (0,83–0,89)	0,28 (0,25–0,32)	0,38	0,49 (0,51–0,73)
Левая подмышечная	0,32	0,50 (0,44–0,57)	0,66 (0,47–0,89)	0,94 (0,83–1,11)	0,32 (0,32–0,32)	0,38	0,59 (0,51–0,70)
Правая окружная лопаточная	0,23	0,34 (0,25–0,44)	0,49 (0,41–0,57)	0,71 (0,57–0,83)	0,22	0,32	0,46 (0,41–0,54)
Левая окружная лопаточная	0,28	0,32 (0,28–0,38)	0,42 (0,35–0,54)	0,68 (0,54–0,83)	0,22	0,25	0,42 (0,38–0,51)
Аорта на 10-м позвонке	0,51	0,81 (0,66–1,01)	0,87 (0,76–1,02)	1,25 (1,08–1,40)	0,44	0,67	0,87 (0,76–1,02)
Аорта на 14–15-м позвонках	0,54	0,62 (0,57–0,70)	0,79 (0,63–0,86)	1,18 (0,98–1,37)	0,45 (0,44–0,47)	0,57	0,78 (0,73–0,89)
Аорта перед подвздошными	0,28	0,37 (0,32–0,44)	0,51 (0,44–0,67)	0,59 (0,50–0,66)	0,32 (0,32–0,32)	0,41	0,54 (0,41–0,64)
Правый общий ствол подвздошных	–	0,38 (0,38–0,38)	0,51	0,51	–	–	0,63
Левый общий ствол подвздошных	–	0,44 (0,44–0,44)	0,44 (0,44–0,44)	0,76	–	–	0,83
Правая наружная подвздошная	0,12	0,17 (0,13–0,22)	0,22 (0,19–0,25)	0,36 (0,32–0,44)	0,16 (0,06–0,25)	0,25	0,37 (0,25–0,57)
Левая наружная подвздошная	0,09	0,17(0,13–0,19)	0,22 (0,19–0,25)	0,31 (0,28–0,35)	0,16 (0,06–0,25)	0,19	0,34 (0,19–0,57)
Правая внутренняя подвздошная	0,09	0,20 (0,12–0,32)	0,28 (0,19–0,35)	0,29 (0,19–0,44)	0,13 (0,07–0,19)	0,32	0,33 (0,19–0,57)
Левая внутренняя подвздошная	0,09	0,2 1(0,12–0,32)	0,29 (0,19–0,38)	0,30 (0,22–0,41)	0,07	0,28	0,34 (0,19–0,51)

Таблица 3

Диаметр артериальных сосудов у сивуча, см

Table 3

Diameter of arterial vessels in Steller sea lion, cm

Сосуд (артерия)	Самцы				Самки	
	Щенки (n = 3)	3 года	6 лет	9 лет	1 год (n = 2)	8–11 лет (n = 2)
Основание дуги аорты	1,70 (1,27–2,77)	3,05	3,82	2,99	2,02 (1,61–2,42)	3,05 (2,29–3,82)
Расширенная часть дуги аорты	2,25 (1,94–2,39)	4,33	5,47	4,33	3,25 (3,25–3,25)	4,96 (4,58–5,35)
Нисходящая часть дуги аорты	1,26 (1,18–1,34)	2,10	2,48	2,67	1,59 (1,53–1,66)	2,21 (2,16–2,26)
Плечеголовной ствол	1,04 (0,96–1,15)	1,66	2,29	2,29	1,52 (1,46–1,59)	2,00 (1,91–2,10)
Правая сонная	0,43 (0,41–0,45)	0,64	0,83	0,76	0,51 (0,51–0,51)	0,62 (0,60–0,64)
Левая сонная	0,42 (0,32–0,51)	0,64	0,83	0,82	0,59 (0,51–0,67)	0,64 (0,64–0,64)
Правая подключичная	0,82 (0,73–0,96)	1,34	1,78	1,85	1,15	1,13 (0,73–1,53)
Левая подключичная	0,88 (0,79–0,99)	1,46	1,78	1,91	1,37	1,03 (0,79–1,27)
Правая позвоночная	0,47 (0,38–0,54)	0,64	0,76	1,15	0,61 (0,58–0,64)	0,89 (0,83–0,95)
Левая позвоночная	0,46 (0,38–0,57)	0,76	0,89	1,21	0,54 (0,51–0,58)	0,81 (0,79–0,83)
Правая плечевая	0,86 (0,67–1,05)	–	–	–	–	0,71
Левая плечевая	0,72 (0,61–0,83)	–	–	–	–	0,67
Правая внутренняя грудная	0,44 (0,38–0,51)	0,76	0,96	1,15	0,62 (0,61–0,64)	0,89 (0,83–0,96)
Левая внутренняя грудная	0,39 (0,35–0,45)	0,76	0,96	1,34	0,53 (0,57–0,70)	0,84 (0,73–0,96)
Правая подмышечная	0,53 (0,51–0,57)	1,02	–	1,53	0,68 (0,64–0,73)	0,98 (0,89–1,08)
Левая подмышечная	0,52 (0,45–0,57)	1,08	–	1,53	0,74 (0,73–0,76)	1,10 (0,05–1,15)
Правая окружная лопаточная	0,45	–	–	–	–	0,73
Левая окружная лопаточная	0,38	–	–	–	–	0,57
Аорта на 10-м позвонке	1,60 (0,95–2,26)	–	–	2,26	1,11	1,59
Аорта на 14–15-м позвонках	0,92 (0,85–0,99)	1,34	1,78	1,97	1,19 (1,11–1,27)	1,65 (1,46–1,85)
Аорта перед подвздошными	0,70	0,96	0,96	1,08	0,73	1,08 (0,89–1,27)
Правый общий ствол подвздошных	–	–	–	1,08	–	0,86
Левый общий ствол подвздошных	–	–	–	1,08	–	0,86
Правая наружная подвздошная	0,19 (0,19–0,19)	0,32	0,32	0,54	0,25 (0,25–0,25)	0,51 (0,38–0,64)
Левая наружная подвздошная	0,22 (0,22–0,22)	0,33	0,32	0,57	0,25 (0,25–0,25)	0,52 (0,41–0,64)
Правая внутренняя подвздошная	0,38 (0,38–0,38)	0,45	0,51	0,73	0,36 (0,35–0,38)	0,54 (0,45–0,64)
Левая внутренняя подвздошная	0,40 (0,35–0,45)	0,45	0,51	0,73	0,36 (0,35–0,38)	0,62 (0,57–0,67)

Как и ожидалось, у щенков морского котика и сивуча, у которых половой диморфизм в размерах тела при рождении слабо выражен, все абсолютные значения калибров артерий сходны, тогда как у взрослых самцов они заметно больше, чем у самок.

Возрастной аспект изменений диаметра артериальных сосудов в диапазоне «щенки — взрослые особи» у самцов и самок ушастых тюленей тоже различен. У самцов морских котиков калибр артерий, отходящих от аорты на пространстве от ее основания до подвздошных артерий, увеличивается в 2,0–3,0 раза, а калибр комплекса подвздошных артерий — в 3,0–3,4 раза (в среднем 3,32). У самок калибр всех артерий, отходящих от аорты, на пространстве от основания ее дуги до брюшной аорты перед отхождением подвздошных артерий увеличивается в 1,5–2,0 раза, а калибр комплекса самих подвздошных артерий — в 2,1–4,8 раза (в среднем 2,9 раза). Аналогичная картина динамики показателей наблюдается и у сивуча, с той лишь разницей, что у него калибры подвздошных артерий у самок и у самцов не различаются.

Возрастные изменения калибров артериальных сосудов у ларги и островного тюленя сходны, но ниже, чем у ушастых тюленей. В диапазоне времени от возраста щенков до взрослых стадий диаметр артерий увеличивается в 0,6–1,8 раза.

На рис. 1, 2 представлены относительные показатели диаметра основных артериальных сосудов, рассчитанные от диаметра аорты у основания. Такой подход к анализу данных, по мнению Драбека (Drabek, 1975), исключает влияние на них размера животных и позволяет нам рассматривать самцов и самок вместе. Топографическая схема ветвления основных артерий, отходящих от дуги аорты у рассматриваемых в настоящем

Таблица 4

Диаметр артериальных сосудов у ларги (самцы и самки вместе), см

Table 4

Diameter of arterial vessels in spotted seal (males and females together), cm

Сосуд (артерия)	Щенки (n = 4)	1–2 года (n = 3)	4 года (n = 3)	7–10 лет (n = 4)
Основание дуги аорты	1,68 (1,65–1,72)	1,69 (1,46–1,84)	1,88 (1,65–2,23)	2,04 (1,68–2,16)
Расширенная часть дуги аорты	2,58 (2,42–2,67)	2,70 (2,48–2,89)	2,84 (2,61–2,99)	3,40 (2,99–3,82)
Нисходящая часть дуги аорты	1,33 (1,24–1,49)	1,39 (1,34–1,46)	1,51 (1,40–1,69)	1,62 (1,24–1,84)
Плечеголовной ствол	0,90 (0,83–0,95)	0,86 (0,83–0,89)	1,20 (0,95–1,46)	1,03 (0,89–1,14)
Правая сонная	0,43 (0,41–0,45)	0,44 (0,44–0,45)	0,70 (0,51–0,89)	0,48 (0,45–0,57)
Левая сонная	0,47 (0,38–0,60)	0,44 (0,44–0,45)	0,70 (0,51–0,89)	0,53 (0,45–0,63)
Правая подключичная	0,57 (0,32–0,57)	0,60 (0,51–0,67)	0,57 (0,57–0,57)	0,66 (0,63–0,70)
Левая подключичная	0,57 (0,41–0,70)	0,65 (0,57–0,76)	0,69 (0,57–0,76)	0,67 (0,45–0,89)
Правая позвоночная	0,33 (0,28–0,38)	0,30 (0,25–0,35)	0,51	0,40 (0,38–0,44)
Левая позвоночная	0,30 (0,25–0,32)	0,28 (0,25–0,32)	0,51	0,41 (0,38–0,44)
Правая внутренняя грудная	0,40 (0,38–0,45)	0,39 (0,38–0,41)	0,51	0,48 (0,38–0,57)
Левая внутренняя грудная	0,35 (0,27–0,41)	0,38 (0,38–0,38)	0,51	0,43 (0,38–0,54)
Правая подмышечная	0,38	–	0,38	0,38 (0,32–0,45)
Левая подмышечная	0,38	–	0,45	0,41 (0,38–0,45)
Правая окружная лопаточная	0,19	–	–	0,35
Левая окружная лопаточная	0,19	–	–	0,32
Аорта на 10-м позвонке	1,08	–	–	1,30
Аорта на 14–15-м позвонках	0,95 (0,89–1,02)	1,05 (1,02–1,08)	0,95	1,21 (1,21–1,21)
Аорта перед подвздошными	0,57 (0,57–0,67)	0,60 (0,57–0,63)	0,63	0,86 (0,83–0,89)
Правый общий ствол подвздошных	0,60 (0,57–0,63)	0,35	0,52 (0,41–0,63)	0,65 (0,63–0,67)
Левый общий ствол подвздошных	0,57 (0,51–0,63)	0,35	0,61	0,75 (0,67–0,83)
Правая наружная подвздошная	0,24 (0,19–0,28)	0,25 (0,25–0,25)	0,32	0,30 (0,28–0,32)
Левая наружная подвздошная	0,26 (0,25–0,28)	0,25 (0,25–0,25)	0,32	0,26 (0,25–0,38)
Правая внутренняя подвздошная	0,25 (0,13–0,48)	0,19 (0,19–0,19)	0,16	0,32
Левая внутренняя подвздошная	0,25 (0,13–0,48)	0,19 (0,19–0,19)	0,16	0,32

Таблица 5

Диаметр артериальных сосудов у островного тюленя (самки и самцы вместе), см

Table 5

Diameter of arterial vessels in harbor seal (males and females together), cm

Сосуд (артерия)	Щенки (n =3)	2 года (n=3)	5лет (n=2)	6–15 лет (n=3)
Основание дуги аорты	1,66 (1,37–1,84)	1,78 (1,65–1,97)	2,38 (2,16–2,61)	2,55 (2,07–2,90)
Расширенная часть дуги аорты	2,47 (2,16–2,70)	3,11 (2,98–3,25)	3,63 (3,44–3,82)	4,11 (3,09–4,87)
Нисходящая часть дуги аорты	1,31 (1,08–1,46)	1,49 (1,46–1,57)	1,70 (1,56–1,85)	1,70 (1,37–1,84)
Плечеголовной ствол	0,90 (0,89–0,92)	1,06 (0,98–1,15)	1,24 (1,21–1,27)	1,13 (0,83–1,43)
Правая сонная	0,45 (0,45–0,46)	0,46 (0,38–0,54)	0,64 (0,64–0,64)	0,65 (0,57–0,76)
Левая сонная	0,49 (0,48–0,51)	0,51 (0,45–0,57)	0,65 (0,64–0,67)	0,55 (0,51–0,57)
Правая подключичная	0,57 (0,48–0,67)	0,70 (0,57–0,83)	0,78 (0,76–0,80)	0,78 (0,70–0,95)
Левая подключичная	0,67 (0,64–0,70)	0,75 (0,70–0,83)	0,74 (0,73–0,76)	0,81 (0,73–0,89)
Правая позвоночная	0,28 (0,25–0,32)	0,45	0,44 (0,44–0,45)	0,36 (0,35–0,38)
Левая позвоночная	0,30 (0,25–0,35)	0,41	0,38 (0,32–0,44)	0,36 (0,35–0,38)
Правая внутренняя грудная	0,40 (0,35–0,45)	0,54	0,54 (0,44–0,64)	0,38 (0,32–0,45)
Левая внутренняя грудная	0,48 (0,45–0,51)	0,38	0,50 (0,44–0,57)	0,41 (0,38–0,45)
Правая подмышечная	0,36 (0,35–0,38)	–	0,47 (0,44–0,51)	–
Левая подмышечная	0,38 (0,38–0,38)	–	0,50 (0,44–0,57)	–
Аорта на 10-м позвонке	0,98 (0,82–1,15)	1,34	–	1,29 (1,05–1,53)
Аорта на 14–15-м позвонках	0,98 (0,89–1,08)	1,21	1,31	1,49
Аорта перед подвздошными	0,57 (0,57–0,57)	0,74 (0,63–0,85)	0,94 (0,89–0,99)	2,04
Правый общий ствол подвздошных	0,54	–	0,78 (0,67–0,89)	0,69 (0,60–0,79)
Левый общий ствол подвздошных	0,54	–	0,71 (0,67–0,76)	0,58 (0,54–0,64)
Правая наружная подвздошная	0,28 (0,25–0,32)	0,35 (0,32–0,38)	0,32	0,36 (0,35–0,38)
Левая наружная подвздошная	0,25 (0,23–0,29)	0,33 (0,29–0,38)	0,32	0,32 (0,29–0,35)
Правая внутренняя подвздошная	0,22 (0,13–0,32)	0,22 (0,19–0,25)	0,35	0,30 (0,25–0,35)
Левая внутренняя подвздошная	0,22 (0,13–0,45)	0,22 (0,19–0,25)	0,35	0,31 (0,25–0,38)

исследовании тюленей, достаточно полно описана Е.И. Соболевским (1986). У него же имеются сведения об их относительном диаметре, но рассчитаны они не от основания дуги аорты, как это делают другие авторы, а от ее расширенной части, что исключает возможность рассмотрения основного феномена — увеличения диаметра начального отдела артериальной системы (дуги аорты), а также снижает достоверность суждений об адаптивном характере изменений калибра артерий, отходящих от дуги аорты и питающих основные органы тела этих животных. Поэтому мы вернемся к рассмотрению относительных показателей внешнего диаметра аорты и крупных стволов артерий, приняв за 100 % диаметр аорты в ее основании, как это делают другие исследователи (Соколов, 1959; Мужчинкин, 1971, 1975, 1998; Drabek, 1975).

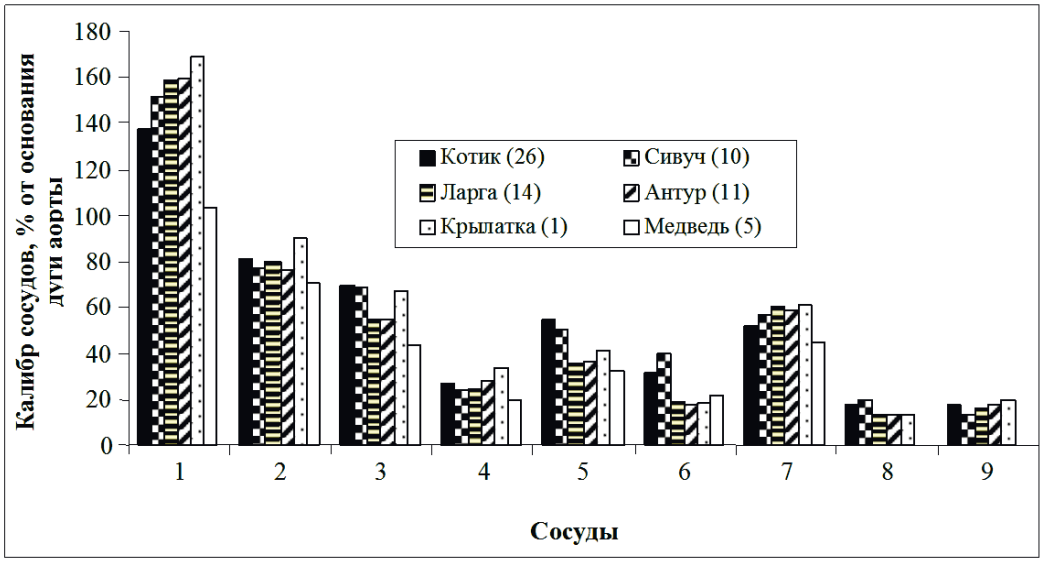

Рис. 1. Относительные данные калибра аорты и отходящих от нее некоторых артериальных сосудов: *1* — расширенная часть дуги аорты; *2* — нисходящая часть дуги аорты; *3* — плечеголовной ствол; *4* — общая сонная; *5* — подключичная; *6* — плечешейная; *7* — аорта на 15-м позвонке; *8* — внутренняя подвздошная; *9* — наружная подвздошная

Fig. 1. Relative values of aorta caliber and some joined arterial vessels: *1* — dilated portion of the aortic arch; *2* — descending aorta; *3* — brachiocephalic trunk; *4* — common carotid; *5* — subclavian; *6* — omocervical; *7* — aorta on the 15th vertebra; *8* — internal iliac; *9* — external iliac

Как видно на рис. 1, видовой аспект калибра сосудов хорошо выражен и, исходя из уже известных фактов по этой проблеме (Slijper, 1968; Drabek, 1975; и др.), вполне ожидаем. Самое большое расширение дуги аорты наблюдается у крылатки (69,6 %). Наименее выраженное среди представленных здесь ластоногих — у морского котика (36,9 %), а в целом у настоящих тюленей расширение аорты выражено сильнее, чем у ушастых. У сухопутного медведя расширение дуги аорты почти незаметно. В то же время сужение аорты в нисходящей ее части менее всего выражено у крылатки (10 %). У других видов тюленей сужение чуть больше (20 %), но межвидовые различия небольшие. Более всего аорта сужена у медведя (27,5 %).

Видовые характеристики калибра общей сонной артерии у всех тюленей сходны. Показатели ее относительного диаметра у тюленей колеблются в пределах 25–30 %, а у медведя составляют 20 % от калибра аорты у ее основания.

Подключичная и плечевая артерии лучше развиты у ушастых тюленей, а диаметр аорты на 15-м позвонке — у настоящих тюленей.

Внутренние и наружные подвздошные артерии в целом почти равны по показателям, но внутренняя подвздошная, питающая заднюю конечность у ушастых тюленей, превосходит по показателям таковую у настоящих тюленей, тогда как наружная подвздошная, выполняющая аналогичную функцию по отношению к задней конечности у настоящих тюленей, больше у этих видов (см. рис. 1).

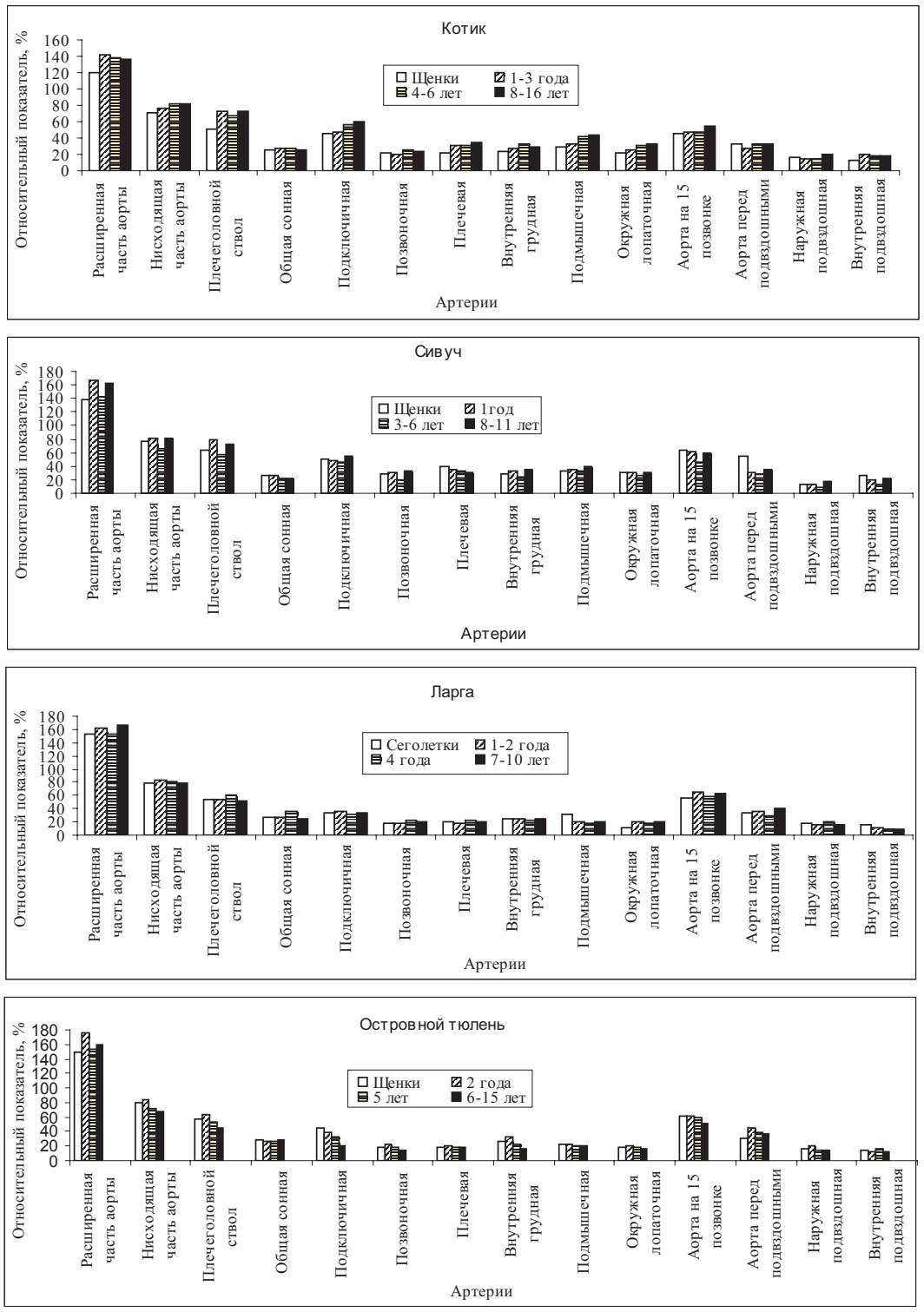

Рис. 2. Возрастные изменения относительных показателей калибра артериальных сосудов у тюленей

Fig. 2. Age-related variations for relative caliber of arterial vessels in seals

Существуют и возрастные различия в относительных показателях калибров артериальных сосудов (рис. 2).

У всех ластоногих наблюдается сходный характер расширения дуги аорты в зависимости от возраста. Оно менее выражено у щенков, чем у взрослых особей, но лидирующая позиция в этом параметре принадлежит неполовозрелым особям, в чем отражается неравномерность роста систем органов в онтогенезе.

Возрастные изменения диаметра нисходящей части аорты характеризуются видовой индивидуальностью. У морского котика относительный калибр нисходящей части аорты с возрастом увеличивается с 70,8 до 81,8 %, у сивуча колеблется почти в тех же пределах — 66,8–81,5, у ларги составляет 79,0–84,3, у островного тюленя — 66,8–84,6 %. У большинства видов максимальные показатели калибра отмечаются у молодых животных.

По характеру возрастных изменений калибра плечеголовного ствола наблюдается сходство с результатами измерений предыдущего сосуда, но показатели их ниже.

Особенность возрастных измерений калибров сонных артерий — незначительные колебания таковых. У всех видов относительный диаметр сонных артерий у щенков почти равен диаметру их у взрослых животных, а у отдельных видов (островной тюлень) даже несколько преобладает над ним (рис. 2).

Калибр подключичной артерии ушастых и настоящих тюленей различен. У первых наибольший относительный диаметр имеют взрослые, у вторых — молодые животные.

Последующий ряд артерий (позвоночная, плечевая, внутренняя грудная, подмышечная, окружная лопаточная) имеют низкий показатель диаметра, который колеблется от возраста к возрасту в незначительных пределах.

Калибр артерии на 15-м позвонке у щенков почти такой же, как у животных последующих возрастных групп.

Относительный калибр наружной подвздошной у настоящих тюленей наибольший у щенков, а у ушастых тюленей — у взрослых особей. В то же время наибольший относительный калибр внутренней подвздошной артерии больше у взрослых животных.

Известно, что размеры органов, как и размеры тела, видоспецифичны и определяются происхождением и исторически сложившимися взаимоотношениями организма со средой. Каждый орган имеет свою специфику формирования и роста в процессе индивидуального развития животного. На конечные размеры и массу органов оказывают влияние как общие размеры самого животного, так и адаптивные реакции его организма в связи с особенностями образа жизни (Шварц и др., 1968).

Согласно приведенным выше материалам, относительная масса сердца у более специализированных к водному образу жизни Phocidae больше, чем у тюленей, относящихся к семейству Otariidae, поскольку при глубоководных погружениях уровень метаболизма повышается (Ray, 1963). По этой же причине у медведя относительная масса сердца выше, чем у всех изученных нами тюленей, так как перемещения по земле более энергозатратны, чем в воде (Коржуев, 1971; Шмидт-Ниельсен, 1982). В этом плане показательны данные А.В. Яблокова с соавторами (1972), согласно которым у быстроходной белокрылой морской свиньи *Phocoenoides dalli* относительная масса сердца составляет 1,31 %, а у тихоходной обыкновенной морской свиньи *Phocoena phocoena* — только 0,45 %. Среди наземных млекопитающих аналогичная картина: у кролика — 2,4 %, а у заяца — 7,7 %; обычной лошади — 6,0, а у беговой — 11,5; у домашней собаки — 5,0 %, а у гончей — 11, 0 % и т.д. (Шварц и др., 1968).

По мнению Слайпера (Slijper, 1968), форма сердца обусловлена пространственным соотношением органов в грудной полости, а превосходство толщины стенок левого желудочка сердца над правым — соотношением нагрузок, испытываемых ими. Вывод Слайпера в наших материалах подтверждается как снижением индекса (отношение длины к ширине) сердца в ряду рассматриваемых здесь животных от медведя к котику, сивучу, ларге, островному тюленю и крылатке, так и по показателю индексов ширины сердца, согласно которому звери располагаются в обратном порядке. Полученные нами данные по форме сердца у северотихоокеанских ластоногих сопоставимы с таковыми по антарктическим тюленям и характеризуют степень кардиоваскулярной адаптации

к глубоководному погружению, обусловленную силой гидростатического давления, которое тюлени испытывают при нырянии. Широкое, компактное сердце будет меньше подвергаться деформации (Drabek, 1975).

Феномен расширения восходящей части дуги аорты у тюленей известен давно (Burow, 1838), но однозначного толкования функциональной значимости его нет. Слайпер (Slijper, 1968), исследовавший 6 видов ластоногих, расширение аорты обнаружил не у всех и функциональное значение его не определил. Драбек (Drabek, 1975), на основании анализа данных исследований Ирвинга с соавторами (Irving, 1942) и Елснера (Elsner, 1969) об особенностях кровераспределения и артериального давления у ластоногих в период заныривания, согласен с ними в том, что высоко эластичным бульбообразным расширением дуги аорты обеспечивается постоянство артериального давления при асфиксии. Не исключается также, что расширение аорты может действовать как пассивное сердце в течение диастолы, обеспечивая перфузию мозга (Strauss, 1969), или поддерживать нормальное давление в коронарной системе, осуществляя должную перфузию кардиальной ткани (Drabek, 1975). По нашему мнению, вся приведенная аргументация вполне логична, учитывая наличие у тюленей хорошо выраженного сосудосуживающего эффекта при гипоксии (Elsner, 1969; Галанцев, 1977, 1982). Тем не менее расширением дуги аорты характеризуются не только морские млекопитающие. Наибольшая близость к тюленям по соотношению калибров аорты у основания и в ее восходящей части среди наземных млекопитающих обнаружена у американского барсука *Taxida taxus* (Drabek, 1975). В меньшей степени это выражено у медведя (см. рис. 1). Характерная черта образа жизни американского барсука и бурого медведя — зимняя спячка, в период которой проявляются такие же физиологические реакции (брадикардия, аритмия, задержка дыхания, снижение температуры тела и др. (Слоним, 1971)), как и у морских млекопитающих в период ныряния (Elsner, 1969). Конвергентное сходство в строении и развитии некоторых отделов артериальной системы у сравниваемых морских и наземных видов млекопитающих может быть вызвано однотипностью физиологических реакций их организма на соответствующие условия существования.

Конструктивные особенности телосложения, связанные с особенностями локомоции разных семейств ластоногих, определили величину относительных показателей диаметра подключичных и плечевых, внутренних и наружных подвздошных артерий. У ушастых тюленей ведущая роль в локомоции передних конечностей детерминировала мощное развитие торакальной части туловища, стимулируя его обильным кровоснабжением посредством подключичных и плечевых артерий. У настоящих тюленей они менее развиты. Аналогичная зависимость калибра артериальных сосудов от конструктивных особенностей телосложения и использования при передвижении в воде передних (котик, сивуч) или задних (ларга, островной тюлень, крылатка) конечностей прослеживается и в кровоснабжении ластов, где относительный диаметр внутренней подвздошной артерии у ушастых тюленей превосходит таковой у настоящих тюленей, в то время как в калибре наружной подвздошной артерии наблюдается обратное соотношение.

Почти не меняющимся в постнатальном онтогенезе относительным диаметром общих сонных артерий подтверждается важность кровоснабжения головного мозга на всех стадиях индивидуального развития животных.

Выявленное превосходство относительных калибров всех артериальных стволов у тюленей над таковыми бурого медведя (рис. 1) предполагает наличие в организме исследованных нами тюленей большего, чем в организме медведя, объема крови, хотя, по мнению В.П. Галанцева (1982), у большинства ныряющих видов объем крови существенно не отличается от такового у наземных животных. Однако у собаки, например, количество крови составляет всего 5,7–7,8 % массы тела, тогда как у ластоногих — 10,0–15,0 % (Соколов, 1959), в том числе у морского котика — 10,7, у сивуча — 10,6, у ларги — 7,3–9,6, у островного тюленя — 9,4–12,0 % (Косыгин, Кузин, 1979; Кузин, 1999, 2010). Аналогичного мнения по данному параметру придерживаются и другие исследователи (Bryden, Lim, 1969; Elsner, 1969; Lenfant et al., 1970).

Заключение

Выработавшиеся в процессе эволюции приспособительные сердечно-сосудистые реакции как эффективная мера защиты организма тюленей от гипоксии и сопутствующее им перераспределение кровотока, сохраняющего необходимый уровень снабжения жизненно важных органов и тканей обогащенной кислородом кровью во время ныряния, сопровождались конструктивным совершенствованием морфологических структур, выразившимся в увеличении калибра артерий и способности их к авторегуляции его в разных жизненных ситуациях. В первую очередь это касается сосудов, снабжающих кровью сердце и мозг. Немаловажную роль в морфологических преобразованиях сосудистого русла органов играет интенсивность физических нагрузок, испытываемых ими в процессе жизнедеятельности организма. Это хорошо проявляется при анализе данных по толщине стенок желудочков сердца и по относительным величинам калибров артерий, снабжающих кровью главные движители — у ушастых тюленей передние, а у настоящих тюленей задние конечности.

Морфометрический эффект преобразования абсолютных значений большинства калибров сосудов в онтогенезе хорошо коррелирует с размерами тела. По относительным данным отмечена неравномерность прироста диаметра сосудов в отдельных возрастных категориях животных.

Расширение дуги аорты как структуры, посредством которой обеспечиваются кровью основные жизнеобеспечивающие органы тела животного при асфиксии, ярче всего выражено у крылатки как у вида, способного к более глубоководным и продолжительным погружениям среди изученных нами тюленей.

Изменение с возрастом относительного диаметра дуги аорты у тюленей — прогрессирующий процесс. У щенков относительный диаметр дуги аорты меньше, чем у взрослых особей.

Список литературы

Галанцев В.П. Физиологические адаптации ныряющих животных // Экологическая физиология. Ч. 3 : Физиология животных в различных физико-географических зонах. — Л. : Наука, 1982. — С. 427–476.

Галанцев В.П. Эволюция адаптаций ныряющих животных : моногр. — Л. : Наука, 1977. — 191 с.

Жеденов В.Н. Легкие и сердце животных и человека : моногр. — М. : Высш. шк., 1961. — 478 с.

Коржуев П.А. Эволюция, гравитация, невесомость : моногр. — М. : Наука, 1971. — 151 с.

Косыгин Г.М., Кузин А.Е. Справочные показатели тихоокеанских ластоногих : моногр. — Владивосток : ТИНРО, 1979. — 130 с.

Кузин А.Е. Островной тюлень : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — 273 с.

Кузин А.Е. Северный морской котик : моногр. — М. : Совет по мор. млекопит., 1999. — 395 с.

Мужчинкин В.Ф. Артериальная система северных морских котиков и варианты ее строения // Изв. ТИНРО. Т. 80 : Тр. ВНИРО. Т. 82. — 1971. — С. 93–101.

Мужчинкин В.Ф. О возрастных изменениях просветов артерий морского котика // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. — 1975. — № 10. — С. 23–29.

Мужчинкин В.Ф. Сердце и артериальная система // Северный морской котик. — М., 1998. — Ч. 1. — С. 151–168.

Слоним А.Д. Экологическая физиология животных : моногр. — М. : Высш. шк., 1971. — 468 с.

Соболевский Е.И. Морфологические исследования артериальной системы ластоногих (Pinnipedia) // Зоол. журн. — 1986. — Т. 65, вып. 9. — С. 1400–1409.

Соколов А.С. Особенности калибра и распределения некоторых кровеносных сосудов у водных (тюлень) и наземных (собака) млекопитающих // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. — 1959. — Т. 38, вып. 12. — С. 27–34.

Тихомиров Э.А., Клевезаль Г.А. Методы определения возраста некоторых ластоногих // Определение возраста промысловых ластоногих и рациональное использование морских млекопитающих. — М. : Наука, 1964. — С. 5–20.

Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных : Тр. Ин-та экологии растений и животных АН СССР. — Свердловск, 1968. — Вып. 58. — 387 с.

Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда : моногр. — М. : Мир, 1982. — 800 с.

Яблоков А.В., Белькович В.М., Борисов В.И. Киты и дельфины : моногр. — М. : Наука, 1972. — 472 с.

Bryden M.M., Lim G.H.K. Blood parameters of the southern elephant seal (*Mirounga leonina* Linn.) in relation to diving // Comp. Biochem. and Physiol. — 1969. — Vol. 28, № 1. — P. 139–148.

Burow A. Uber das Gefassystem der Robben // Anat. Physiol. — 1838. — P. 230–258.

Drabek C.M. Some anatomical aspects of the cardiovascular system of Antarctic seals and their possible functional significance in diving // J. Morphol. — 1975. — Vol. 145, № 1. — P. 85–105.

Elsner R. Cardiovascular adjustments to diving // The Biology of Marine Mammals / ed. H.T. Andersen. — N.Y. ; L. : Acad. Press, 1969. — P. 117–145.

Elsner R.W., Franklin D.L., van Citters R.L., Kenney D.W. Cardiovascular defense against asphyxia // Science. — 1966. — Vol. 153, № 3739. — P. 941–949.

Irving L., Scholander P.F., Grinnell S.W. The regulation of arterial blood pressure in the seal during diving // Am. J. Physiol. — 1942. — Vol. 135. — P. 557–566.

King J.E. Comparative anatomy of the major blood vessels of the sealions Neophoca and Phocarctos; with comments on the differences between the otariid and phocid vascular systems // J. Zool. — 1977. — Vol. 181. — P. 69–94.

King J.E., Harrison R.J. Some notes on the Hawaiian monk seal // Pacific Sci. — 1961. — Vol. 15, № 2. — P. 282–293.

Lenfant C., Johansen K., Torrance J.D. Gas transport and oxygen storage capacity in some pinnipeds and the sea otter // Respir. Phisiol. — 1970. — Vol. 9, № 2. — P. 277–286.

Murie J. Researches upon the anatomy of the Pinnipedia. Part 3: Descriptive anatomy of the Sea-lion (*Otaria jubata*) // Trans. Zool. Soc. London. — 1874. — Vol. 8, № 9. — P. 501–582.

Ray C. Locomotion in pinnipeds // Natural History. — 1963. — Vol. 72, № 3. — P. 10–21.

Slijper E.J. On the heart of temporary aquatic mammals with special reference to the embryonic pathways // Bijdr. Dierk. — 1968. — Vol. 38. — P. 75–84.

Strauss M.B. Mammalian adaptations to diving. — U.S. Naval Submarine Medical Center, Groton, Conn., 1969. — 31 p.

Turner W. Viscera of elephant seal. Rep. Sci. Res. Voy. H.M.S // Challenger Zoology. — 1888. — Vol. 26, № 68. — P. 135–138.

Поступила в редакцию 6.04.15 г.