

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования «Санкт-Петербургская государственная ветеринарная академия»

На правах рукописи

Прусакова Анна Валерьевна

**МОРФОЛОГИЯ И ВАСКУЛЯРИЗАЦИЯ ПЕЧЕНИ КОЗЫ
АНГЛО-НУБИЙСКОЙ ПОРОДЫ**

06.02.01 – диагностика болезней и терапия животных, патология,
онкология и морфология животных

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата ветеринарных наук

научный руководитель –
доктор ветеринарных наук,
профессор Зеленовский Н. В.

Санкт-Петербург
2021

Оглавление

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ.....	3
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	11
1.1 Макроморфология печени.....	11
1.2 Билиарная система печени	24
1.3 Сосудистая система и иннервация печени и желчного пузыря.....	32
1.4 Микроморфология печени и желчного пузыря.....	38
2. СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	54
2.1 Материал и методы исследования.....	54
2.2 Макроморфология печени козы англо-нубийской породы.....	60
2.3 Васкуляризация и иннервация печени козы англо-нубийской породы.....	66
2.3.1 Артериальное кровоснабжение печени козы англо-нубийской породы.....	66
2.3.2 Система воротной вены печени козы англо-нубийской породы.....	72
2.3.3 Система печеночных вен козы англо-нубийской породы.....	76
2.4 Билиарная система печени козы англо-нубийской породы.....	81
2.5. Лимфатическая система печени козы англо-нубийской породы.....	82
2.6 Иннервация печени козы англо-нубийской породы.....	84
2.7 Гистологическая организация печени козы англо-нубийской породы на этапах постнатального развития.....	86
2.8 Гистологическая организация стенки желчного пузыря козы англо-нубийской породы.....	101
2.9 Ультраструктурная организация печени козы англо-нубийской породы.....	106
2.10 Ультраструктурная организация тенки желчного пузыря козы англо-нубийской породы.....	120
3. ОБСУЖДЕНИЕ.....	133
4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	152
5. ВЫВОДЫ.....	153
6. ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРЕДЛОЖЕНИЯ И РЕКОМЕНДАЦИИ ПРОИЗВОДСТВУ.....	157
7. ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕЙ РАЗРАБОТКИ ТЕМЫ.....	158
8. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	159

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Печень выполняет несколько сотен функций, включающих тысячи различных химических реакций (Грин, Н., Стаут, У., Тейлор, Д., 1996; Дроздова, Л. И., Кундрюкова, У. И., 2010; Гаева, В. А., Минченко, В. Н., Гамко Л. Н., 2020). Многостороннее значение печени для организма говорит о сложности ее строения и наличии существенных детальных отличий от общей структурной организации, характерной для остальных желез (Климов, А. Ф., 2013). По сложности устройства ее часто сравнивают с головным мозгом (Malarkey, D. E., et al., 2005; David, E. Malarkey, Johnson, K., Ryan L., Boorman, G., Robert, R., 2005). Реализация функций печени осуществляется благодаря пространственной организации ее тканевых компонентов и их взаимосвязи с интраорганными кровеносными сосудами (Лемещенко, В. В., Криштофорова, Б. В., 2013).

Для раскрытия жизненных процессов, протекающих в организме животных, и получения возможности управления ими с целью повышения продуктивности, необходимо всестороннее изучение печени в процессе ее онтогенетического развития (Уша, Б. В., 1979).

В настоящее время наиболее актуальными являются исследования, посвященные установлению анатомических и гистологических закономерностей организации внутренних органов у животных в зависимости от их вида, породы, а также условий содержания (Козырев, С. Г. и др., 2018; Донских, П. П., Минченко, В. Н., 2020).

Это связано с тем, что на данный момент актуальным направлением современной морфологии является изучение нормы строения органов, которая отражает закономерности их индивидуальной изменчивости (Автандилов, Г. Г., 2002).

Болезни печени и желчевыводящих путей крайне распространены и представляют собой острую проблему (Бабак, О. Я., 2005; Вовк, Е. И., 2011). Многие из них затрудняют разведение мелкого рогатого скота (Василевич, Ф.

И. и др., 2008; Косминков, Н. Е., Лайпанов, Б. К., 2010), так как печень подвержена большому числу паразитарных заболеваний опасных как для человека, так и для животных. К ним можно отнести эхинококкоз, фасциолез, описторхоз, альвеококкоз, дикрацелиоз. Печень лежит на пути миграции личиночных стадий нематод, таких как аскариды и некоторые стронгилиды (Василевич, Ф. И. и др., 2008; Акбаев, М. Ш. и др., 2008; Василевич, Ф. И. и др., 2010).

Помимо того, что печень употребляют в пищу как высококалорийный диетический продукт питания, она является, наряду с легкими, источником получения гепарина, используемого в качестве стабилизатора крови (Лебедева, Н. А., Бобровский, А. Я., Писменская, В. Н. и др., 1985).

Таким образом, знания об особенностях морфологии печени крайне необходимы для разработки эффективных методов диагностики и лечения, связанных с ней заболеваний (Репина, Э. Ф., Каримов, Д. О., Байгильдин, С. С., Тимашева, Г. В., Хуснутдинова, Н. Ю., Гимадиева, А. Р., Мусина, Л. А., Смолянкин, Д. А., 2020; Убашев, О. И., 2003) и грамотного проведения ветеринарно-санитарной экспертизы продуктов убоя.

Степень разработанности темы. В настоящее время недостаточно изучена морфология печени у представителей семейства жвачных. В литературе отсутствуют данные, касающиеся макро- и микроморфологии печени козы англо-нубийской породы, а также данные о ультраструктурной организации ее клеточных и неклеточных элементов. Нет сведений, касающихся закономерностей постнатального развития печени у данного вида животных. До сих остаются открытыми вопросы, касающиеся микро- и ультраструктурной организации стенки желчного пузыря.

Цель и задачи исследования. Цель исследования – установить особенности постнатального развития и кровоснабжения печени и желчного пузыря у козы англо-нубийской породы, а также особенности их макро- и микроморфологии, включая ультраструктурную организацию их клеточных и неклеточных компонентов.

Для достижения поставленной цели перед нами стояли следующие **задачи**:

- установить закономерности морфологии печени и желчного пузыря у козы англо-нубийской породы на этапах постнатального онтогенеза;
- установить закономерности васкуляризации, оттока лимфы и иннервации печени и желчного пузыря у козы англо-нубийской породы на этапах постнатального онтогенеза;
- установить закономерности строения билиарной системы печени у козы англо-нубийской породы на этапах постнатального онтогенеза;
- установить закономерности ультраструктурной организации клеточных и неклеточных элементов печени и стенки желчного пузыря у козы англо-нубийской породы.

Объект исследования. В качестве объекта при проведении данного исследования использовали кадаверный материал, полученный от коз англо-нубийской породы, выращенных в условиях фермерского хозяйства «Гжельское подворье» Московской области. Исследование провели на достаточных по числу групп животных в пределах четырех возрастных групп: новорожденные козлята; трехмесячные козлята; шестимесячные козлята; взрослые годовалые животные.

Предмет исследования. Предметом для исследования являлись: морфология печени и желчного пузыря у козы англо-нубийской породы на этапах постнатального онтогенеза; синтопия экстрамуральных и интрамуральных сосудов печени и желчного пузыря у козы англо-нубийской породы на этапах постнатального онтогенеза; синтопия структурных компонентов билиарной системы печени у козы англо-нубийской породы на этапах постнатального онтогенеза; синтопия и скелетотопия нервов и нервных сплетений печени; гистоструктура печени и стенки желчного пузыря; ультраструктура клеточных и неклеточных элементов печени и желчного пузыря у козы англо-нубийской породы.

Научная новизна и ценность полученных результатов. Заключаются в том, что впервые с применением традиционных и современных морфологических методов исследования установлен ряд уникальных закономерностей постнатального онтогенеза печени и желчного пузыря у козы англо-нубийской породы. Впервые установлены закономерности постнатального онтогенеза кровеносной и билиарной систем, а также закономерности гистологической организации стенки желчного пузыря у козы англо-нубийской породы. Впервые установлены закономерности синтопии нервных стволов и сплетений, участвующих в иннервации печени и желчного пузыря у козы англо-нубийской породы. Впервые установлены закономерности ультраструктурной организации клеточных и неклеточных элементов печени и желчного пузыря у козы англо-нубийской породы. Усовершенствована методика изучения кровеносной системы печени.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные данные о закономерностях постнатального развития печени и желчного пузыря, их макро-, микро- и ультраструктурной организации, а также данные о строении кровеносной и билиарной систем печени у козы англо-нубийской породы существенно обогащают сравнительную анатомию. Они являются основополагающими для развития теории эволюции и могут быть применимы при:

- изучении видовой, сравнительной и породной морфофизиологии и патоморфологии застенных пищеварительных желез;
- оценке морфофункционального состояния печени с целью определения границы нормы и патологии;
- проведении научно-исследовательской работы в лабораториях, изучающих морфофизиологию органов желудочно-кишечного тракта;
- изучении патогенеза заболеваний печени и пищеварительной системы;
- проведении профилактических, диагностических и лечебных мероприятий;

- составлении учебников, атласов, учебных пособий и справочников по анатомии и гистологии животных.

Разработанная в ходе исследования методика посмертного изучения кровеносной системы печени может быть рекомендована в качестве базовой при исследовании морфологии печени и физиологии ее гемоциркуляции.

Методология и методы исследования. При проведении исследования использовали комплекс традиционных и современных морфологических методов, включающий тонкое анатомическое препарирование под контролем стереоскопического микроскопа МБС-10, фотографирование, макро- и микроморфометрию, вазорентгенографию, изготовление коррозионных препаратов с применением безусадочных пластических масс акрилового ряда, гистологический и электронномикроскопический методы, а также методику компьютерной томографии.

Основные положения, выносимые на защиту:

- закономерности макростроения печени и желчного пузыря у козы англо-нубийской породы на этапах постнатального онтогенеза;

- закономерности кровоснабжения и иннервации печени и желчного пузыря у козы англо-нубийской породы на этапах постнатального онтогенеза;

- закономерности строения билиарной системы печени у козы англо-нубийской породы на этапах постнатального онтогенеза;

- закономерности гистологической организации печени и стенки желчного пузыря у козы англо-нубийской породы;

- закономерности ультраструктурной организации клеточных и неклеточных элементов печени и желчного пузыря у козы англо-нубийской породы.

Достоверность полученных результатов подтверждается: доказанностью повторения результатов; использованием сертифицированных приборов; использованием репрезентативной выборки объектов исследования, которая соответствовала целям и задачам исследования;

применением комплекса морфологических методов исследования, включающего тонкое анатомическое препарирование, макро- и микроморфометрию, вазорентгенографию, изготовление коррозионных препаратов, световую и электронную микроскопию; достаточным объемом фактического материала, обработанного методом вариационной статистики, адаптированном к проведению биологических исследований; публикацией результатов работы в рецензируемых журналах.

Внедрение результатов исследования. Полученные уникальные данные о закономерностях постнатального развития печени и желчного пузыря, их макро-, микро- и ультраструктурной организации, данные о строении кровеносной и билиарной систем печени у козы англо-нубийской породы, а также разработанная методика изучения кровеносной системы печени используются в научно-исследовательской работе и в учебном процессе ряда вузов Российской Федерации: ФГБОУ ВО «Уральский Государственный Аграрный Университет»; ФГБОУ ВО «Дагестанский государственный аграрный университет им. М. М. Джембулатова»; ФГБОУ ВО «Брянский государственный аграрный университет»; ФГБОУ ВО «Ставропольский государственный аграрный университет»; ФГБОУ ВО «Оренбургский государственный аграрный университет».

Апробация материалов диссертации. Полученные уникальные данные о закономерностях постнатального развития печени и желчного пузыря, их макро-, микро- и ультраструктурной организации, а также данные о строении кровеносной и билиарной систем печени у козы англо-нубийской породы доложены на симпозиумах и конференциях различных уровней, включая международные, где получили признание и одобрение ведущих отечественных и зарубежных морфологов:

- Международная научно-практическая конференция «От инерции к развитию: научно-инновационное обеспечение АПК», Екатеринбург, 2020;

- Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием «Современное состояние и перспективы развития ветеринарной и зоотехнической науки», Екатеринбург, 2020;

- Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Знания молодых для развития ветеринарной медицины и АПК страны», Санкт-Петербург, 2020;

- V международная молодежная научно-практическая конференция «Молодые исследователи агропромышленного и лесного комплексов регионам», Вологда–Молочное, 2020;

- Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Знания молодых для развития ветеринарной медицины и АПК страны», Санкт-Петербург, 2021.

Публикация результатов исследования. По теме диссертационной работы опубликовано 9 работ в сборниках всероссийских и международных конференций, центральных журналах и отдельных изданиях. Из них: в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК при Министерстве науки и высшего образования РФ для публикации основных результатов диссертационной работы на соискание ученой степени кандидата и доктора наук – 3 (Иппология и ветеринария); в региональной печати – 5; в зарубежной печати – 1.

Личный вклад соискателя. Диссертация является результатом исследований, проведенных в период с 2018 по 2021 гг. Соискателем самостоятельно поставлена цель и определены задачи исследования, разработан план по его проведению. Все исследования, за исключением электронномикроскопического были проведены лично соискателем. Лично проведен анализ и обобщение всего фактического материала, написаны статьи, составлены презентации и написан текст к выступлениям на конференциях. В статьях, опубликованных совместно с проф. Зеленовским Н. В., основная часть работы выполнена диссертантом и составляет 90,0%. Соавтор не возражает в использовании данных результатов.

Соответствие работы паспорту научной специальности. Работа соответствует паспорту научной специальности 06.02.01 – диагностика болезней и терапия животных, патология, онкология и морфология животных.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 179 страницах компьютерного текста. Состоит из обзора литературы, результатов собственных исследований, включающих материалы и методы исследования, обсуждения результатов собственных исследований, заключения, выводов, практических предложений и рекомендаций производству, перспектив дальнейшей разработки темы, списка литературы, включающего 188 источников, а том числе 122 отечественных и 66 иностранных авторов. Диссертация содержит 8 таблиц, 68 макро- и микрофотографий.

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Макроморфология печени

Основная функция печени – выделение желчи, необходимой для эмульгации и всасывания жиров в тонкой кишке. За счет сильно развитой сосудистой сети печень может депонировать кровь. Синтезируя протромбин, фибриноген и факторы свертывания крови, она выполняет гемостатические функции (Ozougwu, J., 2017). В печени осуществляется метаболическое разрушение токсических веществ (Smith, M. C., Sherman, D. M., 1994; Pugh, D. G., 2002; Дроздова, Л. И., Кундрюкова, У. И., 2010). В ее тканях накапливаются витамины А, В₁₂ и D (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014). За счет наличия клеток, участвующих в адаптивном и врожденном иммунитете, печень участвует в иммунном ответе (Ozougwu, J., 2017). В эмбриональном периоде она выполняет функцию кроветворения (Enzan, H. et al., 1980; Бессарабов, Б. Ф., Алексеева, С. А., Клетикова, Л. В., 2011). После рождения функцию эритропоэза на себя берет красный костный мозг, а печень начинает играть прямо противоположную роль, участвуя в разрушении эритроцитов и гемоглобина посредством макрофагов. Последние также поглощают патогенные организмы, попавшие в кровь (Грин, Н., Стаут, У., Тейлор, Д., 1996). Благодаря этому осуществляется барьерная функция печени (Дроздова, Л. И., 2004). Помимо этого, по селезеночной вене в печень из селезенки, через систему воротной вен, поступает часть продуктов распада эритроцитов, которые перерабатываются здесь в желчные пигменты (Ленченко, Е. М., 2009).

Печень – самая крупная застенная пищеварительная железа (Ленченко, Е. М., 2009). Имеет уплощенную или выпукло-вогнутую форму. В зависимости от кровенаполнения ее цвет может изменяться от темно-коричневого до светлого красно-коричневого (Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005). Печень подразделяется на доли, форма и количество

которых зависит от вида животного (Хрусталева, И. В., 2006; Антипова, Л. В. и др., 2007), а также от степени их кровенаполнения (Грин, Н., Стаут, У., Тейлор, Д., 1996). У подсосного молодняка цвет печени желто-бурый (Климов, А. Ф., 2013; Анисимова, К. А., 2017). При этом, в ранний постнатальный период печень занимает большую часть брюшной полости (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1991).

Проводя изучение линейных размеров печени у мужчин и женщин первого периода зрелости Р. В. Бассий и др. (2019) не обнаружили между ними статистически значимой разницы. Это свидетельствует о том, что в развитии и становление печени отсутствует гендерная зависимость и половой диморфизм.

Относительная масса печени у животных колеблется в пределах 1,0-4,0% от массы тела. У хищных данный показатель может быть выше (Яковлева, Н. И. и др., 2013).

У быка домашнего печень буро-красного цвета, имеет слабо выраженную дольчатость и располагается в области правого подреберья (Klaus-Dieter, В., 2003), в плоскости от седьмого ребра до второго-третьего поясничного позвонка (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014).

Однако по данным А. И. Акаевского, Ю. Ф. Юдичева, С. Б. Слезнева (2005), у жвачных животных печень лежит в правом подреберье от уровня восьмого ребра до позвоночного конца последнего ребра. При этом она может выступать за каудальный край последнего ребра, а ее вентральный край совпадает с линией прикрепления диафрагмы до десятого ребра.

В составе печени быка домашнего можно выделить правую и левую доли. Вентральная граница правой доли представлена междолевой вырезкой, содержащей желчный пузырь, а дорсальной служит борозда каудальной полой вены. Вентральной границей левой доли служит щель круглой связкой, а дорсальной – пищеводное вдавливание (Чумаков, В. Ю., 2006). Правая доля печени направлена вверх и крепится к правой ножке диафрагмы. Левая доля направлена вниз и влево (Зеленевский, Н. В.,

Зеленевский, К. Н., 2014). Между правой и левой долями заключена средняя доля. В ее центре лежат ворота, подразделяющие ее на квадратную и хвостатую доли. Хвостатая доля несет хвостатый и сосцевидный отростки (Чумаков, В. Ю., 2006). Сосцевидный отросток слабо выражен и нависает над воротами печени (Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005), а хвостатый выступает за пределы правой доли (Ленченко, Е. М., 2009). Он сильно нависает над ее висцеральной поверхностью и, наряду с ней, несет на себе почечное вдавление (Зеленевский, Н. В., Васильев, А. П., Логинова, Л. К., 2008). Край печени может выступать за последнее ребро (Хрусталева, И. В., 2006).

Абсолютная масса печени у быков колеблется в пределах 4,5-10,0 кг, а у коров в пределах 3,4-9,2 кг. У овец ее масса доходит до 775,0 г. Относительная масса печени у быков достигает 1,04%, у коров – 1,1%, а у овец – 1,2% от массы тела (Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005).

По данным И. В. Хрусталевой (2006), у быка домашнего относительная масса печени варьирует в пределах 1,1-1,4% от массы тела.

У овец тувинской короткожирнохвостой породы печень буро-красного цвета. Она прилежит к диафрагме в области правого подреберья, ее ворота имеют вид короткой глубокой борозды. В области ворот располагаются лимфатические узлы. По тупому краю печени проходят пищеводная вырезка и вырезка каудальной полой вены. В состав средней доли печени входит хвостатая и квадратная доли. Хвостатая доля несет хвостатый и сосцевидный отростки. Последний нависает над воротами органа. У 6,5 месячных валухов масса печени составляет 548,6 г, а ее относительный вес равен 1,3% (Ван, Б., Донкова, Н. В., 2015).

У верблюда печень темно-коричневого цвета и имеет жесткую упругую консистенцию, обусловленную сильным развитием межлобулярной соединительной ткани. Длина печени составляет 67,0 см, а ширина 48,0 см, при средней массе 7,5 кг. В ее составе можно выделить левую латеральную,

левую медиальную, правую, хвостатую и квадратную доли. Тупой край печени сильно утолщен, несет борозду пищевода и каудальной полой вены. Правый, левый и вентральные края острые (Siddig, R., Abdalla, A., Ali, A., 2014).

У газели печень располагается в правом подреберье и имеет темно-коричневый цвет. В ее составе можно выделить те же доли, что и у быка домашнего, а ее масса составляет $275,40 \pm 0,21$ г (Dawood, M. S. Khamas, M. J., 2017).

У лошади печень слева достигает области 7-12 ребра, вентрально она доходит до нижней трети грудинных концов ребер, а справа достигает уровня середины 16 ребра (Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005). Однако по данным И. В. Хрустальной (2006) у лошади левая часть печени достигает левого восьмого межреберья, а правая – правого 15-го межреберья.

Печень лошади большей частью лежит в правом подреберье и имеет буро-красный цвет. Ее левая доля отделена от средней круглой связкой и несет желудочное вдавление. Она подразделяется на левую латеральную и левую медиальную доли. Правая доля несет почечное, слепокишечное и ободочное вдавления. Она отделена от средней доли глубокой междолевой вырезкой. Хвостатый и сосцевидный отростки развиты слабо. Хвостатый направлен влево, а сосцевидный вправо. На дорсальном тупом крае печени различимы пищеводное вдавление и борозда каудальной полой вены (Стекольников, А. А. и др., 2018). Абсолютная масса печени у молодых лошадей составляет 5,0 кг, а у старых колеблется в пределах от 1,5 до 3,5 кг (Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005). Относительная масса печени у лошадей составляет около 1,2% от массы тела (Хрусталева, И. В., 2006).

У лошади хвостатая доля печени варьирует по форме. В 48,00% случаев она имеет прямоугольную форму, в 26,00% грушевидную, в 14,00% овальную, в 6,00% квадратную, в 4,00% треугольную, а в 2,00% колбовидную (Chavan, N. N., Wabale, R. N., 2014). При этом левая латеральная и левая

медиальная доли у разных особей могут достигать различной степени развития (Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005).

У кролика печень красно-коричневого цвета. Ее размер может изменяться в зависимости от кровенаполнения. Она имеет уплощенно выпукло-овальную форму, а ее консистенция довольно плотная. Масса печени у кролика зависит от возраста и породы и в среднем составляет 80,0-120,0 г. (Алиев, А. А., Зеленевский, Н. В., Лайшев, К. А. и др., 2002). В своем составе она включает пять долей – левую латеральную, левую медиальную, правую, квадратную и хвостатую. Наиболее развита левая латеральная доля (Stan, F. G., 2018). Хвостатый отросток направлен влево и вниз и лежит между листками малого сальника. Печень кролика целиком входит в состав купола диафрагмы и нигде не прилежит к брюшным и реберным стенкам, за исключением левого нижнего края. Она лежит косо, заходя в оба подреберья, и смещена вправо за счет мощного хвостатого отростка, достигающего в длину 3,2 см. Таким образом, $3/5$ части печени располагаются в составе левого подреберья, а оставшиеся $2/5$ – в составе правого. Каудально печень на всем протяжении граничит с краниальной поверхностью желудка (Алиев, А. А., Зеленевский, Н. В., Лайшев, К. А. и др., 2002).

У шиншиллы четыре доли печени – левая, средняя, правая и хвостатая (Stan, F. G. 2018). Хвостатая доля состоит из ростральной и каудальной. Правая доля подразделяется на вентральную и дорсальную. Хвостатый отросток берет начало от левой доли (Nowak, E., Kuchinka, A., Kuder, T., 2014).

У морской свинки печень включает шесть долей: левую латеральную; левую медиальную; правую латеральную; правую медиальную; квадратную и хвостатую. Наибольшее развита левая латеральная доля (Stan, F. G., 2018).

У лабораторной мыши четыре основные доли печени – средняя, правая, левая и хвостатая. При этом все из них, кроме левой, могут подразделяться на две и более части (Kogure, K. et al., 1999).

У крысы масса печени варьирует от 6,5 до 12,0 г в зависимости от массы тела и в среднем составляет 4,0-6,0%. Она представляет собой округлый орган красно-коричневого цвета с неправильными очертаниями. Ее большая часть лежит в правом подреберье. В печени крысы входит шесть долей, разделенных междольковыми вырезками. Из них левая доля самая крупная, а хвостатая самая маленькая (Каркищенко, Н. Н., Грачева. С. В., 2010). Напротив, по данным F. G., Stan (2018) у крысы четыре доли – левая, средняя, правая и хвостатая. На их наличие также указывают А. Д. Ноздрев и Е. Л. Поляков (2001). При этом средняя доля большая, расположена краниально и несет глубокую вырезку круглой связки. Правая доля меньше средней и каудально прилежит к двенадцатиперстной кишке. Она разделяется вырезкой на передний и задний сегменты. Левая доля самая крупная и своим каудальным краем прилежит к желудку. Хвостатая доля самая маленькая и лежит вокруг пищевода.

По данным А. И. Акаевского, Ю. Ф. Юдичева, С. Б. Слезнева, С. Б. (2005), относительная масса печени у свиньи составляет 1,7% от массы тела, а абсолютная масса равна 2,5 кг. Однако по данным Н. А. Лебедевой, А. Я. Бобровского, В. Н. Писменской и др. (1985) абсолютная масса печени у свиньи составляет 1,5 кг.

У свиньи печень светло-красного цвета, имеет относительно большой размер (Хрусталева, И. В., 2006). Напротив, по данным В. Ф. Вракина, М. В. Сидоровой (1991) печень у свиньи желтоватого цвета. При этом за счет развитой междольковой соединительной ткани она имеет рябоватый вид (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 20014).

В области мечевидного отростка печень свиньи касается брюшной стенки (Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005). Ее большая часть лежит в правом подреберье, достигая 13-го ребра. Меньшая часть лежит в левом подреберье, достигая десятого ребра (Хрусталева, И. В., 2006). Однако по данным В. Ф. Вракина и М. В. Сидоровой (1991) у свиньи печень в составе подреберьев располагается практически симметрично.

Почечное вдавливание у свиньи отсутствует (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 20014). Левая и правая доли подразделяются междолевыми вырезками на левую латеральную и левую медиальную, правую латеральную и правую медиальную. Ворота печени делят среднюю долю на хвостатую и квадратную (Вракин, В. Ф. и др., 2008; Муллакаев, О. Т. и др., 2014). Хвостатый отросток сильно развит, направлен вправо, по его поверхности проходит каудальная полая вена (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 20014). Напротив, А. И. Акаевский, Ю. Ф. Юдичев, С. Б. Слезнев, С. Б. (2005) указывают на слабое развитие хвостатого отростка печени у свиньи.

У сеголетков бурого медведя масса печени достигает 450,00 г, у ланчаков 800,00 г, у взрослых самцов 5600,00 г, а у самок 2900,00 г и может достигать 3,00% от массы тела (Шевченко, Б. П., 2003). В состав печени входят те же доли, что и у собаки. Правая латеральная доля имеет трапециевидную форму. Правая медиальная и левая медиальная доли неправильной треугольной формы. Левая латеральная доля самая большая и имеет бобовидную форму. Хвостатая доля имеет серповидную форму и несет вытянутый дорсально хвостатый отросток (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014).

По данным Ю. Ю. Бартеновой (2013), у бурого медведя с возрастом цвет печени постепенно меняется от светло-красного до темно-красного. Круглая связка хорошо развита. Квадратная доля серповидной формы и прилежит к желчному пузырю справа. Хвостатая доля самая минимальная по массе и несет дорсально вытянутый сосцевидный отросток. Справа от последнего лежит вырезка каудальной полой вены, а слева пищеводная вырезка. Правая доля подразделяется неглубокой вырезкой на правую латеральную и правую медиальную доли. Латеральная из них несет почечное вдавливание. Левая доля также подразделяется на левую латеральную и левую медиальную доли. При этом левая латеральная доля самая крупная из долей печени.

У человека печень красно-бурого цвета, имеет мягкую консистенцию, лежит в области правого подреберья и надчревной области, отчасти занимая левое подреберье (Борзяк, Э. И., Волкова, Л. И., Добровольская, К. А., 1993). Ее нижний острый край несет вырезку желчного пузыря и вырезку круглой связки, а задний край закруглен. Висцеральная поверхность соприкасается с желудком, верхней частью двенадцатиперстной кишки и с правым концом поперечной ободочной кишки. Желчный пузырь лежит на правой доле печени (Иванов, В. А. и др., 2016). Диафрагмальная поверхность несет сердечное вдавливание, образованное в результате прилегания сердца к диафрагме, а через нее и к тканям печени. На висцеральной поверхности печени заметны желудочное, пищеводное, двенадцатиперстно-кишечное, надпочечниковое и ободочно-кишечное вдавливания (Борзяк, Э. И., Волкова, Л. И., Добровольская, К. А., 1993).

У взрослого человека масса печени примерно равна 1500-1800 г, что составляет 1/50 от массы тела. У детей относительная масса печени составляет 1/20 от массы тела (Krishnamurthy, G. T., Krishnamurthy, S., 2000). У новорожденных печень имеет большие размеры и занимает более половины от объема брюшной полости. Ее масса равна 135,00 г, что составляет 4,0-4,5% от массы тела. У взрослого человека последний показатель варьирует в пределах 2,0-3,0% (Борзяк, Э. И., Волкова, Л. И., Добровольская, К. А., 1993).

Печень человека состоит из правой и левой долей, разделенных серповидной связкой (Зуфаров, К. А., 1993; Привес, М. Г., 2006). Напротив, иностранные авторы в составе печени человека выделяют четыре доли – правую, левую, квадратную и хвостатую (Kogure, K. et al., 1999; MacSween, R. N. M. et al., 2002). В состав долей можно выделить сектора, разделяющиеся на сегменты. Всего в печени человека можно выделить пять секторов и восемь сегментов (Torzilli, G. et al., 2010; Pietro, M., et al., 2014; Зуфаров, К. А., 1993; Привес, М. Г., 2006). В основе данного деления лежит синтопия кровеносных сосудов и желчных протоков. Левая доля включает

три сектора и четыре сегмента, а правая сформирована двумя секторами и четырьмя сегментами (Борзяк, Э. И., Волкова, Л. И., Добровольская, К. А., 1993).

У рыси евразийской печень – крупный паренхиматозный орган, расположенный в центре тяжести тела за диафрагмой, имеющий красно-бурый цвет. Между ней и желудком залегает малый сальник. Долевое деление печени соответствует кошке домашней. При этом наибольшей величины достигает ее левая доля (Бартенева, Ю. Ю., Зеленевский, Н. В., 2013).

Масса печени у кошки достигает 95,5 г, что составляет 3,11% от массы тела (Зеленевский, Н. В., Хонин, Г. А., 2004). Она красно-бурого цвета, имеет округлую форму, большей частью лежит в составе правого подреберья (Ноздрачев, А. Д., 1973). Наибольшее развитие из всех долей получает левая латеральная доля (Митряева, Е. В., 2012). Она покрывает большую часть вентральной поверхности желудка. Левая медиальная доля небольшая. Правая латеральная доля располагается дорсокаудальной правой медиальной доли. Она глубоко расщеплена на краниальную и каудальную части. Каудальная часть достигает каудального конца правой почки, прилегая к ее вентральной поверхности, а краниальная – правого надпочечника, соприкасаясь с ним дорсальной поверхностью. Правая медиальная доля печени обширна и несет желчный пузырь с пузырным протоком. Хвостатая доля лежит на правой латеральной доли печени, имеет вытянутую треугольную форму и частично закрывает вход в мешок малого сальника (Ноздрачев, А. Д. 1973). Рост массы печени у кошки домашней во многом определяется ростом массы желудочно-кишечного тракта (Митряева, Е. В., 2012). При этом ее топография может несколько изменяться в зависимости от степени наполнения входящих в его состав органов (Eken, E, Gezici, M., 2002).

Абсолютная и относительная масса печени у собак зависит от породы. Относительная масса колеблется в пределах от 1,33% до 5,95% от массы

тела, а абсолютная масса в пределах от 127,0 г до 1350,0 г (Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005). По данным Н. В. Зеленецкого и Г. А. Хонина (2004) масса печени у собаки в среднем составляет 500,0 г, а относительная колеблется в пределах от 2,8% до 3,4% от массы тела. Напротив, по данным И. В. Хрусталева (2006), масса печени у собаки варьирует от 2,8 до 4,0% от массы тела. По данным Б. М. Хромова и др. (1972), у собаки со средней массой тела 13,3 кг, средняя масса печени достигает 450,0 г. То есть составляет 3,38% от массы тела. При увеличении печени ее задние края хорошо прощупываются за пределами реберных дуг (Зеленецкий, Н. В., Хонин, Г. А., 2004).

У собаки печень темно-красного цвета и имеет относительно большой размер (Хрусталева, И. В., 2006). Лежит она в правом и левом подреберьях, а также в области мечевидного хряща, соприкасаясь со стенками брюшной полости (Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005). Ее висцеральная поверхность несет легкие вдавливания петель тощей кишки и сигмовидного изгиба двенадцатиперстной кишки. Последние неглубоки и на извлеченной и расправленной печени исчезают. Также для собаки характерно наличие постоянного почечного вдавления (Зеленецкий, Н. В., Хонин, Г. А., 2004).

Печень собаки состоит из семи долей, характерных для кошки домашней. Наименьшей является хвостатая доля, несущая вдавливание пищевода (Зеленецкий, Н. В., Зеленецкий, К. Н., 2014) рядом с которым проходит каудальная полая вена (Лебедев, М. И., Зеленецкий, Н. В., 1995). По данным Б. М. Хромова и др. (1972) правая медиальная доля печени у собаки несколько меньше чем левая и имеет полуовальную форму. Квадратная доля узкая. Левая латеральная доля самая большая из долей и имеет полуовальное очертание. Левая медиальная доля имеет призматическую форму. Хвостатая доля лежит дорсально и справа. Она несет на себе хвостатый и сосцевидный отростки.

Хвостатый отросток у собаки сильно развит, иногда раздваивается. Он направлен вправо и каудально в сторону правой почки и несет на себе почечное вдавливание. При этом с почкой также соприкасается и дорсальный край правой латеральной доли печени. Сосцевидный отросток направлен в сторону ворот органа (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014). Он имеет пирамидальную форму и располагается в полости малого сальника (Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005).

У трубкакуба печень – дольчатый орган, плотной консистенции. С диафрагмой она соединяется широкой серповидной связкой. По ее дорсальному – утолщенному краю – проходит каудальная полая вена. Ворота печени смещены дорсально. В составе печени различают шесть долей. Левая латеральная получает наибольшее развитие и имеет серповидную форму, на тупом крае несет вырезку пищевода. Левая медиальная доля имеет клиновидную форму, на медиальной поверхности несет желоб круглой связки. Квадратная доля имеет прямоугольную форму с закругленным вентральным краем. Правая медиальная доля печени квадратная. Ее висцеральная поверхность несет вдавление желчного пузыря. Правая латеральная доля округло-овальная. Хвостатая доля несет хвостатый и сосцевидный отростки. Хвостатый отросток приближается к форме равнобедренного треугольника. Сосцевидный отросток удлинённый и широкий (Большакова, А. С., 2015).

У птиц также, как и у млекопитающих печень – самая крупная железа организма (Селянский, В. М., 1980, 1986; Муллакаев, О. Т. и др., 2011). У курицы и индейки она имеет темный красно-коричневый цвет, у гуся она каштанового цвета, а у утки желто-коричневого (Васильев, Ю. Г. и др. 2013).

Относительная масса печени у кур выше чем у других домашних животных (Таскина, И. С., 1973). Она состоит из правой и левой долей, соединенных перепошкой (Baumel, J. J., 1993, Salomon, F. V., 1993; Лебедев, М. И. и др., 1971). Ее правая доля несет желчный пузырь (Красникова, Л. В.,

2014). По данным С. В. Козловой (2019) у бройлеров кросса Arbor левая доля печени подразделяется на левую латеральную и левую медиальную.

У перепела, цесарки и курицы печень имеет вид купола и располагается вентрокаудально, на расстоянии от третьего межреберного промежутка до конца грудной кости. У цесарок она покрыта плотной капсулой, на поверхности которой лежит жировая ткань (Козырев, С. Г. и др., 2018).

Печень закрепляется в определенном положении посредством связок (Dyce, M., Sack, O., Wensing, G., 2010). Однако ее топография может изменяться в течении беременности (Abdel-Moniem, M. E., Abdel-Rahman, Y., Alam-Edin, M. A., El-Nady, F. A, 2000).

У быка домашнего венечная связка следует от диафрагмы до дорсального края печени. Ее продолжения – правая и левая треугольные связки, оканчивающиеся на соответствующих частях органа (Хрусталева, И. В., 2006). Серповидная связка берет начало от диафрагмальной поверхности печени и оканчивается на диафрагме. Круглая связка простирается от пупочного кольца до пупочного углубления печени (Зеленевский, Н. В., Щипакин, М. В., 2018). Напротив, А. И. Акаевский, Ю. Ф. Юдичев, С. Б. Слезнев (2005) указывают на отсутствие у быка домашнего серповидной, а иногда и круглой связок.

Наличие данных связок характерно для кролика (Алиев, А. А., Зеленевский, Н. В., Лайшев, К. А. и др., 2002). У бурого медведя круглая связка печени хорошо развита (Бартенева, Ю. Ю., 2013). А у крысы она продолжается в вертикальную серповидную связку (Ноздрев, А. Д., Поляков, Е. Л., 2001). У человека серповидная и венечная связки – дубликатуры брюшины которые соединяются друг с другом на задней поверхности печени. Правый и левый края венечной связки формируют соответствующие треугольные связки (Борзяк, Э. И., Волкова, Л. И., Добровольская, К. А., 1993).

У свиньи, по данным Н. В. Зеленевского и М. В. Щипакина (2018), венечная и правая треугольная связки соединяют дорсальные края правых

долей печени с диафрагмой. Левая треугольная развита слабо. Также на ее слабое развитие у свиньи указывают А. И. Акаевский, Ю. Ф. Юдичев, С. Б. Слезнев, С. Б. (2005). Серповидная связка спускается от венечной связки вентрально только на 3,0-4,0 см (Лебедев, М. И., Зеленовский, Н. В., 1995).

Для рыси характерно наличие развитых правой и левой треугольных, а также серповидной связок. (Бартенева, Ю. Ю., 2012).

У собаки из треугольных связок развита только левая (Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005). Напротив, Н. В. Зеленовский, Г. А. Хонин (2004) указывают на наличие у собаки правой треугольной связки.

По данным Б. М. Хромова и др. (1972) у собаки серповидная связка тянется от диафрагмы и печени, достигая пупка. У взрослых собак ее дистальная часть обычно редуцирована, а проксимальная содержит много жира. Печеночно-почечная связка соединяет дорсальный край печени с передним концом правой почки. Печеночно-желудочная связка соединяет печень с малой кривизной желудка, а печеночно-двенадцатиперстная с двенадцатиперстной кишкой. В ее составе проходит желчный проток, расположенный справа, воротная вена, лежащая дорсально, и ветви печеночной артерии, расположенные вентрально.

У лошади развиты венечная и обе треугольные связки. Также печень соединяется почечно-печеночной связкой с правой почкой; слепопеченочной связкой – с головкой слепой кишки; желудочно-печеночной – с желудком; а печеночно-двенадцатиперстной – с двенадцатиперстной кишкой (Зеленовский, Н. В., 2001). Серповидная связка у лошади вентрально продолжается как круглая связка печени (Лебедев, М. И., Зеленовский, Н. В., 1995).

Таким образом, печень у млекопитающих представляет собой самую большую застенную пищеварительную железу. Как пищеварительная железа, она выделяет в просвет кишечника желчь, участвующую в иммульгации жиров и регуляции его перистальтики. Помимо этого, печень выполняет множество жизненно важных функций. Она имеет доленое строение.

Количество и степень выраженности ее долей зависит от класса животного. Так, у птицы, в отличие от млекопитающих, имеющих большее количество долей, наблюдается наличие только двух долей печени, соединенных перешейком. Помимо классовой принадлежности на доленое подразделение печени накладывает отпечаток вид животного, и вероятно, тип питания. Так, наибольшее количество долей регистрируется у плотоядных. У травоядных печень характеризуется более слабым подразделением на доли. На топографию печени и степень развития укрепляющих ее связок накладывает отпечаток степень развития органов, входящих в состав пищеварительного тракта. У новорожденных животных, в сравнении с взрослыми особями, печень имеет большую относительную массу и размеры.

Выше представленные литературные данные характеризуют макростроение печени у большого числа видов млекопитающих и птиц, однако, в них отсутствуют сведения о макростроении и изменении морфологических показателей печени козы англо-нубийской породы в течении постнатального онтогенеза. Данные вопросы до настоящего времени не освещены и требуют дополнительного изучения.

1.2 Билиарная система печени

Аномалии желчевыделительной системы подразделяются на аномалии желчного пузыря и аномалии желчевыводящих путей (Дегтярева, А. В., Мухина, Ю. Г., Володин, Н. Н., 2005). Патологии желчного пузыря наиболее часто представлены желчекаменной болезнью (Ветшев, П. С., Шулутко, А. М., Прудков, М. И., 2005). Холецистит, а также связанные с ним осложнения в настоящее время стали занимать первые места в абдоминальной хирургии (Петухов, В. А., Кузнецов, М. Р., Болдин, Б. В., 1998; Панфилов, Б. К., Малярчук, В. И., Ежова, Л. Г., Борисов, Н. Е., 2000).

Существенной проблемой современной морфологии является ряд нерешенных проблем, касающихся строения билиарной системы печени и интраорганной организации желчных протоков (Красникова, Л. В., 2014).

У человека строение желчных протоков связано с сегментарным строением печени. В большинстве случаев, правый долевого протока формируется слиянием передней и задней секторальных ветвей, а левый – слиянием медиальной и латеральной секторальных ветвей (Kida, H., Uchimura, M., Okamoto, K., 1987; Couinaud, C., 1996; Reichert, P. R., Renz, J. F., Rosenthal, P. et al., 1998; Ishiyama, S., Yamada, Y., Narishima, Y. et al., 1999; Otte, J. B., Reding, R., de Ville de Goyet J. et al.; Reichert, P. R., Renz, J. F., D'Albuquerque, L. A. C. et al., 2000; Poston, G. J., Blumgart, L. H., 2003; Riediger, C., Muller, M. W., Michalski, C. W., Huser, N., Schuster, T., Kleeff, J. et al., 2010).

Каждая из долей печени у птицы в своем составе несет соответствующие долевым желчным протокам, образованные слиянием более мелких протоков. Правый и левый долевым желчным протокам, сливаясь, формируют общий печеночный проток (Красникова, Л. В., 2014).

У собаки из печени может выходить два и более желчных протоков. При этом в желчный пузырь и печеночно-пузырный проток также могут впадать более мелкие желчные протоки (Хромов, Б. М. и др., 1972).

Сливаясь, долевым протокам формируют общий печеночный проток, следующий в составе гепатодуоденальной связки. В совокупности с печеночной артерией и воротной веной он образует портальную триаду (Руммо, О. О., Шарипов, Ш. З., Пикиреня, И. И., Щерба, А. Е., Коротков, С. В., 2013). Общий печеночный проток, сливаясь с протоком желчного пузыря, формирует печеночно-пузырный (желчный проток), который впадает в просвет двенадцатиперстной кишки. В случае отсутствия желчного пузыря, в двенадцатиперстную кишку впадает общий печеночный проток (Зеленевский, Н. В., Стекольников, А. А., 2006).

В составе желчного пузыря можно выделить тело, шейку и дно (Большакова, А. С., 2015; Jeffrey, R. B., Nino-Murcia, M., Ralls, P.W. et al., 1995). В зависимости от степени выхода дна желчного пузыря за вентральный край печени выделяют четыре типа его расположения. Первый характерен для большинства домашних жвачных. При нем желчный пузырь сильно свешивается за вентральный край печени. Второй тип характерен для человека. При нем дно пузыря лежит на уровне вентрального края печени. Третий тип характерен свинье и кролику. При нем дно пузыря лежит несколько выше, но около вентрального края печени. При четвертом типе желчный пузырь лежит высоко от вентрального края печени, что характерно для собаки (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014).

Роль желчного пузыря по настоящее время до конца неясна. Вероятно, это резервуар для накопления и концентрации желчи. (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014). Последнее происходит благодаря всасыванию воды и ионов натрия в капилляры его слизистой оболочки (Грин, Н., Стаут, У., Тейлор, Д., 1996). В желчном пузыре содержится желчь в 3-5 раз концентрирование, чем желчь, выделяемая печенью. Вследствие этого желчь, поступающая в кишечник, может иметь различный состав, зависящий от того поступает она в его просвет непосредственно из печени, или из желчного пузыря (Алиев, А. А., Зеленевский, Н. В., Лайшев, К. А. и др., 2002).

Моторная функция желчного пузыря регулируется градиентом концентрации желчных кислот и нейрогуморальными сигналами, поступающими от органов пищеварения (Housset, C., Chrétien, Y., Debray, D., Chignard, N., 2016).

Характерной особенностью для желчевыводящей системы печени крысы является отсутствие желчного пузыря (Shiojiri, N., 1997; Зиматкин С.М., Марковец Н.И., 2016). Также желчный пузырь отсутствует у пятнистого оленя (Shil, K. S., Ferdows, S., Sutradhar, B.C., Chandra, B. D., 2014), верблюда (Siddig, R., Abdalla, A., Ali, A., 2014), страуса (Abidu-Figueiredo, M., Xavier, S. B., Bath, F. V. C., Babinski, M. A., Chagas, M. A., 2006), голубя, попугаев,

кукушки, колибри, мышевидных грызунов (Яглов, В.В., Яглова, Н. В., 2011), лошади, тапира, носорога, бегемота, китообразных, хоботных и хомяка (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014).

Исследуя морфологию желчного пузыря у рыб, рептилий, амфибий, птиц и млекопитающих, С. К. Oldham-Ott и J. Gilloteaux (1997) пришли к выводу, что в случае его отсутствия, его функцию выполняют желчные протоки. После иссечения желчного пузыря наблюдается их расширение (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014).

У быка домашнего желчный пузырь имеет грушевидную форму. Его положение соответствует плоскости десятого межреберья. Дно пузыря сильно выступает за вентральный край печени (Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005).

У козы, по данным ультразвукового исследования, желчный пузырь достигает в длину $46,9 \pm 9,3$ мм, его ширина достигает $19,4 \pm 5,9$ мм, а диаметр просвета – $13,5 \pm 2,8$ мм (Маер, А. В., 2016). Он имеет овальную, а иногда грушевидную форму (Soroori, S., Raoofi, A., Vajhi, A. R., Nezami, S. G., 2008).

У маровийской козы желчный пузырь – мешок грушевидной формы, располагается на уровне девятого ребра, дном выступает за пределы печени, достигая уровня восьмого межреберья. Желчь имеет зеленый цвет. В случае отсутствия желчи желчный пузырь имеет желтовато-белый цвет (Bamaniya, M., Barolia., Y, Mathur., R, Shende., K, Joshi., S., 2016).

Схожую топографию и строение желчного пузыря у овцы описывает в своей работе Р. Pareek (2000). У газели желчный пузырь узкий и имеет удлиненную грушевидную форму (Dawood, M. S. Khamas, M. J., 2017). У кролика он имеет типичную грушевидную форму, а его масса в среднем составляет 2,0 г (Алиев, А. А., Зеленевский, Н. В., Лайшев, К. А. и др., 2002).

У шиншиллы желчный пузырь вытянутой формы. Диаметр его просвета постепенно уменьшается в сторону суженной шейки. Его длина составляет $12,40 \pm 1,40$ мм, диаметр $5,40 \pm 0,03$ мм, а объем от 0,13 до 0,04 см³. Дно пузыря не выходит за границы печени. Из желчного пузыря у шиншиллы берут

начало два-три протока, имеющих различный диаметр и впадающие в общий печеночный проток (Nowak, E., Kuchinka, A., Kuder, T., 2014).

У морской свинки желчный пузырь свисает за границы печени и имеет округлую форму. Он связывается связками с правой медиальной и квадратной долями печени. Пузырный проток сливается с левым печеночным в составе печеночно-двенадцатиперстной связки. Печеночно-пузырный проток у морской свинки открывается на вершине сосочка, расположенного на слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки, ниже на 1,50 см от пилоруса (Stan, F. G., 2017).

У крысы общий печеночный проток полупрозрачный, достигает диаметра 1,00 мм, проходит через ткань поджелудочной железы, принимает ее проток и впадает в просвет двенадцатиперстной кишки в области ее конца (Ноздрев, А. Д., Поляков, Е. Л., 2001).

У свиньи желчный пузырь вдавленный, а желчный проток длинный (Лебедев, М. И., Зеленевский, Н. В., 1995). У бурого медведя желчный пузырь лежит в составе вырезки, разделяющей квадратную и правую медиальную доли печени. Его объем у взрослой особи достигает 120,0-130,0 см³. Желчный проток открывается в просвет двенадцатиперстной кишки на расстоянии 6,0-8,0 см от пилоруса, на вершине большого сосочка (Бартенева, Ю. Ю., 2013). Форма желчного пузыря у бурого медведя цилиндрическая. Он слегка изогнут в левую сторону. Его дистальный конец располагается высоко над вентральным краем печени, а дорсальный конец достигает ворот печени. Слизистая оболочка имеет темно-бурый цвет с переходами до темно-коричневого. (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014).

У человека в большинстве случаев встречается правильная грушевидная форма желчного пузыря, реже овоидная и S-образная (Кондратова, Г. М., Митьков, В. В., Брюховецкий, Ю. А., 2007). Редко встречается блуждающая форма. При этом желчный пузырь имеет брыжейку, обеспечивающую его подвижность и возможность смещения. Это делает возможным перекрут

брыжейки с последующей ишемией и некрозом желчного пузыря. (Аллахвердиев, М. К., Никитюк, Д. Б., Шадлинский, В. Б., 2005).

Объем желчного пузыря человека колеблется в пределах от 30,00 до 50,00 см³, его длина варьирует в пределах 8,00-12,00 см, а ширина в пределах 4,00-5,00 см (Борзяк, Э. И., Волкова, Л. И., Добровольская, К. А., 1993). У новорожденного ребенка его длина составляет 3,40 см, а к 10-12 летнему возрасту она увеличивается вдвое (Борзяк, Э. И., Волкова, Л. И., Добровольская, К. А., 1993).

По данным Н. Ellis (2011) у человека общий печеночный проток лежит в составе малого сальника, а его длина достигает 4,00 см. Подобной длины достигает и пузырный проток.

Слизистая оболочка пузырного протока у человека формирует ряд складок, образующих спиральный клапан (Ellis, Н., 2010; Борзяк, Э. И., Волкова, Л. И., Добровольская, К. А., 1993).

У рыси евразийской объем желчного пузыря достигает 80,00 см³. Он имеет цилиндрическую форму с закругленной верхушкой (Бартенева, Ю. Ю., Зеленецкий, Н.В., 2013). У льва желчный пузырь разделен внутренней перегородкой на две камеры (Зеленецкий, Н. В., Зеленецкий, К. Н., 2014). В случае его раздвоения каждый из сформированных желчных пузырей состоит из шейки, тела и дна (Дыбан, П. А., 2017). Раздвоенный желчный пузырь встречается у трубкозуба (Зеленецкий, Н. В., Зеленецкий, К. Н., 2014). Однако по данным А. С. Большаковой (2015) у трубкозуба он не раздвоен, имеет мешкообразную форму и не заходит за вентральный край печени.

У собаки желчный пузырь лежит в углублении между квадратной и правой медиальной долями печени и виден с ее диафрагмальной поверхности через глубокую щель (Зеленецкий, Н. В. и др., 1997). Наполненный желчью, он краниальной стенкой дна практически прилежит к диафрагме. Около 2/3 его поверхности покрыты брюшиной, а 1/3 прилежит к печени (Хромов, Б. М. и др., 1972). Его объем у собаки в среднем достигает 40,00-60,00 мл (Зеленецкий, Н. В. и др., 1997).

У курицы желчный пузырь лежит на правой доле печени, не заходя за пределы ее каудального края и имеет овальную или продолговатую форму. (Красникова, Л. В., 2014).

В редких случаях печеночно-пузырный и панкреатический протоки открываются в двенадцатиперстную кишку самостоятельно (Зиматкин, С. М., Марковец, Н. И., 2016; Esteller, A., 2008; Wang, D. Q. H., 2011). Так, у быка домашнего и свиньи желчный проток открывается на вершине обособленного сосочка, который у быка домашнего расположен на удалении 50,00-70,00 см, а у свиньи 2,00-5,00 см от пилоруса (Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005). Самостоятельное впадение желчного протока в просвет дуаденума наблюдается и у зубра (Соколов, В. Е., 1979). У мелких жвачных он открывается в просвет двенадцатиперстной кишки вместе с протоком поджелудочной железы на расстоянии 25,0-40,0 см от пилоруса. У собаки печеночно-пузырный проток открывается на вершине большого сосочка вместе с одним из протоков поджелудочной железы или обособленно от него (Хромов, Б. М. и др., 1972).

Желчный проток у человека открывается на медиальные стенки двенадцатиперстной кишки, на вершине небольшого сосочка, прикрытого характерной серповидной складкой слизистой оболочки (Ellis, H., 2011). В составе стенки он имеет сфинктер, способный блокировать поступление желчи в двенадцатиперстную кишку (Борзяк, Э. И., Волкова, Л. И., Добровольская, К. А., 1993). Наличие подобного сфинктера характерно и для кролика (Алиев, А. А., Зеленецкий, Н. В., Лайшев, К. А. и др., 2002).

Однако у человека в большинстве случаев желчный проток сливается с главным протоком поджелудочной железы (протоком Вирсунга). При этом в месте слияния образуется печеночно-поджелудочная ампула (Lamah, M., Karanjia, N. D., Dickson, G. H., 2001; Борзяк, Э. И., Волкова, Л. И., Добровольская, К. А., 1993). Данная ампула характерна для лошади и кошки. Она открывается в просвет двенадцатиперстной кишки у лошади на расстоянии 10,00-12,00 см, а у кошки – 3,00-8,00 см от пилоруса (Акаевский,

А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005). В своей стенке она содержит сильно развитый кольцевой слой гладких миоцитов – сфинктер Одди (Ellis, H., 2011). На его наличие у кошки указывает А. Д. Ноздрачев (1973).

У кур имеется два развитых протока, следующих из желчного пузыря в двенадцатиперстную кишку (Таскина, И. С., 1973).

Суточная секреция желчи у человека колеблется в пределах 500,00-1000,00 мл. Она представляет собой вязкую зеленовато-желтую жидкость, содержащую 98,00% воды, 0,80% желчных кислот и их солей, 0,70% неорганических солей, 0,60% холестерина и 0,20% желчных пигментов (Грин, Н., Стаут, У., Тейлор, Д., 1996). У млекопитающих цвет желчи обычно зеленовато-желтый, однако у травоядных он темно-зеленый, а у плотоядных – красно-желтый (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014).

Таким образом, для билиарной системы млекопитающих характерна значительная вариабельность. Особенности хода и ветвления внутриорганных желчных протоков, а также их число у млекопитающих зависит от долевого подразделения печени и степени развития ее долей. Также всех млекопитающих можно подразделить на имеющих желчный пузырь и тех у кого он отсутствует. В случае присутствия желчного пузыря, у млекопитающих наблюдаются различия в его топографии и форме. Для птицы характерна достаточно консервативная схема строения билиарной системы. Так, в соответствии с долевым строением печени, у птицы интраорганный часть билиарной системы сформирована только двумя крупными долевыми протоками. Последние формируются за счет слияния более мелких желчных протоков. Вариации в строении желчевыводящей системы печени у птицы связаны, в основном, только с наличием или отсутствием желчного пузыря.

В доступных литературных источниках встречается обобщенная информация, касающаяся строения желчевыводящей системы животных. Однако в них нет информации, касающейся строения данной системы у козы

англо-нубийской породы, данные о морфологии которой требуют изучения и уточнения.

1.3 Сосудистая система и иннервация печени и желчного пузыря

В течение одной минуты через печень проходит $1/3$ от общего объема крови (Лебедева, Н. А., Бобровский, А. Я., Писменская, В. Н. и др., 1985).

Для печени млекопитающих характерно двойное кровоснабжение. Артериальная кровь к ее тканям поступает по печеночной артерии. Ее объем составляет 20,00-30,00% от общего объема крови, поступающей к органу. Венозная кровь поступает по воротной вене. На нее приходится 70,00-80,00% от общего объема крови, поступающей в печень. В составе стромы данные сосуды подразделяются на долевы, сегментарные, междольковые и вокругдольковые, сопровождаемые аналогичными желчными протоками (Чиркин, А. А. и др., 2015). Подобная схема кровоснабжения печени характерна и для домашней птицы (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984).

У плода помимо вышеуказанных сосудов в питании печени принимает участие пупочная вена. Так, у плодов морской свинки она питает левую долю печени и левую часть квадратной доли. Воротная вена, в свою очередь, питает правую и хвостатую доли. Таким образом, области печени плода, снабжаемые кровью по пупочной и портальной венам, четко отграничены (Carter, M. M., Detmerd, A. N., 1992).

Печень содержит примерно 25,00% от систолического объема крови. Именно поэтому ее считают, наряду с легкими, одним из самых главных депо крови (Burt, A. D., Day, C. P., 2002). Под действием симпатических нервов и адреналина сосуды печени могут сужаться. При этом в периферический кровоток поступает дополнительный объем крови. При увеличении объема крови, например, при ее переливании, вены печени способны расширяться, вбирая ее излишки (Грин, Н., Стаут, У., Тейлор, Д., 1996).

В области ворот в печень впадают печеночная артерия и воротная вена, а выходят общий печеночный проток и лимфатические сосуды. Последние впадают в портальный лимфатический узел (Хрусталева, И. В., 2006) и широко анастомозируют с лимфатическими сосудами желчного пузыря (Хромов, Б. М. и др., 1972). У человека лимфатические сосуды печени впадают в печеночные, чревные, правые поясничные, верхние диафрагмальные и окологрудинные лимфатические узлы (Борзяк, Э. И., Волкова, Л. И., Добровольская, К. А., 1993).

Артериальное кровоснабжение печени у человека осуществляется за счет общей печеночной артерии, которая в большинстве случаев берет начало от чревного ствола. Вблизи ворот печени она подразделяется на правую и левую печеночные артерии (Белоус, П. В., 2013, 2014; Molmenti, E. P. et al., 2003).

В соответствии с Международной ветеринарной анатомической номенклатурой (пятая редакция), общая печеночная артерия у животных носит название печеночной артерии (Зеленевский, Н. В., 2013). У рыси евразийской она берет начало от чревной артерии и подразделяется на долевые артерии печени и артерию желчного пузыря, формирующие интрамуральное артериальное русло данных органов (Бартенева, Ю. Ю., Зеленевский, Н. В., 2012; Бартенева, Ю. Ю., 2014). У газели печеночная артерия подразделяется на правую, левую и среднюю ветви (Dawood, M. S., Khamas, M. J., 2017). У верблюда данный коллектор дает начало правой дорсальной, правой вентрально и левой ветвям (Siddig, R., Abdalla, A., Ali, A., 2014).

Воротная вена – важнейший венозный коллектор. По ней оттекает кровь от всех непарных органов брюшной полости (желудок, селезенка, кишечник, поджелудочная железа) (Гусейнов, Т. С., 2013). Таким образом, все вещества, всосавшиеся в кишечнике, с током крови по воротной вене поступают в печень. Исключение составляют сложные липиды, транспорт которых происходит, главным образом, по брыжеечным лимфатическим сосудам

(Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009). Система воротной вены – самое большое депо крови. В образующих ее сосудах может содержаться до 60,00-80,00% от ее общего объема. Она формируется путем слияния верхней и нижней брыжеечных вены, а также селезеночной вены (Гусейнов, Т. С., 2013). Брыжеечные вены несут кровь от органов желудочно-кишечного тракта, а селезеночная – от селезенки (Thein, E. et al., 2003).

У верблюда воротная вена в области ворот печени подразделяется на три ствола – правый дорсальный, правый вентральный и левый. Левый ствол достигает большего развития. Первоначально он отдает дорсальные ветви сосцевидному отростку и небольшую вентральную ветвь квадратной доле печени, после чего разделяется на две ветви. Меньшая из них следует к медиальной части левой доли и отдает ветвь к квадратной доле. Большая, более длинная, следует в составе латеральной части левой доли, где делится на дорсальную и вентральную ветви. Правый дорсальный ствол подразделяется на более мелкие вены для дорсальной части правой доли, а также хвостатого и сосцевидного отростков. Правый вентральный ствол подразделяется на четыре ветви. Одна следует в сторону квадратной доли, а три других проходят в составе паренхимы вентральной и боковой частей правой доли печени (Siddig, R., Abdalla, A., Ali, A., 2014).

У свиньи воротная вена входит в ворота печени в промежутке между желчным протоком и печеночной артерией. Она сразу же отдает дорсальную правую и вентральную правую ветви после чего продолжается как левая ветвь (Osman, F. A, Wally, Y. R, El-Nady, F. A., Rezk, H. M., 2008).

У собаки воротная вена образуется слиянием краниальной и каудальной брыжеечных вен. Ее длина достигает 6,00 см, а ее диаметр составляет около 1,20 см (Хромов, Б. М. и др., 1972). Достигнув ворот печени, она подразделяется на короткую правую ветвь и более длинную левую ветвь (Kalt, J., Stump, E., 1993). Правая ветвь у собаки следует в паренхиме хвостатого отростка и в составе правой латеральной доли печени. Левая ветвь отдает ветви остальным структурам печени, включая хвостатый

отросток (Kalt, J., Stump, E., 1993). На участие в кровоснабжении хвостатой доли обеих ветвей воротной вены у лошади также указывают N. N. Chavan, R. N. Wabale (2014).

В составе хвостатой доли печени человека в 87,50% случаев наблюдается наличие одной венозной ветви портальной вены. В 11,40% встречается две венозные ветви (Kogure, K., Kuwano, H., Fujimaki, N. et al., 2000).

По данным УЗИ-исследования у человека поперечное сечение воротной вены имеет форму овала, а ее средний наибольший диаметр наблюдается в 11-м межреберье и составляет $8,13 \pm 1,31$ мм (Soroori, S., Raoofi, A., Vajhi, A. R., Nezami, S. G., 2008).

У курицы в области средней трети каждая из долей печени принимает соответствующую печеночную артерию и воротную вену (Красникова, Л. В., 2014).

Кровь от печени оттекает по трем или четырем печеночным венам, (Яглов, В.В., Яглова, Н. В., 2011), которые формируются слиянием долевых печеночных вен (Хромов, Б. М. и др., 1972). Вены выносящей венозной системы печени – вены безмышечного типа. В участках их слияния обнаруживаются мышечные сфинктеры, способные регулировать отток крови от печени (Васильев, Ю. Г. и др., 2013). Последний осуществляется в каудальную полую вену (Яглов, В.В., Яглова, Н. В., 2011). По данным УЗИ-исследования поперечное сечение последней у козы имеет форму овала или треугольника. Наибольший диаметр сечения отмечается в 12-м межреберье и составляет $11,13 \pm 1,63$ мм (Soroori, S., Raoofi, A., Vajhi, A. R., Nezami, S. G., 2008).

У верблюда множество печеночных вен. Они представлены, как правило, двум крупными, четырьмя-девятью средними и 34-38 мелкими венами, впадающими в каудальную полую вену (Siddig, R., Abdalla, A., Ali, A., 2014). У трубказуба пять печеночных вен. Две из них имеют больший диаметр, а три меньший (Большакова, А. С., 2015).

Симпатическая иннервация печени у собаки осуществляется за счет чревного сплетения, а парасимпатическая за счет печеночных ветвей блуждающих нервов (Хромов, Б. М. и др., 1972).

У человека иннервация печени осуществляется за счет ветвей блуждающих нервов, а также печеночного (симпатического) нервного сплетения (Борзяк, Э. И., Волкова, Л. И., Добровольская, К. А., 1993).

Капсула печени содержит множество афферентных нервных окончаний, представленных в основном инкапсулированными и неинкапсулированными механорецепторами. Эффекторные нервные сплетения проникают в печень в области ее ворот, прободая капсулу. Их нервные волокна сопровождают сосуды и желчевыводящие протоки, формируя вокруг них сплетения. Также наблюдается наличие небольшого количества нервных окончаний в составе печеночных долек, связанных с гепатоцитами (Васильев Ю. Г. и др., 2013).

У человека артерия желчного пузыря берет начало от правой печеночной артерии и разветвляется на его поверхности. Иногда она может брать начало от левой печеночной артерии или от конечного участка общей печеночной артерии, или даже от желудочно-двенадцатиперстной артерии. Также желчный пузырь получает множественные ветви от правой печеночной артерии подходящее к его стенке со стороны его париетальной поверхности, прилежащей к печени (Ellis, H., 2011).

У морской свинки артерии и вены желчного пузыря следуют вдоль желчного протока и дают начало ветвям второго порядка. Последние прободают мышечную оболочку органа и подразделяются на сосуды третьего порядка, дающие начало субэпителиальным капиллярам, которые могут участвовать в реабсорбции веществ из желчи. Капилляры образуют сотообразное сплетение, соответствующее расположению ямок слизистой оболочки. В стенке пустого пузыря они скручиваются в клубки, дающие запас их длины при растяжении слизистой оболочки, связанном с наполнением пузыря желчью (Aharinejad, S., Lametschwandtner, A., 1992).

У человека кровь от желчного пузыря оттекает по одноименной вене (Борзяк, Э. И., Волкова, Л. И., Добровольская, К. А., 1993). Она формируется многочисленным мелким венам, сопровождающим ветви артерии желчного пузыря и отводит кровь в правую ветвь воротной вены. Иногда встречаются отдельные вены, дренирующие ткани шейки желчного пузыря. Отток лимфы от желчного пузыря осуществляется в портальные лимфатические узлы, а также в специальный узел желчного пузыря (Ellis, H., 2011).

У человека желчный пузырь иннервируется ветвями, берущими начало от блуждающих нервов и из печеночного симпатического нервного сплетения (Борзяк, Э. И., Волкова, Л. И., Добровольская, К. А., 1993).

Таким образом, для млекопитающих характерно двойное – бинарное – кровоснабжение печени. Богатая кислородом кровь поступает в ее ткани по печеночной артерии, а богатая питательными веществами, всосавшимися в желудочно-кишечном тракте, венозная кровь – по воротной вене. Данные сосуды в сопровождении системы желчных протоков распадаются на более мелкие, и в конечном итоге, формируют триады (портальные тракты). Количество ветвей печеночной артерии и воротной вены, а также их синтопия зависят от долевого строения печени и степени развития отдельных долей. Отток венозной крови от печени осуществляется по печеночным венам, впадающим в каудальную полую вену. У различных видов животных наблюдается различное количество печеночных вен. Желчный пузырь получает артериальную кровь по пузырной артерии, истоки которой у различных животных различные. Венозная кровь от желчного пузыря оттекает по одноименной вене в систему воротной вены.

Иннервация печени осуществляется за счет ветвей блуждающих нервов и солнечного сплетения. Функции желчного пузыря контролируют импульсы, поступающие по ветвям блуждающих нервов и ветвям печеночного нервного сплетения. При этом данные о ходе, ветвлении и количестве вышеперечисленных ветвей в литературе отсутствуют.

Подвергнув анализу доступные источники литературы, касающиеся особенностей кровоснабжения и иннервации печени и желчного пузыря у млекопитающих и птицы, мы пришли к выводу, что они содержат обобщенные данные по этим вопросам. При этом в них не содержится сведений об особенностях синтопии интрамуральных сосудов печени и желчного пузыря, а также о путях их иннервации, характерных для козы англо-нубийской породы. На настоящий момент эти вопросы остаются открытыми и требуют изучения.

1.4 Микроморфология печени и желчного пузыря

Печень – застенная пищеварительная железа, сложного трубчатого строения (Алиев, А. А., Зеленевский, Н. В., Лайшев, К. А. и др., 2002). Снаружи она покрыта гладкой, блестящей и слегка увлажненной серозной оболочкой – висцеральным листком брюшины, под которым лежит волокнистая соединительнотканная капсула (Хрусталева, И. В., 2006). В составе капсулы содержится множество эластических волокон (Васильев, Ю. Г. и др., 2013). От капсулы отходят перегородки, подразделяющие паренхиму печени на дольки (Рамер, А., Парсонс, Т., 1992; Сапин М. Р., 2002; Соколов, В. И., Чумасов, Е. И., 2004), а в области ворот печени она значительно утолщается (Васильев, Ю. Г. и др., 2013). Фиброзная Глиссонова капсула печени помимо самого органа также покрывает входящие и выходящее в него структуры, расположенные в области ворот (Грин, Н., Стаут, У., Тейлор, Д., 1996).

Клетки мезотелия, покрывающие серозную оболочку, несут микроворсинки, покрытые тонкой пограничной мембраной типа гликокаликса. В лабиринтах между ворсинками содержится экссудат – серозная жидкость. Благодаря такому строению, образуется тонкая скользящая подушка, защищающая мезотелиальный слой от фрикционных повреждений (Andrews, P. M. and Porter, K. R., 1973).

Согласно новым представлениям, структурно-функциональной единицей печени является портальная печеночная долька, сформированная участками трех соседних классических долек печени, окружающих одну триаду. Данная долька на поперечном срезе имеет треугольную форму. В ее центре лежит триада, а углами служат три центральные вены классических долек печени. Таким образом, портальная печеночная долька – это не что иное, как участок печени, кровоток в котором и отток желчи обеспечивается одной триадой (Васильев, Ю. Г. и др., 2013). Данное представление об организации печени не нашли общего признания. Поэтому общепринято считать, что структурно-функциональной единицей печени является классическая печеночная долька (Яглов, В.В., Яглова, Н. В., 2011). Последняя представляет собой многогранную призму (Яковлева Н. И. и др., 2013). Основание данной призмы плоское, а вершина слегка выпуклая (Васильев, Ю. Г. и др., 2013).

Гистологические препараты печени, независимо от угла среза, имеют практически одинаковый вид и представляют собой несколько долек в центре которых лежит центральная вена. Это подтверждает изотропную организацию паренхимы печени (Matsumoto, T., Kawakami, M., 1982).

Размер долек у млекопитающих варьирует в пределах 0,5-1,0 мм (Лебедева, Н. А. и др., 1985). Чаще всего по форме они напоминают многогранные усеченные пирамиды (Семченко, В. В., 2015). По данным В. Ф. Вракина, М. В. Сидоровой (1991) дольки печени имеют полигональную форму. На срезе они имеют вид пяти- или шестиугольников, диаметр которых колеблется в пределах 0,7-2,0 мм.

У бурого медведя размер печеночной дольки составляет 1,2×1,6 мм (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014). У быка домашнего ее диаметр равен 1380 микрометрам (Зеленевский, Н. В., Васильев, А. П., Логинова., Л. К., 2008), у собаки варьирует в пределах от 0,96 до 1,32 мм (Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005), у свиньи в пределах 1570 до 1700 микрон (Климов, А. Ф., 2013), а у человека ее поперечник варьирует в

пределах от 1,0 до 2,5 мм. При этом в составе печени человека количество долек составляет около 500000 (Борзяк, Э. И., Волкова, Л. И., Добровольская, К. А., 1993).

По данным Хрусталевой, И. В. (2006), диаметр долек печени у собаки достигает 1,0 мм, у быка домашнего 1,3 мм, а у свиньи колеблется в пределах от 1,5 до 1,7 мм.

У овец тувинской короткожирнохвостой породы в возрасте 6,5 месяцев форма долек варьирует от овально-округлой до многоугольной. Соединительнотканые междольковые перегородки выражены слабо (Ван, Б., Донкова, Н. В., 2015). Последние у рыси евразийской также имеют незначительную величину и неразличимы невооруженным глазом (Бартенева, Ю. Ю., 2012).

У свиньи дольки разграничены прослойками соединительной ткани не только по ребрам, но и по граням. За счет ее сильного развития у свиньи дольковая система видна невооруженным глазом (Соколов, В. И., Чумасов, Е. И., 2004), а толщина междольковых перегородок достигает 15,0 мкм (Лебедева, Н. А. и др., 1985). Помимо свиньи сильное развитие соединительная ткань в составе печени характерно для медведя и верблюда (Зеленевский, Н. В., Щипакин, М. В., 2018).

У большинства млекопитающих соединительнотканые прослойки в составе печени очень тонкие: их границы можно определить только по расположению кровеносных сосудов и желчных протоков, которые и определяют собой границы долек (Лебедева, Н. А. и др., 1985).

По данным К. Е. Madhan, S. Raju (2014), у жвачных печеночная долька на срезах имеет шестигранную форму. У козы и быка домашнего центральная вена располагается по ее центру, а у овцы смещена в сторону триад. На возможность эксцентричного расположения центральной вены у овцы также указывают Б. Ван и Н. В. Донкова (2015).

У птицы строма печени развита слабее чем у млекопитающих. Она образует тонкую капсулу, тесно спаянную с серозной оболочкой. Границы

между дольками слабо различимы (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984; Сулайманова, Г. В., Донкова, Н. В., Люто, А. А., 2019).

У человека границы печеночной дольки слабо выражены в связи с отсутствием междольковой соединительной ткани. Последняя обнаруживается только в составе печеночных трактов. Синусоидные капилляры четко просматриваются. Центральная вена в составе дольки занимает центральное положение (Singh, I., 2007; Madhan, K. E., Raju S., 2014).

В составе междольковой соединительной ткани проходят «триады», представленные междольковыми веной, артерией и желчным протоком (каналом Геринга), сопровождаемые лимфатическими сосудами (Подымова, С. Д., 2018). Междольковые вены – ветви воротной вены, а артерии – ветви печеночной артерии (Зеленевский, Н. В., Щипакин, М. В., 2018). Они отличаются толщиной мышечной оболочки и величиной просвета (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009). Междольковые вены являются самыми крупными сосудами в составе триад и имеют крупный просвет. Их мышечная оболочка представлена гладкими миоцитами, а интима характеризуется сплошной эндотелиальной выстилкой. Просвет междольковых артерий также выстлан эндотелием, а желчных протоков – кубическим эпителием (Ван, Б., Донкова, Н. В., 2015). Клетки последнего содержат округлые ядра (Ленченко, Е. М., 2009). Также для желчного протока характерно наличие четко выраженной соединительнотканной оболочки (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009).

Триады в составе печени птиц встречаются реже чем у млекопитающих (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984), они нередко окружены лимфоидными скоплениями и зернистыми лейкоцитами (Васильев, Ю. Г. и др. 2013).

У человека на одну дольку печени приходится от трех до шести триад (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009). В местах разветвлений междольковых сосудов их стенка содержит сфинктеры, обеспечивающие регуляцию приток крови в печеночную дольку (Яглов, В. В., Яглова, Н. В., 2011).

Электронномикроскопически в составе соединительной ткани печеночных трактов выявляются нервные сплетения, наиболее густые в области ветвей печеночной артерии и отмечается наличие немиелинизированных тонких нервов в пространстве Диссе (Forssmann, W. G., Ito, S., 1977).

Междольковые артерии и вены подразделяются на септальные артерии и вены, охватывающие дольку со всех сторон (Зеленевский, Н. В., Щипакин, М. В., 2018). Терминальные ветви междольковых артерий преимущественно питают структуры стенок желчных протоков и стенок сосудов (Новикова, М. С., 2009). Также основной их функцией является доставка необходимого количества кислорода гепатоцитам (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009). Их меньшая часть с терминальными ветвями воротной вены формируют синусоидные капилляры (Новикова, М. С., 2009). Последние несут смешанную кровь к центральной вене (Чиркин, А. А. и др., 2015). Таким образом, в печени капилляры оказываются между двумя венами, что позволяет говорить о наличии «чудесной сети», обеспечивающей замедление кровотока (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1991). Смешанная кровь богатая кислородом и питательными веществами, а также продуктами обмена, требующими утилизации, течет по синусоидным капиллярам от периферии дольки к ее центру (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984).

Паренхима печени взрослой крысы включает пять типов клеток: фенестрированные эндотелиоциты синусоидных капилляров; клетки Купфера; гепатоциты; клетки эпителия желчных путей; перисинусоидные жировые клетки (Ито-клетки) (Brooks, S. E. H., Haggis, G. H., 1973).

Синусоидные капилляры следуют между печеночными балками (Соколов, В. И., Чумасов, Е. И., 2004). Они тонкостенны и имеют широкий просвет (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984). В составе печеночной дольки они поддерживаются тонкой оболочкой из ретикулярных волокон (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009). Выстилающие их эндотелиальные клетки формируют основной барьер между кровью и гепатоцитами и служат

для фильтрации жидкостей с растворенными в ней веществами между кровью и пространством Диссе (Smedsrod, B., 2004).

По размерам поры эндотелиоцитов синусоидных капилляров можно подразделить на малые до 100 nm, промежуточные – диаметром 100-500 nm и большие – диаметром свыше 500 nm. Число малых пор составляет 69,80% от их общего количества. Данный показатель для средних пор равен 27,60%, а для больших – 2,60% (Ishimura, K., Okamoto, H., Fujita, H., 1978).

Эндотелиоциты синусоидных капилляров, лежат на непрерывной базальной мембране (Соколов, В. И., Чумасов, Е. И., 2004). Однако по мнению Ю. Г. Васильева, и др., (2013), данная мембрана прерывистая. Ее наличие обычно регистрируется в начале и в конце микрососуда, что позволяет свободное проникновение через его стенку крупномолекулярных соединений. При этом форменные элементы крови через нее пройти у взрослого животного неспособны. У плода, когда печень выполняет функцию центрального органа кроветворения, данная возможность существует. По данным Н. В. Зеленецкого и Г. А. Хонина (2004), базальная мембрана под эндотелиоцитами отсутствует на большом протяжении. Напротив, В. Ф. Вракин, М. В. Сидорова (1991), указывают на ее полное отсутствие.

Наличие фенестр, прерывистой базальной мембраны, а также пространств между эндотелиальными клетками придают синусоидным капиллярам очень большую проницаемость, обуславливающую свободный ток плазмы крови в пространство Диссе и в обратном направлении (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009). Эндотелиоциты синусоидных капилляров в цитоплазме содержат небольшое число органелл, а также множество транспортных пиноцитозных пузырьков (Васильев, Ю. Г. и др., 2013).

В составе стенки синусоидных капилляров выявляются звездчатые (Купферовские) клетки (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984, 1991). Они прикрепляются к их стенке своими отростками. Иногда обнаруживаются

тонкие инвагинации данных клеток, проникающе в эндотелиальные щели. (Pietro, M. Motta, 1984). Клетки Купфера – крупные звездчатые ретикулоэндотелиоциты – видоизмененные макрофаги крови. Они являются макрофагами печени и участвуют в фагоцитозе микроорганизмов, токсинов и чужеродных веществ (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1991). Обеспечивая тем самым барьерную функцию (Ленченко, Е. М., 2009). На них приходится до 15,00% клеточной популяции печени (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009).

Купферовские клетки имеют большие размеры чем у эндотелиоцитов. Для них характерно наличие микроворсинок и цитоплазматических включений в виде плотных телец (Соколов, В. И., Чумасов, Е. И., 2004). На поверхности их тел обнаруживаются ламеллиподии и фиоподии (Pietro, M. Motta, 1984). Их ядра содержат крупные глыбки гетерохроматина. В цитоплазме выявляется множество лизосом, умеренно развитый эндоплазматический ретикулум и комплекс Гольджи (Васильев, Ю. Г. и др., 2013). За счет наличия большого числа отростков, направленных в просвет капилляра, большая поверхность данных клеток контактирует с кровью (Ленченко, Е. М., 2009). В момент функциональной активности данные клетки увеличиваются в размерах, вычлняются из состава эндотелиального пласта капилляра, а их отростки глубоко проникают в просвет синусоидного капилляра и пространства Диссе, осуществляя фагоцитоз (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1991). Они захватывают чужеродные частицы и старые формы эритроцитов (Грин, Н., Стаут, У., Тейлор, Д., 1996). Разрушая их, они накапливают железосодержащий пигмент – гемосидерин (Васильев, Ю. Г. и др., 2013). Далее Купферовские клетки передают фагоцитированные частицы и вещества для их дальнейшей переработки и утилизации гепатоцитами (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1991). Также для клеток Купфера характерна антигенпризентрующая функция (Васильев, Ю. Г. и др., 2013). Они являются основными участниками процесса регенерации печени, а также фиброгенеза и цирроза (Fehrenbach, H. et al., 2001).

К Купферовским клеткам, а также к эндотелиоцитам синусоидных капилляров со стороны их просвета с помощью псевдоподий прикрепляются ямочные (pit-) клетки. Они являются естественными киллерами, а их основной функцией является обеспечение клеточного противоопухолевого иммунитета. Цитоплазма pit-клетки содержит гранулы белков перфоринов. При повреждении гепатоцитов pit-клетки высвобождают перфорины, которые разрушают их клеточные мембраны и убивают их (Васильев, Ю. Г. и др., 2013).

Синусоидные капилляры впадают в центральную вену дольки (Чиркин, А. А. и др., 2015). Последняя, наряду с междольковыми лимфатическими сосудами, дренирует дольку печени (Подымова, С. Д., 2018). Она имеет тонкую стенку, состоящую из эндотелиальных клеток, поддерживаемых немногочисленными коллагеновыми волокнами. По мере прохождения в составе дольки центральной вены, увеличивается число впадающих в нее синусоидных капилляров, что ведет к увеличению диаметра ее просвета. Центральная вена покидает дольку в области ее основания и вливается в более крупную поддольковую вену (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009). Последняя следует в составе триады (Зеленевский, Н. В., Щипакин, М. В., 2018). Слиянием поддольковых вен формируются печеночные вены (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009).

В составе долек печени гепатоциты располагаются в два ряда, формируя печеночные балки (Бартенева, Ю. Ю., 2012). Балки изредка анастомозируют друг с другом, но в основном имеют радиальное расположение (Лебедева, Н. А. и др., 1985). Межклеточное пространство в центре каждой из балок образует желчный капилляр (Бартенева, Ю. Ю., 2012). Последний в составе печеночной балки следует по всей ее длине и представляет собой слепо замкнутый канал, берущий начало вблизи центральной вены дольки. Стенка желчного капилляра сформирована плазмолеммой, образующих его гепатоцитов (Зеленевский, Н. В., Щипакин, М. В., 2018). При рассмотрении печени как железы внешней секреции, печеночные балки

следует рассматривать как ее концевые отделы, вырабатывающие желчь (Яглов, В. В., Яглова, Н. В., 2011).

По данным Н. В. Зеленецкого, М. В. Щипакина (2018), диаметр просвета желчного капилляра колеблется в пределах 0,50-1,00 мкм. Однако по мнению Л. К. Жункейра, Ж. Карнейро (2009) данная величина варьирует в пределах 1,00-2,00 мкм.

Желчный капилляр – начальное звено внутрипеченочных желчевыводящих путей (Яглов, В. В., Яглова, Н. В., 2011). По нему желчь течет от центра печеночной дольки к ее периферии (Зеленецкий, Н. В., Щипакин, М. В., 2018). Здесь желчные капилляры переходят в холангиолы. Последние представляют собой короткие трубочки, а их просвет сформирован за счет двух-трех клеток овальной формы. Холангиолы впадают в желчные протоки (Васильев, Ю. Г. и др., 2013). Слиянием последних образуются желчные протоки (Бартенева, Ю. Ю., 2012). У плода желчные протоки имеют узкий просвет (Силантьева, Н. Т. и др, 2006; Силантьева, Н. Т., 2016).

Стенка мелких желчных протоков выстлана специализированным низким кубическим эпителием, а крупных – высоким кубическим и столбчатым эпителием (Соколов, В. И., Чумасов, Е. И., 2004). Эпителий, выстилающий желчные протоки, проявляет морфологическую гетерогенность, связанную с различными функциями, выполняемыми в различных участках билиарного дерева (Strazzabosco M., Fabris L., 2008).

Стенка внепеченочных желчевыводящих путей имеет однотипное строение и состоит из трех не четко разграниченных оболочек, свойственных трубкообразному органу. Слизистую оболочку покрывает однослойный призматический эпителий. Собственная пластинка сформирована рыхлой волокнистой соединительной тканью и содержит концевые отделы мелких слизистых желез. Мышечная оболочка сформирована за счет косо и циркулярно расположенных гладкомышечных клеток. Адвентиция

сформирована рыхлой волокнистой соединительной тканью (Васильев, Ю. Г. и др., 2013).

У кролика в составе стенки желчевыводящих протоков имеется сильно развитое субсерозное венозное сплетение (Jackowiak, H., Lametschwandtner, A., 2005).

Между гепатоцитами, формирующими стенку желчного капилляра, изредка обнаруживаются пресинусоидальные липоциты – клетки Ито. Данные клетки прижаты к стенке синусоидных капилляров, а в их цитоплазме накапливаются липиды, содержащие витамин А (Соколов, В. И., Чумасов, Е. И., 2004). Они имеют небольшие размеры и содержат темные ядра овальной формы. Их цитоплазма бедна органеллами. Кроме капелек жира она содержит рибосомы. Считается что подобно фибробластам данные клетки способны к волокнообразованию (Васильев, Ю. Г. и др., 2013). То есть они способны образовывать волокнистые структуры стромы, окружающей капилляры (Яглов, В.В., Яглова, Н. В., 2011). Также они осуществляют поглощение, накопление и выделение ретиноидов, синтез белков межклеточного вещества и протеогликанов, секрецию факторов роста и регуляцию диаметра синусоидных капилляров (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009).

В связи с тем, что кровь в печеночной дольке течет от периферии к центру, содержащиеся в ее составе кислород, а также нетоксические и токсические вещества, всосавшиеся в кишечнике, сначала достигают гепатоцитов лежащих на периферии дольки, а затем и лежащих в ее центре гепатоцитов. Это обуславливает разность в морфологии данных клеток в зависимости от их зонального расположения. Особенно эта двойственность проявляется при патологиях (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009).

Гепатоциты – клетки эпителия энтодермального типа (Яглов, В.В., Яглова, Н. В., 2011). Их часто называют «центральной лабораторией организма» (Ленченко, Е. М., 2009). На их долю приходится 2/3 от массы печени (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009). Они занимают более 60,00%

клеток, входящих в состав печеночной дольки и выполняют все основные функции, приписываемые печени (Васильев, Ю. Г. и др., 2013). На них можно выделить шесть и более поверхностей, а их диаметр составляет 20,00-30,00 мкм (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009). Формируя балки, гепатоциты контактируют при помощи десмосом, а также интердигитаций (Соколов, В. И., Чумасов, Е. И., 2004).

Цитоплазма гепатоцитов богата органеллами и включениями, содержит множество митохондрий, а также сильно развитые гладкую и гранулярную эндоплазматические сети (Соколов, В. И., Чумасов, Е. И., 2004). Данные органеллы придают цитоплазме эозинофильный характер (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009). Обнаруживаются хорошо развитый аппарат Гольджи, множество лизосом, гранул гликогена и липидных капель (Грин, Н., Стаут, У., Тейлор, Д., 1996). Гранулярная эндоплазматическая сеть формирует агрегаты – базофильные тельца (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009). Обнаруживается цитоскелет и пероксисомы, а в зависимости от функционального состояния в цитоплазме гепатоцитов можно выявить признаки вакуолизации (Васильев, Ю. Г. и др., 2013). Днем гепатоциты преимущественно выделяют желчь, а ночью в них происходят процессы синтеза и ассимиляции. При этом гликоген откладывается сначала в центре дольки, а затем и на периферии, а жир – наоборот (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1991).

Каждый гепатоцит имеет одно или два круглых ядра. В их составе выявляется одно или два ядрышка. Некоторые ядра полиплоидные, отличаются большими размерами, пропорциональными их плоидности и содержат четное количество гаплоидных наборов хромосом (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009). При применении электронномикроскопического метода исследования выявляется, что ядра гепатоцитов окружены перфорированной двухконтурной ядерной оболочкой (Лебедева, Н. А. и др., 1985).

Для гепатоцитов птиц характерна полиплоидия, выражающаяся в многоядерности и укрупнении ядер. Ее степень увеличивается с возрастом. Так, у взрослых кур больше половины ядер гепатоцитов тетраплоидные, при этом двухъядерные гепатоциты встречаются реже чем у млекопитающих (Соколов, В. И., Чумасов, Е. И., 2004).

У взрослой собаки около 30,00% гепатоцитов многоядерные или двухъядерные (Зеленевский, Н. В., Хонин, Г. А., 2004). У жвачных количество двухъядерных клеток составляет 8,00%, а у свиньи достигает 40,00%. С возрастом количество двухъядерных и многоядерных гепатоцитов увеличивается (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1991). Ядра гепатоцитов оптически светлые (Васильев, Ю. Г. и др., 2013).

Между гепатоцитами и стенкой синусоидных капилляров лежит щелевидное пространство – пространство Диссе. Поверхность гепатоцитов, обращенная в его сторону, несет на себе множество микроворсинок (Соколов, В. И., Чумасов, Е. И., 2004). Через данное пространство происходит обмен веществ между кровью и гепатоцитами. Микроворсинки несет и поверхность гепатоцитов, обращенная в просвет желчного капилляра. Данные структуры обеспечивают выход желчи из цитоплазмы гепатоцитов, путем активного транспорта (Грин, Н., Стаут, У., Тейлор, Д., 1996). Подобным образом устроены гепатоциты и у птицы (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984).

Таким образом, на гепатоцитах можно выделить два полюса – желчный и сосудистый (Ленченко, Е. М., 2009). Желчный обращен к желчному капилляру, а сосудистый к синусоидному кровеносному капилляру в сторону пространства Диссе (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1991). В составе мембран, формирующих данные полюса, содержатся различные мембранные белки. Диффузия желчи в кровь блокируется благодаря боковым – промежуточным – поверхностям гепатоцитов, контактирующих вблизи желчных капилляров при помощи плотных контактов и десмосом (Васильев, Ю. Г. и др., 2013).

Сосудистый полюс гепатоцита обладает высокой эндоцитозной и пиноцитозной активностью (Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009).

По мнению В. Ф. Вракина и М. В. Сидоровой (1984) пространство Диссе заполнено тканевой жидкостью. Напротив, MacSween R. N. M. et al. (2002) считают, что его заполняет лимфа. В свою очередь Васильев, Ю. Г. и др. (2013) считает, что оно заполнено жидкостью с высоким содержанием белка.

Pietro, M. (1984) было установлено, что зоны минимального расстояния между пространством Диссе и просветом желчного капилляра составляют 0,1 мкм.

У козы и быка домашнего гепатоциты имеют многоугольную форму содержат небольшие ядра. У овцы ядра большего размера, чем у козы и быка домашнего. У человека ядра более крупные чем у жвачных и имеют гексагональную форму (Madhan, K. E., Raju S., 2014). У овец тувинской короткожирнохвостой породы в возрасте 6,5 месяцев гепатоциты имеют преимущественно 4-5-угольную форму, иногда овально-вытянутую. Их цитоплазма однородно-оксифильная, содержит мелкую зернистость. Ядро базофильное, крупное, лежит в центре клетки. Иногда встречаются двухъядерные клетки (Ван, Б., Донкова, Н. В., 2015).

Гепатоциты домашней птицы – крупные клетки, разнообразной формы. Их высота у кур достигает 8,0-10,0 мкм, у индеек 10,0-14,0 мкм, а у гусей и уток 10,0-12,0 мкм. Более узким апикальным полюсом они направлены в сторону желчного капилляра. Просвет последнего у куриных сформирован за счет 2-7, а у гусиных 2-5 гепатоцитов (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984).

Печень имеет огромный регенеративный потенциал (Мустафин, А. Х. и др., 2008; Репина, Э. Ф. и др., 2019). Так, у кролика после удаления половины печени, ее оставшаяся часть через десять суток достигает первоначальной массы (Ленченко, Е. М., 2009). Однако в пределах печеночной дольки гепатоциты обладают неодинаковой способностью к регенерации, которая в большей степени выражена у гепатоцитов, расположенных в ее периферических отделах. При этом гепатоциты ее центрального поля

наиболее чувствительны к вредным факторам (Туровина, Л. П., Стрельцова, Н. А., 2010). При регенерации клетки делятся путем amitоза и эндомитоза. При восстановлении печеночных балок их регенерация осуществляется митотически (Ленченко, Е. М., 2009). Регенерация гепатоцитов тесно связана с pit-клетками, выделяющими факторы роста (Васильев, Ю. Г. и др., 2013).

У новорожденных животных структура печени сильно отличается от взрослых. Так, у суточных животных в ее составе можно выделить строму и паренхиму. Строма образована рыхлой волокнистой соединительной тканью, содержащей малое количество эластических волокон. Определение границ между дольками печени сильно затруднено ввиду слабого развития междольковых перегородок. У суточных поросят и щенков гепатоциты не имеют определенной пространственной организации и располагаются между кровеносными сосудами (Лемещенко, В. В., 2011; Лемещенко, В. В., Криштофорова Б. В., 2013).

У суточных ягнят ткани печени представлены преимущественно паренхимой, строма обнаруживается в небольшом количестве. Гепатоциты имеют слабо эозинофильную цитоплазму, содержащую неравномерную зернистость. Печеночные дольки содержат очаги гемопоэза, указывающие на незрелость паренхимы печени и ее незавершенную структуру (Скобельская, Т. П., 2016).

Особенности строения стенки желчного пузыря до настоящего времени остаются малоизученными (Аллахвердиев, М. К., Никитюк, Д. Б., Шадлинский, В. Б., 2005). Она состоит из слизистой, мышечной и серозной оболочек (Ленченко, Е. М., 2009). Слизистая выстлана высокопризматическим каемчатым эпителием, способным всасывать воду (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014). У человека микроворсинки эпителиоцитов покрывает слой гликопротеина (Seiden, D., 2002). В составе эпителиального пласта встречаются бокаловидные клетки, выделяющие слизь (Яглов, В. В., Яглова, Н. В., 2011; Vamaniya, M., Barolia., Y, Mathur., R, Shende., K, Joshi., S., 2016). Собственная пластинка формирует

многочисленные складки, сглаживающиеся при наполнении пузыря желчью. Подслизистая основа содержит множество эластических волокон, обеспечивающих его растяжимость (Васильев, Ю. Г. и др., 2013). В области шейки пузыря в ее составе залегают альвеолярно-трубчатые железы, выделяющие слизистый секрет (Яглов, В. В., Яглова, Н. В., 2011).

Мышечная оболочка желчного пузыря тонкая (Яглов, В.В., Яглова, Н. В., 2011), сформирована гладкими миоцитами, не образующими контурированных слоев (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014). Однако прослеживается их преобладающая циркулярная направленность, а между ними выявляются прослойки рыхлой соединительной ткани, содержащие множество эластических волокон. В области шейки увеличивается число циркулярных волокон, формирующих сфинктер (Васильев, Ю. Г. и др., 2013). По структуре миоциты мышечной оболочки желчного пузыря морской свинки напоминают таковые слизистой оболочки кишечника (Cai, W. Q., Gabella, G., 1983).

Большая часть стенки желчного пузыря покрыта брюшиной, а меньшая прилежащая к печени, свободна от серозной оболочки. Здесь вместо нее располагается адвентиция (Борзяк, Э. И., Волкова, Л. И., Добровольская, К. А., 1993), образованная рыхлой соединительной тканью (Яглов, В. В., Яглова, Н. В., 2011). В данном месте лежащие поблизости печеночные протоки могут открываться самостоятельно в желчный пузырь, прободая его стенку (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014).

Таким образом, структурно-функциональной единицей печени у птицы и млекопитающий является печеночная долька. Последняя имеет вид многоугольной призмы и характеризуется последовательным расположением элементов кровеносного русла и желчевыделительной системы. Благодаря организации ее сосудистого русла можно говорить о наличии в печени «чудесной сети», так как синусоидные капилляры в составе печеночной дольки лежат между двумя венами – междольковой и центральной. Основу долек составляют клетки печени – гепатоциты, имеющие характерные

морфологические особенности структурной организации. Выстраиваясь в два ряда, они формируют печеночные балки. В центре последних за счет клеточной стенки гепатоцитов формируется желчный капилляр. Ток крови в составе печеночной дольки осуществляется от периферии к центру, а желчи – в обратном направлении. При этом кровь оттекает в центральную вену, которая представляет собой начальное звено выносящей венозной системы печени. Барьерная функция печени осуществляется за счет ее макрофагов – клеток Купфера. Обеспечение клеточного противоопухолевого иммунитета обеспечивают pit-клетки. Также в печени встречаются клетки Ито, способные образовывать волокнистые структуры стромы и накапливать некоторые вещества.

Структурная организация печеночных долек изменяется в процессе раннего постнатального онтогенеза. Описание данных изменений в доступных источниках литературы крайне скудно. Также слабо освещены вопросы, касающиеся микроструктуры стенки желчного пузыря и желчевыводящих путей.

Проведя анализ доступных источников литературы, мы не встретили сообщений, касающихся микро- и ультраструктурной организации печени и желчного пузыря у козы англо-нубийской породы. До настоящего времени данные вопросы являются открытыми и требуют изучения.

2. СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Материал и методы исследования

Работа выполнена на базе кафедры анатомии животных федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет ветеринарной медицины» в период с 2018 по 2021 гг. Объектом исследования послужил кадаверный материал, полученный от коз англо-нубийской породы, выращенных в условиях фермерского хозяйства «Гжельское подворье» Московской области. Исследование морфологии и васкуляризации печени провели на достаточных по числу группах животных в пределах четырех возрастов: новорожденные козлята; трехмесячные козлята; шестимесячные козлята; взрослые годовалые животные. Характеристика исследуемого материала приведена в таблице 1.

Исследование возрастных и породных закономерностей морфологии и васкуляризации печени козы англо-нубийской породы осуществляли с применением комплекса классических и современных методов, применяемых в морфологии, включающего: тонкое анатомическое препарирование под контролем стереоскопического микроскопа МБС-10, вазорентгенографию, методику изготовления коррозионных препаратов с применением безусадочных пластических масс акрилового ряда, микро- и макроморфометрию, гистологический и электронномикроскопический методы исследования, а также компьютерную томографию.

Возраст исследуемых животных определяли по ветеринарным и бонитировочным картам, а также с устных указаний ветеринарного специалиста. Массу животных определяли при помощи электронных напольных весов DIGI DS-1100.

При изучении сосудистого русла печени и желчного пузыря применяли инъекционные методики – вазорентгенографию и методику изготовления коррозионных препаратов.

Таблица 1 – Характеристика исследуемого материала по количеству животных и методам исследования

Вид исследования	Возрастная группа				Итого
	Новорожденные козлята (голов)	Трехмесячные козлята (голов)	Шестимесячные козлята (голов)	Взрослые годовалые животные (голов)	
Вазорентгенография, анатомическое препарирование и определение линейных морфометрических показателей печени и желчного пузыря	9	9	9	9	36
Изготовление коррозионных препаратов сосудистой системы печени	9	9	9	9	36
Изготовление коррозионных препаратов желчевыводящей системы печени и определение ее весовых и линейных морфометрических показателей, отбор проб для гистологического исследования	5	5	5	5	20
Компьютерная томография	3	-	-	-	3
Электронномикроскопический метод	-	-	-	1	1
Итого	26	23	23	24	96

Перед инъекцией кадаверный материал разогревали на водяной бане в течение 4-5 часов, при температуре 45-50°C. Инъекцию артериальной системы осуществляли по общепринятой методике (Прусаков, А. В. и др., 2016) через брюшную аорту. Систему воротной вены инъецировали через ее ствол. Печеночные вены инъецировали по разработанной нами методике (Прусакова, А. В., 2020) через каудальную полую вену.

Катетеризацию данных сосудов осуществляли при помощи канюль, наружный диаметр которых зависел от величины диаметра их просвета. Во всех случаях при проведении инфузии степень заполнения сосудистого русла инъекционной массой исследуемых объектов оценивали по степени отдачи поршня шприца. Качество инъекции определяли по степени визуализации заполненных используемыми массами сосудов.

При использовании методики вазорентгенографии инъекционную массу готовили по прописи: 1 часть сурика марки М-5, 8 частей скипидара живичного и 2 части глицерина марки Д-98. Также применяли массу, состоящую из 4,5 частей свинцовых белил, 4,5 частей скипидара живичного и 1,0 порошка медицинского гипса, предложенную М. В. Щипакиным и др. (2013).

Перед извлечением инъецированных препаратов печени из трупа с целью проведения их вазорентгенографии для экономии исследуемого материала, проводили тонкое анатомическое препарирование. При его проведении определяли особенностей хода и ветвления внеорганных сосудов печени и топографию нервных стволов и сплетений. Также выделенные препараты печени также использовали для определения ее линейных параметров. Определение последних осуществляли при помощи электронного штангенциркуля Stainless hardened с шкалой деления 0,05 мм и измерительной линейки. При этом взвешивание печени не проводили из-за возможной погрешности, обусловленной наличием инъекционной массы в составе ее сосудистого русла. Учитывая то, что неправильная форма печени затрудняет определение ее точных измерений, при проведении ее

исследования использовали семь основных промеров – наибольший продольный размер печени, толщину правой, левой, квадратной и хвостатой долей, а также высоту правой и левой долей печени. За наибольший продольный размер печени принимали расстояние между наиболее удаленными друг от друга точками органа, расположенными в горизонтальной плоскости. За толщину доли принимали наибольшее значение расстояния в переднезаднем направлении в пределах ее анатомических границ. Высоту долей определяли по крайним точкам их дорсальной и вентральной границ.

Рентгенографию препаратов, заполненных рентгеноконтрастными массами, осуществляли на рентгеновском аппарате EcoRay Ultra 100 при следующих условиях: напряжение на трубке 60 кВт; сила тока – 1 мА; фокусное расстояние 50,0 см; экспозиция 3-5 секунд. Полученные рентгенограммы подвергали тщательному изучению. Их обработку, с целью получения морфометрических данных, осуществляли при помощи компьютерной программы RadiAnt DICOM Viewer (64-bit). При этом отмечали особенности хода и ветвления экстра- и интроорганных сосудов, участвующих в кровоснабжении печени.

При применении методики изготовления коррозионных препаратов в качестве инъекционной массы для заполнения сосудов печени применяли пластмассу холодной полимеризации, используемую для изготовления ортодонтических протезов, «Редонт 03» и ее модификацию «Редонт-колир». Инъекцию и дальнейшую обработку инъецированного ей материала осуществляли по общепринятой методике (Прусаков, А. В. и др. 2016).

Билиарную систему печени изучали с применением методики изготовления коррозионных препаратов. Ее инъекцию на выделенных из трупа препаратах печени осуществляли через желчный проток. Перед проведением инъекции с целью определения массы препараты печени тщательно обескровливали, путем продувки ее сосудистого русла атмосферным воздухом при помощи шприца объемом 50,0 см³. Массу

выделенных из трупов препаратов печени определяли при помощи лабораторных весов CAS MWP-1500. При этом также осуществляли определение основных линейных промеров печени. Для инъекции желчевыводящей системы в качестве инъекционной массы использовали пластмассу «Редонт 03» и ее модификацию «Редонт-колир». Рабочий раствор пластмассы изготавливали идентичным образом, как и при изготовлении коррозионных препаратов сосудистой системы. Инъекцию билиарной системы и последующую обработку инъецированных препаратов осуществляли по методике, предложенной А. В. Прусаковым и др. (2017).

Используемые для изготовления коррозионных препаратов сосудов печени и ее билиарной системы пластмассы линейки «Редонт» во время полимеризации не подвергаются усадке и деформации. Данное обстоятельство делает возможным достоверное измерение диаметра просвета элементов сосудистого русла и желчевыводящей системы по их коррозионным репликам. С этой целью мы использовали электронный штангенциркуль Stainless hardened с шкалой деления 0,05 мм.

Фотосъемку полученных результатов исследования осуществляли на цифровую фотокамеру SONY Cyber-shot DSC-H300.

Гистологическому исследованию подвергали фрагменты тканей печени размером 0,5×0,5×0,5 см и стенки желчного пузыря 0,5×0,5 см. Полученные образцы фиксировали в 4,0% растворе нейтрального формалина в течение суток (Гущин, Я. А., Мужикян, А. А., 2014). Далее образцы по общепринятой методике заливали в парафин (Горальский, Л. П. и др., 2005; Мужикян, А. А. и др., 2014). Из приготовленных парафиновых блоков изготавливали гистологические срезы толщиной 5,0-7,0 мкм. Полученные срезы окрашивали гематоксилином и эозином, трихромом по Массону и по Ван-Гизон. Изучение гистологических препаратов и их морфологический анализ проводили при помощи светооптического микроскопа Carl Zeiss Axio Scope A1 (Германия) при увеличении 25, 50, 100, 200 и 400. Микрофотографирование проводили при помощи цифровой фотокамеры

AxioCam ICc 1. Морфометрические измерения проводили вручную при помощи программного обеспечения AxioVision Rel. 4.8. (Германия).

Для проведения электронномикроскопического исследования отбирали фрагменты тканей паренхимы печени и стенки желчного пузыря, размером не более 2,0 мм³. Фиксацию отобранных образцов осуществляли в растворе 2,0% глутарового альдегида на какодилатном буфере (pH 7,2-7,4) в течение 2 часов. Далее их отмывали в трех порциях того же буфера и постфиксировали в 1,0% растворе четырехоксида осмия (приготовленном на какодилатном буфере, pH 7,2-7,4) – 1 час. Затем образцы обезвоживали в спиртах восходящей концентрации и абсолютном ацетоне. Последующую заливку фрагментов отобранных тканей проводили в эпон-812 по общепринятой методике (Уикли, Б., 1975). Ультратонкие срезы получали на ультрамикротоме (ЛКВ-III - Швеция), контрастировали 2,0% водным раствором уранилацетата и раствором цитрата свинца (Reynolds, E. S., 1963). Полученные ультратонкие срезы фотографировали в электронном микроскопе Jem-1011 (JEOL, Япония) при увеличениях 2500-3000.

Компьютерная томография проводилась на аппарате Philips VX 8000 Quad 4sl. 3D-моделирование осуществляли с применением прилагающейся программы.

Текст диссертационной работы и автореферата оформляли в соответствии с ГОСТ Р 7.0.11 – 2011 «Диссертация и автореферат диссертации. Структура и правила оформления».

При описании гистоструктуры и ультраструктуры тканей печени и стенки желчного пузыря указывали терминологию в соответствии с Международной гистологической номенклатурой (Семченко, В. В. и др., 1999). Анатомические термины приводили в соответствии с пятой редакцией Международной ветеринарной анатомической номенклатуры (Зеленевский, Н. В., 2013).

Полученные морфометрические данные подвергали вариационно-статической обработке на IBM PC/AT и «Penium VI» в среде Windows 2000, с

использованием пакета анализа данных в программе «Excel Windows Office XP» и «Statistika 6,0» (Statsoft, USA) с расчетом средней арифметической и ее стандартной ошибки ($M \pm m$).

2.2 Макроморфология печени козы англо-нубийской породы

У коз англо-нубийской породы на изученных этапах постнатального онтогенеза печень целиком располагается в составе правого подреберья. Данное обстоятельство связано с топографией рубца передний конец которого соприкасается с диафрагмой и полностью занимает левое подреберье. Печень у изученных животных имеет красно-коричневое окрашивание, гладкая и блестящая. Она утолщена по дорсальному краю, вытянута поперечно и лежит несколько косо. Ее закругленная левая доля занимает более вентральное положение и направлена в сторону грудины. Правая доля направлена вверх и вправо. Вверху она соединяется с правой ножкой диафрагмы, а каудально соприкасается с правой почкой.

Краниальная диафрагмальная поверхность печени соприкасается с задней поверхностью диафрагмы, вдаваясь в вогнутость ее купола. Данное обстоятельство обуславливает выпуклую форму передней поверхности печени. Каудальная висцеральная поверхность печени соприкасается с многокамерным желудком и петлями кишечника, которые оставляют на ней слабые вдавливания. Последние исчезают после ее извлечения из трупа.

У изученных животных в составе печени можно выделить ряд долей. С правой стороны на вентральном крае печени различима правая междолевая вырезка. В ее составе располагается желчный пузырь. Данная вырезка является вентральной границей правой доли печени. Ее дорсальная граница следует в виде желоба каудальной полой вены по дорсальному тупому краю печени. На правой доле печени различимо почечное вдавливание. С левой стороны вентральный край печени рассекает глубокая щель круглой связки, являющаяся вентральной границей левой доли печени.

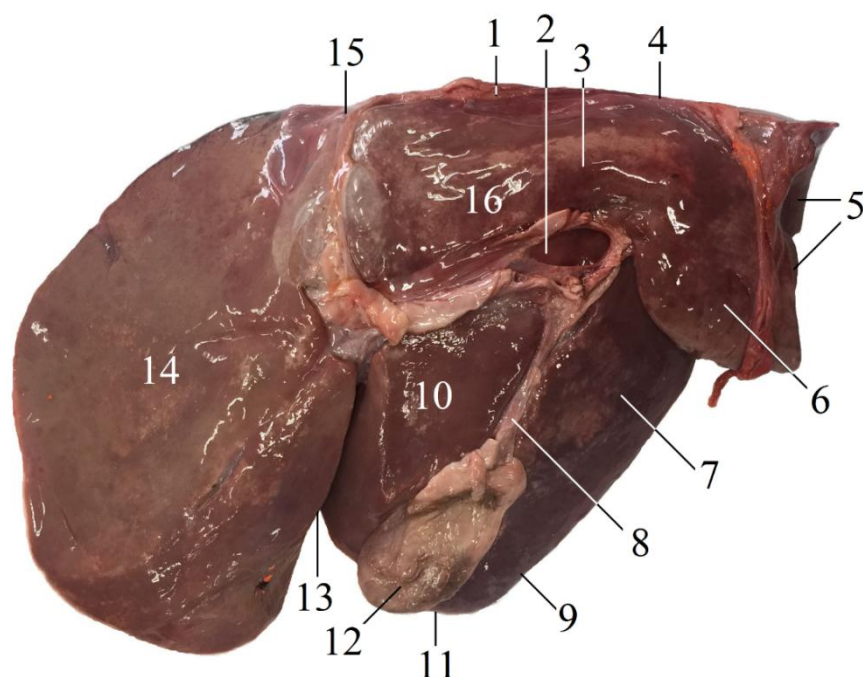


Рисунок 1 – Печень козы англо-нубийской породы (возраст шесть месяцев). Висцеральная поверхность:

1 – дорсальный (тупой) край печени; 2 – устье воротной вены;
 3 – хвостатая доля печени; 4 – борозда каудальной полой вены; 5 – почечное вдавливание;
 6 – хвостатый отросток; 7 – правая доля печени; 8 – пузырный проток; 9 – вентральный (острый) край печени; 10 – квадратная доля печени; 11 – правая междолевая вырезка;
 12 – желчный пузырь; 13 – щель круглой связки; 14 – левая доля печени; 15 – пищеводное вдавливание; 16 – сосцевидный отросток.

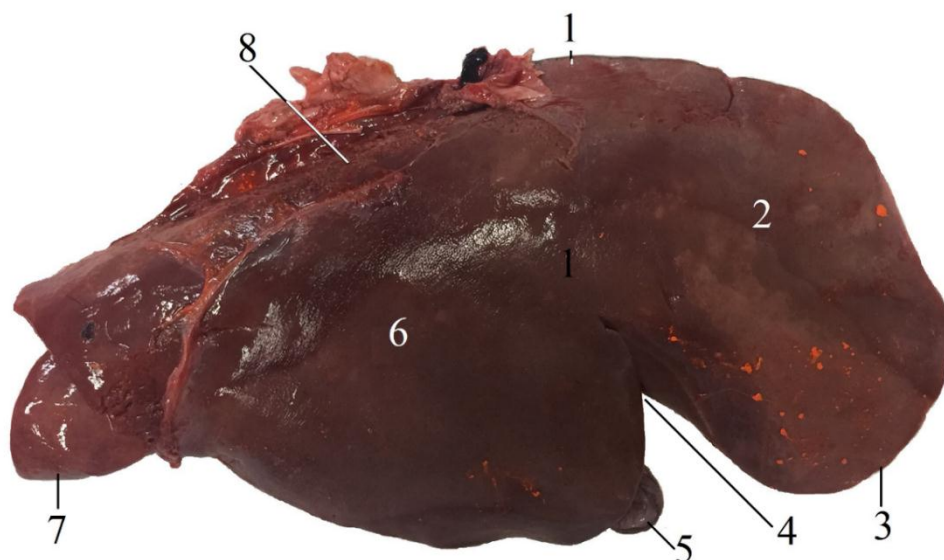


Рисунок 2 – Печень козы англо-нубийской породы (возраст три месяца).

Диафрагмальная поверхность:

1 – дорсальный (тупой) край печени; 2 – левая доля печени; 3 – вентральный (острый) край печени; 4 – щель круглой связки; 5 – желчный пузырь; 6 – правая доля печени;
 7 – хвостатый отросток; 8 – борозда каудальной полой вены.

Ее дорсальная граница следует по пищеводному вдавлению, проходящему по дорсальному тупому краю печени.

Участок печени, заключенный между правой и левой долями, представляет собой ее среднюю долю. Последняя подразделяется центрально расположенными воротами на лежащую вентрально квадратную и лежащую дорсально хвостатую доли.

Хвостатая доля несет на себе направленный влево сосцевидный отросток и направленный вправо хвостатый отросток. Последний хорошо развит и нависает на правую долю печени. По аналогии с ней он несет почечное вдавление.

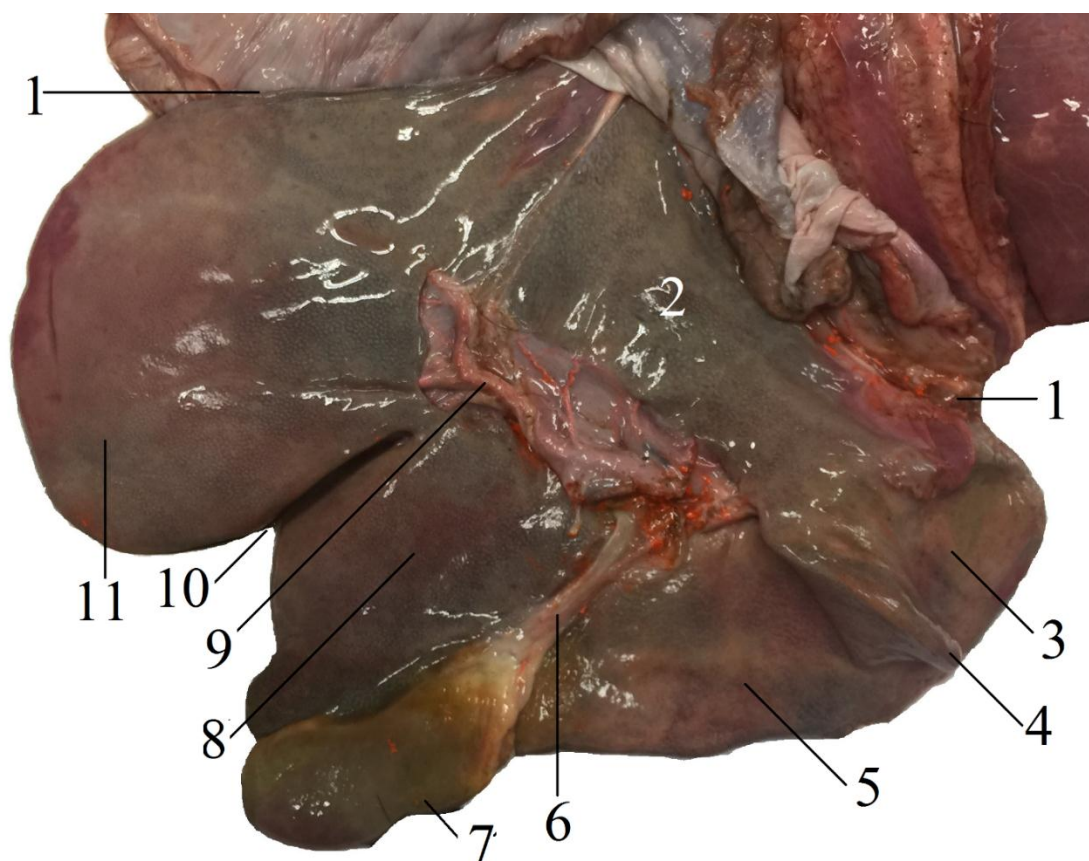


Рисунок 3 – Печень годовалой козы англо-нубийской породы.

Висцеральная поверхность:

1 – треугольные связки; 2 – хвостатая доля печени; 3 – почечное вдавление; 4 – хвостатый отросток; 5 – правая доля печени; 6 – пузырный проток; 7 – желчный пузырь; 8 – квадратная доля печени; 9 – левый желчный проток; 10 – щель круглой связки; 11 – левая доля печени.

Печень укрепляется в определенном положении за счет связок. Венечная связка формируется за счет сращения париетальных листков брюшины. Она

короткая и мощная, имеет вид полосы, прикрепляющей дорсальный край печени к брюшной поверхности диафрагмы. Ее продолжением служат правая и левая треугольные связки, оканчивающиеся на соответствующих долях печени. Серповидная связка у изученных животных во всех возрастных группах развита слабо. Круглая связка получает развитие у новорожденных и трехмесячных животных. У более взрослых животных она выражена слабо в виду возрастной редукции. Также печень соединяется с близлежащими органами посредством ряда связок, которые представляют собой складки брюшины. К ним относятся желудочно-печеночная, печеночно-двенадцатиперстная, печеночно-селезеночная и печеночно-почечная связки.

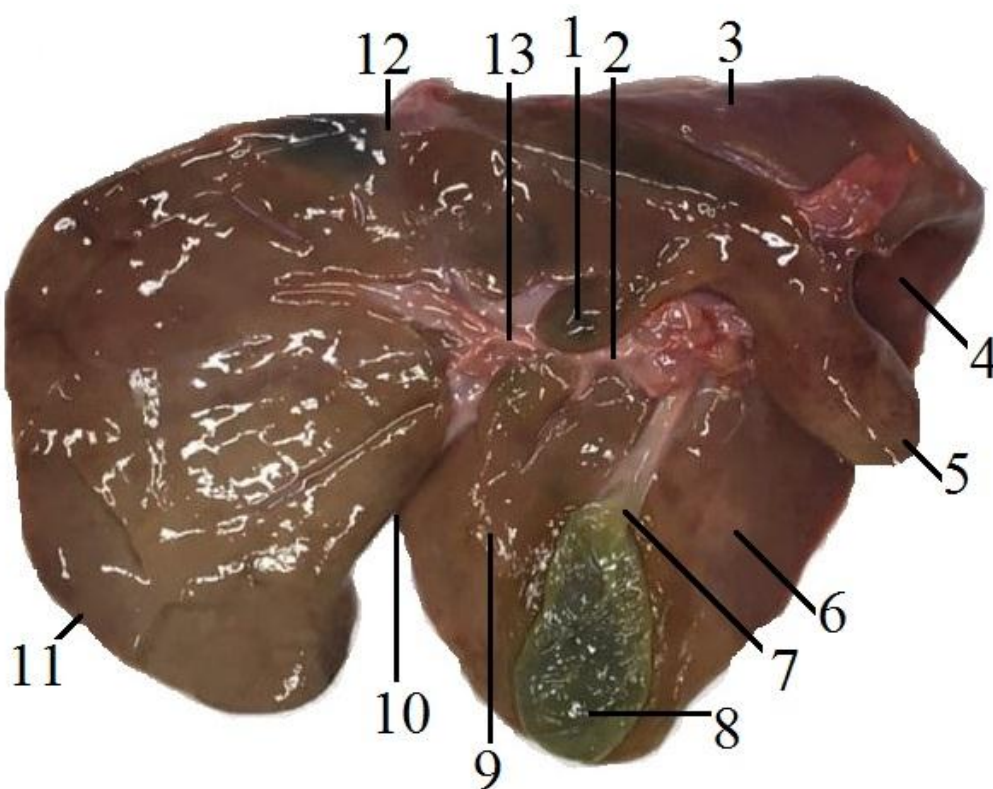


Рисунок 4 – Печень новорожденного козленка англо-нубийской породы.

Висцеральная поверхность:

1 – сосцевидный отросток; 2 – общий печеночный проток; 3 – дорсальный (тупой) край печени; 4 – почечное вдавливание; 5 – хвостатый отросток; 6 – правая доля печени; 7 – пузырный проток; 8 – желчный пузырь; 9 – квадратная доля печени; 10 – щель круглой связки; 11 – левая доля печени; 12 – вдавление пищевода; 13 – печеночная артерия.

Массовые показатели печени козы англо-нубийской породы на изученных этапах постнатального онтогенеза отражены в таблице 2.

Линейные размеры характерные для печени козы англо-нубийской породы на изученных этапах постнатального онтогенеза отражены в таблице 3.

Таблица 2 – Массовые показатели печени козы англо-нубийской породы на изученных этапах постнатального онтогенеза

Возраст животных	Абсолютная масса печени, г	Масса животного, г	Относительная масса печени, %
новорожденные	59,67±4,22	3413,27±307,29	1,75
3 месяца	261,36±13,61	19539,44±1766,81	1,34
6 месяцев	417,59±38,36	36786,39±2764,63	1,13
1 год	583,24±49,18	52678,23±4203,20	1,11

Таблица 3 – Линейные размеры печени козы англо-нубийской породы на изученных этапах постнатального онтогенеза (мм)

Показатель	Возрастная группа			
	Новорожденные животные	3 месяца	6 месяцев	1 год
наибольший продольный размер	137,79±11,24	173,29±15,61	229,66±19,85*	247,36±22,39**
толщина правой доли	7,89±0,63	14,76±1,34	15,98±1,46*	16,29±1,57**
толщина средней доли	7,76±0,59	14,23±1,31	15,87±1,43*	16,09±1,49**
толщина левой доли	8,26±0,68	15,44±1,38	16,23±1,50*	16,56±1,54**
высота правой доли	73,61±6,34	108,21±9,66	138,39±12,07*	167,04±14,93**
высота средней доли	82,46±7,29	92,66±8,31	116,23±9,88*	148,71±13,88**
высота левой доли	81,12±7,13	102,36±9,47	117,28±9,93*	128,53±11,74**

* $P \leq 0,05$. Достоверно при сравнении с новорожденными животными

** $P \leq 0,05$. Достоверно при сравнении с трехмесячными животными

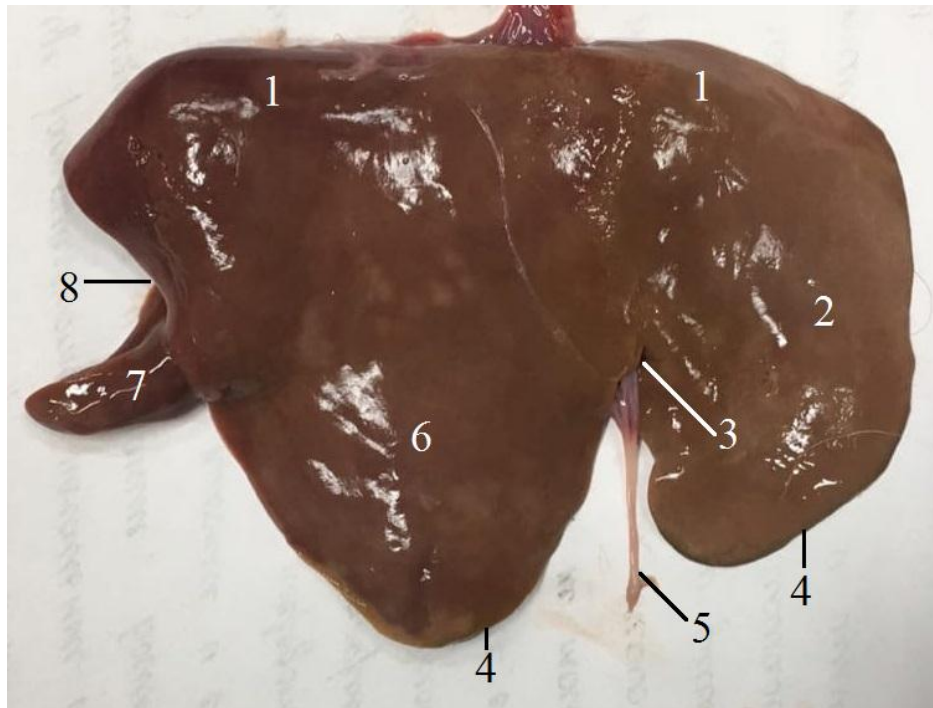


Рисунок 5 – Печень новорожденного козленка англо-нубийской породы.

Диафрагмальная поверхность:

*1 – дорсальный (тупой) край печени; 2 – левая доля печени; 3 – щель круглой связки;
4 – вентральный (острый) край печени; 5 – круглая связка печени; 6 – правая доля печени;
7 – хвостатый отросток; 8 – почечное вдавливание.*

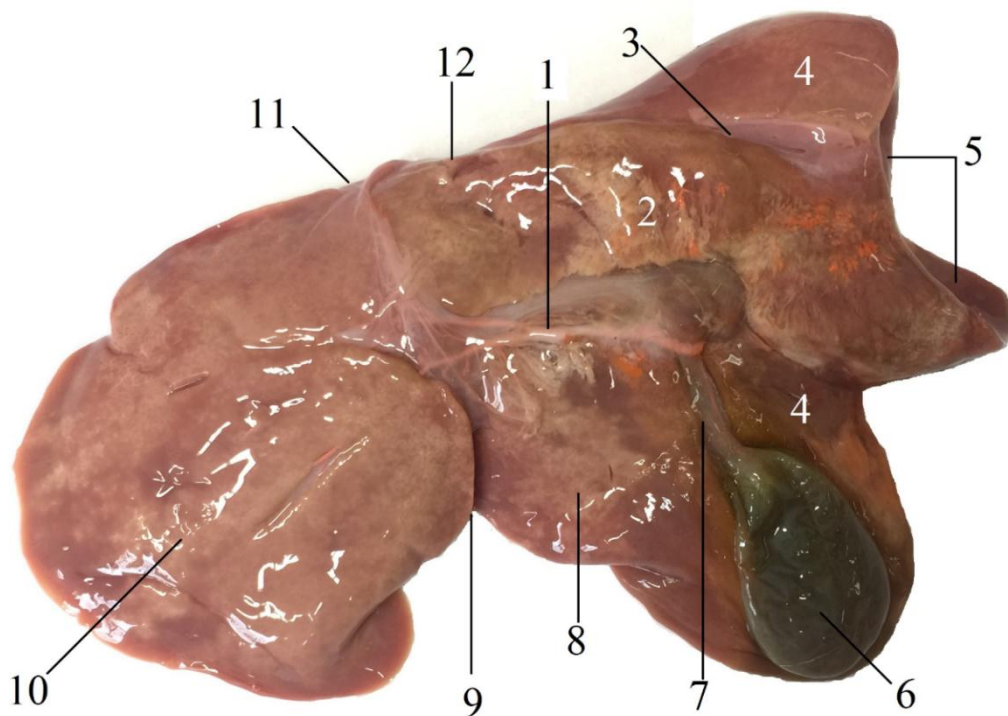


Рисунок 6 – Печень козленка англо-нубийской породы

(возраст три месяца). Висцеральная поверхность:

*1 – печеночная артерия; 2 – хвостатая доля печени; 3 – желоб каудальной полой вены;
4 – правая доля печени; 5 – почечное вдавливание; 6 – желчный пузырь; 7 – желчный проток;
8 – квадратная доля печени; 9 – щель круглой связки; 10 – левая доля печени;
11 – желоб пищевода; 12 – дорсальный (тупой) край печени.*

2.3 Вазкуляризация и иннервация печени козы англо-нубийской породы

2.3.1 Артериальное кровоснабжение печени козы англо-нубийской породы

В кровоснабжении печени у изученных животных наряду с артериальной системой принимает участие и венозная. Богатая кислородом кровь поступает к ее тканям по печеночной артерии. Обогащенная питательными веществами кровь, оттекающая от органов желудочно-кишечного тракта, поступает в печень по воротной вене. Обе системы в тканях печени множественно анастомозируют друг с другом на уровне синусоидных капилляров. Благодаря этому текущая по данным сосудам кровь смешивается. Из печени кровь оттекает по печеночным венам, впадающим в каудальную полую вену.

Печеночная артерия у изученных животных берет начало от чревной артерии (Прусакова, А. В., Зеленевский, Н. В., 2019). По своему ходу она отдает ветви поджелудочной железе, а также правую желудочную и желудочно-двенадцатиперстную артерии. Достигнув ворот печени в составе печеночно-дуоденальной связки, печеночная артерия бифуркационно делится на левую и правую печеночные артерии, которые погружаются в паренхиму одноименного органа.

Правая печеночная артерия, достигнув междолевой щели, отделяющей правую долю печени, делится по рассыпному типу на три сосуда – дорсальную артерию правой доли печени, артерию хвостатого отростка и вентральную артерию правой доли печени. Отдав вышеперечисленные сосуды, правая печеночная артерия подразделяется на три-четыре конечные ветви, следующие в паренхиму средней части правой доли печени.

Дорсальная артерия правой доли печени следует в сторону ее тупого края. По ходу она магистрально отдает три крупные ветви, отходящие от нее практически перпендикулярно. Первая из них – артерия сосцевидного отростка – питает одноименную часть печени и разветвляясь в составе ее паренхимы по рассыпному типу. Вторая – дорсальная ветвь – следует в

сторону тупого края и разветвляется по рассыпному типу в паренхиме дорсомедиальной части правой доли печени. Третья – венральная ветвь – разветвляется в паренхиме соответствующей части правой доли печени, преимущественно по дихотомическому типу. Отдав вышеперечисленные ветви, дорсальная артерия правой доли печени переходит в латеральную ветвь. Последняя следует в составе паренхимы правой доли печени в сторону почечного вдавливания и магистрально разделяется на более мелкие ветви.

Артерия хвостатого отростка незамедлительно дихотомически делится на дорсальную и венральную ветви, каждая из которых разветвляется на ветви второго порядка по магистральному типу.

Венральная артерия правой доли печени практически сразу отдает артерию желчного пузыря после чего магистрально отдает три крупные ветви. Две из них следуют в паренхиму венральной части правой доли, а одна в паренхиму квадратной доли печени как правая артерия квадратной доли печени. Для данных сосудов характерен преимущественно дихотомический тип ветвления.

Артерия желчного пузыря (Прусакова, А. В., Зеленовский, Н. В., 2020), берущая начало от венральной артерии правой доли печени, достигнув одноименного органа подразделяется на дорсальную и венральную артерии. Дорсальная артерия желчного пузыря из них получает большее развитие. В верхней трети тела желчного пузыря она подразделяется на правую и левую ветви. Данные ветви следуют вдоль тела желчного пузыря в составе соединительнотканного слоя брюшины, покрывающей несоприкасающуюся с тканями печени часть желчного пузыря. Венральная артерия желчного пузыря следует вдоль венральной стенки органа в составе соединительной ткани, расположенной между ним и тканями печени. На своем пути правая и левая ветви дорсальной артерии желчного пузыря отдают множественные ветви, анастомозирующие с ветвями венральной артерии желчного пузыря. Благодаря данным соустьям в составе серозной оболочки желчного пузыря формируется густая артериальная сеть. Таким образом, в кровоснабжении

желчного пузыря у козы англонубийской породы принимает участие одноименная артерия, за счет ветвления которой в составе серозной оболочки желчного пузыря формируется густая сосудистая сеть.

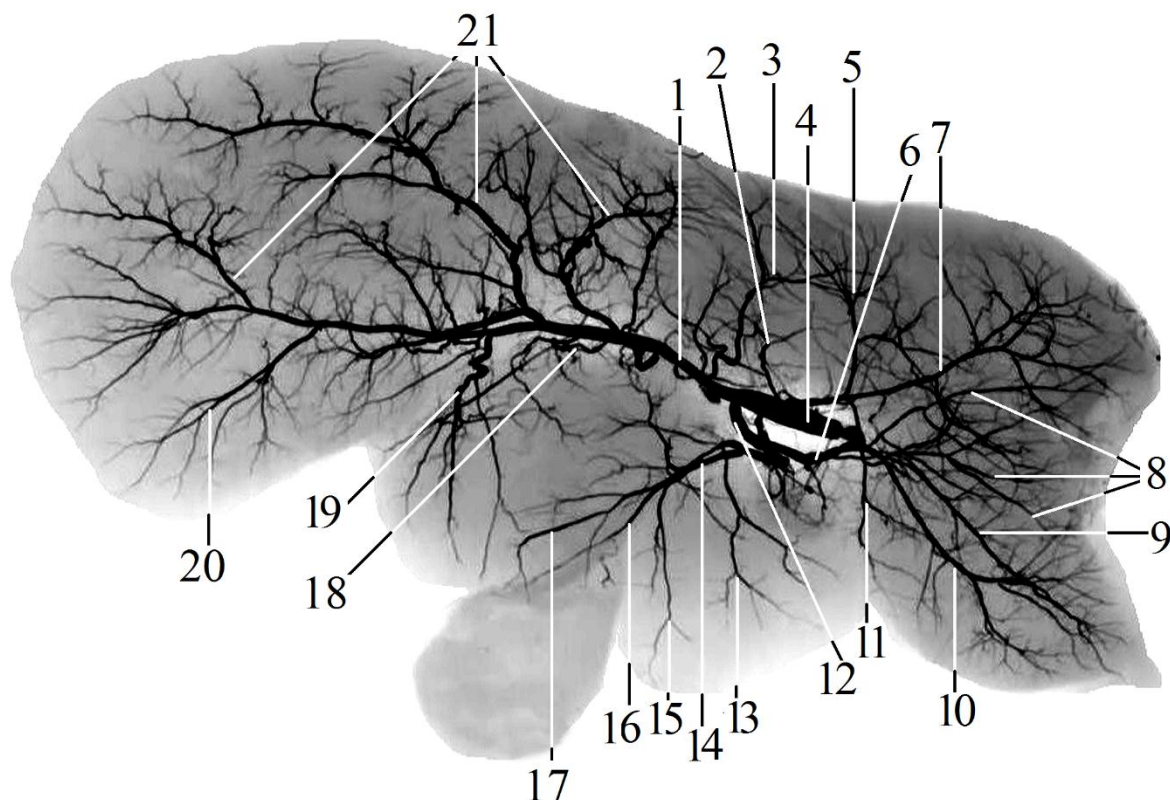


Рисунок 7 – Интрамуральные ветви печеночной артерии козленка англо-нубийской породы (возраст три месяца). Фотографический отпечаток с вазорентгенограммы. Инъекция сосудистого русла взвесью свинцового сурика:

1 – левая печеночная артерия; 2 – артерия хвостатого отростка; 3 – ветвь сосцевидного отростка; 4 – печеночная артерия; 5 – дорсальная ветвь дорсальной артерии правой доли печени; 6 – вентральная артерия правой доли печени; 7 – латеральная ветвь дорсальной артерии правой доли печени; 8 – конечные ветви правой печеночной артерии; 9 – дорсальная ветвь артерии хвостатого отростка; 10 – вентральная ветвь артерии хвостатого отростка; 11 – вентральная ветвь дорсальной артерии правой доли печени; 12 – правая печеночная артерия; 13, 15 – ветви вентральной артерии правой доли печени; 14 – вентральная артерия правой доли печени; 16 – артерия желчного пузыря; 17 – правая артерия квадратной доли печени; 18 – средняя артерия квадратной доли печени; 19 – левая артерия квадратной доли печени; 20 – вентральная ветвь левой печеночной артерии; 21 – дорсальные ветви левой печеночной артерии.

Левая печеночная артерия следует в сторону левой доли печени. Первоначально она отдает следующую дорсально ветвь хвостатого отростка. Последняя разветвляется в тканях одноименной анатомической структуры по

рассыпному типу и анастомозирует с артерией сосцевидного отростка, берущей начало от правой печеночной артерии. Далее левая печеночная артерия магистрально отдает шесть крупных ветвей. Три из них – дорсальные ветви – следуют в паренхиму дорсальной части левой доли печени, где магистрально отдают более мелкие ветви второго порядка. Оставшиеся три ветви следуют вентрально. Первая из них как средняя артерия квадратной доли разветвляется в центральной части одноименной анатомической структуры. Вторая – левая артерия квадратной доли – разветвляется в паренхиме левой части одноименной структуры и анастомозирует с правой артерией квадратной доли, берущей начало от правой печеночной артерии. В свою очередь последняя из вентральных ветвей разветвляется в составе паренхимы вентральной части левой доли печени.

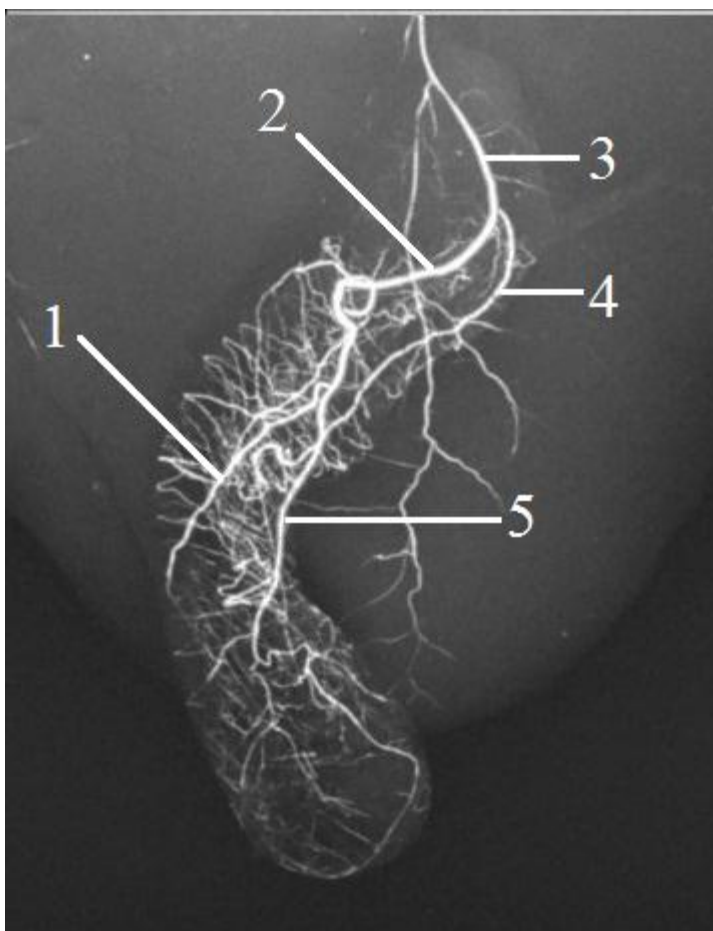


Рисунок 8 – Артериальная система желчного пузыря новорожденного козленка англо-нубийской породы. Фотографический снимок вазорентгенограммы. Инъекция сосудов взвесью свинцовых белил:

1 – левая ветвь дорсальной артерии желчного пузыря; 2 – дорсальная артерия желчного пузыря; 3 – артерия желчного пузыря; 4 – вентральная артерия желчного пузыря; 5 – правая ветвь дорсальной артерии желчного пузыря.

Морфометрические данные, касающиеся степени развития элементов артериальной системы печени козы англо-нубийской породы на изученных этапах постнатального онтогенеза отражены в таблице 4.

Таблица 4 – Величина диаметра просвета основных элементов артериального русла печени изученных животных (мм)

Название сосуда	Возрастная группа			
	Новорожденные животные	Трехмесячные животные	Шестимесячные животные	Взрослые годовалые животные
Печеночная артерия	1,95±0,18	4,31±0,39	6,87±0,63*	9,63±0,87**
Правая печеночная артерия	1,29±0,11	2,16±0,19	3,48±0,32*	4,87±0,44**
Левая печеночная артерия	1,36±0,12	2,37±0,22	3,79±0,34*	5,26±0,49**
Ветви правой печеночной артерии				
<i>Дорсальная артерия правой доли печени</i>	1,14±0,10	1,73±0,16	2,79±0,26*	3,86±0,36**
Ветви дорсальной артерии правой доли печени				
артерия сосцевидного отростка	0,69±0,06	0,79±0,07	1,26±0,11*	1,73±0,15**
дорсальная ветвь	0,48±0,04	0,71±0,06	1,18±0,10*	1,67±0,14**
вентральная ветвь	0,45±0,04	0,67±0,06	1,07±0,09*	1,53±0,13**
латеральная ветвь	0,74±0,06	0,99±0,09	1,53±0,14*	2,18±0,19**
Артерия хвостатого отростка	0,82±0,07	1,69±0,16	2,67±0,24*	3,73±0,34**
Ветви артерии хвостатого отростка				
дорсальная ветвь	0,59±0,05	0,96±0,09	1,57±0,14*	2,19±0,19**
вентральная ветвь	0,51±0,04	0,88±0,08	1,36±0,11*	1,87±0,16**

Таблица 4 (продолжение)

Название сосуда	Возрастная группа			
	Новорожденные животные	Трехмесячные животные	Шестимесячные животные	Взрослые годовалые животные
<i>Вентральная артерия правой доли печени</i>	0,85±0,07	1,45±0,13	2,37±0,21*	3,28±0,29**
Ветви вентральной артерии правой доли печени				
артерия желчного пузыря	0,81±0,06	0,92±0,08	1,44±0,13*	1,99±0,17**
правая артерия квадратной доли печени	0,63±0,05	0,76±0,07	1,24±0,11*	1,75±0,14**
Ветви левой печеночной артерии				
ветвь сосцевидного отростка	0,84±0,07	1,01±0,09	1,25±0,11*	1,77±0,15**
средняя артерия квадратной доли	0,61±0,05	0,78±0,07	1,29±0,11*	1,82±0,16**
левая артерия квадратной доли	0,74±0,07	1,23±0,11	1,96±0,17*	2,76±0,25**

* $P \leq 0,05$. Достоверно при сравнении с новорожденными животными

** $P \leq 0,05$. Достоверно при сравнении с трехмесячными животными

2.3.2 Система воротной вены печени козы англо-нубийской породы

Воротная вена печени у изученных животных представляет собой самую крупную висцеральную вену организма. Она подходит к печени со стороны ее висцеральной поверхности и в области ворот органа проникает под его капсулу. Здесь воротная вена делится на правую и левую ветви, идущие а сторону соответствующих частей печени (Прусакова, А. В., Зеленевский, Н. В., 2020).

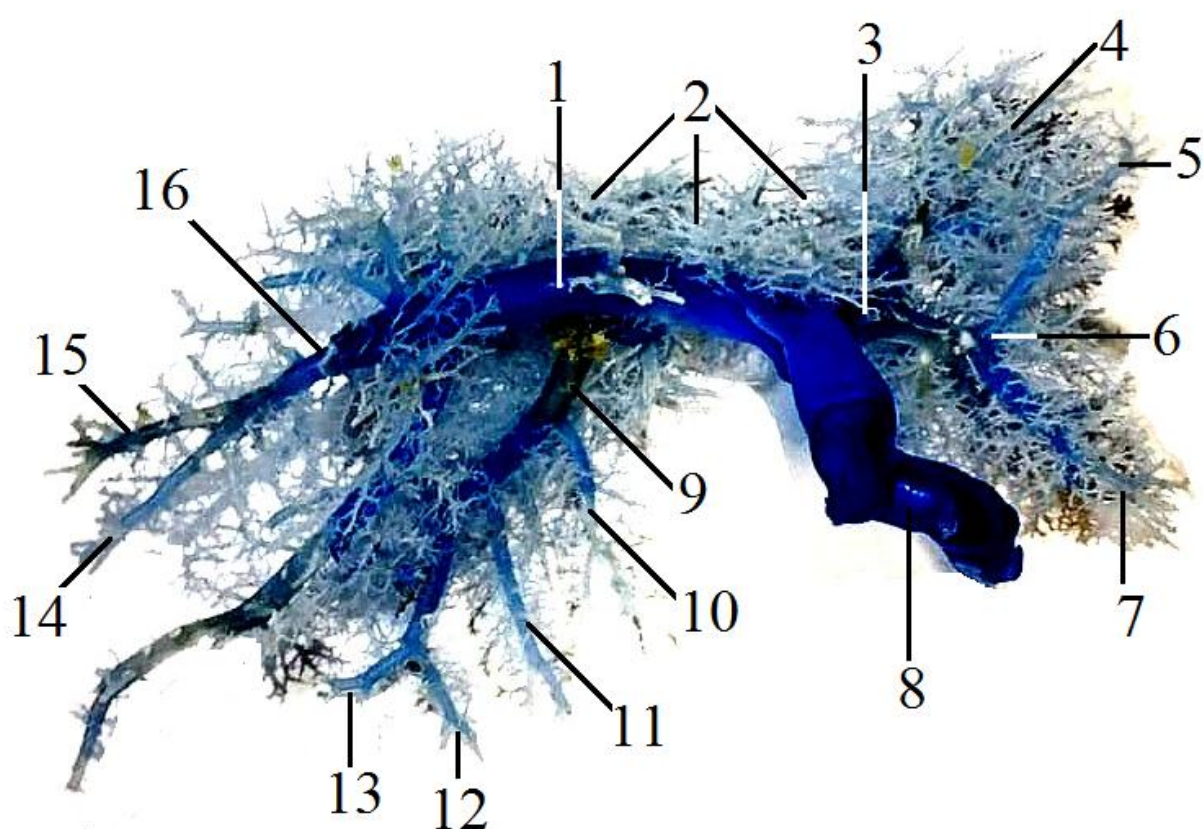


Рисунок 9 – Воротная вена печени новорожденного козленка англо-нубийской породы. Коррозионный препарат. Инъекция сосудов пластмассой Редонт-колир:

- 1 – левая ветвь воротной вены; 2 – ветви к хвостатой доле печени; 3 – правая ветвь воротной вены; 4 – краниальная ветвь правой ветви воротной вены;
 5 – дорсальная ветвь; 6 – каудальная ветвь правой ветви воротной вены;
 7 – вентральная ветвь; 8 – ствол воротной вены; 9 – ветвь квадратной доли печени;
 10 – проксимальная вентральная ветвь; 11 – дистальная вентральная ветвь;
 12 – вентральная ветвь ветви квадратной доли печени; 13 – дорсальная ветвь ветви квадратной доли печени; 14 – вентральная ветвь ветви левой доли печени;
 15 – дорсальная ветвь ветви левой доли печени; 16 – ветвь левой доли печени.

Правая ветвь воротной вены представляет собой короткий ствол, подразделяющийся на краниальную и каудальную ветви. Краниальная ветвь делится на дорсальную, латеральную и вентральную ветви. Они проходят в краниальной части правой доли печени, параллельно ее висцеральной поверхности, и несут венозную кровь к ее соответствующим участкам. Каудальная ветвь напротив вершины почечного вдавления бифуркационно делится на дорсальную и вентральную ветви. Они следуют в каудальной части правой доли печени, идут параллельно ее висцеральной поверхности и несут венозную кровь к ее соответствующим частям.

Левая ветвь воротной вены имеет большую величину поперечника и большую длину в сравнении с правой ветвью. Проходя в паренхиме средней доли печени, она отдает три дорсально направленные венозные ветви к ее хвостатой доле – правую, среднюю и левую. На уровне квадратной доли печени левая ветвь отдает направленную вентрально ветвь квадратной доли печени. Последняя первоначально отдает следующую дорсально слабую венозную ветвь для хвостатой доли печени. Затем она последовательно отдает правую и левую ветви, а также две вентральных ветви – проксимальную и дистальную. Данные ветви несут кровь соответствующим частям квадратной доли печени. После их отхождения, ветвь квадратной доли подразделяется на дорсальную и вентральную ветви, следующие в латеральную часть квадратной доли печени. Отдав вышеперечисленные сосуды, левая ветвь воротной вены переходит в ветвь левой доли печени. Последняя дихотомически подразделяется на дорсальную и вентральную ветви, идущие в соответствующие отделы левой доли печени.

Морфометрическая характеристика сосудистых элементов воротной вены печени козы англо-нубийской породы на изученных этапах постнатального онтогенеза отражена в таблице 5.

Таблица 5 – Величина поперечника просвета основных элементов воротной вены печени изученных животных (мм)

Название сосуда	Возрастная группа			
	Новорожденные животные	Трехмесячные животные	Шестимесячные животные	Взрослые годовалые животные
Воротная вена	5,87±0,51	7,34±0,67	8,64±0,79*	11,36±1,88**
Правая ветвь воротной вены	3,64±0,34	4,48±0,41	5,22±0,47*	6,80±0,61**
Левая ветвь воротной вены	4,71±0,43	5,83±0,49	6,74±0,58*	8,76±0,79**
Ветви правой ветви воротной вены печени				
<i>Краниальная ветвь</i>	2,01±0,19	2,56±0,21	3,04±0,26*	4,01±0,36**
<i>Каудальная ветвь</i>	2,52±0,23	3,11±0,26	3,66±0,29*	4,82±0,42**
Ветви левой ветви воротной вены печени				
<i>Правая ветвь хвостатой доли печени</i>	1,53±0,14	1,96±0,17	2,31±0,21*	3,07±0,28**
<i>Средняя ветвь хвостатой доли печени</i>	1,27±0,12	1,61±0,14	1,83±0,17*	2,41±0,21**
<i>Левая ветвь хвостатой доли печени</i>	1,16±0,10	1,49±0,12	1,71±0,15*	2,27±0,19**
<i>Ветвь квадратной доли печени</i>	2,67±0,25	3,38±0,29	3,92±0,34*	5,16±0,46**
Ветви, берущие начало от ветви квадратной доли				
ветвь хвостатой доли печени	0,91±0,08	1,17±0,10	1,38±0,11*	1,77±0,15**
правая ветвь	1,73±0,16	2,23±0,20	2,64±0,23*	3,47±0,29**
левая ветвь	1,81±0,17	2,22±0,19	2,61±0,22*	3,44±0,28**

Таблица 5 (продолжение)

Название сосуда	Возрастная группа			
	Новорожденные животные	Трехмесячные животные	Шестимесячные животные	Взрослые годовалые животные
проксимальная вентральная ветвь	1,29±0,12	1,63±0,14	1,95±0,17*	2,52±0,22**
дистальная вентральная ветвь	1,25±0,11	1,59±0,14	1,83±0,16*	2,43±0,21**
Ветвь левой доли печени	3,44±0,33	4,41±0,39	5,09±0,46*	6,69±0,58**
Ветви, берущие начало от ветви левой доли печени				
дорсальная ветвь	2,84±0,27	3,62±0,33	4,29±0,38*	5,67±0,51**
вентральная ветвь	2,51±0,24	3,15±0,27	3,72±0,34*	4,89±0,47**

* $P \leq 0,05$. Достоверно при сравнении с новорожденными животными

** $P \leq 0,05$. Достоверно при сравнении с трехмесячными животными

2.3.3 Система печеночных вен козы англо-нубийской породы

Отток венозной крови от печени изученных животных осуществляется по четырем печеночным венам: печеночной вене правой доли; печеночной вене левой доли; вене хвостатой доли; вене квадратной доли. Данные сосуды впадают в каудальную полую вену, практически на одном уровне (Прусакова, А. В., Зеленецкий, Н. В., 2020). Помимо отведения венозной крови, они также участвуют, наряду с печеночными связками, в фиксации печени в определенном положении.

От правой доли печени кровь отводится по правой печеночной вене. Данная вена имеет короткий ствол, который практически сразу же вливается в каудальную полую вену. Он формируется за счет слияния дорсальной, средней и вентральной ветвей, следующих в паренхиме соответствующих частей правой доли печени. Наибольшего развития из данных сосудов получает средняя ветвь. Она образуется путем объединения двух крупных вен, истоки которых достигают латерального края правой доли и распределяются в тканях печени по рассыпному типу.

Дорсальная ветвь правой печеночной вены характеризуется прямолинейным ходом и следует параллельно дорсальному краю правой доли печени. В двух из пяти случаев мы наблюдали непосредственное ее впадение в каудальную полую вену. Но своем пути она принимает более мелкие вены от окружающих тканей, впадающие в нее магистралью.

Вентральная ветвь правой печеночной вены следует в составе вентральной части правой доли печени, вдоль междолевой вырезки, содержащей желчный пузырь. По ходу она принимает три венозные ветви, отводящие кровь от желчного пузыря, а также множественные венозные ветви от вентральной части правой доли печени. Вышеперечисленные ветви впадают в вентральную ветвь правой доли печени по магистральному типу.

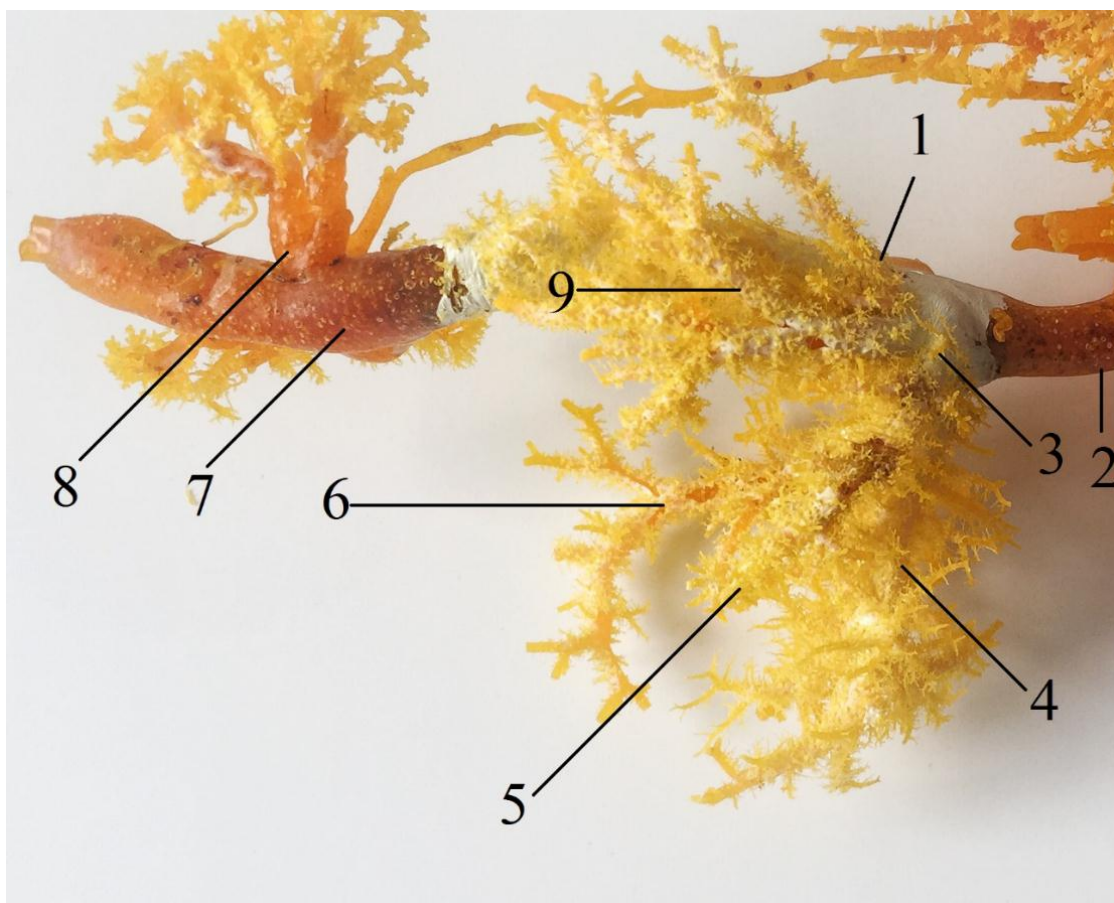


Рисунок 10 – Печеночные вены новорожденной козы англо-нубийской породы (правая сторона). Фотографический снимок коррозионного препарата. Инъекция сосудов пластмассой Редонт-колир:

1 – дорсальная ветвь правой печеночной вены; 2, 7 – каудальная полая вена; 3 – общий ствол правой печеночной вены; 4 – вена квадратной доли печени; 5 – вентральная ветвь правой печеночной вены; 6 – средняя ветвь левой печеночной вены; 8 – правая почечная вена; 9 – средняя ветвь правой печеночной вены.

От левой доли печени кровь отводится по левой печеночной вене. Последняя, также как и правая, формируется путем слияния дорсальной, средней и вентральной ветвей. Дорсальная ветвь левой печеночной вены достигает наименьшего развития. Она следует вдоль дорсального края одноименной доли, принимая более мелкие вены, впадающие в нее по магистральному типу. Средняя ветвь левой печеночной вены получает наибольшее развитие из всех ее ветвей. Истоки данной ветви берут начало от края средней части левой доли печени, а сформированный ими крупный ствол следует в составе ее паренхимы, принимая на своем пути более мелкие

вены. Вентральная ветвь левой печеночной вены следует в составе паренхимы вентральной части левой доли печени, принимая на своем пути более мелкие вены, впадающие в нее по магистральному типу.

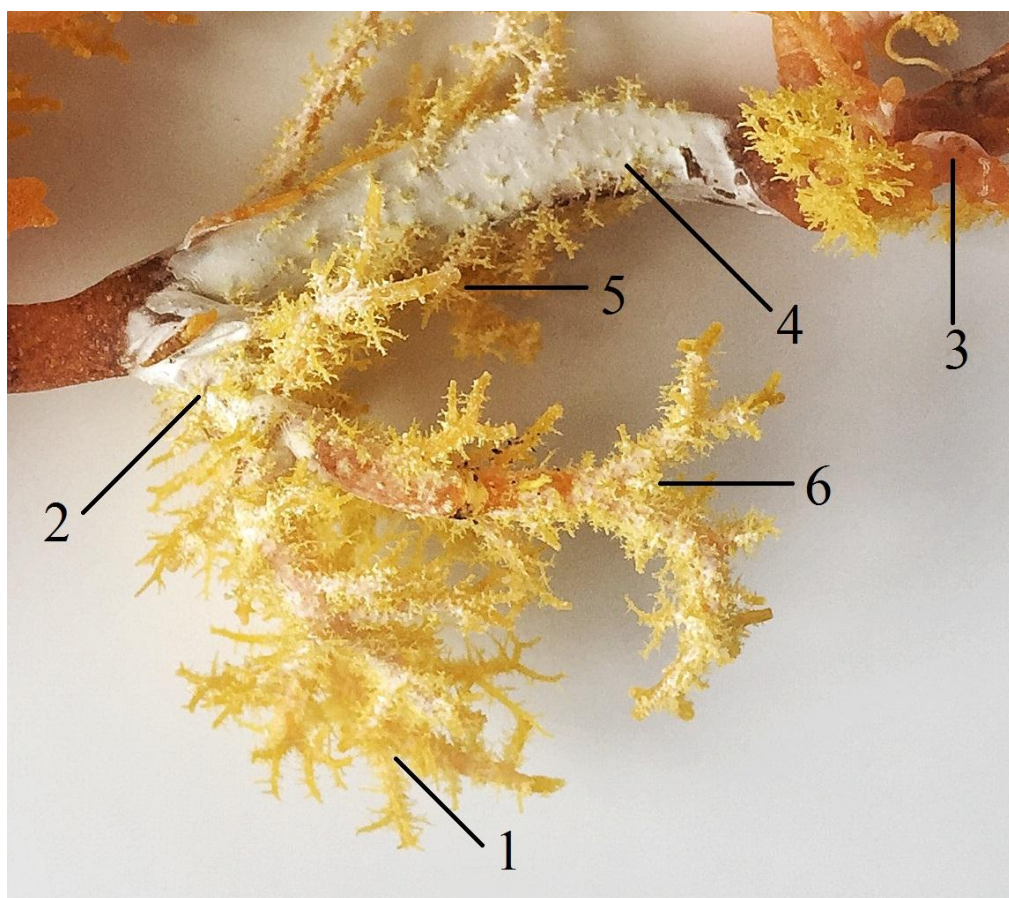


Рисунок 11 – Печеночные вены новорожденной козы англо-нубийской породы (левая сторона). Фотографический снимок коррозионного препарата. Инъекция сосудов пластмассой Редонт-колор:

1 – вентральная ветвь левой печеночной вены; 2 – ствол печеночной вены; 3 – левая почечная вена; 4 – каудальная полая вена; 5 – дорсальная ветвь левой печеночной вены; 6 – средняя ветвь левой печеночной вены.

Вена хвостатой доли следует в составе ее паренхимы и принимает вену хвостатого отростка.

Перед впадением в каудальную полую вену, вена хвостатой доли печени и левая печеночная вена сливаются, формируя короткий мощный общий ствол.

Вена квадратной доли печени следует вентрально. В составе одноименной доли она занимает центральное положение. По ходу она

принимает две-три венозные ветви от желчного пузыря, а также множественные ветви от тканей квадратной доли.

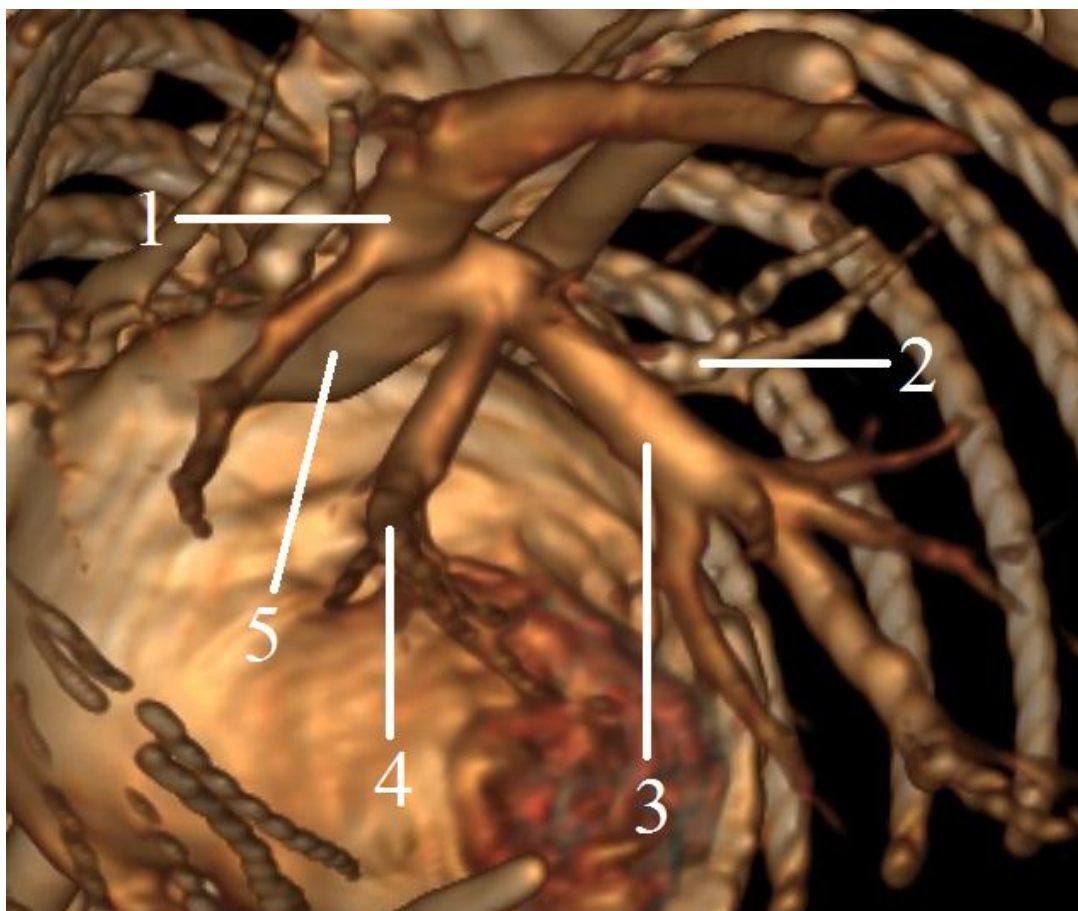


Рисунок 12 – 3D модель КТ печеночных вен и их ветвей новорожденного козленка англо-нубийской породы (контраст – омнипак):

*1 – печеночная вена левой доли печени; 2 – печеночная вена хвостатой доли печени;
3 – печеночная вена правой доли печени; 4 – печеночная вена квадратной доли печени;
5 – каудальная полая вена.*

Морфометрическая характеристика печеночных вен и их ветвей козы англо-нубийской породы на изученных этапах постнатального онтогенеза отражена в таблице 6.

Таблица 6 – Величина размера поперечника печеночных вен и их ветвей козы англо-нубийской породы на изученных этапах постнатального онтогенеза (мм)

Название сосуда	Возрастная группа			
	Новорожденные животные	Трехмесячные животные	Шестимесячные животные	Взрослые годовалые животные
Правая печеночная вена	6,04±0,55	7,63±0,68	8,99±0,84*	11,56±1,04**
Ветви, формирующие правую печеночную вену				
средняя ветвь	4,53±0,41	5,57±0,51	6,53±0,62*	8,52±0,81**
дорсальная ветвь	2,16±0,19	2,74±0,26	3,24±0,29*	4,19±0,39**
вентральная ветвь	3,06±0,26	3,87±0,35	4,56±0,42*	5,99±0,57**
Левая печеночная вена	6,27±0,58	7,88±0,71	9,27±0,87*	11,87±1,04**
Ветви, формирующие левую печеночную вену				
средняя ветвь	5,14±0,46	6,44±0,59	7,55±0,72*	9,74±0,92**
дорсальная ветвь	2,13±0,19	2,68±0,24	3,17±0,30*	4,06±0,38**
вентральная ветвь	3,33±0,28	4,19±0,38	4,86±0,46*	6,30±0,58**
Вена хвостатой доли печени	2,96±0,25	3,74±0,36	4,33±0,41*	5,54±0,53**
Ветви, формирующие вену хвостатой доли печени				
вена хвостатого отростка	1,83±0,17	2,31±0,21	2,71±0,25*	3,48±0,33**
Общий ствол вены хвостатой доли печени и левой печеночной вены	7,36±0,69	9,27±0,88	10,88±0,96*	13,89±1,24**
Вена квадратной доли печени	3,81±0,36	4,78±0,46	5,63±0,52*	7,29±0,69**

* $P \leq 0,05$. Достоверно при сравнении с новорожденными животными

** $P \leq 0,05$. Достоверно при сравнении с трехмесячными животными

2.4 Билиарная система печени козы англо-нубийской породы

В состав билиарной (желчевыводящей) системы печени у изученных животных входит желчный пузырь и система желчных протоков. Последняя включает как экстра- так и интраорганные желчные протоки. Интраорганные протоки в основном повторяют ход сопровождающих их ветвей печеночной артерии и воротной вены. Экстроорганные желчные протоки представлены крупными правым и левым желчными протоками, формирующими своим слиянием общий печеночный проток. Последний, сливаясь с протоком желчного пузыря, формирует печеночно пузырный проток, впадающий в просвет двенадцатиперстной кишки на вершине большого сосочка.

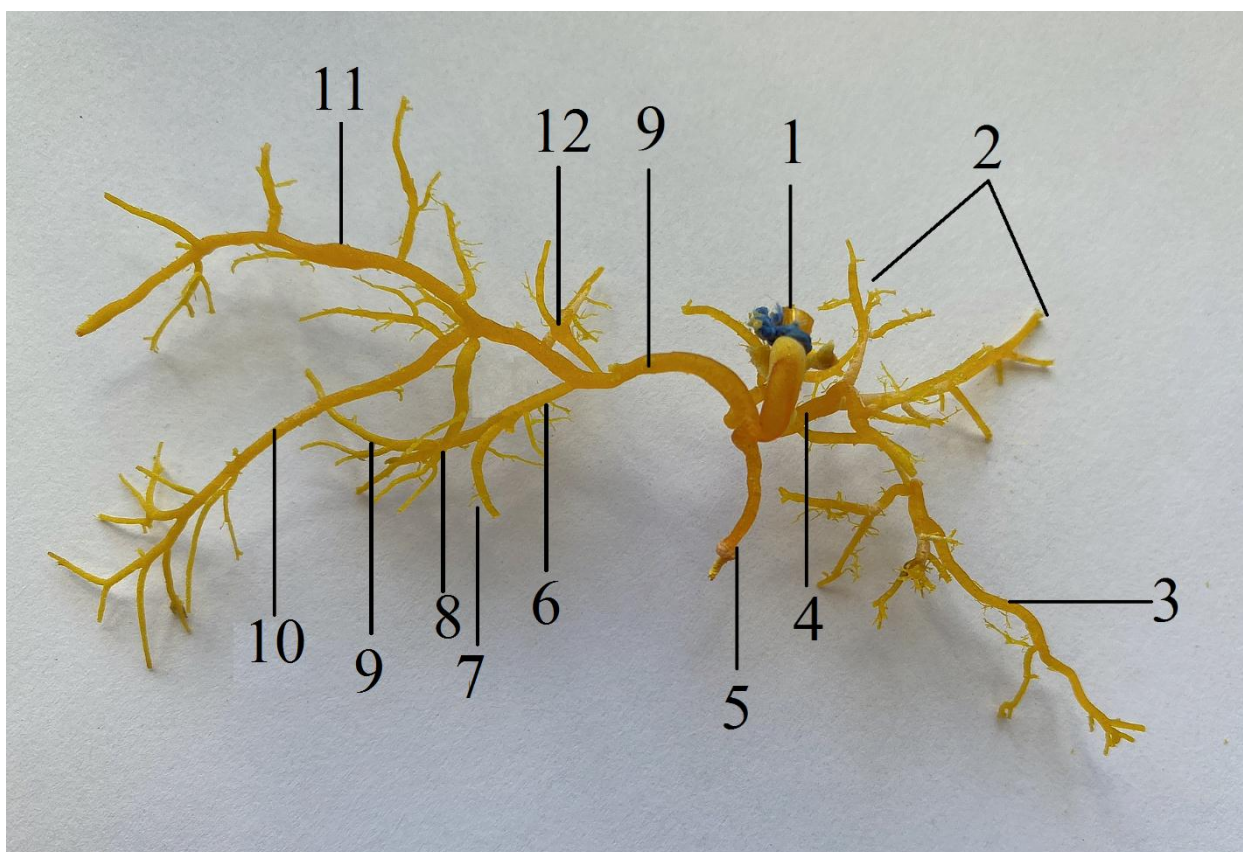


Рисунок 13 – Коррозионный препарат билиарной системы печени козы англо-нубийской породы (возраст три месяца). Инъекция желчных протоков пластмассой Редонт-колир:

1 – печеночный проток; 2 – протоки правой доли печени; 3 – проток хвостатого отростка; 4 – правый печеночный проток; 5 – правый проток квадратной доли печени; 6 – общий проток для квадратной и левой долей печени; 7 – левый проток квадратной доли печени; 8 – вентральный проток левой доли печени; 9 – проток для краниальной части левой доли; 10 – средний проток левой доли; 11 – дорсальный проток левой доли; 12 – проток хвостатого отростка.

Желчный пузырь у изученных животных имеет округло-вытянутую форму. Он лежит на висцеральной поверхности печени в составе междолевой вырезки, лежащей на границе между ее квадратной и правой долями. Дно желчного пузыря округлое и сильно выступает за вентральный край печени. Для козы англо-нубийской породы характерен темно-зеленый цвет желчи.

Правый печеночный проток у изученных животных первоначально отдает следующий вентрально правый проток квадратной доли печени. Далее он последовательно отдает три крупных желчных протока для правой доли печени. Отдав вышеперечисленные протоки, правый печеночный проток переходит в проток хвостатого отростка.

Левый печеночный проток первоначально отдает проток сосцевидного отростка, следующий в сторону одноименной структуры. Далее от него берет начало общий проток для квадратной и левой долей печени. Последний подразделяется на левый проток квадратной доли печени и проток для краниальной части левой доли. Далее левый печеночный проток подразделяется на три конечные ветви: вентральный проток левой доли печени; средний проток левой доли; дорсальный проток левой доли.

2.5 Лимфатическая система печени козы англо-нубийской породы

Интрамуральные элементы лимфатического русла печени заметны в виде очень мелких лимфатических сосудов в составе ее капсулы на гистологических препаратах, а также в составе мышечной и серозной оболочек желчного пузыря. Строение последних описано в разделе, посвященном ультраструктурной организации стенки желчного пузыря.

Макроскопически у изученных животных в области ворот печени выявляются три лимфатических узла – дорсальный, правый и левый. Последние представляют собой округлые образования, имеющие серо-розовую окраску.

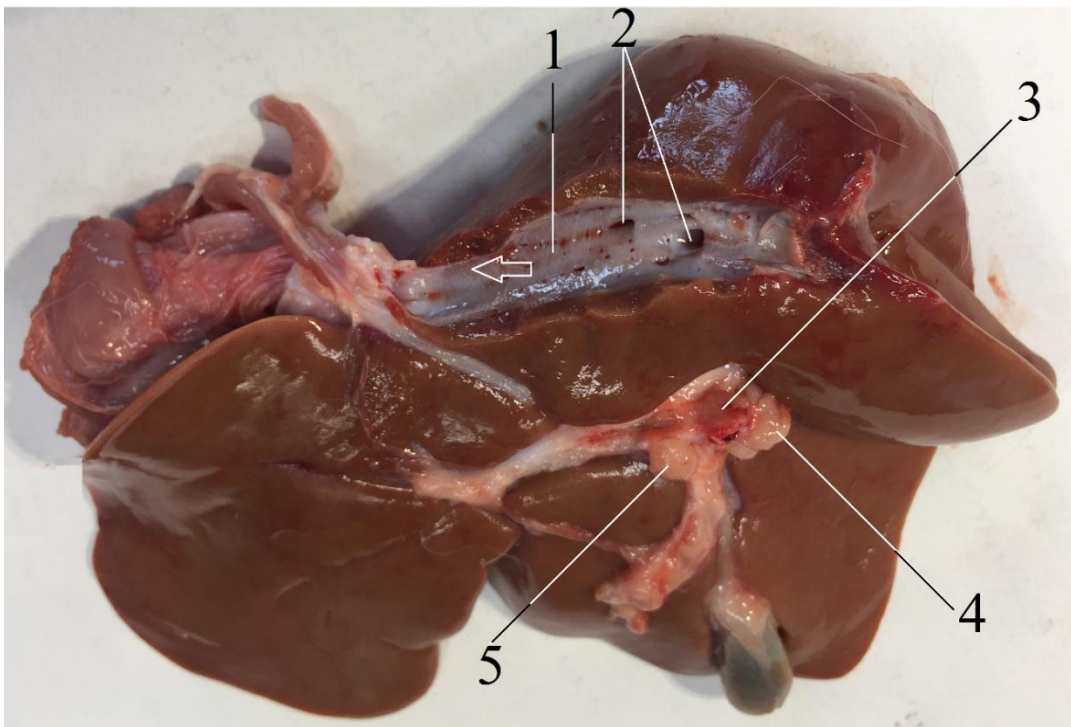


Рисунок 14 – Портальные лимфатические узлы печени козленка англо-нубийской породы (возраст три месяца):

1 – вскрытая каудальная полая вена; 2 – лакуны печеночных вен; 3 – дорсальный лимфатический узел; 4 – правый лимфатический узел; 5 – левый лимфатический узел; ↑ – направление тока крови по устью каудальной полой вены.

Таблица 7 – Линейные размеры портальных лимфатических узлов изученных животных (мм)

Измеряемые величины	Возрастная группа			
	Новорожденные	Трехмесячные животные	Шестимесячные животные	Годовалые животные
дорсальный лимфатический узел				
длина	1,03±0,09	5,13±0,49	7,26±0,61*	9,83±0,92**
толщина	0,96±0,08	4,97±0,46	6,74±0,58*	9,44±0,88**
ширина	0,89±0,07	4,63±0,43	6,28±0,53*	8,39±0,77**
правый лимфатический узел				
длина	1,86±0,17	9,17±0,86	13,56±1,17*	17,66±1,62**
толщина	1,09±0,09	5,61±0,51	7,69±0,70*	9,87±0,93**
ширина	1,63±0,14	8,32±0,74	11,71±1,04*	15,81±1,49**
левый лимфатический узел				
длина	3,01±0,27	15,24±1,43	21,54±1,98*	28,17±2,68**
толщина	0,74±0,07	3,88±0,34	5,28±0,47*	7,11±0,63**
ширина	1,78±0,16	9,07±0,88	12,59±1,14*	17,26±1,54**

* $P \leq 0,05$. Достоверно при сравнении с новорожденными животными

** $P \leq 0,05$. Достоверно при сравнении с трехмесячными животными

При этом, как правило, левый лимфатический узел получает большее развитие и имеет несколько вытянутую эллипсоидную форму.

Линейные размеры портальных лимфатических узлов изученных животных отражена в таблице 7.

Данные лимфатические узлы принимают лимфу не только от тканей печени и желчного пузыря, но и от поджелудочной железы, двенадцатиперстной кишки и от лимфатических узлов сычуга. Отток лимфы от портальных лимфатических узлов печени осуществляется через чревный лимфатический ствол в поясничную цистерну.

2.6 Иннервация печени козы англо-нубийской породы

Иннервация печени у изученного вида животных осуществляется за счет ветвей блуждающего нерва, а также за счет постганглионарных ветвей, отходящих от чревного и брыжеечного узлов солнечного сплетения. При этом данные ветви на своем пути к печени не анастомозируют друг с другом (Прусакова, А. В., Зеленовский, Н. В., 2020).

Со стороны вагуса в иннервации печени принимает участие его дорсальный и вентральный пищеводные стволы.

Вентральный пищеводный ствол вагуса первоначально отдает нервные ветви, формирующие краниовентральное подсерозное нервное сплетение желудка. Далее он косо пересекает сетку и направляется к воротам печени со стороны ее левой доли. В области ворот он проникает в пространство между листками малого сальника, где, отдавая множество мелких ветвей, участвует в формировании нервного сплетения ворот печени. В шести из изученных нами случаев мы наблюдали раздвоение конечной ветви вентрального пищеводного ствола вагуса.

Также в иннервации печени принимает участие нервная ветвь, берущая начало от каудовентрального подсерозного нервного сплетения желудка, сформированная за счет ветвей, отходящих от вентрального пищеводного ствола вагуса. Данная ветвь следует по правой поверхности сетки и книжки, отдавая им множество нервных ветвей. Достигнув начальной части сычуга,

ветвь каудовентрального подсерозного нервного сплетения желудка следует по его малой кривизне или в составе малого сальника. На данном участке она отдает множество мелких нервных ветвей, формирующих подсерозное нервное сплетение сычуга. Достигнув пилорической части сычуга, ветвь каудовентрального подсерозного нервного сплетения желудка, распадается на множество мелких нервных нитей. Данные нити, вместе с ветвями, отходящими от ветвей каудодорсального подсерозного нервного сплетения, участвуют в формировании нервного сплетения пилорической части сычуга.

Дорсальный пищеводный ствол вагуса первоначально следует по висцеральной поверхности рубца в каудовентральном направлении. На своем пути он отдает ветви, формирующие каудодорсальное подсерозное сплетение желудка. Достигнув желоба между книжкой и рубцом, он погружается в него и переходит в его составе на левую поверхность сычуга, где следует вдоль его малой кривизны, отдавая на своем пути тонкие нервные нити. Достигнув пилоруса, дорсальный пищеводный ствол вагуса подразделяется на несколько ветвей, которые следуют по поверхности двенадцатиперстной кишки в сторону ворот печени, где участвуют в формировании нервного сплетения.

От каудодорсального подсерозного нервного сплетения желудка, сформированного за счет ветвей дорсального пищеводного ствола вагуса, берут начало три-четыре нервных ветви. Данные ветви следуют по левой поверхности рубца. Достигнув желоба между книжкой и рубцом, они погружаются в него и переходят в его составе к начальной части сычуга. Далее, следуя по малой кривизне сычуга, данные ветви достигают пилоруса. Здесь они вместе с ветвями каудовентрального подсерозного нервного сплетения, участвуют в формировании нервного сплетения пилорической части сычуга. Из последнего берут начало шесть-девять нервных ветвей, которые следуют по двенадцатиперстной кишке. Большая часть данных ветвей следует к поджелудочной железе, а меньшая в сторону ворот печени, участвуя в формировании их нервного сплетения.

От правой половины солнечного сплетения отходят ветви, следующие по правой поверхности чревной артерии. Данные ветви спускаются дистально и достигают печеночной артерии, вокруг которой они формируют густое нервное сплетение, переходящее на воротную вену. Достигнув ворот печени, они вливаются в состав ее нервного сплетения.

Из сформированного за счет вышеперечисленных нервных стволов нервного сплетения ворот печени берут начало отдельные тонкие нервные волокна. Последние проникают в паренхиму органа как в сопровождении сосудов, так и без них. Помимо них, нервное сплетение ворот печени дает начало нервным ветвям, иннервирующим печеночный, пузырный и желчный протоки, а также желчный пузырь.

Таким образом, в формировании нервного сплетения ворот печени у козы англо-нубийской породы принимают участие волокна блуждающего нерва и постганглионарные волокна чревного и брыжеечного узлов солнечного сплетения. При этом, печень, сычуг, двенадцатиперстная кишка и поджелудочная железа иннервируются общими нервами.

2.7 Гистологическая организация печени козы англо-нубийской породы на этапах постнатального развития

У новорожденных животных печень снаружи покрывает волокнистая соединительнотканная капсула, выстланная тонкой серозной оболочкой (Прусакова, А. В., Зеленевский, Н. В., 2020). На препаратах, окрашенных трихромом по Массону, в составе капсулы выявляются коллагеновые волокна, окрашенные в синий цвет. От капсулы в сторону паренхимы печени отходят ее производные, сформированные элементами волокнистой соединительной ткани – слабые трабекулы (септы). Они образованы тончайшими, слабо различимыми даже на большом увеличении микроскопа, волоконцами (рисунок 15).

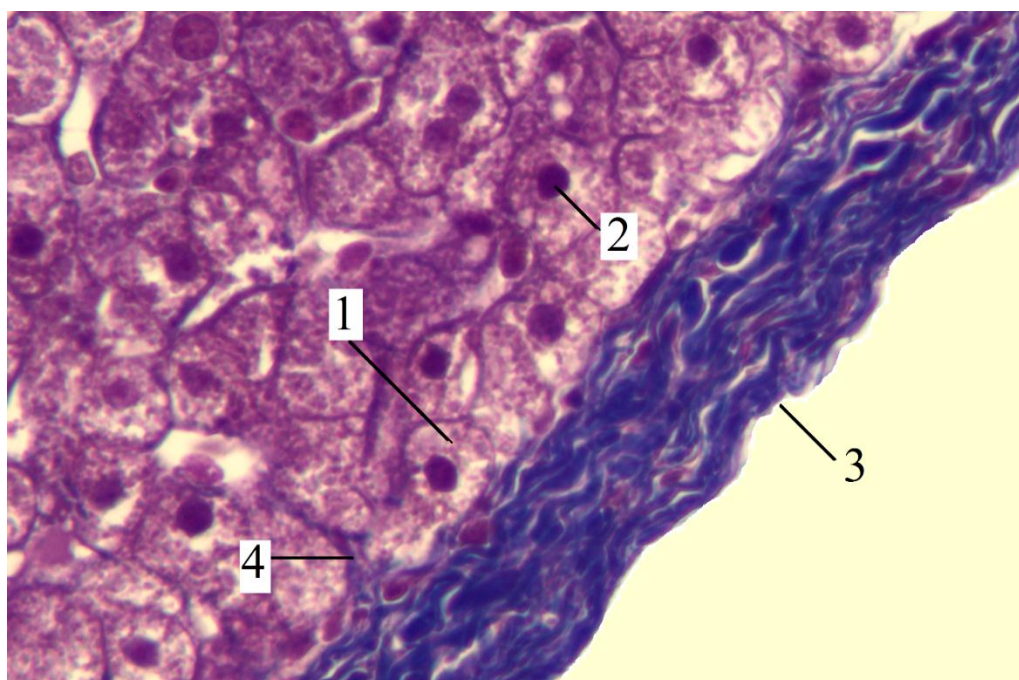


Рисунок 15 – Гистологический препарат печени новорожденного козленка англо-нубийской породы. Окраска трихромом по Массону. Увеличение 400:

*1 – гепатоцит; 2 – ядро гепатоцита; 3 – капсула печени;
4 – соединительнотканная трабекула.*

Наиболее четко соединительная ткань выражена в области триад, формирующих портальные тракты. Ее волокна на препаратах, окрашенных гематоксилином и эозином, имеют розовый цвет (рисунок 16).

Таким образом, границы между печеночными дольками у новорожденных козлят можно определить только по расположению портальных трактов (рисунок 18), а также по расположению терминальной пластинки. Последняя представляет собой скопление упорядоченных тяжей гепатоцитов, лежащих на периферии дольки. Формирующие ее клетки характеризуются слабой степенью дифференцировки, что подтверждается их большим ядерно-цитоплазматическим отношением. Наличие подобного скопления данных клеток на границах печеночных долек свидетельствует о незавершенном гистогенезе печени у новорожденных козлят.



Рисунок 16 – Печеночная триада новорожденного козленка англо-нубийской породы. Окраска гематоксилином и эозином. Увеличение 200:

1 – желчный проточек; 2 – просвет междольковой вены; 3 – междольковая артерия.

В состав печеночной триады входят междольковые артерия и вена, а также желчный проточек. На гистологических препаратах при малом увеличении на границе между дольками выявляется от двух до четырех триад.

Самым крупным сосудом в составе триады является междольковая вена. Она имеет широкий и часто спавшийся просвет. В составе просвета нередко можно регистрировать наличие эритроцитов. Интима междольковой вены имеет ровную поверхность и покрыта эндотелиоцитами. Последние визуализируются по возвышающимся в сторону просвета сосуда ядрам. Медиа сосуда представлена тонким слоем миоцитов, имеющим на препаратах, окрашенных гематоксилином и эозином более интенсивную красную окраску, чем волокнистые элементы соединительной ткани.

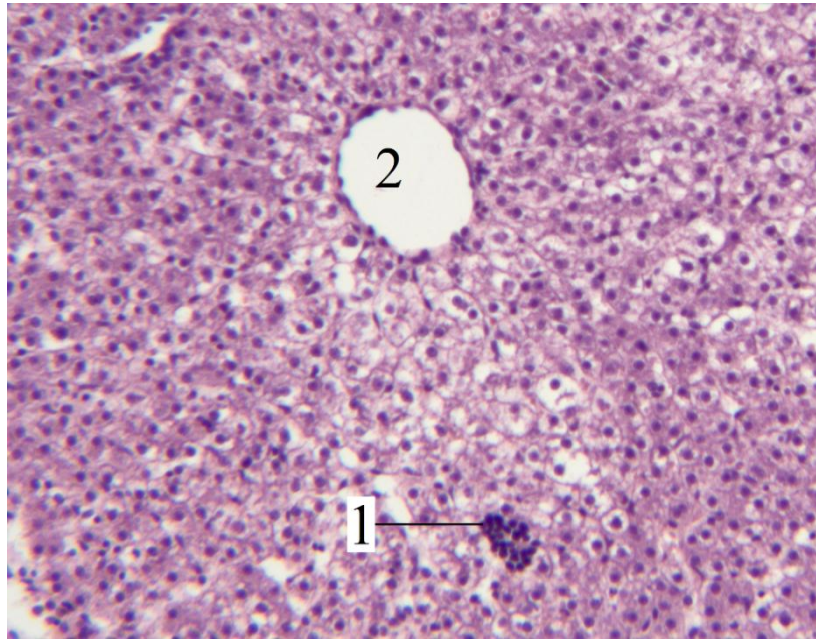


Рисунок 17 – Гистологический препарат печени новорожденного козленка англо-нубийской породы. Окраска гематоксилином и эозином. Увеличение 200:

1 – очаг кроветворения; 2 – просвет центральной вены.

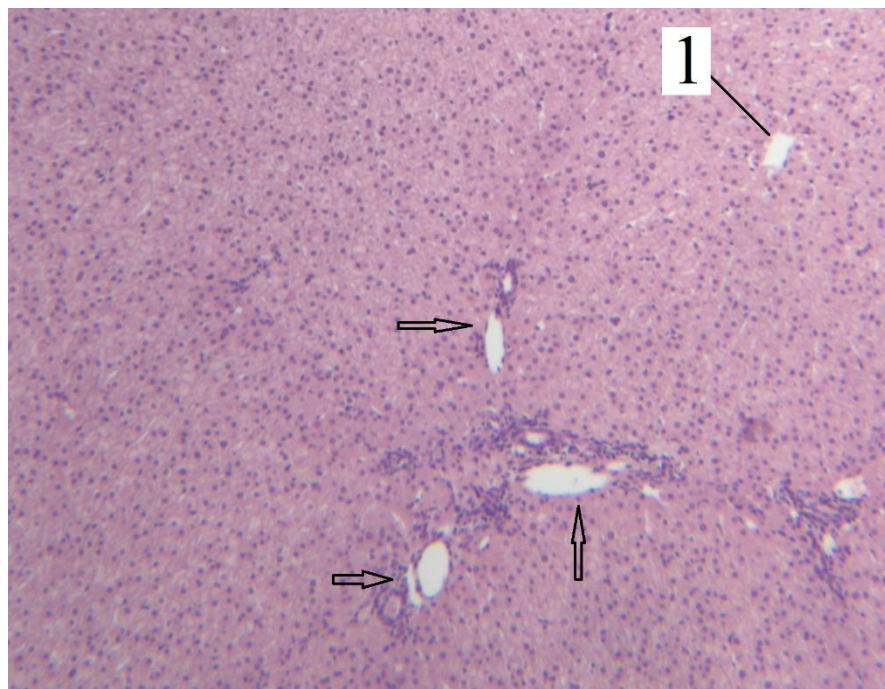


Рисунок 18 – Гистологический препарат печени новорожденного козленка англо-нубийской породы. Окраска гематоксилином и эозином. Увеличение 100:

1 – центральная вена печеночной дольки; ↑ – портальная триада.

Вышеперечисленные структуры хорошо визуализируются на рисунке 17.

Адвентиция междольковых вен развита хорошо. Входящие в ее состав волокна сплетаются с элементами соединительной ткани печеночного тракта. На препаратах, окрашенных трихромом по Массону они приобретают ярко синий цвет (рисунок 19).

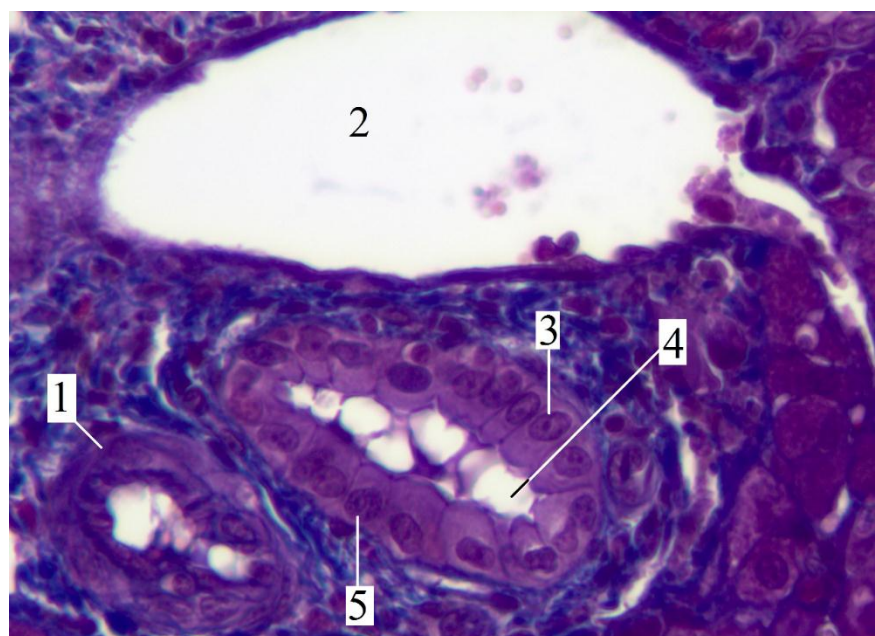


Рисунок 19 – Печеночная триада новорожденного козленка англо-нубийской породы. Окраска трихромом по Массону.

Увеличение 400:

1 – междольковая артерия; 2 – просвет междольковой вены; 3 – желчный проточек.

Междольковая артерия в сравнении с междольковой веной имеет меньший просвет. В составе ее стенки визуализируются три оболочки, свойственные кровеносным сосудам. Адвентиция получает умеренное развитие. Мышечная оболочка сформирована несколькими слоями гладких миоцитов. Она сильнее выражена, чем аналогичная оболочка у междольковых вен. Их ядра имеют вытянуто-удлиненную форму. Между миоцитами лежат эластические волокна (рисунок 19).

Желчные проточки представляют собой тубулярные структуры. Их просвет как правило несколько больше чем просвет междольковых артерий, следующих вместе с ними в составе триад. Стенка желчных проточков сформирована крупными кубическим эпителием и слоем соединительной ткани (рисунок 19).

Ядра в составе эпителиальных клеток желчных проточков достаточно крупные и имеют форму эллипса. На больших увеличениях микроскопа в составе каждого из них можно выявить ядрышко. Последнее имеет более интенсивную окраску в сравнении с ядерным матриксом. Особенно хорошо ядрышки выявляются на препаратах, окрашенных трихромом по Массону (рисунок 19).

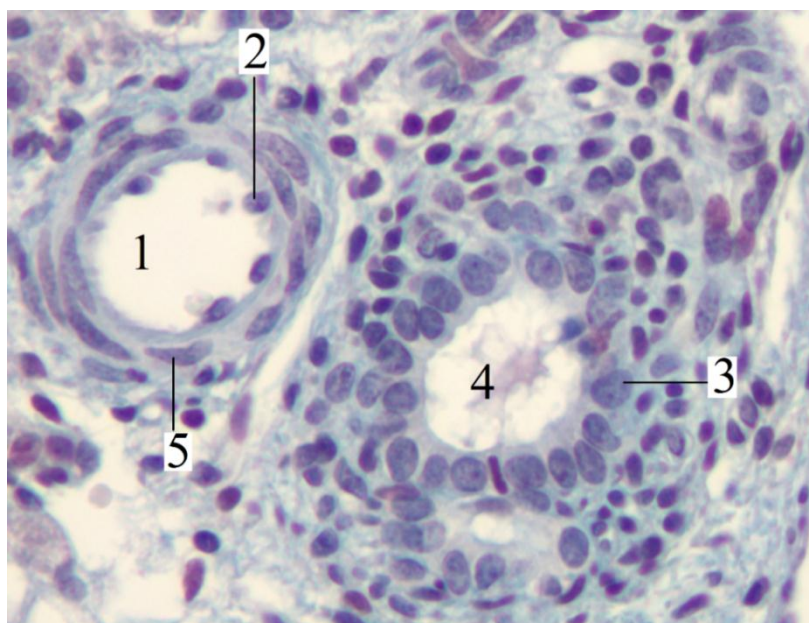


Рисунок 20 – Междольковая артерия и желчный проточек новорожденного козленка англо-нубийской породы. Окраска альциановым синим. Увеличение 400:

*1 – просвет междольковой артерии; 2 – ядро эндотелиоцита;
3 – эпителиальная клетка желчного проточка; 4 – просвет желчного проточка;
5 – ядро гладкого миоцита.*

В центре печеночной дольки располагается центральная вена. В составе ее стенки соединительная ткань получает незначительное развитие.

В основе печеночных долек лежат гепатоциты. Последние представляют собой многоугольные клетки, имеющие неправильную форму. На препаратах, окрашенных гематоксилином и эозином, цитоплазма данных клеток имеет розовую окраску, а ядра – фиолетовую. На препаратах, окрашенных альциановым синим, их цитоплазма имеет сине-фиолетовую окраску, а ядра – синюю. На препаратах, окрашенных трихромом по Массону, цитоплазма гепатоцитов имеет фиолетовый цвет, при этом ядра

четко отграничены от нее темной линией, соответствующей ядерной оболочке и расположенными вдоль нее глыбками гетерохроматина. Также при данной окраске в составе ядер гепатоцитов выделяются одно-два ядрышка.

Гепатоциты в составе печеночных долек формируют ряды. Последние в области центральных вен следуют радиально. В средней части и по периферии печеночной дольки у новорожденных животных данный порядок сбивается. При этом, в расположении гепатоцитов данных зон не прослеживается какой-либо закономерности. Также в различных зонах дольки можно наблюдать гепатоциты, имеющие особенности в своей морфологии. Так, на периферии дольки лежат гепатоциты, имеющие признаки слабой дифференцировки. Данные молодые клетки имеют в своем составе большое ядро. Также для них характерен малый объем цитоплазмы, имеющей слабо-базофильную окраску. Чем ближе гепатоцит располагается к центральной вене, тем больше он приобретает вид зрелой печеночной клетки. Так, увеличивается объем цитоплазмы, и она приобретает характерную слабо-оксифильную окраску (рисунок 17).

Подобная дифференцировка гепатоцитов свидетельствует о незавершенном гистогенезе печени у новорожденных козлят. Таким образом, при анатомической сформированности печень у данной возрастной группы находится в стадии дальнейшего развития.

Изредка в составе паренхимы печени встречаются двуядерные и полиплоидные гепатоциты. Последние определяются по увеличенному в размере ядру. Также редко встречаются гепатоциты на стадии митоза и amitotического деления.

Между сформированными гепатоцитами печеночными балками просматриваются просветы синусоидных капилляров. Наиболее заметны они в области центральной вены, в которую и вливаются. Стенки синусоидных капилляров сформированы за счет уплощенных эндотелиальных клеток.

Последние можно определить по вытянутым базофильным ядрам, прилежащим к стенкам данных сосудов (рисунок 21).

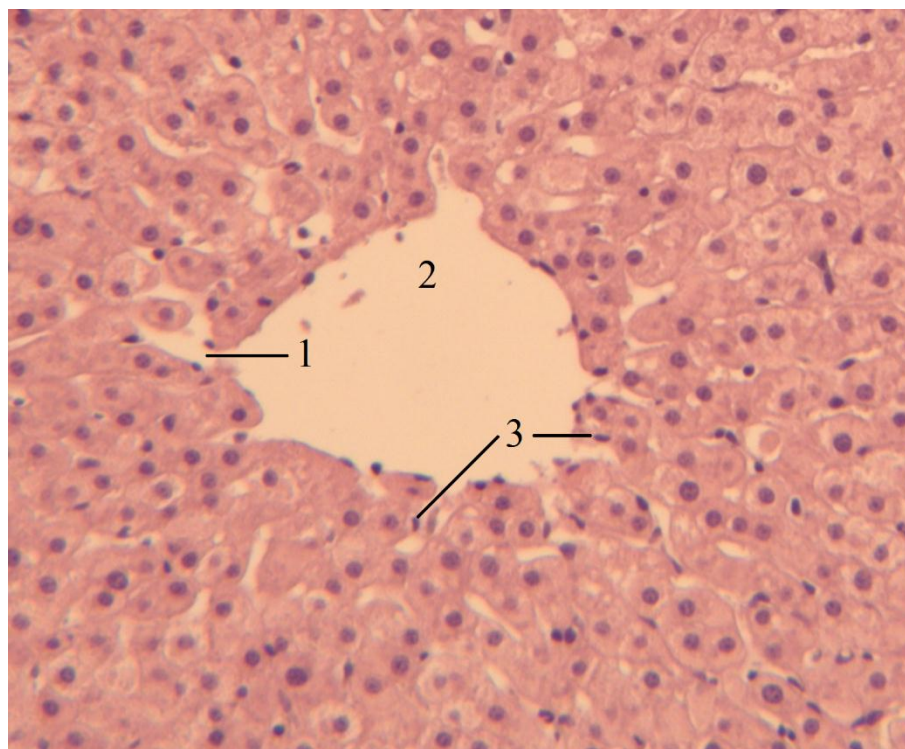


Рисунок 21 – Гистологический препарат печени новорожденного козленка англо-нубийской породы. Окраска гематоксилином и эозином.

Увеличение 400:

*1 – просвет синусоидного капилляра; 2 – просвет центральной вены;
3 – ядра эндотелиоцитов синусоидных капилляров.*

В просвете синусоидных капилляров у новорожденных козлят регистрируется наличие скоплений мелких малодифференцированных миелоидных клеток, формирующих очаги кроветворения (рисунок 17). Наличие последних свидетельствует о угасающей функции печени, свойственной для внутриутробного периода развития, а также наряду со слабой пространственной организацией гепатоцитов о незавершенном гистогенезе печени у новорожденных козлят.

У трехмесячных козлят, в отличие от новорожденных, печень характеризуется более высокой степенью гистологической организации (рисунок 22). Которая в первую очередь касается организации гепатоцитов. Последние выстраиваются в четкие радиальные ряды, формируя

анастомозирующие друг с другом печеночные балки. Гепатоциты в составе балок имеют преимущественно одинаковый размер. Их цитоплазма однородно-оксифильная и содержит мелкую зернистость. Ядра клеток занимают центральное положение и имеют округлую или овальную форму. На препаратах они имеют базофильную окраску. Гетерохроматин в составе ядер лежит вдоль кариолеммы. На фоне более светлой кариоплазмы различимы одно-два ядрышка. В области периферии долек встречаются гепатоциты имеющие слабую степень дифференциации, выраженные в малом объеме цитоплазмы, имеющей слабо-базофильную окраску. Также в составе печеночных балок редко выявляются двухъядерные клетки. Островки кроветворения в составе паренхимы печени у трехмесячных ягнят, в отличие от новорожденных, не встречаются. На границе печеночных долек, в составе триад и в составе стенок сосудистых структур печени увеличивается количество компонентов соединительной ткани. Также увеличивается толщина капсулы печени.

У шестимесячных животных печень покрыта волокнистой соединительнотканной капсулой, поверх которой лежит тонкая серозная оболочка. За счет наличия последней поверхностный слой капсулы имеет более рыхлое строение. Она достигает значительно большей толщины чем у животных первой и второй возрастных групп. Капсула дает начало соединительнотканным трабекулам, следующим вглубь органа. Последние слабо развиты и редко прослеживались на гистологических срезах, окрашенных трихромом по Массону (рисунок 23).

Дольки печени у шестимесячных животных имеют четкие очертания и сформированы плотно скомпонованными тяжами гепатоцитов, образующими печеночные балки.

В строме портальных трактов обнаруживаются печеночные триады, представленные междольковыми артерией и веной, а также желчным проточком (рисунок 24, 25).

Волокнистые компоненты соединительной ткани печеночных триад на препаратах, окрашенных трихромом по Массону, приобретают ярко синюю окраску (рисунок 25). Междольковые артерии имеют узкий просвет и представляют собой артерии мышечного или смешанного типа.

Междольковые вены – вены безмышечного типа. Их внутренняя оболочка выстлана одним слоем эндотелиальных клеток, а наружная, сформированная соединительной тканью, плавно переходит в строму портального тракта.

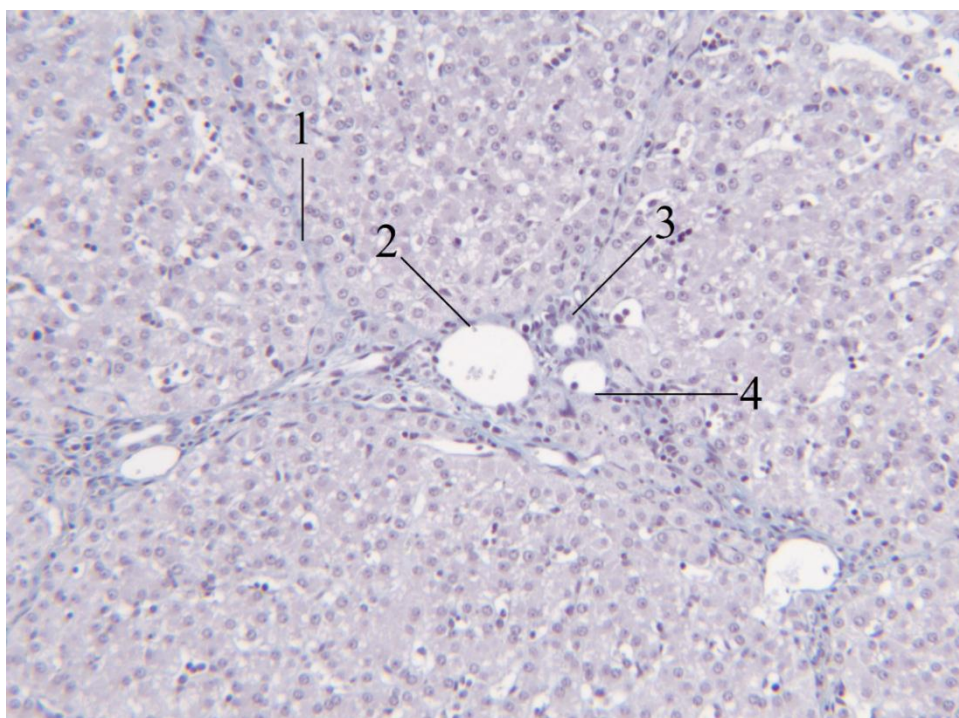


Рисунок 22 – Гистологический срез паренхимы печени трехмесячного козленка англо-нубийской породы. Окраска альциановым синим.

Увеличение 100:

*1 – междольковая перегородка; 2 – междольковая вена; 3 – междольковая артерия;
4 – желчный проточек.*

Поперечные сечения желчных проточков у шестимесячных животных имеют округлую или овальную форму. Просвет желчного проточка формируется за счет однослойного кубического эпителия. Кубические эпителиоциты, входящие в его состав, имеют высокое ядерно-цитоплазматическое отношения. Они содержат округлые и овальные нормохромные и умеренно гиперхромные ядра.

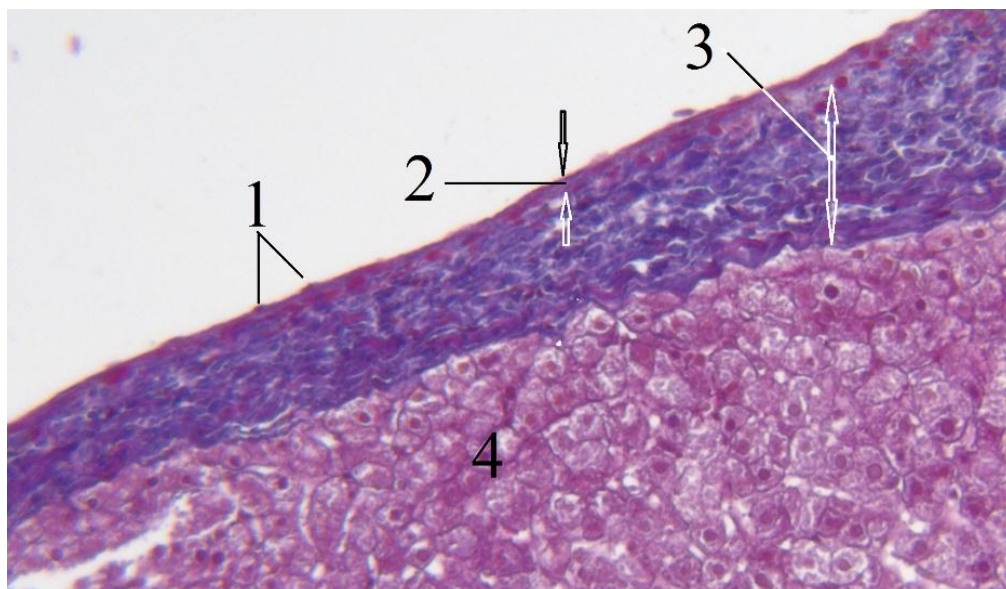


Рисунок 23 – Гистологический препарат печени шестимесячного козленка англо-нубийской породы. Окраска трихромом по Массону. Увеличение 400:

1 – ядра мезотелиальных клеток; 2 – серозная оболочка; 3 – капсула печени.

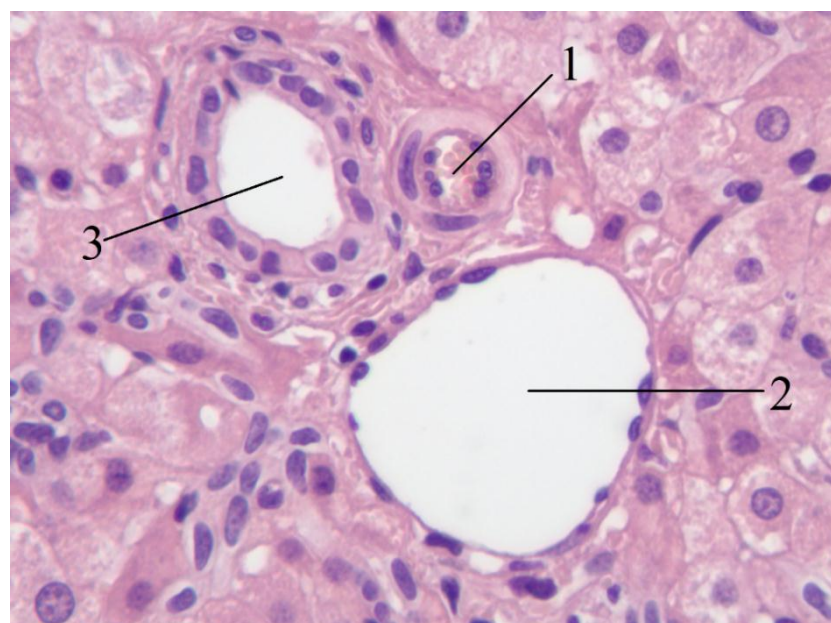


Рисунок 24 – Структура портальных трактов шестимесячного козленка англо-нубийской породы. Окраска гематоксилином и эозином. Увеличение X 400:

1 – междольковая артерия; 2 – междольковая вена; 3 – желчный проточек.

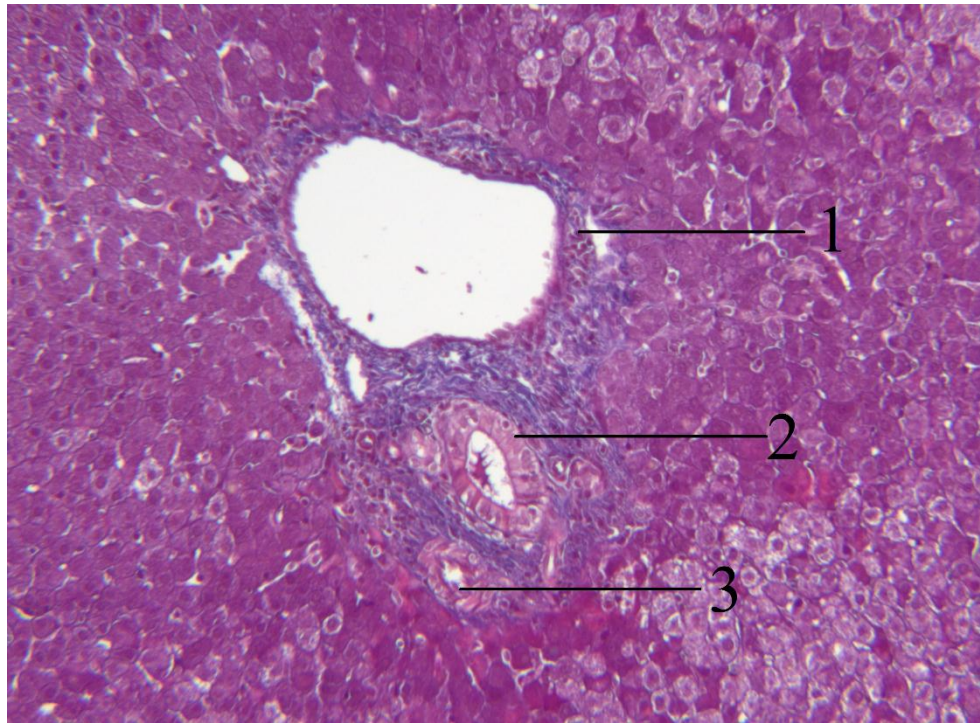


Рисунок 25 – Структура портальных трактов шестимесячного козленка англо-нубийской породы. Окраска трихромом по Массону. Увеличение X 100:

1 – междольковая вена; 2 – желчный проточек; 3 – междольковая артерия.

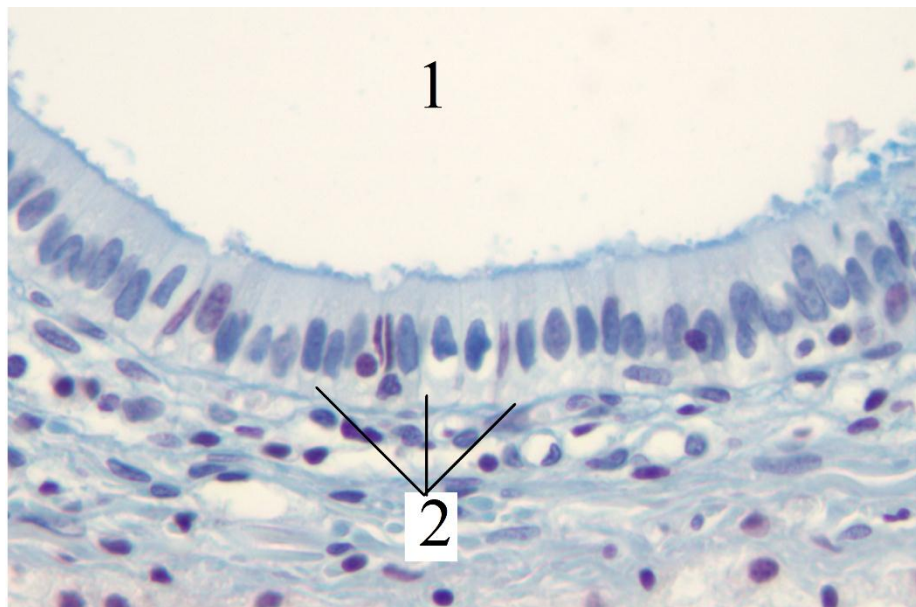


Рисунок 26 – Срез стенки крупного желчного протока шестимесячного козленка англо-нубийской породы. Окраска альциановым синим. Увеличение 400:

1 – просвет желчного протока; 2 – эпителий желчного протока.

В более крупных желчных протоках эпителиальная выстилка представлена также однослойным, в некоторых участках многорядным эпителием. В его составе также обнаруживаются единичные бокаловидные клетки. В составе каждой из них выявляется крупная вакуоль, окрашиваемая альциановым синим в голубой цвет (рисунок 26).

В центре печеночной дольки обнаруживаются центральные вены. Последние представляют собой вены безмышечного типа. Их стенка формируется слоем эндотелиоцитов, плавно переходящих в эндотелиальную выстилку синусоидных капилляров. Подлежащая под эндотелием соединительная ткань достигает крайне слабого развития.

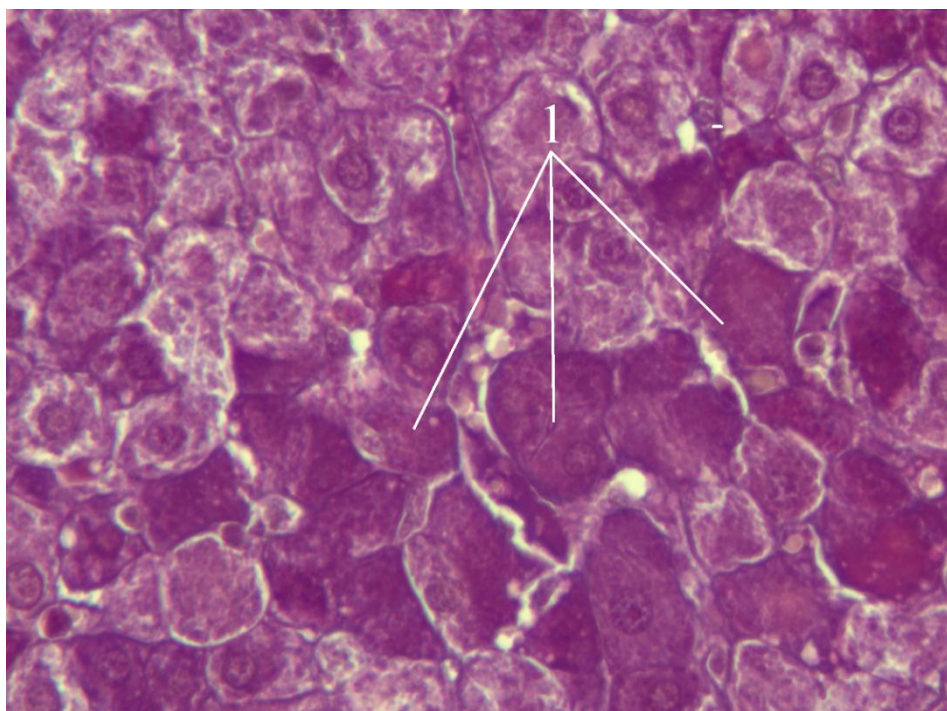


Рисунок 27 – Паренхима печени козы англо-нубийской породы. Окраска трихромом по Массону. Увеличение X 400:

1 – гепатоциты с включениями гликогена.

Гепатоциты формируют основную часть паренхимы печени. Тела клеток имеют овальную или полигональную форму. Их клеточные границы четко очерчены. Цитоплазма гепатоцитов эозинофильная и содержит обильную мелкую зернистость. В составе клетки выявляется одно, реже два центрально расположенных ядра. Также в составе цитоплазмы гепатоцитов отмечается

равномерное распределение гликогена, наибольшее количество которого обнаруживается в клетках центральной части дольки (рисунок 27).

Между сформированными гепатоцитами печеночными балками просматриваются просветы синусоидных капилляров. Стенки синусоидных капилляров сформированы за счет уплощенных эндотелиальных клеток. В их просвете часто регистрируется наличие эритроцитов, а также изредка встречаются свободные макрофаги – клетки Купфера. Последние вдаются в просвет сосудов (рисунок 28).

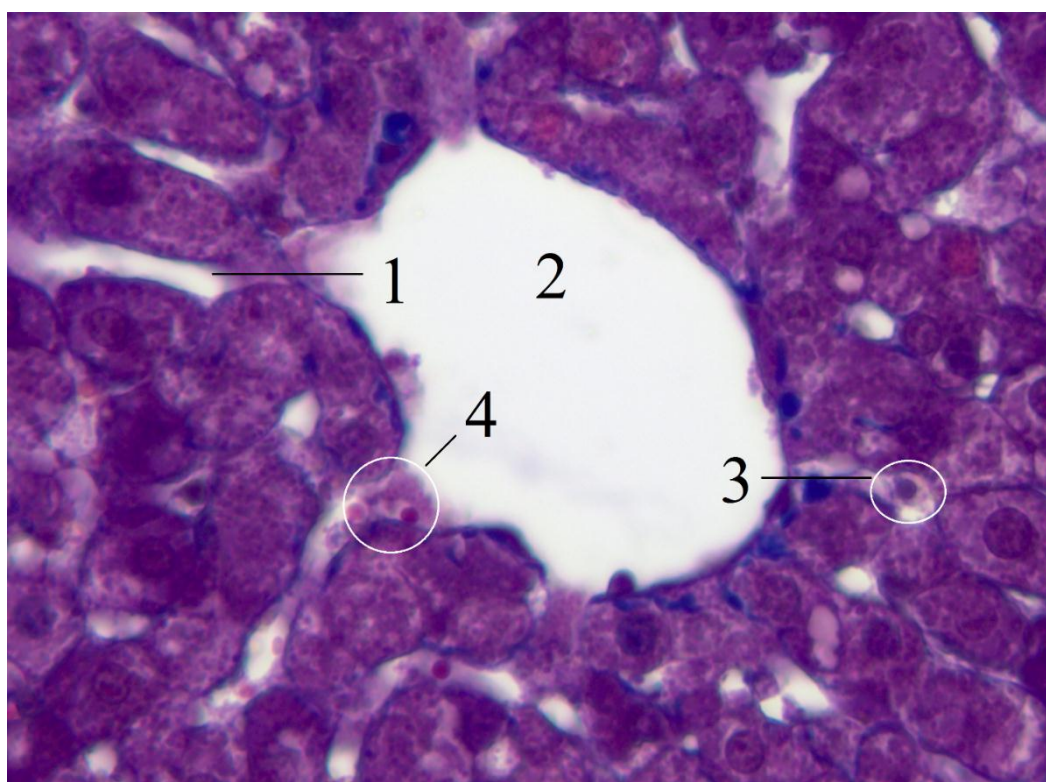


Рисунок 28 – Синусоидные капилляры печени шестимесячного козленка англо-нубийской породы. Окраска трихромом по Массону. Увеличение 400:

1 – просвет синусоидного капилляра; 2 – просвет центральной вены; 3 – свободный макрофаг в просвете синусоидного капилляра; 4 – эритроциты в просвете синусоидного капилляра.

У взрослых годовалых животных структура печени отличается от таковой у шестимесячных животных незначительным увеличением доли волокнистой соединительной ткани в составе междольковых перегородок, портальных трактах и стенки центральной вены.

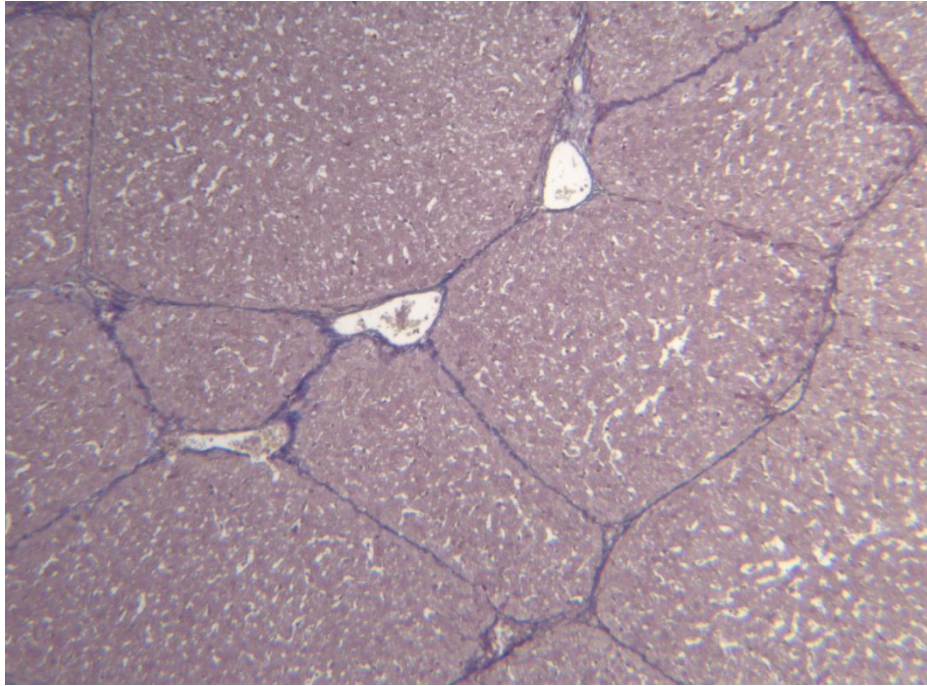


Рисунок 29 – Структуры портальных трактов шестимесячного козленка англо-нубийской породы. Окраска трихромом по Массону. Увеличение X 40.

Таблица 8 – Морфометрические показатели основных гистологических структур печени изученных животных (мкм)

Измеряемые величины	Возрастная группа			
	Новорожденные	Трехмесячные животные	Шестимесячные животные	Годовалые животные
Толщина капсулы печени	28,19±1,06	52,31±1,97	77,62±3,16*	98,29±3,68**
Диаметр печеночной долики	938,22±83,19	1062,19±93,76	1290,43±117,64*	1374,58±128,39**
Поперечник междольковой вены	176,33±14,28	184,59±16,43	192,53±18,44*	219,87±19,87**
Диаметр междольковой артерии	25,12±2,06	27,59±2,41	29,84±2,76*	32,68±2,96**
Диаметр желчного проточка мкм	34,66±3,01	37,28±3,32	42,41±3,62*	46,11±4,13**
Поперечник центральной вены	64,51±4,42	108,76±8,96	140,13±13,57*	162,34±11,29**
Диаметр гепатоцита	19,34±1,73	25,69±2,28	28,17±2,64*	31,06±2,85**

*P ≤ 0,05. Достоверно при сравнении с новорожденными животными

** P ≤ 0,05. Достоверно при сравнении с трехмесячными животными

Увеличение количества стромальной ткани придает четкость границам печеночных долек (рисунок 29). Также в составе паренхимы печени у годовалых животных встречаются гипертрофированные гепатоциты.

Морфометрические показатели основных гистологических структур печени козы англо-нубийской породы на изученных этапах постнатального онтогенеза отображены в таблице 8.

2.8 Гистологическая организация стенки желчного пузыря козы англо-нубийской породы

У изученных животных во всех возрастных группах желчный пузырь имел типичную гистологическую организацию, свойственную для органов, имеющих трубкообразное строение (Прусакова, А. В., Зеленевский, Н. В., 2020). Его стенка образована за счет трех оболочек – слизистой, мышечной и серозной. Слизистая оболочка несет на себе множество неравномерных складок и выстлана однослойным высокопризматическим эпителием. Она неравномерно гиперплазирована, формирует множество папиллярных выростов и карманообразных синусов (рисунок 30).

В поверхностных слоях слизистой определяются крупные скопления лимфоидной ткани, а на ее поверхности заметны устья карманообразных синусных углублений. Последние могут глубоко вдаваться в стенку желчного пузыря, достигая его мышечной оболочки (рисунок 31).

Эпителиальные клетки, выстилающие стенки синусов, схожи по строению с эпителиальными клетками, выстилающими слизистую оболочку желчного пузыря, однако отличаются от них большими размерами и высотой. Эти морфологические различия хорошо различимы на рисунке 32.

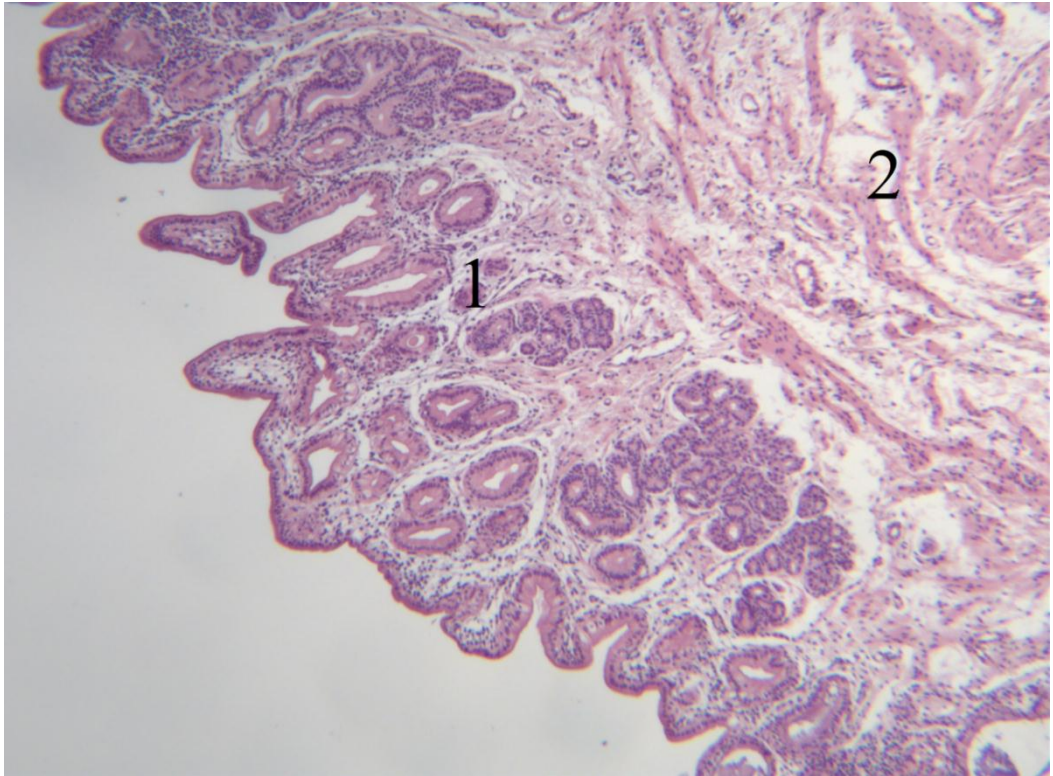


Рисунок 30 – Гистологический препарат стенки желчного пузыря трехмесячного козленка англо-нубийской породы. Окраска гематоксилином и эозином. Увеличение 100:

1 – слизистая оболочка; 2 – мышечная оболочка.

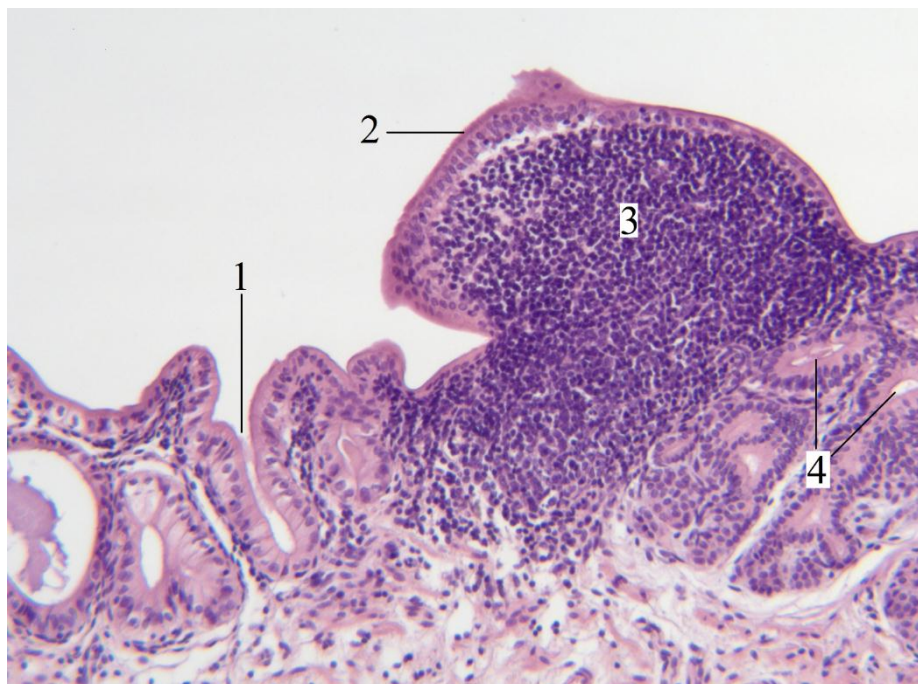


Рисунок 31 – Гистологический препарат стенки желчного пузыря шестимесячного козленка англо-нубийской породы. Окраска гематоксилином и эозином. Увеличение 100:

1 – устье синусоидного углубления; 2 – эпителий; 3 – скопление лимфоидной ткани; 4 – концевые отделы желез слизистой оболочки.

Высокопризматические эпителиальные клетки образуют единый одноклеточный пласт, лежащий на базальной мембране. Они содержат нормохромные ядра овальной формы, смещенные к базальному полюсу клетки. В их составе можно выделить мелкие плохо визуализирующиеся ядрышки. Цитоплазма данных клеток светлая эозинофильная (рисунок 32).

Соединительнотканная строма слизистой оболочки содержит умеренное количество волокнистых компонентов. Последние на препаратах, окрашенных трихромом по Массону, имеют синюю окраску. Также в подслизистой основе определяются сосуды, в просвете которых нередко содержатся форменные элементы крови (рисунок 33).

Также в толще собственной пластинки, ближе к шейке желчного пузыря, обнаруживаются концевые протоки серозных желез. Их стенка сформирована за счет однослойного кубического эпителия. Клетки данного эпителия содержат крупные центрально расположенные ядра в составе каждого из которых выявляется мелкое ядрышко (рисунок 33).



Рисунок 32 – Гистологический препарат слизистой оболочки желчного пузыря годовалой козы англо-нубийской породы. Окраска гематоксилином и эозином. Увеличение 400:

*1 – просвет желчного пузыря; 2 – эпителий синуса желчного пузыря;
3 – просвет синуса; 4 – собственная пластинка слизистой оболочки.*

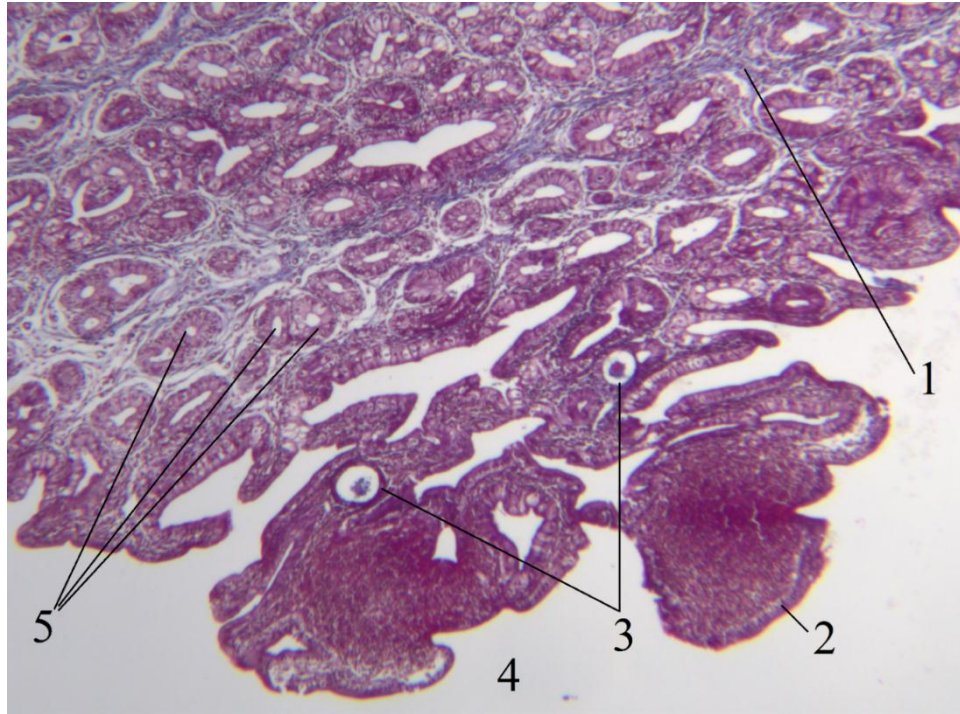


Рисунок 33 – Гистологический препарат слизистой оболочки желчного пузыря шестимесячного козленка англо-нубийской породы. Окраска трихромом по Массону. Увеличение 50:

*1 – волокнистые компоненты соединительной ткани; 2 – эпителий желчного пузыря;
3 – кровеносные сосуды; 4 – просвет желчного пузыря;
5 – концевые отделы желез слизистой оболочки желчного пузыря.*

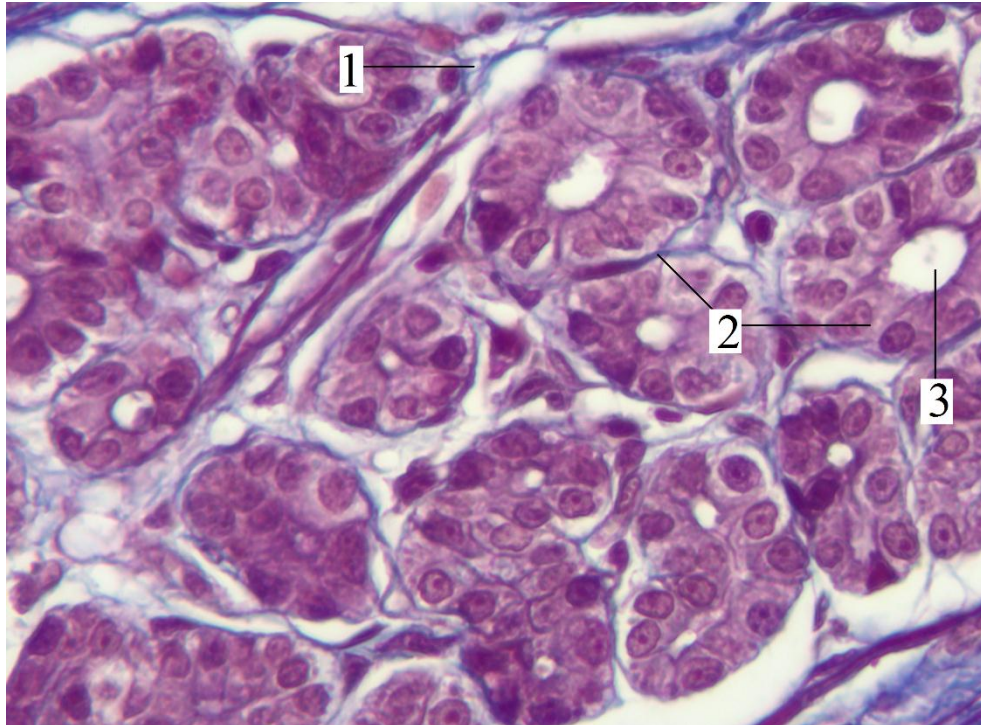


Рисунок 33 – Концевые отделы желез слизистой оболочки желчного пузыря годовалой козы англо-нубийской породы. Окраска трихромом по Массону. Увеличение 400:

*1 – волокнистые компоненты соединительной ткани; 2 – концевые отделы желез;
3 – просвет концевого отдела железы.*

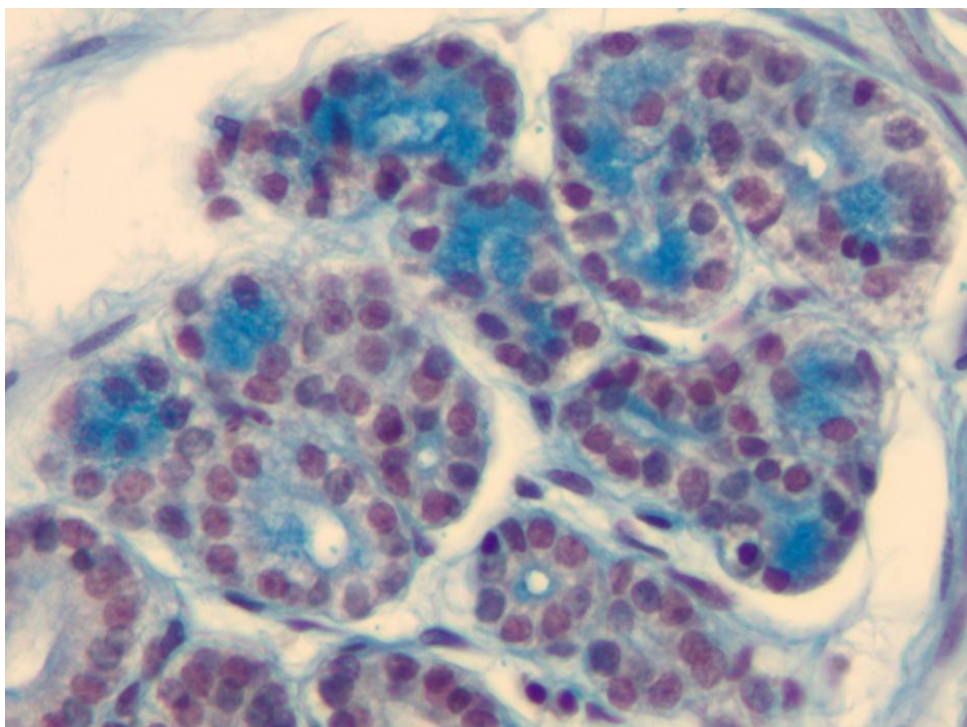


Рисунок 34 – Концевые отделы желез слизистой оболочки желчного пузыря годовалой козы англо-нубийской породы. Окраска альциановым синим. Увеличение 400.

На препаратах, окрашенных альциановым синим, в просветах данных желез регистрируется наличие слизистого секрета, содержащего мукополисахариды. Последний имеет синее окрашивание (рисунок 34).

Мышечная оболочка желчного пузыря представлена хаотично скомпонованными пучками гладких миоцитов, окруженными элементами рыхлой соединительной ткани. Она не формирует хорошо организованную структуру, свойственную трубкообразным органам пищеварительной системы. Однако в ней просматривается слабое преобладание циркулярно расположенных мышечных волокон (рисунок 30).

Серозная оболочка желчного пузыря сформирована рыхлой соединительной тканью типичного строения. Со стороны его свободной поверхности, не прилежащей к тканям печени, она покрыта мезотелием.

2.9 Ультраструктурная организация печени козы англо-нубийской породы

В результате проведенного исследования было установлено, что гепатоциты, формирующие у изученных животных основную массу паренхимы печени представляют собой эпителиальные паренхиматозные клетки, имеющие полигональную или округлую форму. Гепатоциты сопровождают вспомогательные клетки, которые активно участвуют в обменных процессах – синусоидные эндотелиоциты, звездчатые макрофаги, а также перисинусоидные жиронакапливающие клетки.

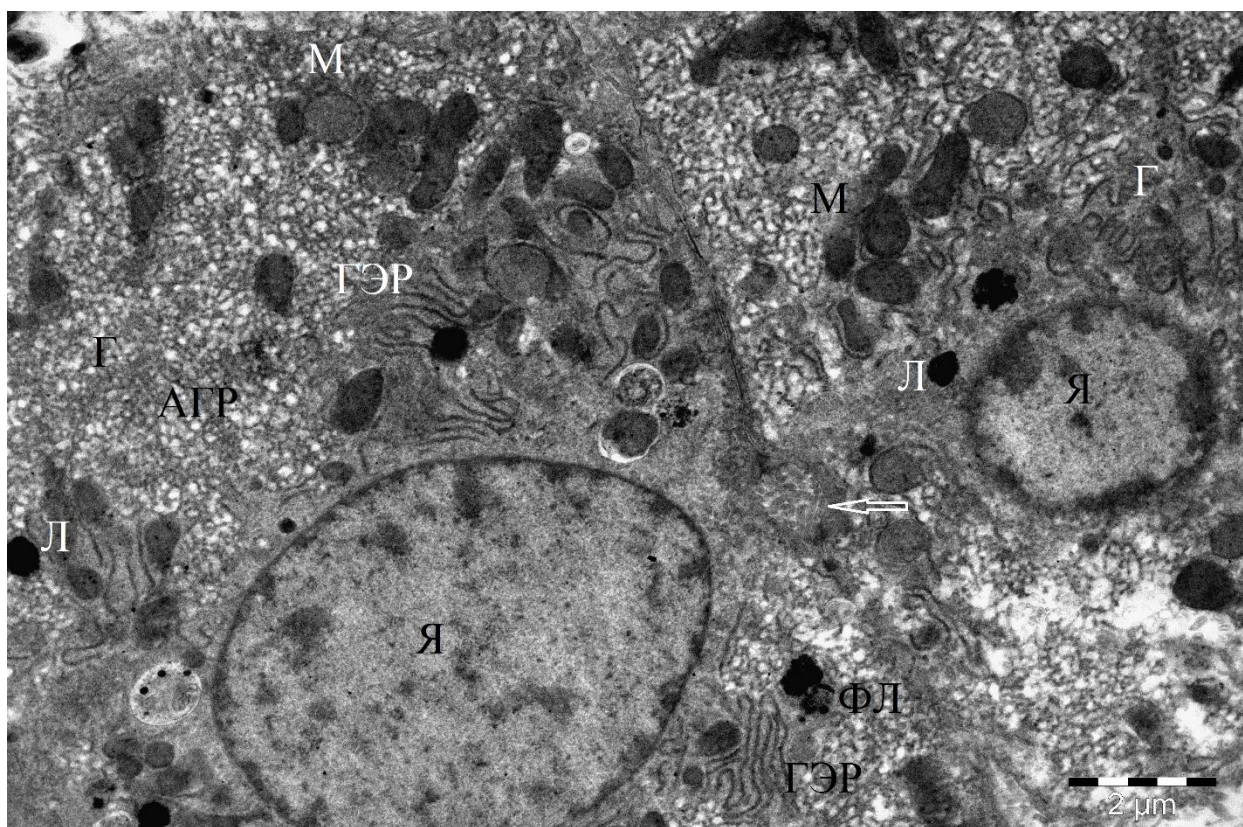


Рисунок 34 – Ультраструктура участка печеночной балки. Электронная микрофотография:

Г – тело гепатоцита; Я – ядро гепатоцита; М – митохондрии; ГЭР – гранулярный эндоплазматический ретикулум; АГР – агранулярный эндоплазматический ретикулум; Л – лизосомы; ФЛ – фаголизосома; ↑ – желчный капилляр.

Гепатоцит – основная клетка печеночной дольки и структурно-функциональной единицы печени. Цитоплазматическая мембрана гепатоцита состоит из наружного и внутреннего слоев, между которыми расположен светлый осмиофобный слой шириной от 2,0 до 3,0 нм. Гепатоциты боковыми

поверхностями плотно прилегая друг к другу, формируют цепочки печеночных балок (пластинок), радиально расходящихся от центральной вены. В средней части каждой из балок выявляется пространство – желчный капилляр (желчный каналец) (рисунок 34).

Строение двух других взаимно противоположных поверхностей гепатоцитов отличается друг от друга. Отличия в их ультраструктуре обусловлены различиями выполняемых функций.

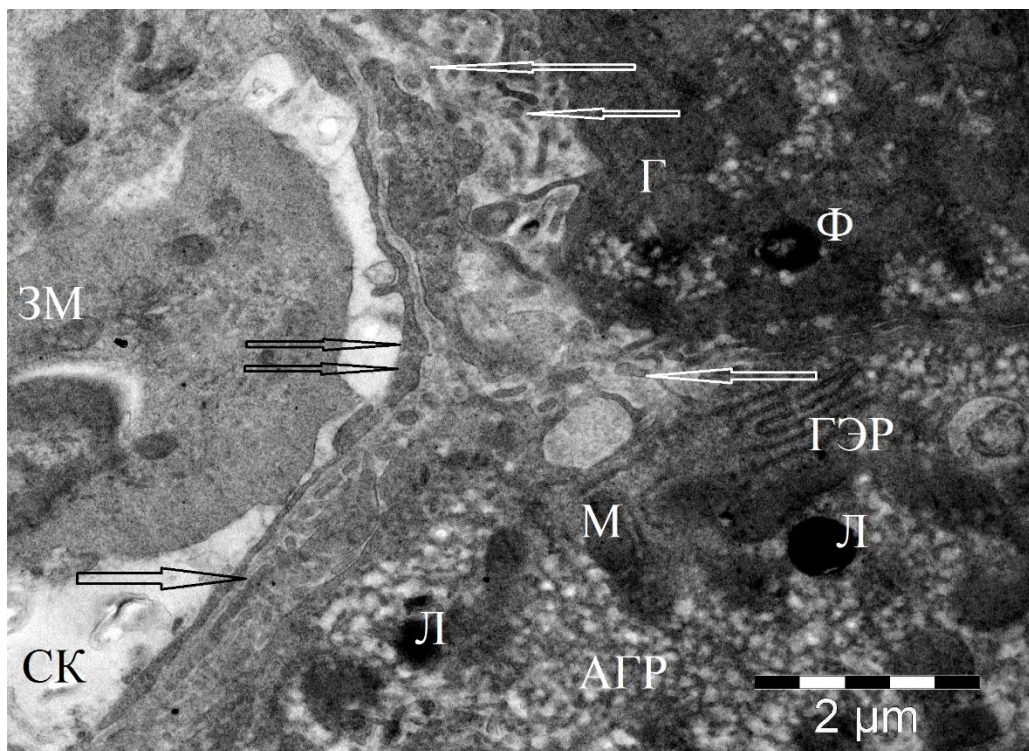


Рисунок 35 - Синусоидная (васкулярная) сторона гепатоцита.

Электронная микрофотография:

Г – синусоидная поверхность гепатоцита; СК – синусоидный капилляр; М – митохондрии; ГЭР – гранулярный эндоплазматический ретикулум; АГР – агранулярный эндоплазматический ретикулум; Л – лизосомы; ЗМ – звездчатый макрофаг; ↑ – пространство Диссе; ↑↑ – отросток эндотелиоцита.

Апикальная (васкулярная, синусоидная) поверхность гепатоцита (рисунок 35) обращена в сторону синусоидного капилляра (синусоида). Между ней и стенкой последнего определяется перисинусоидальное пространство Диссе. Апикальную поверхность гепатоцита покрывают короткие и длинные микроворсинки. На их поверхности при больших увеличениях микроскопа различим тонкий слой гликокаликса. Короткие

микроворсинки обращены в сторону перисинусоидального пространства. Длинные микроворсинки пронизывают данное пространство и через поры эндотелиоцитов, формирующих синусоидный капилляр, следуют в его просвет, где контактируют непосредственно с кровью.

Противоположная апикальной билиарная поверхность гепатоцита обращена в сторону желчного капилляра (рисунок 36). В области устья желчного капилляра клеточные мембраны гепатоцитов прочно связываются плотными осмиофильными соединениями – десмосомами, которые обеспечивают устойчивую адгезию между клетками. Участки цитолеммы, формирующие стенку желчного капилляра, образуют выраженные инвагинации и микроворсинки, обращенные в сторону его просвета.

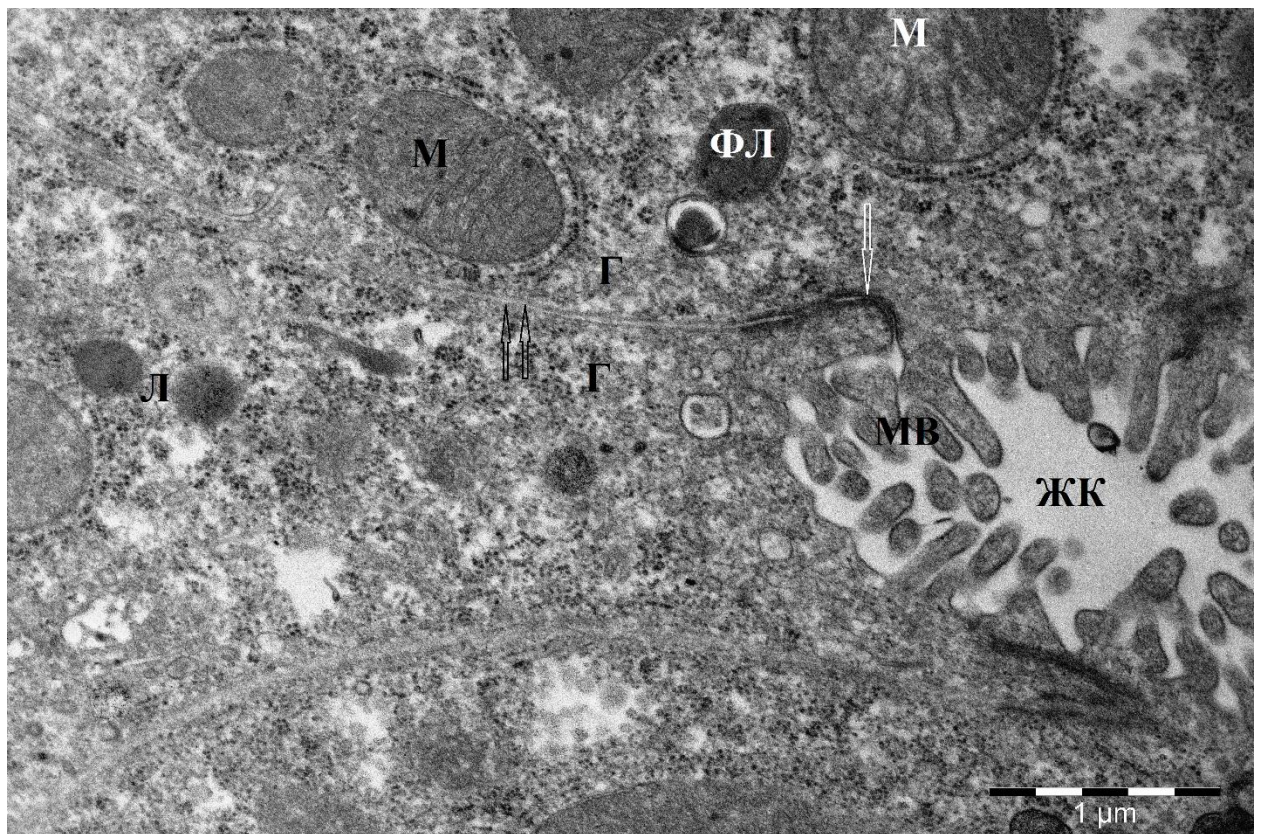


Рисунок 36 – Желчный капилляр. Электронная микрофотография:
Г – гепатоцит; М – митохондрии; Л – лизосомы; ФЛ – фаголизосома; ЖК – просвет желчного капилляра; МВ – микроворсинки; ↑ – десмосома; ↑↑ – мембрана гепатоцита.

В желчный капилляр поступают желчные кислоты и другие вещества (билирубин, холестерол, фосфолипиды и др.) из крови, а также желчные кислоты, белки, углеводы, вырабатываемые в самой печеночной клетке.

Из желчного канальца эти вещества поступают далее в отводящие протоки печени.

Размер ядер гепатоцитов зависит от их пloidности. В составе гепатоцитов они располагаются преимущественно эксцентрично, имеют округлую форму и содержат в своем составе 1-2 ядрышка. На больших увеличениях хорошо просматривается двухконтурность кариолеммы. Основной объем ядерного матрикса заполнен светлой кариоплазмой, содержащей в своем составе мелко диспергированный эухроматин. Небольшие глыбки гетерохроматина большей частью сосредоточены по внутренней кариолемме (рисунок 37).

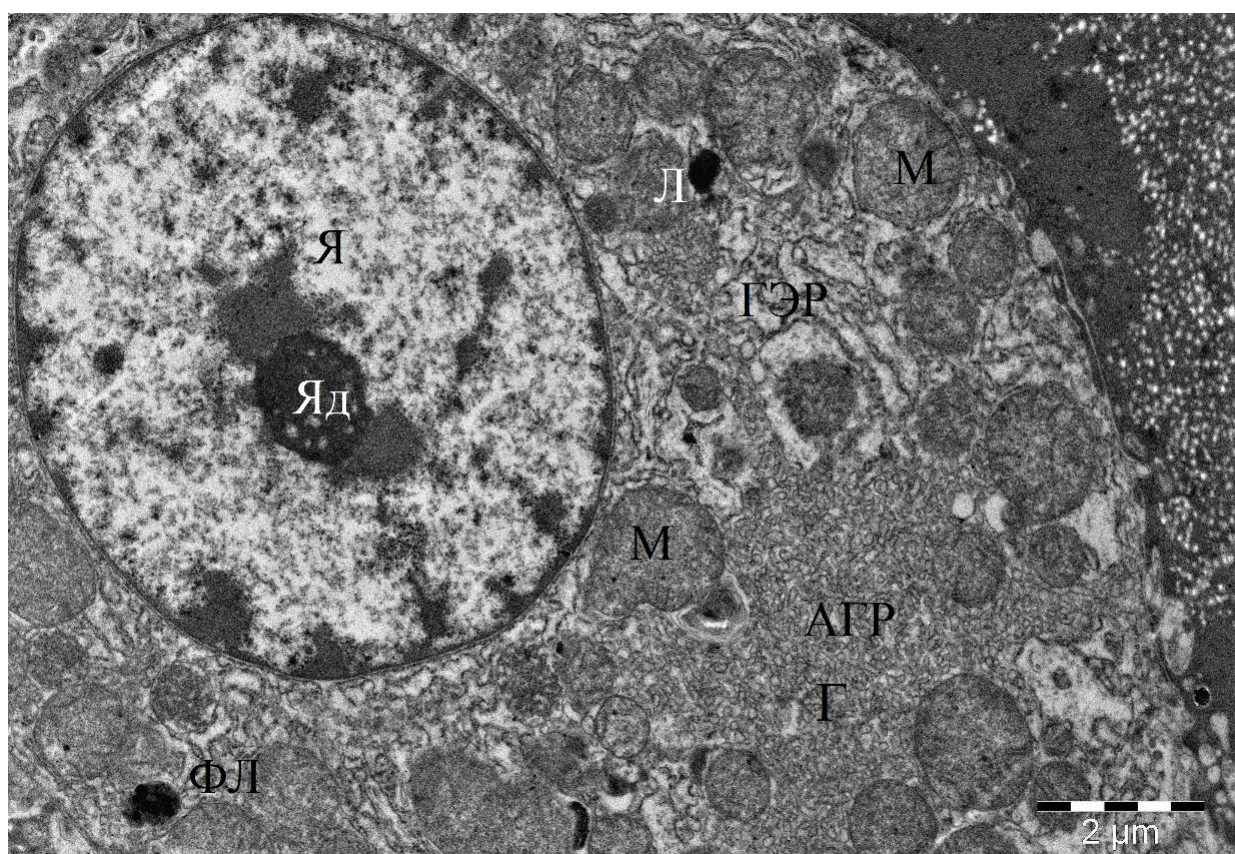


Рисунок 37 – Ультраструктура гепатоцита печени козы англо-нубийской породы. Электронная микрофотография:

Г – гепатоцит; Я – ядро; Яд – ядрышко; М – митохондрии; ГЭР – гранулярный эндоплазматический ретикулум; АГР – агранулярный эндоплазматический ретикулум; Л – лизосомы; ФЛ – фаголизосома.

В цитоплазме гепатоцитов выявляются цистерны гранулярного эндоплазматического и агранулярного (гладкого) эндоплазматического ретикулов, рибосомы, полирибосомы, аппарат Гольджи, полиморфные

митохондрии, лизосомы разных типов, гранулы гликогена, иногда встречаются липидные включения. В зависимости от количества содержания и степени концентрации внутриклеточных органелл в цитозоле на электронно-микроскопическом уровне гепатоциты можно разделить на два типа: темные и светлые (рисунок 38). Темные гепатоциты располагаются большей частью вокруг портальных трактов и характеризуются выраженной синтетической активностью. Светлые гепатоциты крупнее чем темные и лежат вокруг центральных вен.

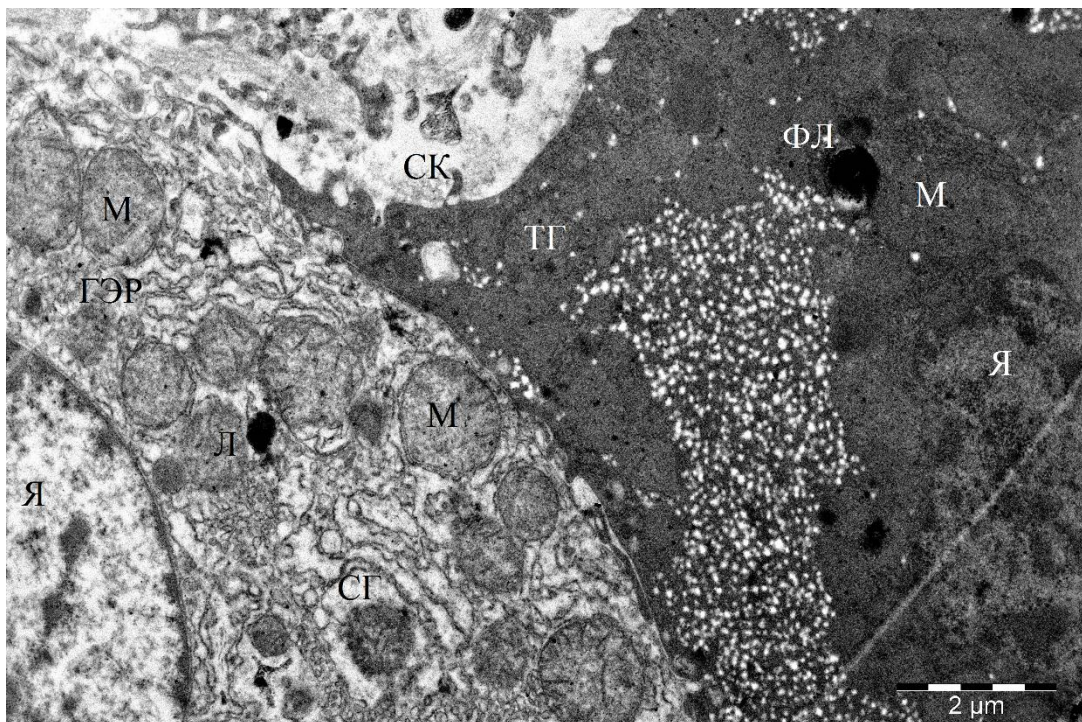


Рисунок 38 – Гепатоциты темного и светлого типов. Электронная микрофотография:

СГ – светлый гепатоцит; ТГ – темный гепатоцит; Я – ядро; М – митохондрии; ГЭР – гранулярный эндоплазматический ретикулум; Л – лизосомы; ФЛ – фаголизосома; СК – синусоидный капилляр.

Так называемые темные гепатоциты обладают высокой электронооптической плотностью. В их цитоплазме содержится большое количество вытянутых цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума с «бусинками» рибосом на внешней стороне мембран (рисунок 39).

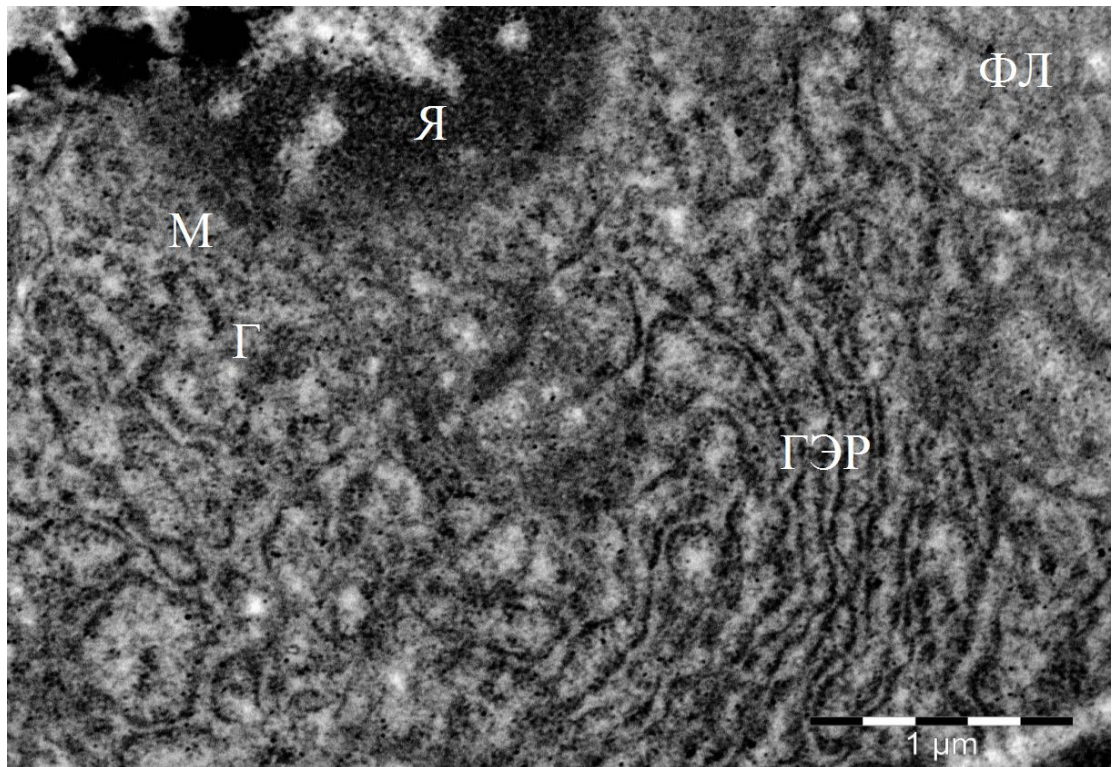


Рисунок 39 – Гепатоцит темного типа. Электронная микрофотография:
*Я – ядро; М – митохондрии; ГЭР – гранулярный эндоплазматический ретикулум;
 Г – гликоген; ФЛ – фаголизосома.*

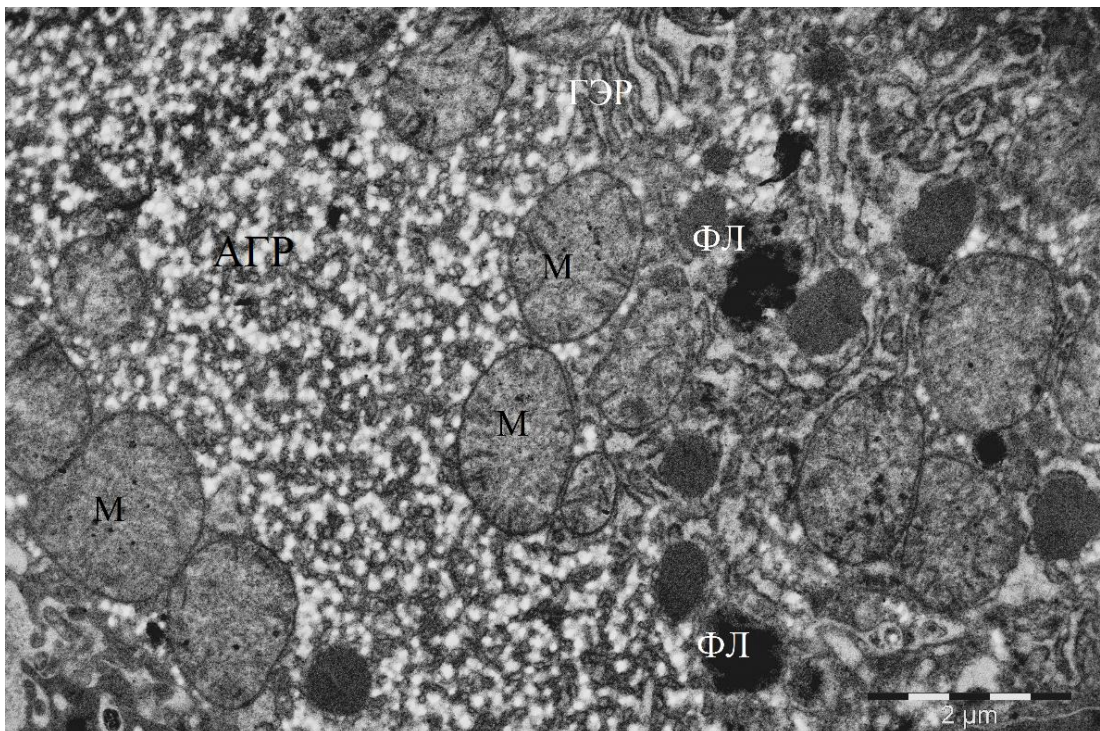


Рисунок 40 – Гепатоциты темного типа. Электронная микрофотография:
*М – митохондрии; ГЭР – гранулярный эндоплазматический ретикулум;
 АГР – агранулярный эндоплазматический ретикулум; ФЛ – фаголизосома.*

Между ними в цитозоле определяется большое количество рибосом, полирибосом и гранул гликогена. Цистерны агранулярного ретикулума также

многочисленны, имеют вид тонких трубочек, витиевато сложенных в отдельных участках цитоплазмы (рисунок 40). На этом же рисунке в области билиарного полюса гепатоцита видны мелкие темные и гетерогенные вторичные лизосомы.

В темных гепатоцитах, расположенных вблизи желчных канальцев, часто обнаруживается комплекс Гольджи и включения желчных пигментов (рисунок 41), а также многочисленные митохондрии с двухконтурной мембраной и редкими тонкими кристами. Внутренний матрикс последних характеризуется наличием мелкой зернистости.

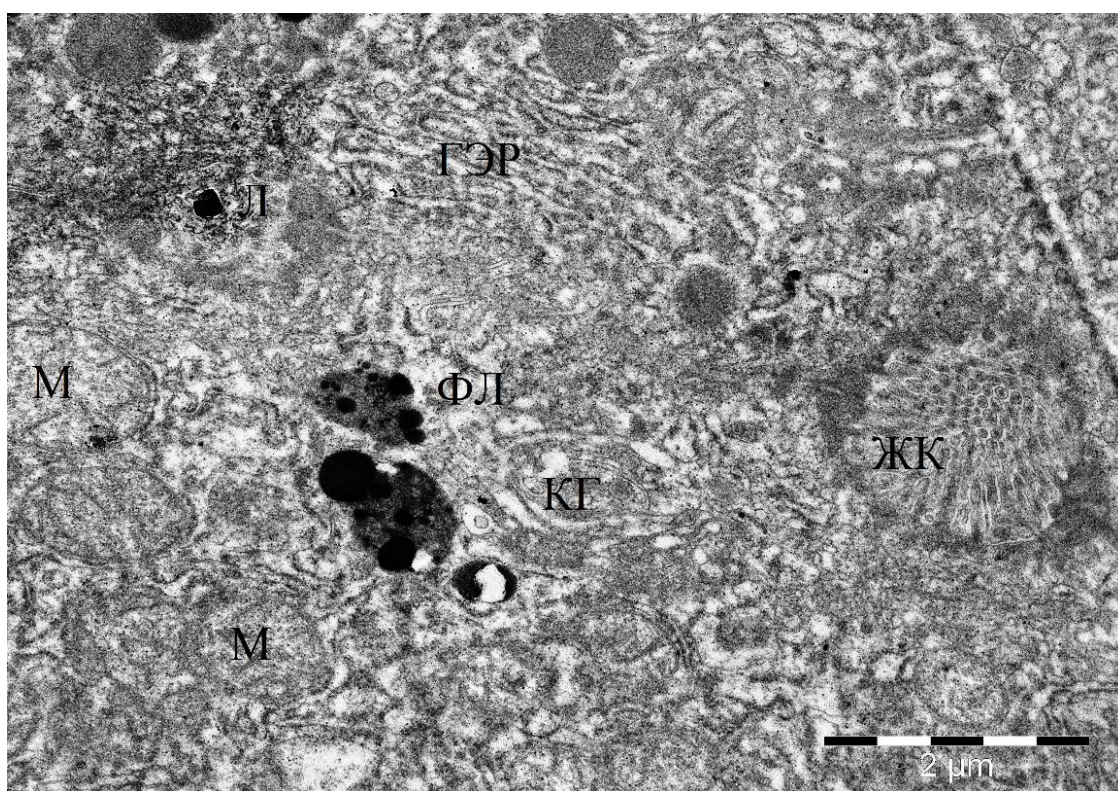


Рисунок 41 – Гепатоциты темного типа. Электронная микрофотография:
М – митохондрии; ГЭР – гранулярный эндоплазматический ретикулум; КГ – комплекс Гольджи; Л – лизосомы; ФЛ – фаголизосома; ЖК – желчный капилляр с микроворсинками.

В подавляющем числе темных гепатоцитов митохондрии мелкие, вытянутой формы, имеют очень плотный темный митохондриальный матрикс (рисунок 42). Они отличаются от вышеописанных митохондрий более мелким размером и более вытянутой формой, а находящиеся в их составе кристы четко не просматриваются.

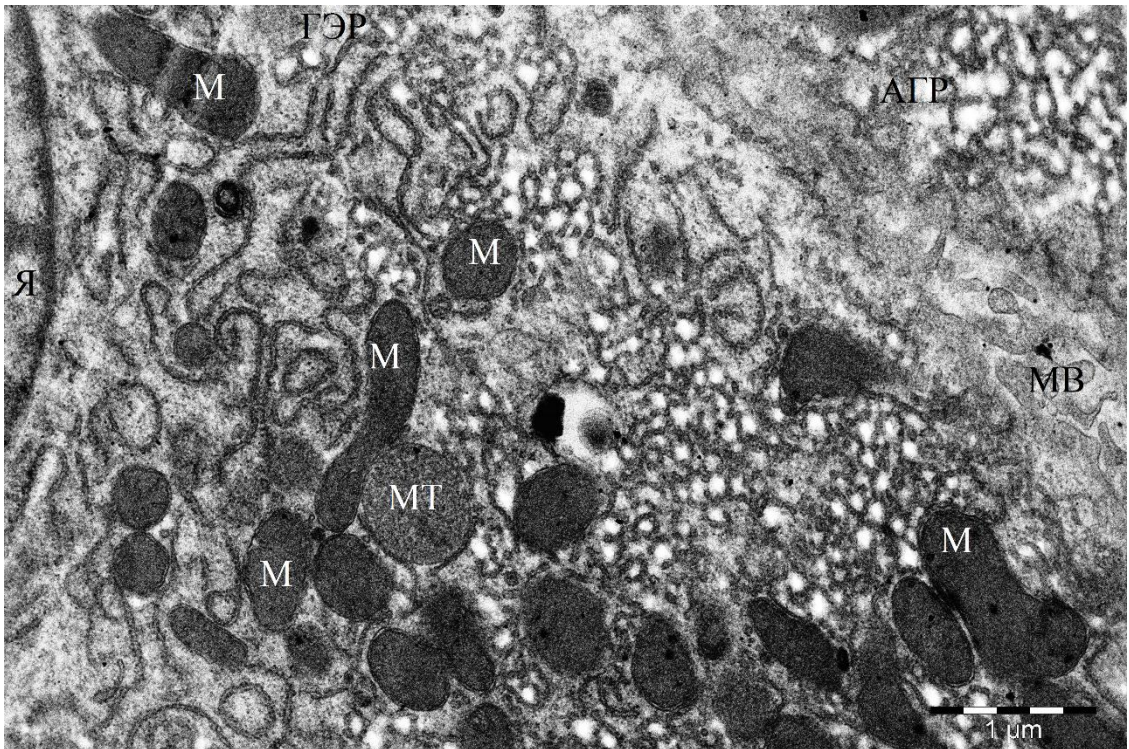


Рисунок 42 – Гепатоциты темного типа. Электронная микрофотография:
*Я – ядро; М – митохондрии; ГЭР – гранулярный эндоплазматический ретикулум;
 АГР – агранулярный эндоплазматический ретикулум; МТ – мультивезикулярное тельце;
 МВ – микроворсинки гепатоцитов.*

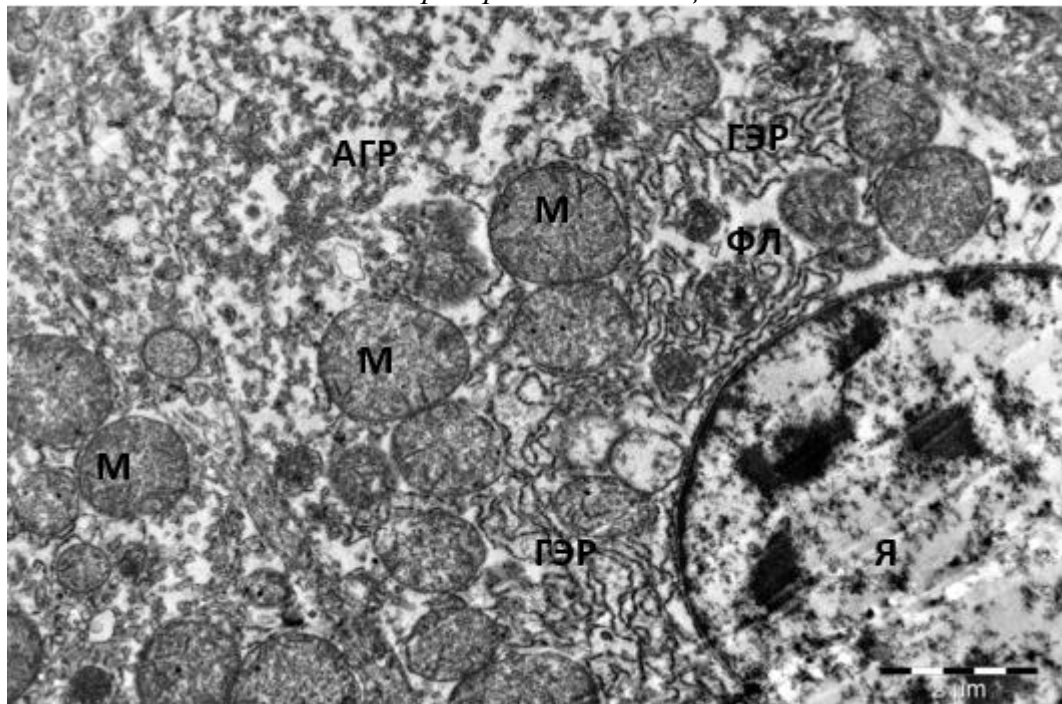


Рисунок 43 – Гепатоциты светлого типа. Электронная микрофотография:
*Я – ядро; М – митохондрии; ГЭР – гранулярный эндоплазматический ретикулум;
 АГР – агранулярный эндоплазматический ретикулум; ФЛ – фаголизосома.*

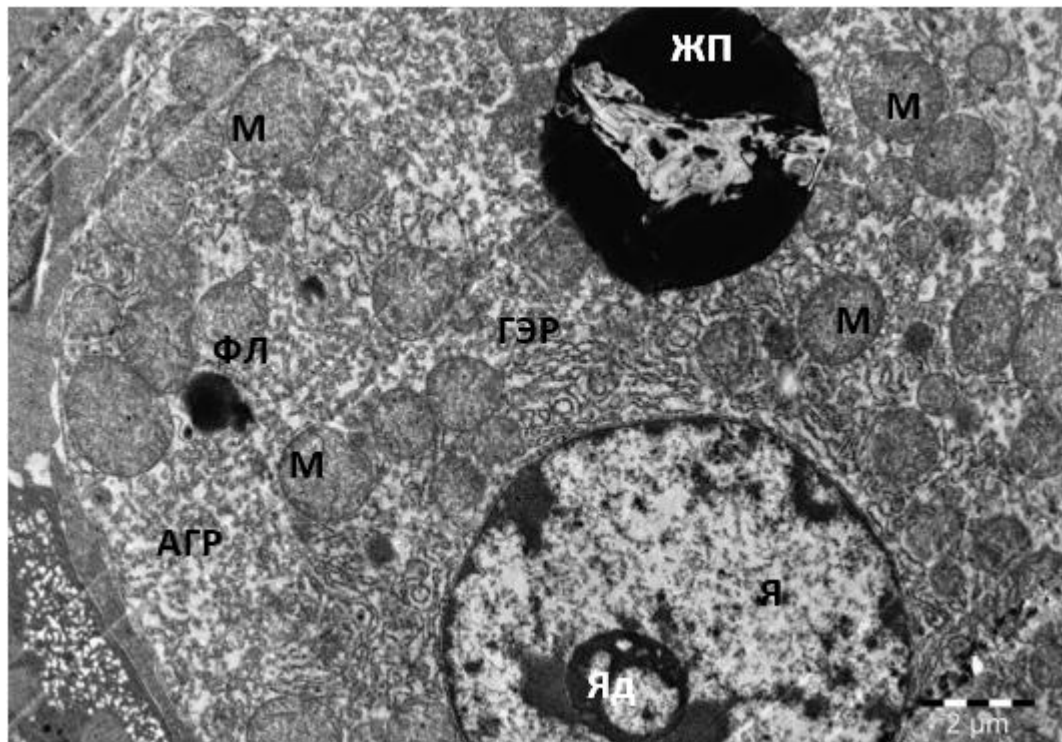


Рисунок 44 – Гепатоцит светлого типа. Электронная микрофотография:

Я – ядро; Яд – ядрышко; М – митохондрии; ГЭР – гранулярный эндоплазматический ретикулум; АГР – агранулярный эндоплазматический ретикулум; ФЛ – фаголизосома; ЖП – включение желчных пигментов.

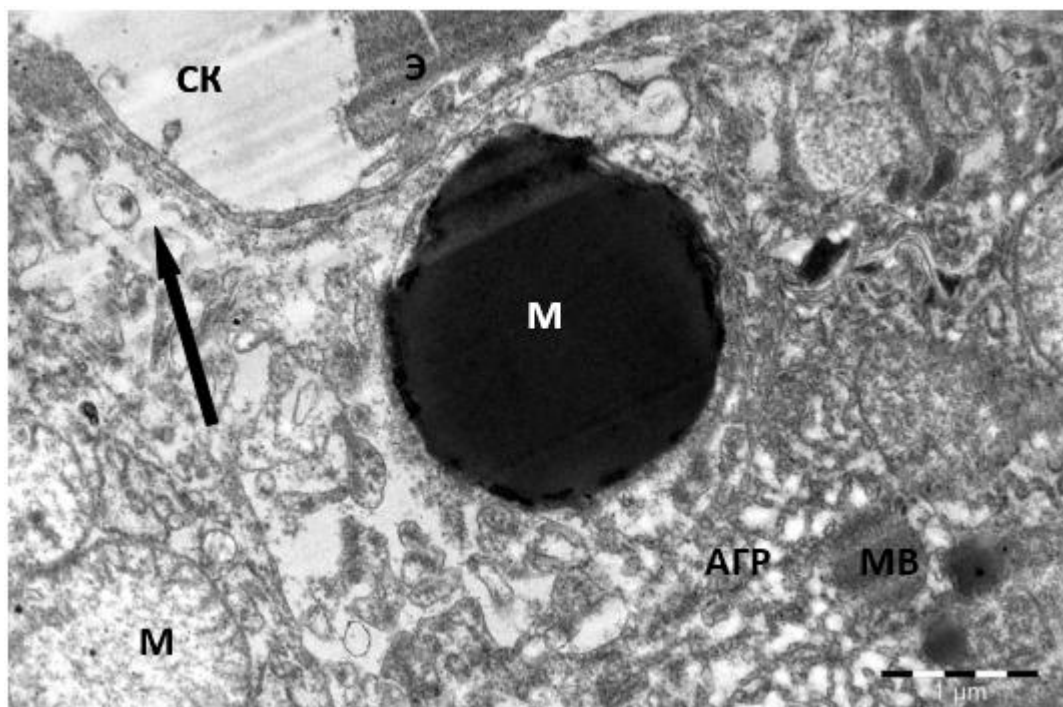


Рисунок 45 – Фрагмент гепатоцита светлого типа. Электронная микрофотография:

М – митохондрии; АГР – агранулярный эндоплазматический ретикулум; ↑ – пространство Диссе; СК – просвет синусоидного капилляра; Э – эритроцит.

В перилобулярных гепатоцитах светлого типа органелл меньше, чем в гепатоцитах темного типа (рисунок 43). Содержащиеся в них митохондрии крупные и имеют округлую форму. Их митохондриальный матрикс имеет среднюю плотность и пронизан тонкими короткими кристами. В цитоплазме четко просматривается умеренное количество тонких удлиненных канальцев гранулярного эндоплазматического ретикулума и витиеватые скопления канальцев агранулярного (гладкого) эндоплазматического ретикулума. Иногда встречаются довольно крупные включения желчных пигментов и липидных капель (рисунок 44, 45).

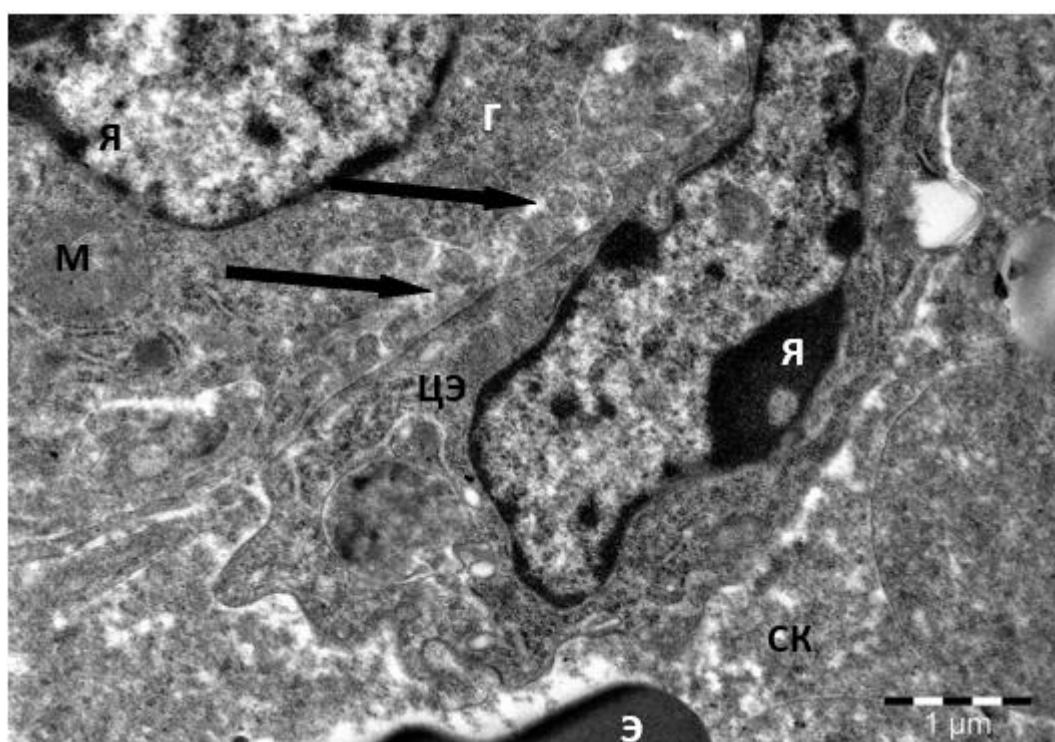


Рисунок 46 – Эндотелиальная клетка синусоидного капилляра печени.

Электронная микрофотография:

Г – гепатоцит; Я – ядро; М – митохондрии; ЦЭ – цитоплазма эндотелиоцита; ↑ – пространство Диссе; СК – просвет синусоидного капилляра; Э – эритроцит.

Удлиненной формы эндотелиальные клетки синусоидных капилляров в печени имеют уплощенные ядра (рисунок 46). Их цитоплазма содержит хорошо развитые органеллы (короткие каналы гранулярного эндоплазматического ретикулума, множество рибосом и полирибосом, немного округлых митохондрий, лизосом, микровезикул), а также микрофиламенты.

Длинные вытянутые вдоль печеночных пластинок отростки эндотелиоцитов характеризуются наличием многочисленных пор – фенестр, через которые идет свободный обмен между кровью и межклеточной жидкостью (рисунок 47). При этом следует отметить отсутствие базальной мембраны у синусоидных капилляров печени.

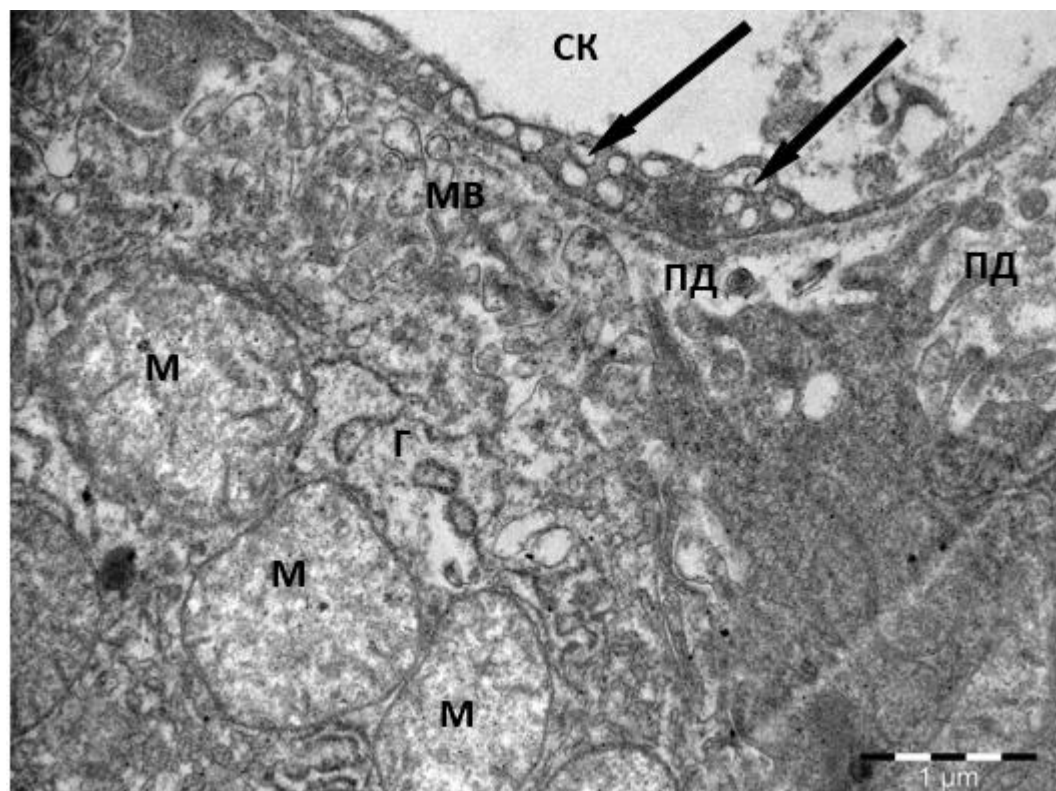


Рисунок 47 – Фрагмент гепатоцита и отростка эндотелиальной клетки синусоидного капилляра. Электронная микрофотография:

Г – гепатоцит; М – митохондрии; ПД – пространство Диссе; ↑ – поры эндотелиоцита; СК – просвет синусоидного капилляра; МВ – микроворсинки синусоидного края гепатоцита.

В просветах синусоидных капилляров во многих участках печени присутствуют звездчатые макрофаги (клетки Купфера), представляющие собой крупные отростчатые клетки, обладающие высокой фагоцитарной активностью (рисунок 48). Их ядра крупные, иногда удлиненной овальной формы, иногда с сильно изрезанными краями. В ядрах определяется большое количество гетерохроматина, который лежит на внутренней кариолемме или располагается по всему ядру крупными грубыми глыбками. Одним концом звездчатые макрофаги прикреплены в бифуркациях между гепатоцитами, а

тело клетки с отростками чаще всего свободно лежит в просвете синусоида (рисунок 49).

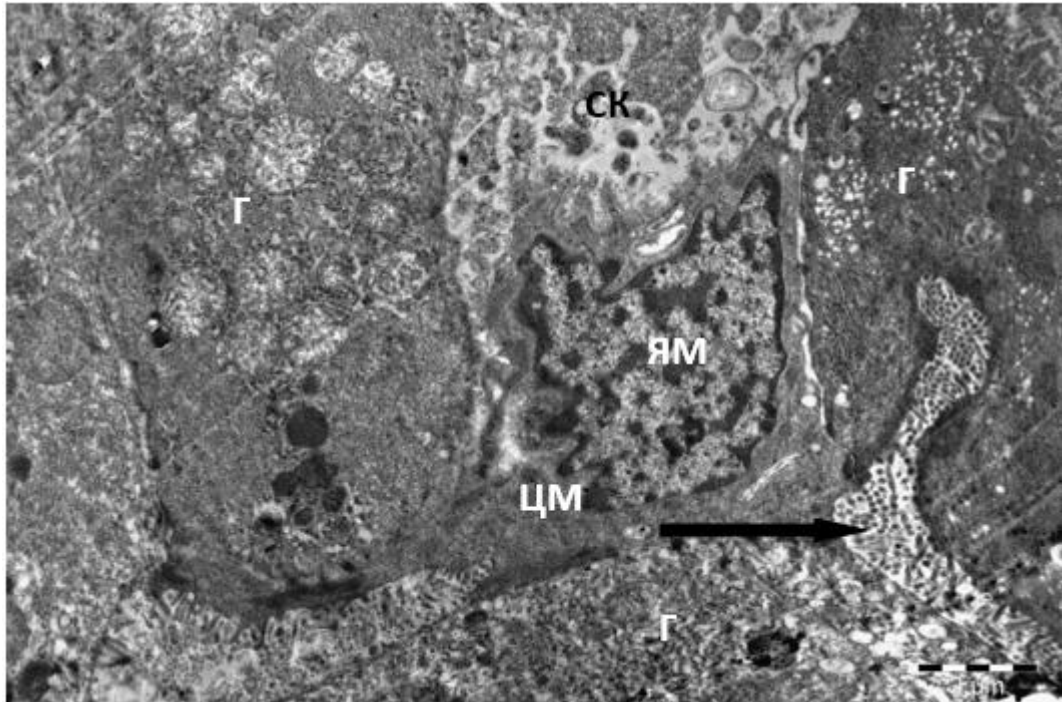


Рисунок 48 – Звездчатый макрофаг печени овцы. Электронная микрофотография:

Г – цитоплазма гепатоцита; ЯМ – ядро макрофага; ЦМ – цитоплазма макрофага; ↑ – желчный каналец; СК – просвет синусоидного капилляра.

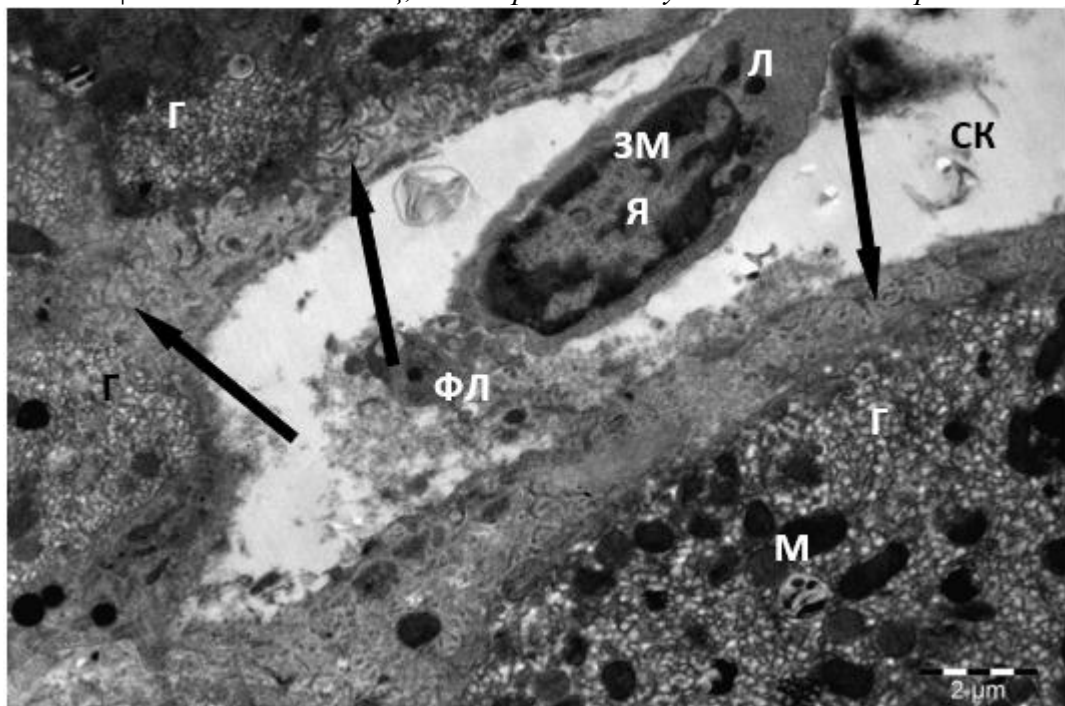


Рисунок 49 – Звездчатый макрофаг печени. Электронная микрофотография:

Г – гепатоцит; М – митохондрии; ↑ – микроворсинки гепатоцита в пространстве Диссе; СК – просвет синусоидного капилляра; ЗМ – звездчатый макрофаг; Я – ядро макрофага; ФЛ – фаголизосомы в цитоплазме макрофага; Л – лизосомы.

Макрофаги «очищают» приносимую из воротной вены кровь от токсинов, антигенов, микроорганизмов и т. д., поэтому их цитоплазма содержит множество мелких темных лизосом и гетерогенные остаточные тельца. Цитоплазма печеночных макрофагов кажется оптически темной из-за присутствия в ней большого количества рибосом, полирибосом, мелких гранул и различных микровезикул. Помимо этого, в их цитоплазме выявляется множество округлых мелких митохондрий, хорошо развитый комплекс Гольджи, короткие цистерны гранулярной эндоплазматической сети. Иногда встречаются обломки отживших свой срок эритроцитов и включения гемосидерина.

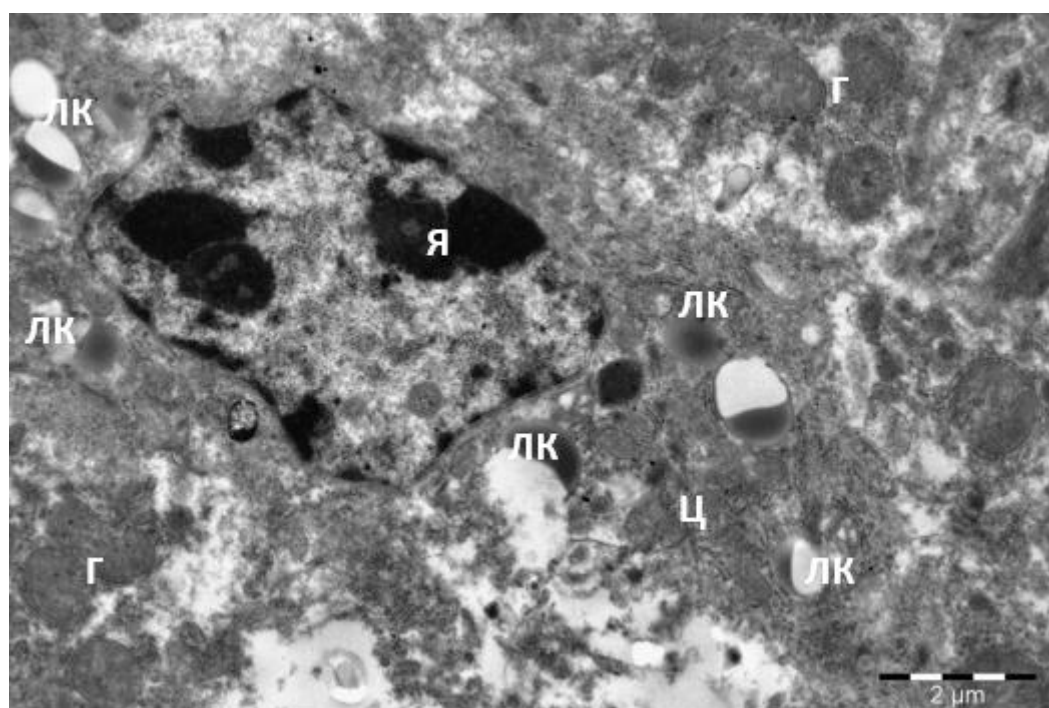


Рисунок 50 – Жиронакапливающая перисинусоидная клетка Ито.

Электронная микрофотография:

*Г – гепатоцит; Я – ядро клетки Ито; Ц – цитоплазма клетки Ито;
ЛК – липидные капли в цитоплазме клетки;*

В печени изученных животных очень редко встречаются перисинусоидные жиронакапливающие клетки – клетки Ито. Это вытянутые звездчатые клетки, локализованные чаще всего внутри пространства Диссе, или зажатые между гепатоцитами. Их ядра богаты конденсированным гетерохроматином, иногда деформированы большими липидными каплями,

определяющимися в цитоплазме. В цитоплазме данных клеток определяются немногочисленные митохондрии и небольшое количество коротких цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулаума. При повышении функциональной активности в клетках Ито многочисленные липидные капли уменьшаются в размерах и приобретают «тающий» вид (рисунок 50). В них увеличивается количество удлинённых цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулаума, свободных рибосом и полирибосом, появляются небольшие округлые митохондрии с тонкими кристами. Данные признаки свидетельствуют о трансформации клеток Ито в фибробластические клетки. Последние при патологиях способны синтезировать коллагеновые фибриллы. Небольшие участки, заполненные последними, иногда регистрируются в пространстве Диссе (рисунок 51).

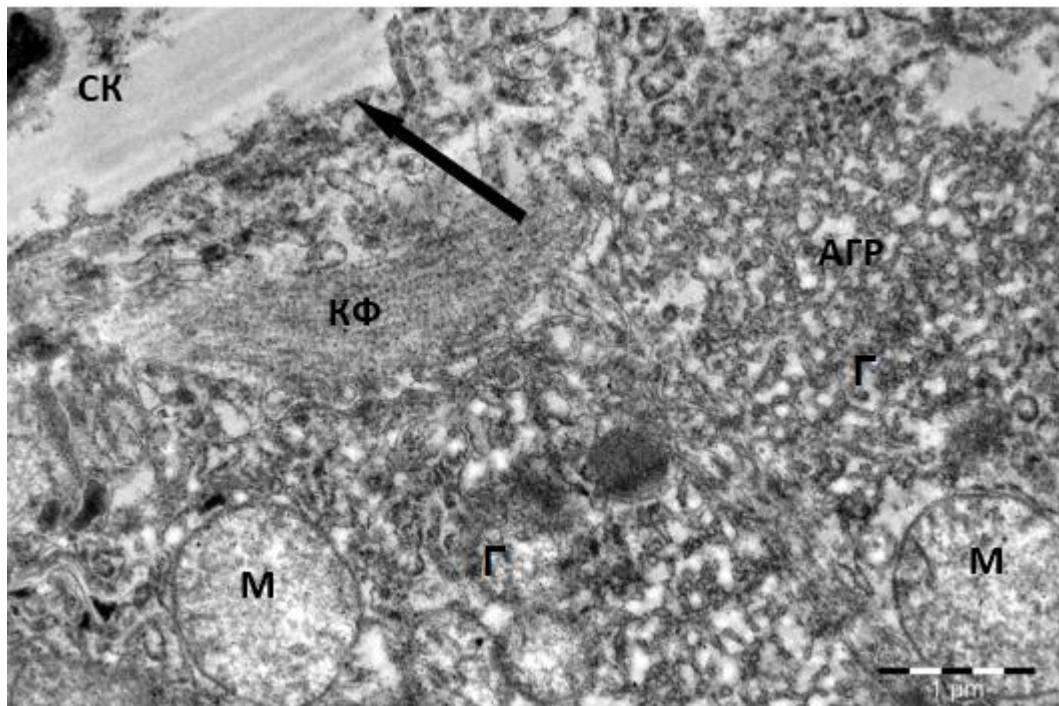


Рисунок 51 – Скопление коллагеновых фибрилл в перисинусоидном пространстве Диссе. Электронная микрофотография:

Г – гепатоцит; М – митохондрии; АГР – агранулярный эндоплазматический ретикулум; ↑ – отросток эндотелиоцита; СК – просвет синусоидного капилляра.

2.10 Ультраструктурная организация стенки желчного пузыря козы англо-нубийской породы

Электронно-микроскопические исследования стенки желчного пузыря козы англо-нубийской породы показали, что она состоит из слизистой, мышечной и серозной оболочек. Слизистую оболочку составляют эпителий и собственная пластинка. Мышечную оболочку формирует слой гладкомышечных клеток и слой околмышечной соединительной ткани. Серозная оболочка, покрывающая желчный пузырь снаружи, сформирована из рыхлой соединительной ткани.

Эпителиальный слой слизистой оболочки представлен однослойным призматическим эпителием. Формирующие его высокопризматические эпителиоциты достигают высоты 30,0-50,0 мкм, а их базальная часть лежит на плотной базальной мембране, граничащей с собственной пластинкой слизистой оболочки (рисунок 52).

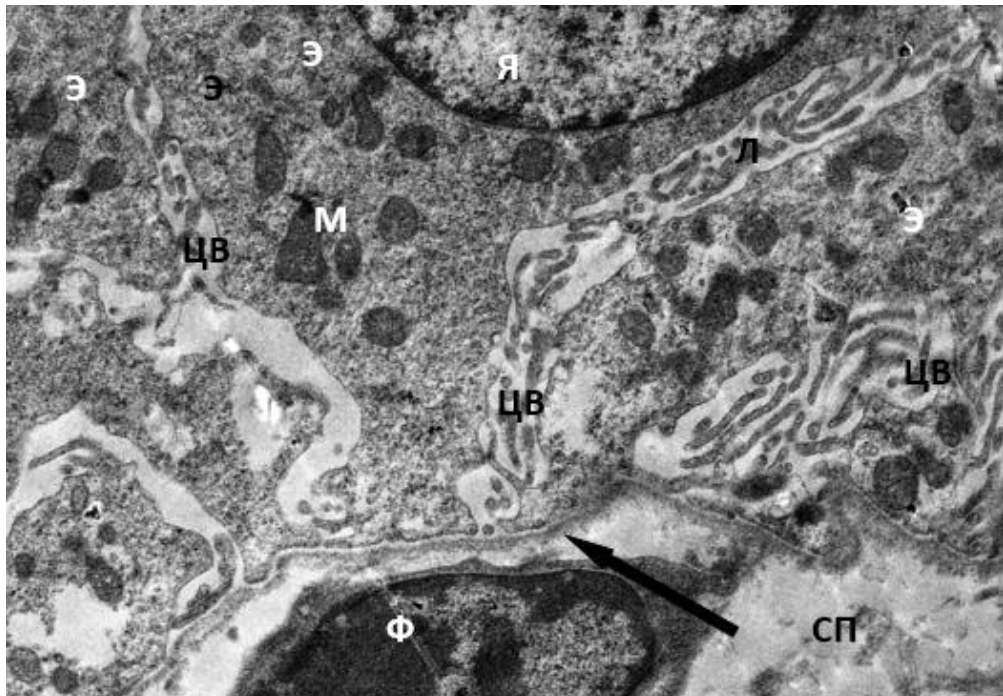


Рисунок 52 – Ультраструктура базального полюса эпителиальных клеток стенки желчного пузыря. Электронная микрофотография:
 Э – призматический эпителий; СП – собственная пластинка; Я – ядро эпителиоцита;
 М – митохондрии; ЦВ – цитоплазматические выросты; Ф – фибробластическая клетка;
 ↑ – базальная мембрана.

В базальной части эпителиоцитов содержится одно крупное ядро овальной или удлинённой формы с четкими контурами (рисунок 53). Иногда в составе ядра просматривается одно плотное небольшое ядрышко. Конденсированного гетерохроматина в кариоплазме ядер немного. Его небольшое количество распределено по внутренней кариолемме, в основном по всему ядру определяется тонкодисперсный эухроматин. В цитоплазме базальной части клетки содержится большое количество мелких овальных митохондрий. Среди них встречаются митохондрии с темным плотным митохондриальным матриксом и более светлые митохондрии с четкими тонкими кристами. Митохондрии большей частью лежат вокруг ядер, хотя частично они выявляются и в апикальной части клетки. Также в цитоплазме эпителиальных клеток стенки желчного пузыря определяются небольшой комплекс Гольджи, короткие цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума, рибосомы и полирибосомы, редкие лизосомы, многочисленные мелкие везикулы и пузырьки.

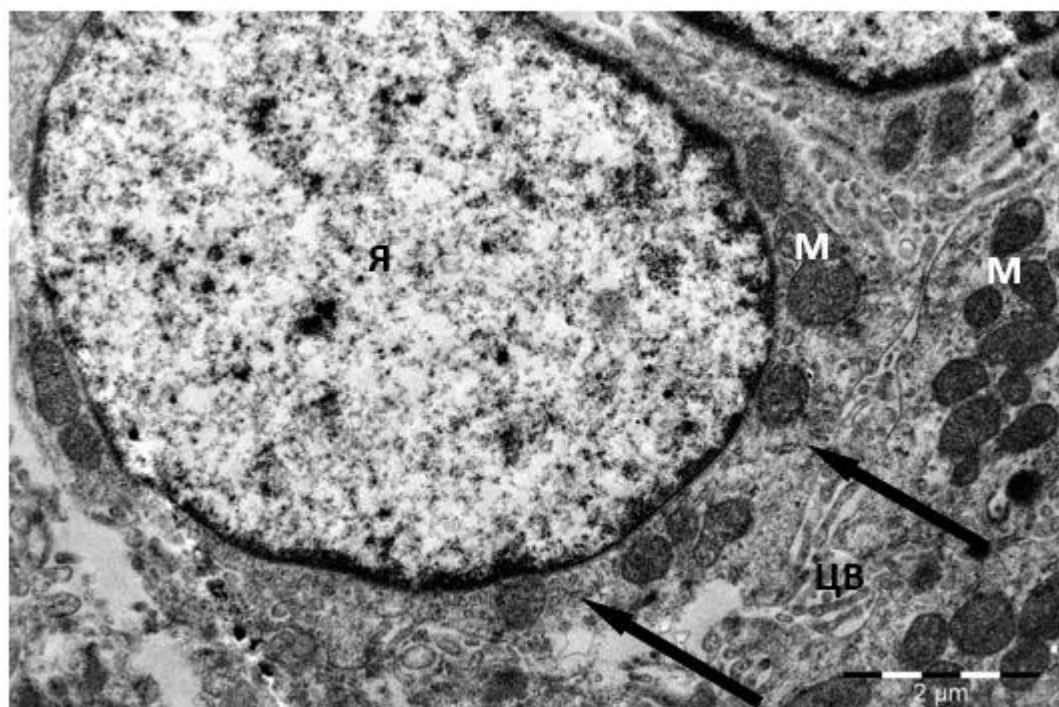


Рисунок 53 – Ультраструктура эпителиальных клеток в стенке желчного пузыря. Электронная микрофотография:

*Я – ядро эпителиоцита; М – митохондрии; ЦВ – цитоплазматические выросты;
↑ – цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума.*

Свободная апикальная поверхность призматических эпителиоцитов формирует множество относительно коротких микроворсинок, направленных в полость желчного пузыря (рисунок 54).

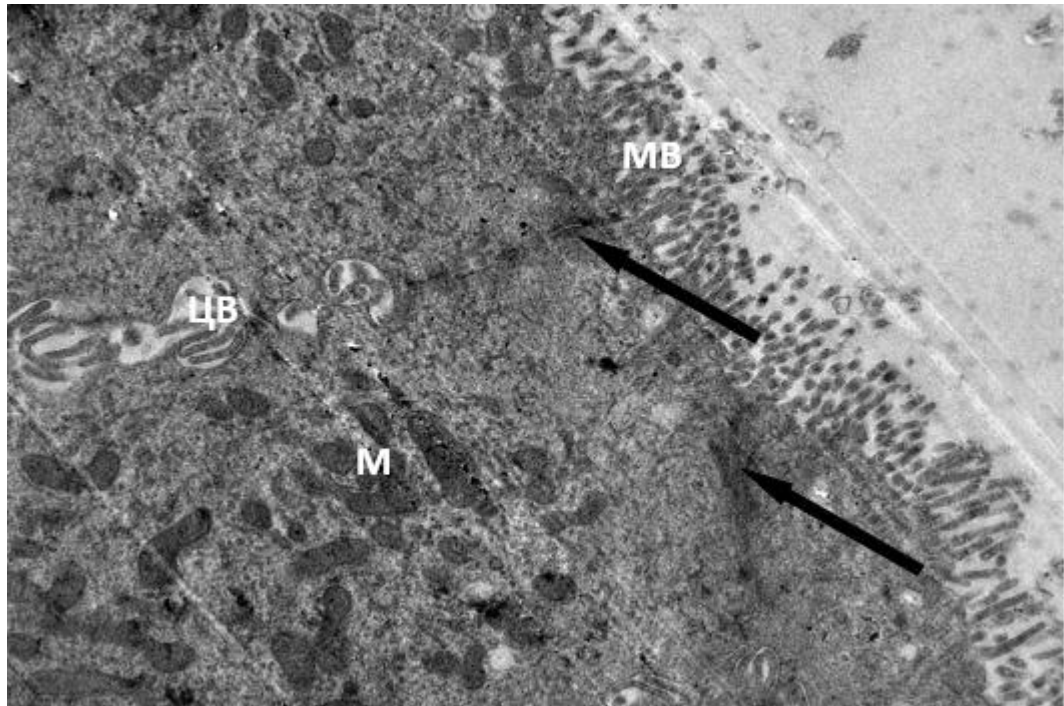


Рисунок 54 – Ультраструктура апикального полюса эпителиальных клеток в стенке желчного пузыря. Электронная микрофотография:
MB – микроворсинки; M – митохондрии; CB – цитоплазматические выросты;
 ↑ – десмосомы.

Латеральные поверхности апикальных частей эпителиоцитов примерно на протяжении 2,5-4,0 мкм соединяются между собой плотными контактами с наличием темных плотных поясков – десмосом. Далее вглубь эпителиального пласта боковые поверхности эпителиоцитов образуют многочисленные пальцевидные отростки и цитоплазматические выросты. При помощи данных структур межклеточные пространства могут расширяться.

В цитоплазме апикального полюса эпителиальных клеток определяются большое количество секреторных гранул и пузырьков разных размеров, содержащих электронно-плотный мелкодисперсный материал. За счет их наличия цитоплазма становится оптически темной. Накапливаемый в них секрет выводится в просвет желчного пузыря, образуя на поверхности

эпителиальных клеток тонкий слой гликокаликса. Последний защищает эпителий стенки желчного пузыря от воздействия солей желчи (рисунок 4). Кроме секреторных гранул на апикальном полюсе в цитоплазме эпителиальных клеток встречаются многочисленные пиноцитозные пузырьки, вакуоли, единичные мелкие темные митохондрии, единичные лизосомы и рибосомы.

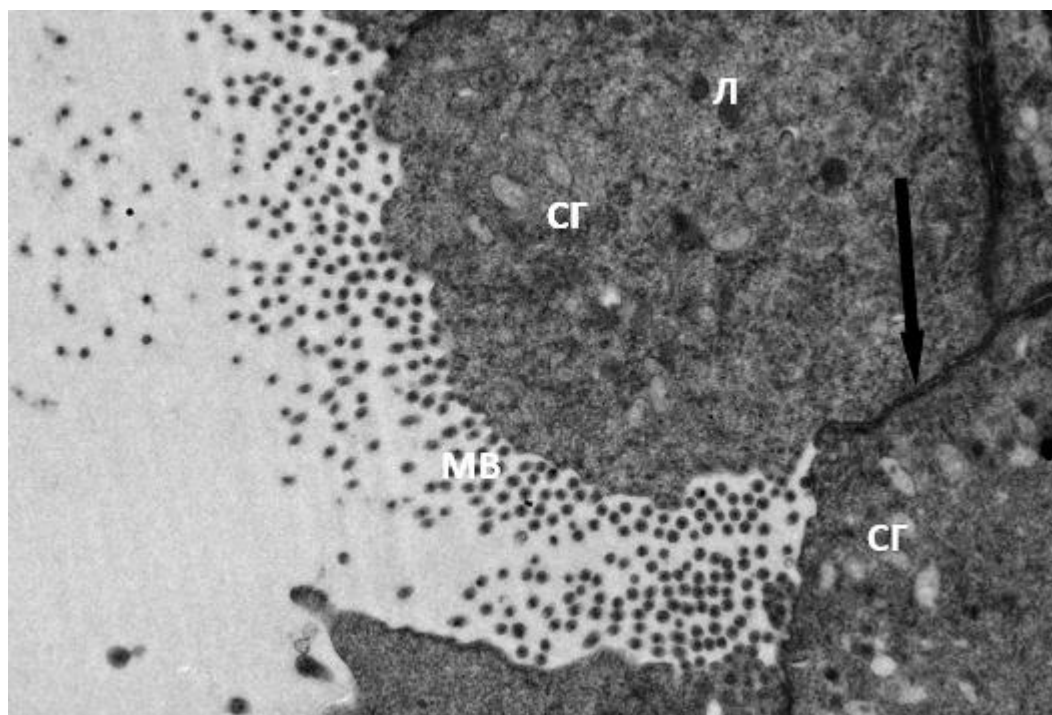


Рисунок 55 – Ультраструктура апикального полюса эпителиальных клеток стенки желчного пузыря. Электронная микрофотография:
МВ – микроворсинки; СГ – секреторные гранулы; Л – лизосомы; ↑ – десмосомы.

Местами среди призматических эпителиоцитов на базальной мембране встречаются единичные более светлые и более мелкие базальные клетки. Они содержат округлое крупное ядро и хорошо развитые органеллы – мелкие округлые митохондрии, короткие цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума и небольшое количество плотных пузырьков вокруг ядра.

Собственную пластинку стенки желчного пузыря образует рыхлая соединительная ткань. Она состоит из разрозненно расположенных тонких коллагеновых и эластических волокон, а также вытянутых

фибробластических клеток, погруженных в аморфное основное вещество. В составе данных клеток обнаруживаются вытянутые ядра, в кариоплазме которых располагается большое количество гетерохроматина. Вокруг ядер в цитоплазме обнаруживаются удлинненные каналы гранулярного эндоплазматического ретикулума (рисунок 56).

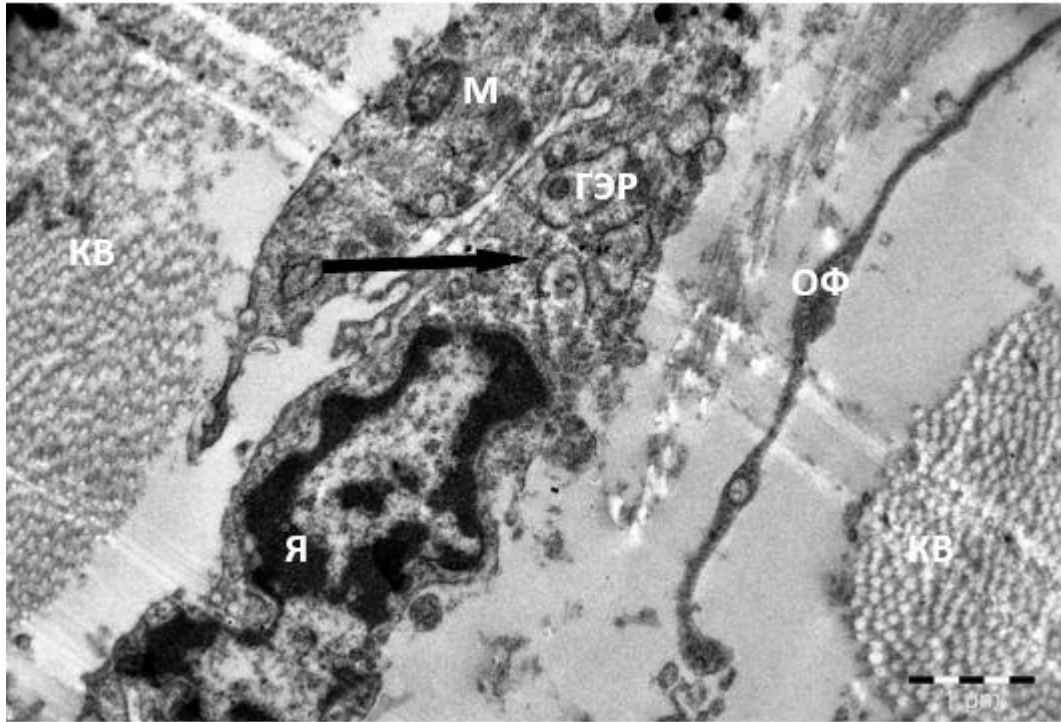


Рисунок 56 – Ультраструктура собственной пластинки стенки желчного пузыря.

Электронная микрофотография:

Я – ядро фибробласта; КВ – коллагеновые волокна; ГЭР – гранулярный эндоплазматический ретикулум; М – митохондрии; ОФ – отросток фибробласта; ↑ – рибосомы и полирибосомы.

Кроме фибробластов в составе собственной пластинки иногда выявляются фагоцитарные макрофагальные клетки с фаголизосомами и единичные тучные клетки с темными гранулами в цитоплазме (рисунок 57).

Наряду с обильным кровоснабжением можно отметить и наличие хорошей иннервации собственной пластинки стенки желчного пузыря, за счет нервных волокон безмиелинового типа. Их профили часто встречаются на срезах вблизи кровеносных сосудов (рисунок 58).

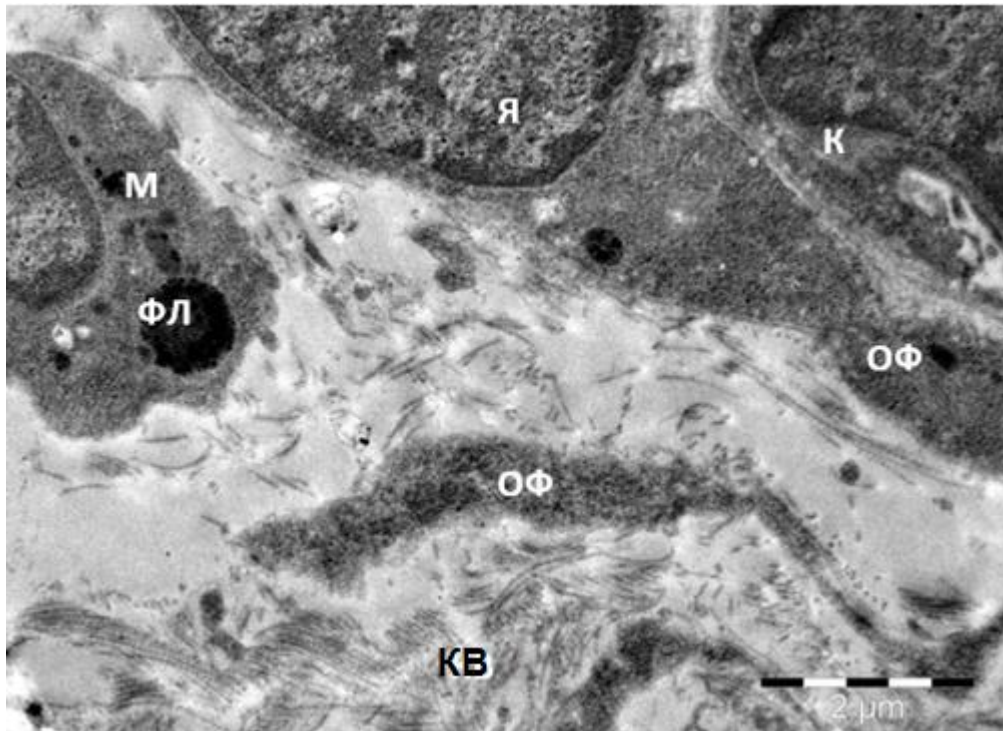


Рисунок 57 – Ультраструктура собственной пластинки стенки желчного пузыря. Электронная микрофотография:

Я – ядро фибробласта; М – макрофаг; КВ – коллагеновые волокна; ГЭР – гранулярный эндоплазматический ретикулум; ФЛ – фаголизосомы; К – капилляр; ОФ – отросток фибробласта.

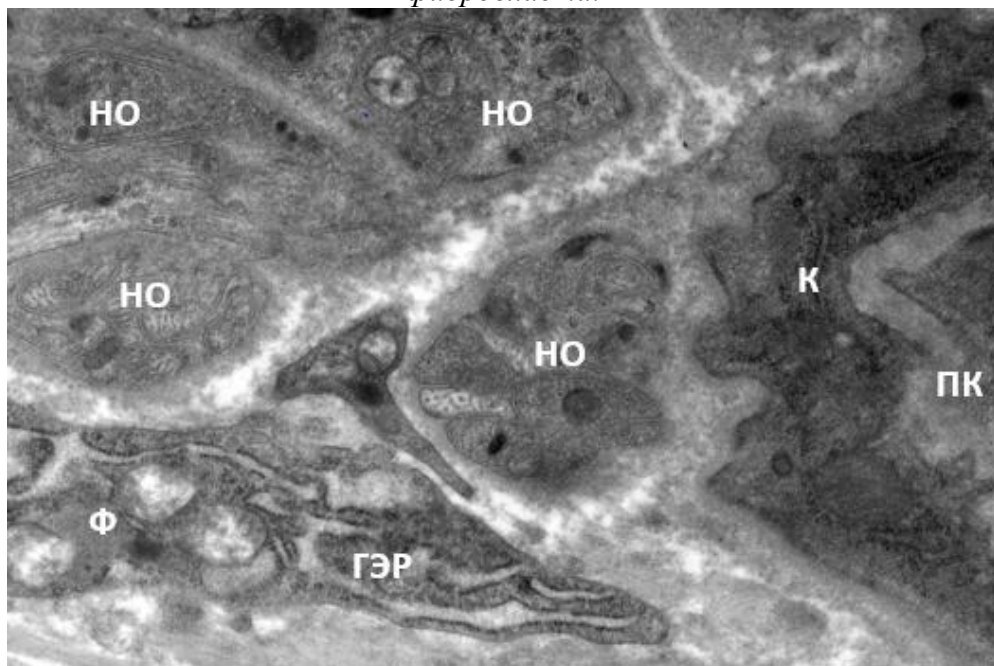


Рисунок 58 – Ультраструктура собственной пластинки стенки желчного пузыря. Электронная микрофотография:

НО – безмиелиновое нервное волокно; Ф – фибробласт; К – кровеносный капилляр; ПК – просвет капилляра; ГЭР – гранулярный эндоплазматический ретикулум.

Стенка мелких кровеносных капилляров, проходящих в составе собственной пластинки слизистой оболочки желчного пузыря, состоит из одного слоя эндотелиальных клеток, окруженных оптически темными базальными мембранами и сопровождающими их перицитами. В цитоплазме и отростках эндотелиальных клеток определяется множество пиноцитозных пузырьков, свидетельствующих о выраженном трансцеллюлярном обмене (рисунок 59).

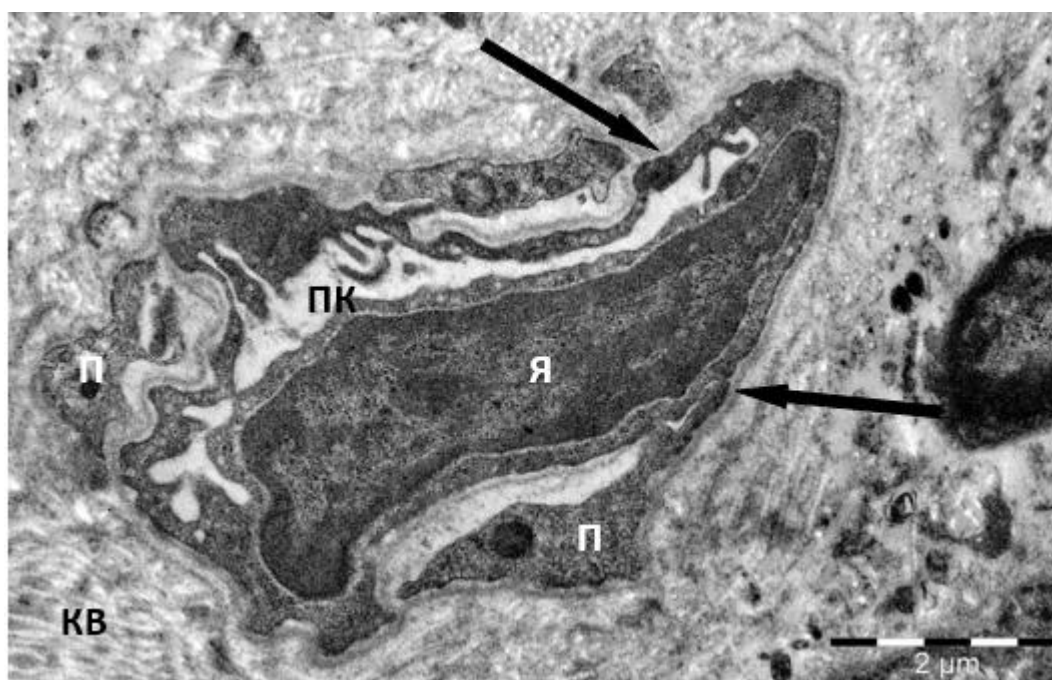


Рисунок 59 – Ультраструктура кровеносного капилляра в собственной пластинке стенки желчного пузыря. Электронная микрофотография:
*Я – ядро эндотелиоцита (в цитоплазме многочисленные пиноцитозные пузырьки);
 П – отростки перицита; ПК – просвет капилляра; КВ – коллагеновые фибриллы;
 ↑ – базальная мембрана сосуда.*

Иногда на срезах встречаются лимфатические капилляры, которые схожи по строению с кровеносными, но отличаются от них отсутствием базальной мембраны и сопровождающих их клеток перицитов.

Мышечная оболочка представлена довольно широким слоем гладкомышечных клеток, перемежающихся с большим количеством коллагеновых и эластических волокон. Гладкомышечные клетки формируют вытянутые тяжи в несколько рядов (рисунок 60).

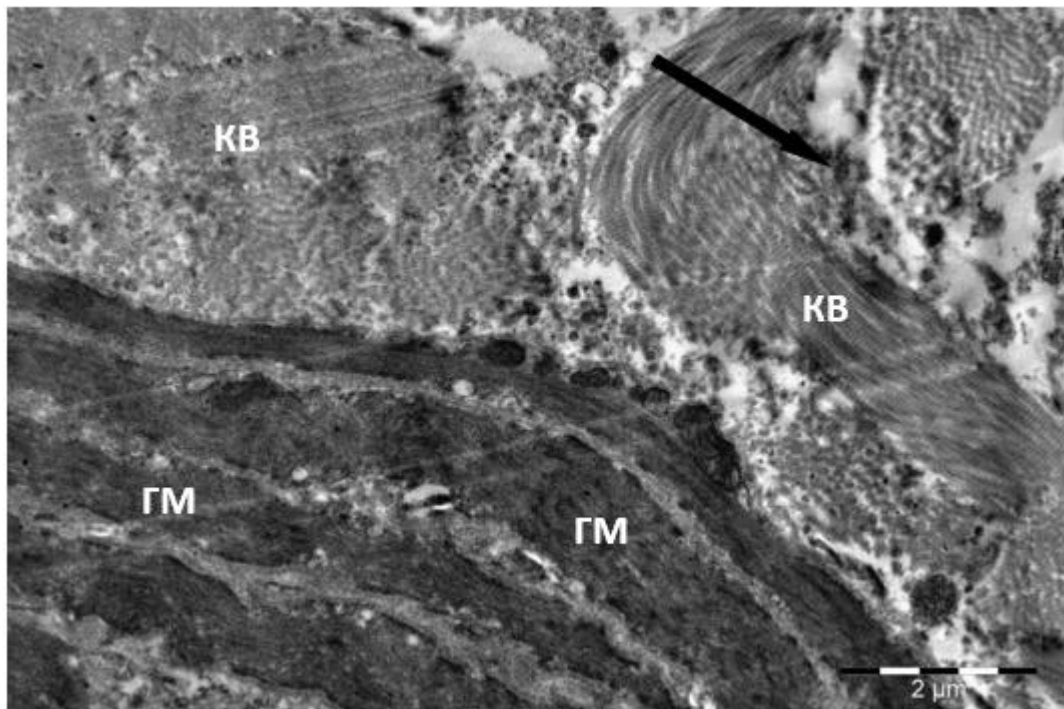


Рисунок 60 – Ультраструктура мышечной оболочки стенки желчного пузыря. Электронная микрофотография:

*ГМ – отростки гладкомышечных клеток; KB – коллагеновые волокна;
↑ – поперечно срезанные эластические волокна.*

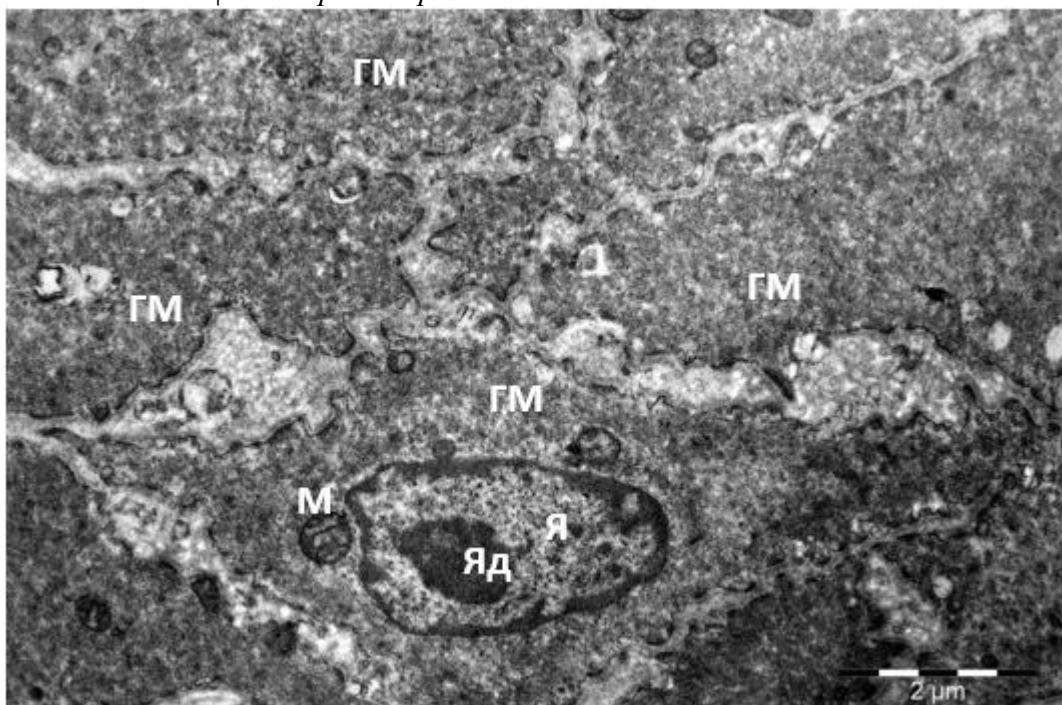


Рисунок 61 – Ультраструктура мышечной оболочки стенки желчного пузыря. Электронная микрофотография:

*ГМ – поперечно и косо срезанные гладкомышечные клетки; Я – ядро миоцита;
Яд – ядрышко; М – митохондрии.*

Мышечные волокна имеют разное расположение: продольное, круговое или косое, об этом свидетельствует то, что на срезах они попадают в разных

ракурсах (рисунок 61). Гладкомышечные клетки содержат округлые или овальные ядра, которые у некоторых клеток сильно вытянутые, гиперхромные, иногда с одним округлым темным ядрышком. В цитоплазме гладкомышечных клеток вокруг ядра определяется небольшое количество округлых митохондрий с тонкими кристами, короткие цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума, гранулы рибосом и полирибосом.

Митохондрии в основном сосредоточены в длинных клеточных отростках гладких миоцитов. Но самым главным отличительным свойством гладкомышечных клеток является наличие как в теле, так и по всей длине отростков большого количества сократительных миофибрилл – тонких нитей, хорошо видимых в микроскоп (рисунок 62).

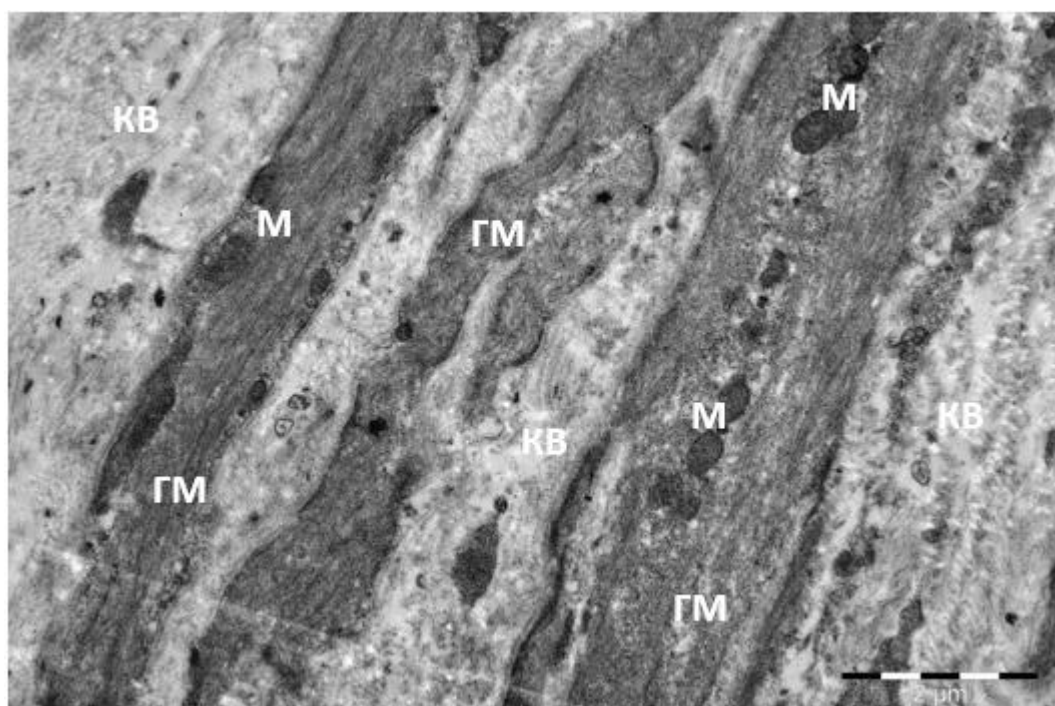


Рисунок 62 – Ультраструктура мышечной оболочки стенки желчного пузыря. Электронная микрофотография:

ГМ – отростки гладкомышечных клеток с миофибриллами в цитоплазме, срезанные вдоль; М – митохондрии; КВ – коллагеновые волокна.

Коллагеновые и эластиновые волокна наряду с пучками гладкомышечных клеток, с кровеносными и лимфатическими сосудами в

составе мышечно-фиброзной оболочки лежат очень плотно. Также здесь обнаруживаются нервные волокна (рисунок 63).

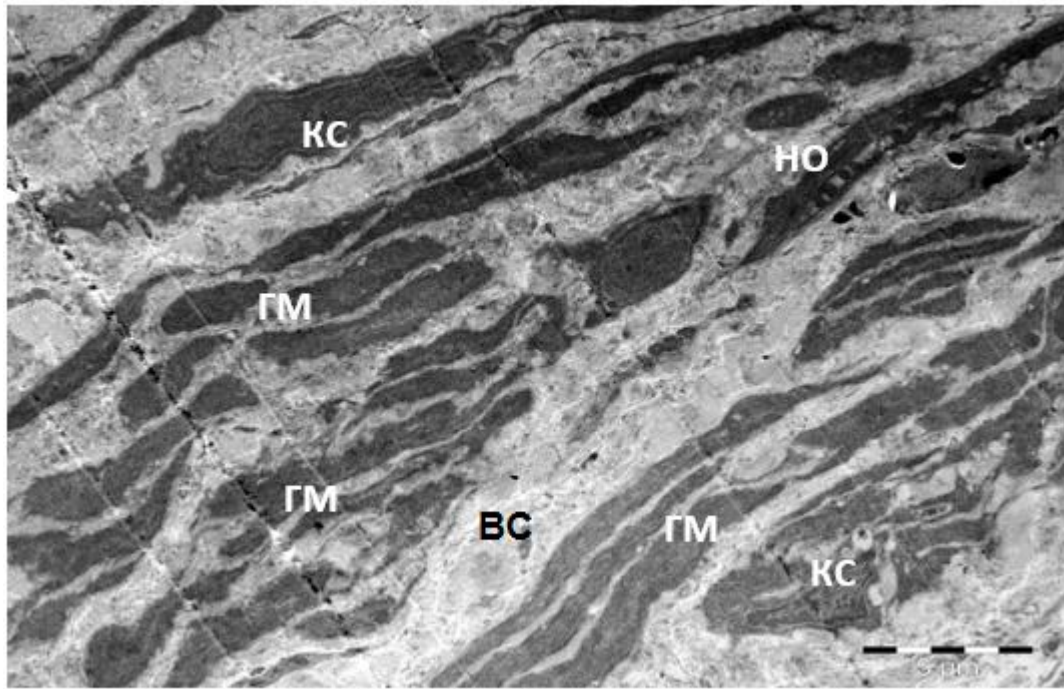


Рисунок 63 – Ультраструктура мышечной оболочки стенки желчного пузыря. Электронная микрофотография:

ГМ – гладкомышечные клетки; КС – кровеносные сосуды. ВС – волокна соединительной ткани; НО – нервные волокна.

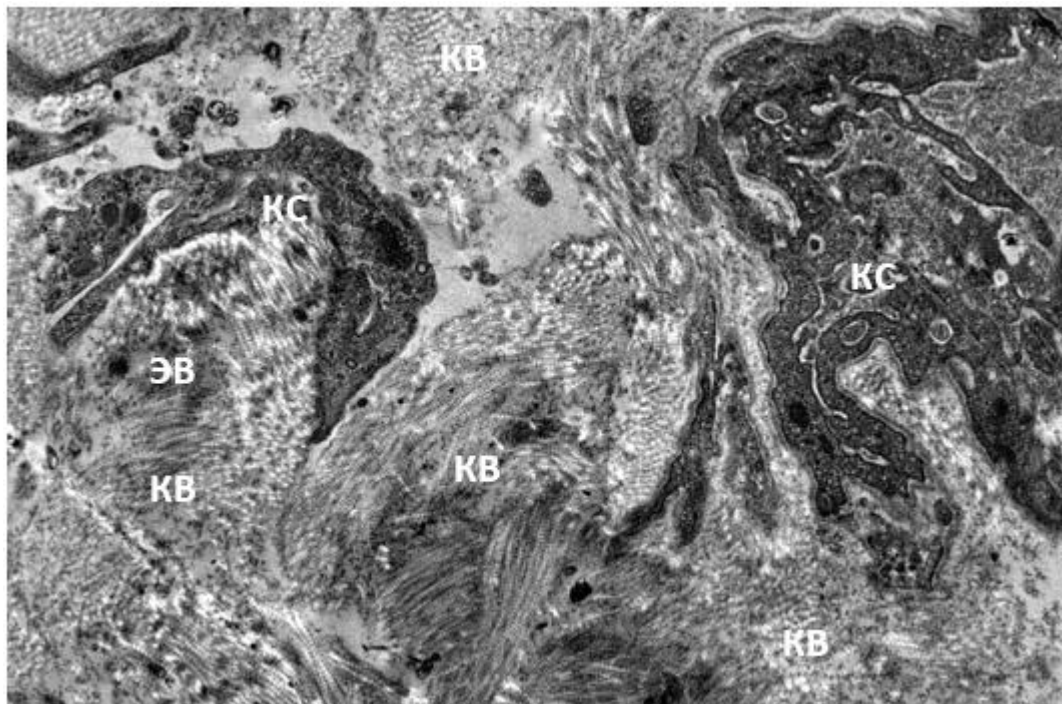


Рисунок 64 - Ультраструктура серозной оболочки стенки желчного пузыря. Электронная микрофотография:

КВ – коллагеновые волокна; ЭВ – эластические волокна; КС – кровеносные сосуды.

Подсерозная оболочка, лежащая вслед за мышечной, представлена довольно рыхлой соединительной тканью. Следующая за ней истинная серозная оболочка представлена слоем более плотной волокнистой соединительной ткани с большим количеством кровеносных и лимфатических сосудов и нервных волокон (рисунок 64).

Плотно упакованные пучки коллагеновых волокон серозной оболочки погружены в небольшую массу аморфного основного вещества. В данном слое иногда определяются толстые эластические волокна, местами образующих сетчатые фигуры. Между волокнами выявляются тела фибробластических клеток. Последние представляют собой веретеновидные клетки с крупным ядром и большим количеством узких цистерн гранулярного эндоплазматического комплекса в цитоплазме (рисунок 65).

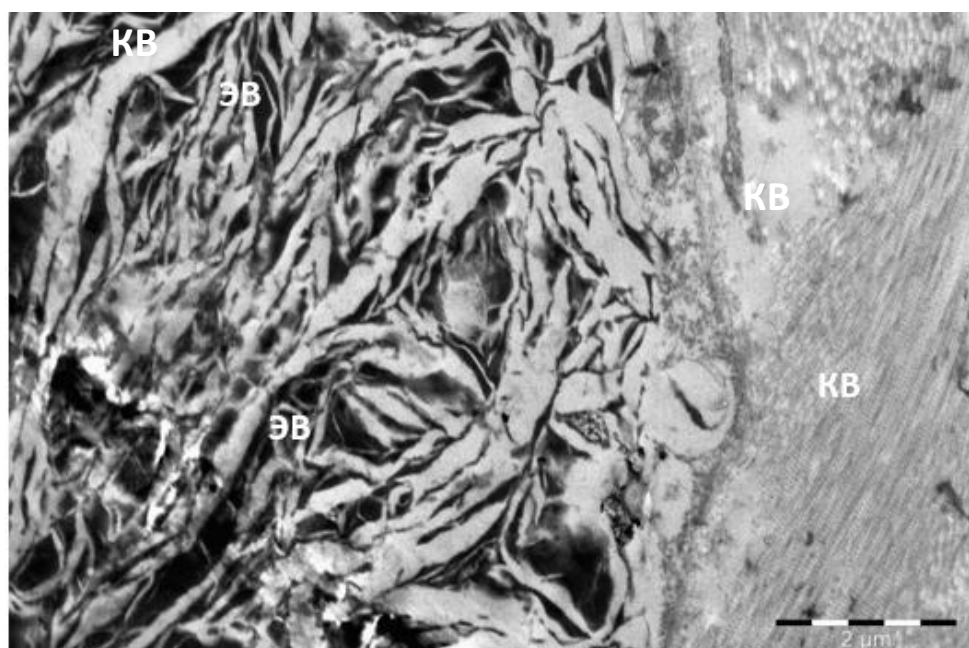


Рисунок 65 – Ультраструктура соединительной ткани серозной оболочки желчного пузыря. Электронная микрофотография:

ЭВ – эластические волокна; KB – коллагеновые волокна.

Кровеносные и лимфатические сосуды в составе соединительной ткани серозной оболочки стенки желчного пузыря имеют обычное строение. Стенку кровеносных капилляров формируют эндотелиальные клетки, соединяющиеся при помощи плотных контактов и лежащие на тонких, но плотных базальных мембранах. Вокруг сосудов обнаруживаются перициты.

В цитоплазме эндотелиоцитов и их отростках определяется большое количество пиноцитозных пузырьков, свидетельствующих о повышенном транспорте веществ (рисунок 66).

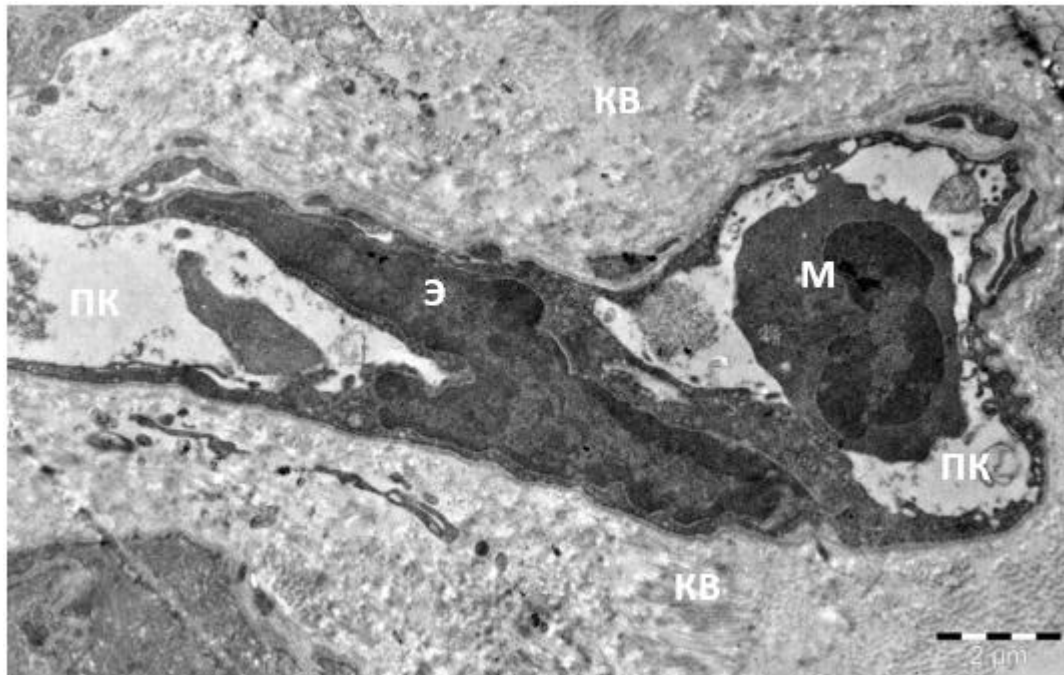


Рисунок 66 – Ультраструктура кровеносного капилляра серозной оболочки желчного пузыря. Электронная микрофотография:
*Э – эндотелиальная клетка; М – моноцит крови; ПК – просвет капилляра;
 КВ – коллагеновые волокна.*

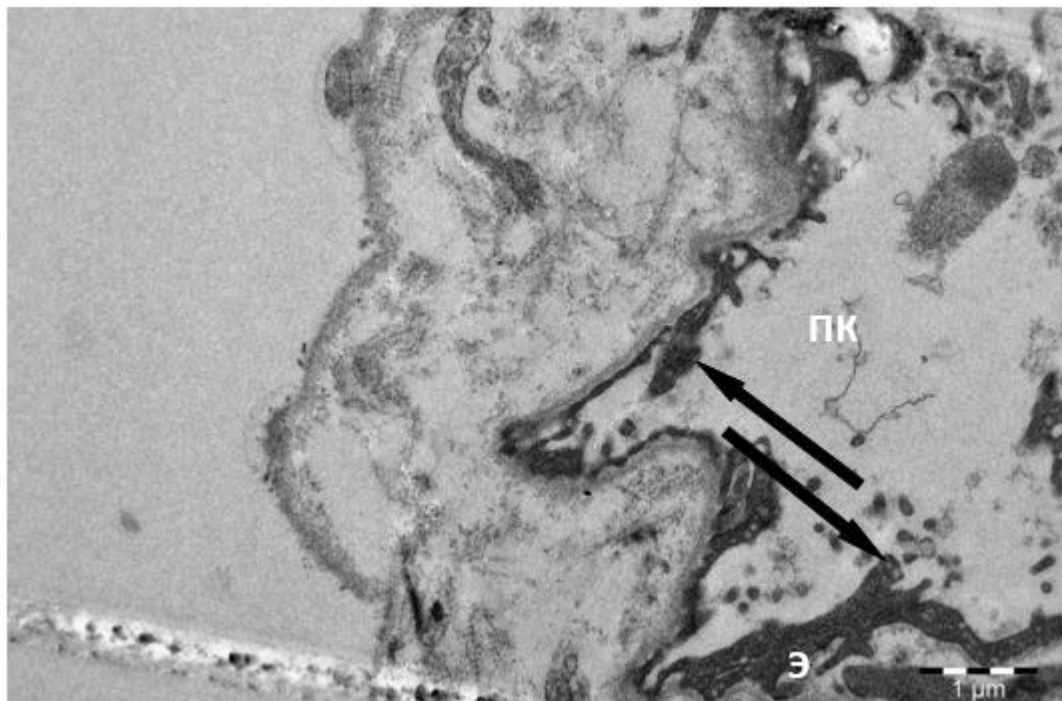


Рисунок 67 – Ультраструктура лимфатического капилляра серозной оболочки желчного пузыря. Электронная микрофотография:
Э – эндотелиальная клетка; ПК – просвет капилляра; ↑ – клапан.

Местами встречаются тонкостенные лимфатические капилляры без базальной мембраны и без перицитов (рисунок 67). Для них характерен извитой ход тонкого эндотелия и наличие внутренних клапанов, образованных интимой.

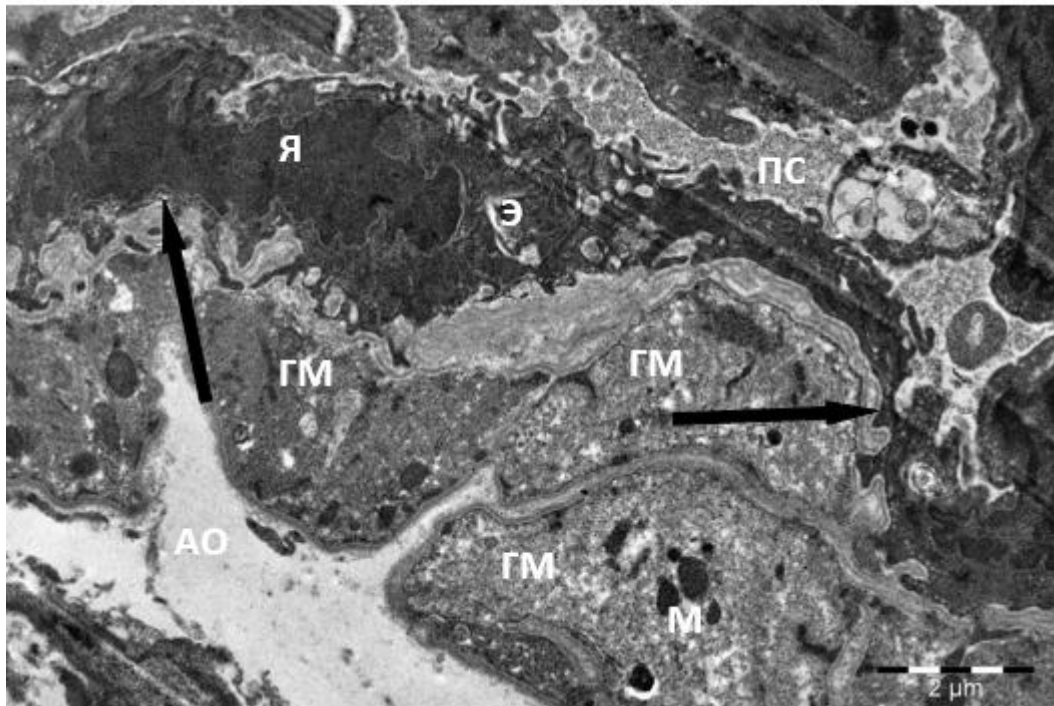


Рисунок 68 – Ультраструктура артериолы серозной оболочки желчного пузыря Электронная микрофотография:

ГМ – гладкие миоциты; Э – эндотелиальная клетка; Я – ядро; М – митохондрии; АО – адвентициальная оболочка; ПС – просвет сосуда; ↑ – базальная мембрана.

В соединительной ткани серозной оболочки выявляются артериолы. Сосудистая стенка их состоит из эндотелиальных клеток, базальной мембраны, эластической мембраны, гладких миоцитов с многочисленными миофибриллами в цитоплазме и адвентициальной оболочки (рисунок 68).

3. ОБСУЖДЕНИЕ

У козы англо-нубийской породы в составе печени выделяются правая, левая и средняя доли. Последняя воротами органа подразделяется на квадратную и хвостатую доли. Хвостатая несет на себе сосцевидный и хвостатый отростки. Данное доленое деление печени характерно для жвачных. Однако по данным R. Siddig, A. Abdalla, A. Ali (2014) у верблюда левая доля печени подразделяется на левую латеральную и левую медиальную, что свойственно для лошади (Стекольников, А. А. и др., 2018) и кролика (Stan, F. G., 2018), являющихся травоядными животными.

Для козы англо-нубийской породы характерной чертой является эксцентричность положения печени. Она целиком располагается в составе правого подреберья, что связано с топографией рубца, передний конец которого полностью занимает левое подреберье.

Подобное положение печени характерно для представителей отряда Artiodactyla (парнокопытные), что отражено в работах отечественных и зарубежных авторов (Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005; Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014; Ван, Б., Донкова, Н. В., 2015; Klaus-Dieter, В., 2003; Dawood, M. S. Khamas, M. J., 2017). Однако не свойственно таким травоядным животным как лошадь (Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005; Хрусталева, И. В., 2006) и кролик (Алиев, А. А., Зеленевский, Н. В., Лайшев, К. А. и др., 2002), что, по-видимому, связано с отсутствием у них многокамерного желудка, функцию которого берет на себя сильно развитая толстая кишка. У данных моногастричных животных значительная часть печени заходит в левое подреберье.

У свиньи, являющейся всеядным животным, для которого характерна меньшая степень развития кишечника и наличие однокамерного желудка, также часть печени смещена в левую сторону брюшной полости (Хрусталева, И. В., 2006).

У хищных животных, характеризующихся сравнительно слабым развитием кишечника и наличием однокамерного желудка, смещенного каудовентрально, печень лежит как в правом, так и в левом подреберьях. Так, у собаки печень лежит за диафрагмой в плоскости общего центра тяжести тела (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014).

Таким образом, эволюционно у млекопитающих по мере перехода от растительноядного типа питания к хищничеству отмечается уменьшение объема желудочно-кишечного тракта и упрощение его устройства, что оказывает влияние на топографию печени и на характер ее долевого деления. Также, по-видимому, степень долевого деления печени зависит от площади соприкосновения ее краниальной поверхности с диафрагмой, сокращения которой вызывают значительное смещение данного органа.

Нами было установлено значение относительной массы печени у козы англо-нубийской породы на изученных этапах постнатального онтогенеза. Так, относительная масса печени у новорожденных козлят составляет 1,75%; у животных в возрасте трех месяцев – 1,34%; у животных шестимесячного возраста – 1,13%; а у взрослых годовалых животных – 1,11% от массы тела.

Снижение относительной массы печени у изученных животных в течение постнатального онтогенеза связано с замедлением темпов ее роста в сравнении с темпами роста массы тела. Так, исходя из полученных данных, отраженных в таблице 2, абсолютная масса печени у исследуемых животных в трехмесячном возрасте увеличивается в 4,38 раза, в возрасте шести месяцев в 6,99 раза, а в годовалом возрасте в 9,77 раза в сравнении с новорожденными. При этом масса тела на данных этапах постнатального онтогенеза у исследуемых возрастных групп животных увеличивается в 5,72, 10,78 и 15,43 раза в сравнении с новорожденными соответственно.

Таким образом, относительная масса печени у взрослых коз англо-нубийской породы составила 1,11% от массы тела, что является характерным для взрослых особей жвачных. Так, по данным И. В. Хрустальной (2006), у быка домашнего масса печени варьирует в пределах 1,1-1,4% от массы тела.

По данным А. И. Акаевского, Ю. Ф. Юдичева, С. Б. Слезнева (2005), ее относительная масса у быков достигает 1,04%, у коров – 1,1%, а у овец – 1,2% от массы тела.

При этом у всеядных и хищных животных относительная масса печени гораздо выше чем у травоядных. Так, у свиньи она составляет 1,7% от массы тела (Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005), а у бурого медведя может достигать 3,00% (Шевченко, Б. П., 2003). У собаки данный показатель колеблется в пределах от 2,8% до 3,4% от массы тела (Зеленевский, Н. В., Хонин, Г.А., 2004), а по данным И. В. Хрусталева (2006) может достигать 4,0% от массы тела. У крысы он варьирует в пределах от 4,0 до 6,0% (Каркищенко, Н. Н., Грачева. С. В., 2010).

Таким образом, на значение относительной массы печени у млекопитающих кроме массы тела оказывает влияние и тип питания. Так, для жвачных животных, в рационе которых содержится минимальное количество жира, этот показатель имеет минимальное значение. Для плотоядных животных характерно максимальное значение относительной массы печени. У всеядных животных этот показатель занимает промежуточное положение.

Подвергнув анализу данные линейных показателей печени, отраженные в таблице 3, мы пришли к выводу, что темпы их увеличения у изученных животных несколько ниже темпов увеличения абсолютной массы печени. Данное обстоятельство мы связываем с процессами дифференцировки паренхимы печени в течение постнатального онтогенеза, связанных с увеличением клеточной популяции и дифференцировкой входящих в ее состав клеток.

Венечная связка печени у козы англо-нубийской породы короткая и мощная, имеет вид полосы, прикрепляющей дорсальный край органа к диафрагме. Ее продолжения – правая и левая треугольные связки, оканчиваются на соответствующих долях печени. Подобное устройство данных связок характерно для быка домашнего (Хрусталева, И. В., 2006). Напротив, у свиньи (Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005;

Зеленевский, Н. В., Щипакин, М. В., 2018) развита только правая треугольная связка, а у собаки (Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005) – только левая.

Серповидная связка у изученных животных развита слабо. Круглая связка получает развитие у новорожденных и трехмесячных животных, а у более взрослых особей выражена слабо в виду возрастной редукции. Подобное устройство данных связок характерно для быка домашнего (Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005) и лошади (Зеленевский, Н. В., 2001). Напротив, по данным Н. В. Зеленевского, М. В., Щипакина (2018) эти связки получают значительное развитие у взрослых особей быка домашнего. У взрослых собак дистальная часть серповидной связки редуцирована (Хромов, Б. М., 1972). Круглая связка хорошо развита у бурого медведя (Бартенева, Ю. Ю., 2013), рыси (Бартенева, Ю. Ю., 2012) и крысы (Ноздрев, А. Д., Поляков, Е. Л., 2001).

Таким образом, на степень развития венечной, треугольных, серповидной и круглой связок у млекопитающих накладываются отпечатки изменения в течение онтогенеза топографии, относительной и абсолютной массы печени, а также, вероятно, тип локомоции животного.

Также печень у козы англо-нубийской породы соединяется с близлежащими органами посредством желудочно-печеночной, печеночно-двенадцатиперстной, печеночно-селезеночной и печеночно-почечной связок. Наличие данных связок, представляющих собой складки висцерального листка брюшины, характерно и для других млекопитающих отряда жвачные.

В кровоснабжении печени у изученных животных наряду с артериальной системой принимает участие и венозная. Богатая кислородом кровь поступает к ее тканям по печеночной артерии. Обогащенная питательными веществами кровь, оттекающая от органов желудочно-кишечного тракта, поступает в печень по воротной вене. Обе системы в тканях печени множественно анастомозируют на уровне синусоидных капилляров. Благодаря этому, текущая по ним кровь смешивается. Подобная

схема кровоснабжения характерна для млекопитающих (Чиркин, А. А. и др., 2015) и домашней птицы (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984).

Проведя сравнительный анализ морфометрических данных, отображенных в таблице 4, мы пришли к выводу, что диаметр просвета печеночной артерии у трехмесячных козлят англо-нубийской породы увеличивается в 2,21 раза, у животных в возрасте шести месяцев – в 2,89 раза, а у взрослых годовалых животных – в 3,52 раза в сравнении с новорожденными.

Исходя из данных таблицы 5, величина поперечника просвета воротной вены у трехмесячных козлят англо-нубийской породы увеличивается в 1,93 раза в сравнении с новорожденными, у животных в возрасте шести месяцев – в 2,38 раза, а у взрослых годовалых животных в – 2,83 раза.

Таким образом, увеличение просвета печеночной артерии у изученных животных в течение онтогенезе происходит интенсивнее, чем поперечника просвета воротной вены. Данное обстоятельство мы связываем с интенсивным развитием печени, выраженном в увеличении ее массы и активном течении проходящих в ней процессов гистогенеза и обмена веществ, для осуществления которых необходимы большие затраты энергии, связанные с потреблением большого количества кислорода.

Сопоставив значения диаметра просвета печеночной артерии и поперечника воротной вены, мы пришли к выводу, что на долю артериальной крови в питании печени у новорожденных животных приходится 24,94%; у животных в возрасте трех месяцев – 27,52%; у шестимесячных животных – 28,74%; у взрослых годовалых животных – 29,26% от общего объема крови, поступающей в печень. Соответственно на долю венозной крови, поступающей в печень по воротной вене, у новорожденных животных приходится 75,06%; у животных в возрасте трех месяцев – 72,48%; у шестимесячных животных – 71,26%; у взрослых годовалых животных – 70,74%. Полученные нами данные схожи с данными Чиркина, А. А. и др. (2015), утверждающего, что на долю артериальной крови приходится 20,00-

30,00%, а на долю венозной 70,00-80,00% от общего объема крови, поступающей в печень.

Печеночная артерия у изученных животных берет начало от чревной артерии, что характерно для человека (Белоус, П. В., 2013, 2014; Molmenti, E. P. et al., 2003) и рыси (Бартенева, Ю. Ю., Зеленевский, Н. В., 2012; Бартенева, Ю. Ю., 2014). По ходу она отдает ветви поджелудочной железе, правую желудочную и желудочно-двенадцатиперстную артерии. Достигнув ворот печени в составе печеночно-дуоденальной связки, она делится на левую и правую печеночные артерии. Напротив, у газели она подразделяется на правую, левую и среднюю ветви (Dawood, M. S., Khamas, M. J., 2017), а у верблюда дает начало правой дорсальной, правой вентральной и левой ветвям (Siddig, R., Abdalla, A., Ali, A., 2014).

У изученных животных правая печеночная артерия дает начало дорсальной и вентральной артериям правой доли, а также артерии хвостатого отростка. Далее она делится на три-четыре ветви, следующие в паренхиме средней части правой доли. Вентральная артерия правой доли печени отдает артерию желчного пузыря. Левая печеночная артерия отдает ветвь хвостатого отростка, которая анастомозирует с артерией сосцевидного отростка. Далее она отдает шесть ветвей. Три дорсальные ветви, следующие в паренхиме дорсальной части левой доли печени, и три вентральные ветви – среднюю и левую артерии квадратной доли, а также ветвь для вентральной части левой доли печени.

Портальная вена у козы англо-нубийской породы в области ворот печени делится на правую и левую ветви. Подобное подразделение характерно для собаки (Kalt, J., Stump, E., 1993). Напротив, у верблюда (Siddig, R., Abdalla, A., Ali, A., 2014) и свиньи (Osman, F. A., Wally, Y. R., El-Nady, F. A., Rezk, H. M., 2008) в области ворот печени она дает начало трем ветвям.

Правая ветвь воротной вены у изученных животных делится на краниальную и каудальную. Краниальная ветвится в составе

соответствующей части правой доли печени. Каудальная ветвь делится на дорсальную и вентральную ветви, следующие в составе каудальной части правой доли печени. Левая ветвь воротной вены в паренхиме средней доли отдает три ветви к хвостатой доле – правую, среднюю и левую, а также ветвь квадратной доли печени. Последняя отдает слабую ветвь хвостатой доли после чего разветвляется в составе квадратной доли. Отдав вышеперечисленные сосуды, левая ветвь воротной вены переходит в ветвь левой доли печени. Последняя дихотомически подразделяется на дорсальную и вентральную ветви, идущие в соответствующие отделы левой доли печени.

Отток венозной крови от печени изученных животных осуществляется по четырем печеночным венам: печеночной вене правой доли; печеночной вене левой доли; вене хвостатой доли; вене квадратной доли. Данные сосуды впадают в каудальную полую вену, практически на одном уровне.

Напротив, у верблюда венозная кровь отводится от печени по множеству вен. Они представлены, как правило, двумя крупными, четырьмя-девятью средними и 34-38 мелкими сосудами (Siddig, R., Abdalla, A., Ali, A., 2014). У трубказуба кровь от печени оттекает по пяти печеночным венам (Большакова, А. С., 2015).

Сопоставив среднее суммарное значение величин поперечника просвета печеночных вен, отображенных в таблице 6, мы установили, что данное значение у животных в возрасте трех месяцев увеличивается в 1,26 раза; у животных в возрасте шести месяцев – в 1,48 раза, а у взрослых годовалых животных – в 1,90 раза в сравнении с новорожденными.

Интраорганные желчные протоки у изученных животных в основном повторяют ход сопровождающих их ветвей печеночной артерии и воротной вены. Правый печеночный проток первоначально отдает следующий вентрально правый проток квадратной доли печени. Далее он последовательно отдает три крупных желчных протока для правой доли печени. Отдав вышеперечисленные протоки, правый печеночный проток переходит в проток хвостатого отростка. Левый печеночный проток

первоначально отдает проток сосцевидного отростка. Далее от него берет начало общий проток для квадратной и левой долей печени. Последний подразделяется на левый проток квадратной доли печени и проток для краниальной части левой доли. Далее левый печеночный проток подразделяется на три конечные ветви: вентральный проток левой доли печени; средний проток левой доли; дорсальный проток левой доли.

Экстроорганные желчные протоки у изученных животных представлены крупными правым и левым желчными протоками, формирующими своим слиянием общий печеночный проток. Последний, сливаясь с протоком желчного пузыря, формирует печеночно-пузырный проток, впадающий в просвет двенадцатиперстной кишки на вершине большого сосочка, вместе с протоком поджелудочной железы. Подобная организация экстроорганных желчных протоков характерна для мелких жвачных (Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005). Напротив, у человека (Ellis, H., 2011), быка домашнего и свиньи (Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005), а также бурого медведя (Бартенева, Ю. Ю., 2013) желчный проток открывается на вершине обособленного сосочка, отдельно от протока поджелудочной железы.

Желчный пузырь у изученных животных имеет округло-вытянутую грушевидную форму, что характерно для таких травоядных животных как бык домашний (Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б., 2005), маровийская коза (Bamaniya, M., Barolia., Y, Mathur., R, Shende., K, Joshi., S., 2016), овца (Pareek P., 2000), газель (Dawood, M. S. Khamas, M. J., 2017) и кролика (Алиев, А. А., Зеленевский, Н. В., Лайшев, К. А. и др., 2002). Располагается на висцеральной поверхности печени в составе междолевой вырезки, лежащей на границе между ее квадратной и правой долями. Дно желчного пузыря округлое и значительно выступает за вентральный край печени, что характерно для жвачных (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014) и морской свинки (Stan, F. G., 2017). Для козы англо-нубийской породы

характерен темно-зеленый цвет желчи, что характерно для травоядных животных (Зеленевский, Н. В., Зеленевский, К. Н., 2014).

У изученных животных в области ворот печени выявляются лимфатические узлы. На их наличие у овец тувинской короткожирнохвостой породы указывают Н. В. Данкова и Б. Ван (2015). У козы англо-нубийской породы порталных лимфатических узлов три – дорсальный, правый и левый, представляющие округлые образования серо-розового цвета. Напротив, И. В. Хрусталева (2006) указывает на наличие у животных одного порталного узла. У изученных животных левый лимфатический узел получает большее развитие и имеет несколько вытянутую эллипсоидную форму. Портальные лимфатические узлы принимают лимфу не только от тканей печени и желчного пузыря, но и от поджелудочной железы, двенадцатиперстной кишки и от лимфатических узлов сычуга. Отток лимфы от них осуществляется через чревный лимфатический ствол в поясничную цистерну. Интрамуральные элементы лимфатического русла печени у изученных животных заметны в виде очень мелких лимфатических сосудов в составе ее капсулы на гистологических препаратах, а также в составе мышечной и серозной оболочек желчного пузыря.

Иннервация печени у изученного вида животных осуществляется ветвями, берущими начало из порталного нервного сплетения. Данное сплетение формируется за счет ветвей блуждающего нерва, а также за счет постганглионарных ветвей, отходящих от чревного и краниального брыжеечного узлов солнечного сплетения. При этом данные ветви на своем пути к печени не анастомозируют друг с другом. Со стороны вагуса в иннервации печени принимает участие его дорсальный и вентральный пищеводные стволы. По литературным данным блуждающий нерв также участвует в иннервации печени у собаки (Хромов, Б. М. и др., 1972) и человека (Борзяк, Э. И., Волкова, Л. И., Добровольская, К. А., 1993).

У изученных животных печень покрывает волокнистая соединительнотканная капсула, выстланная тонкой серозной оболочкой.

Наличие данных структур характерно для печени млекопитающих (Хрусталева И. В., 2006) и птиц (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984). Капсула содержит коллагеновые волокна и дает начало слабым трабекулам (септам), образованным тончайшими слабо различимыми волоконцами. Наиболее четко соединительная ткань выражена в области триад. Подобное распределение стромальной ткани характерно для человека (Singh, I., 2007; Madhan, K. E., Raju S., 2014) и животных (Лебедева, Н. А. и др., 1985), кроме свиньи, медведя и верблюда (Зеленевский, Н. В., Щипакин, М. В., 2018), так как у них наблюдается ее сильное развитие.

В середине печеночной дольки у изученных животных лежит центральная вена. Соединительная ткань в составе ее стенки развита незначительно. На это также указывают Л. К. Жункейра и Ж. Карнейро (2009). На границе между дольками выявляется от двух до четырех триад. В их состав входят междольковые артерия, вена и желчный проточек. Лимфатических сосудов в составе триады, на которые указывает в своей работе С. Д. Подымова (2018), нами обнаружено не было.

Междольковая вена – вена безмышечного типа – самый крупный сосуд в составе триады. Она имеет широкий и часто спавшийся просвет. Ее интима выстлана одним слоем эндотелиальных клеток, медиа представлена тонким слоем миоцитов. Подобное строение междольковых вен описывают Б. Ван и Н. В. Донкова (2015). Наружная оболочка междольковых вен, сформированная соединительной тканью, плавно переходящей в строму портального тракта.

Междольковая артерия у изученных животных – артерия мышечного типа. В сравнении с веной она имеет меньший просвет. На это указывают Л. К. Жункейра и Ж. Карнейро (2009). Ее адвентиция получает умеренное развитие. Мышечная оболочка сформирована несколькими слоями гладких миоцитов и выражена сильнее чем у междольковых вен.

Желчные проточки – тубулярные структуры, имеющие больший просвет чем у междольковых артерий. Их стенка сформирована крупными

кубическими клетками и слоем соединительной ткани. Подобное строение желчных проточков описывают Б. Ван и Н. В. Донкова (2015). Кубические эпителиоциты имеют высокое ядерно-цитоплазматическое отношение. Их нормохромные или умеренно гиперхромные крупные ядра имеют форму эллипса, а в их составе выявляется ядрышко. В более крупных желчных протоках эпителиальная выстилка может быть представлена многорядным эпителием. В его составе встречаются единичные бокаловидные клетки. Наличие последних также характерно для эпителиальной выстилки желчного пузыря (Яглов, В. В., Яглова, Н. В., 2011; Vamaniya, M., Barolia., Y, Mathur., R, Shende., K, Joshi., S., 2016).

Дольковый рисунок печени у новорожденных коз англо-нубийской породы не выражен. Границы между дольками определимы по расположению порталных трактов и терминальной пластинки, представляющей собой скопление упорядоченных тяжей гепатоцитов, лежащих на периферии дольки. Формирующие ее клетки слабо дифференцированы, что подтверждается большим ядерно-цитоплазматическим отношением, а ее наличие на границах печеночных долек свидетельствует о незавершенном гистогенезе печени. Подобное строение печеночной дольки новорожденных животных описывает В. В. Лемещенко и Б. В. Криштофорова (2011).

У новорожденных козлят англо-нубийской породы, в просвете синусоидных капилляров выявляются скопления мелких малодифференцированных миелоидных клеток - очагов кроветворения. Их наличие свидетельствует об угасающей функции кроветворения, а также о незавершенном гистогенезе печени у новорожденных козлят. На наличие данных очагов в паренхиме печени у сточных ягнят указывает Т. П. Скобельская (2016).

У трехмесячных козлят, в отличие от новорожденных, печень характеризуется более высокой степенью гистологической организации. Гепатоциты имеют практически одинаковый размер, образуют четкие

радиальные ряды, формируя печеночные балки. Их цитоплазма однородно-оксифильная с мелкой зернистости, базофильные ядра лежат центрально и содержат одно-два ядрышка. Гетерохроматин в составе ядер распределен вдоль кариолеммы. На периферии долек встречаются слабо дифференцированные гепатоциты. Редко выявляются двухъядерные клетки. Островки кроветворения отсутствуют. На границе долек, в составе триад и в составе стенок сосудистых структур увеличивается количество компонентов соединительной ткани. Также увеличивается толщина капсулы печени.

Дольки печени у шестимесячных животных имеют четкие очертания и сформированы плотно скомпонованными тяжами гепатоцитов, образующими печеночные балки. В составе гепатоцитов выявляется одно, реже два центрально расположенных ядра. Их цитоплазма эозинофильная и содержит обильную мелкую зернистость. Также в ее составе отмечается равномерное распределение гликогена, преимущественно сконцентрированного в клетках центральной части дольки.

У взрослых годовалых животных структура печени отличается от таковой шестимесячных животных незначительным увеличением доли волокнистой соединительной ткани в составе междольковых перегородок, порталных трактов и стенки центральной вены, что придает четкость границам печеночных долек. Также встречаются гипертрофированные гепатоциты. Подобное устройство тканей печени характерно для взрослых особей млекопитающих и птицы находит отражение в работах отечественных и зарубежных ученых (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984; Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009; Зеленевский, Н. В., Щипакин, М. В., 2018; Подымова, С. Д., 2018; Сулайманова Г. В., Донкова Н. В., Люто А. А., 2019; Singh, I., 2007; Madhan, K. E., Raju, S., 2014).

В основе печеночных долек у изученных животных лежат эпителиальные паренхиматозные клетки печени – гепатоциты, имеющие многоугольную неправильную или округлую форму. На полигональность их

формы у млекопитающих также указывают В. И. Соколов и Е. И. Чумасов (2004). Выстраиваясь в ряды, гепатоциты формируют балки.

По данным электронномикроскопического исследования у изученных животных цитоплазматическая мембрана гепатоцитов состоит из наружного и внутреннего слоев, разделенных светлым осмиофобным слоем шириной от 2,0 до 3,0 нм. Апоикальная поверхность гепатоцита, обращенная в сторону синусоидного капилляра, несет короткие и длинные микроворсинки, покрытые тонким слоем гликокаликса. Между ней и стенкой капилляра определяется перисинусоидальное пространство Диссе. На наличие последнего указывают В. И. Соколов и Е. И. Чумасов (2004). Микроворсинки пронизывают данное пространство и через поры эндотелиоцитов, формирующих синусоидный капилляр, следуют в его просвет, где контактируют непосредственно с кровью.

Билиарная поверхность гепатоцита, обращенная в сторону просвета желчного капилляра, формирует выраженные инвагинации и микроворсинки. На их наличие указывают также Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор (1996).

Размер ядер гепатоцитов у изученных животных зависит от их плоидности. Основной объем ядерного матрикса заполнен светлой кариоплазмой, содержащей мелко диспергированный эухроматин. Его небольшие глыбки большей частью сосредоточены по внутренней кариолемме. В составе ядер выделяются одно-два ядрышка. На наличие последних у млекопитающих в составе ядер гепатоцитов указывают Л. К. Жункейра и Ж. Карнейро, 2009.

В цитоплазме гепатоцитов выявляются цистерны гранулярного и агранулярного (гладкого) эндоплазматических ретикулов, рибосомы, полирибосомы, аппарат Гольджи, полиморфные митохондрии, лизосомы разных типов, гранулы гликогена, иногда встречаются липидные включения. На наличие данных органелл в составе гепатоцитов млекопитающих указывают отечественные и зарубежные ученые (Грин, Н., Стаут, У., Тейлор,

Д., 1996; Соколов, В. И., Чумасов, Е. И., 2004; Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009; Васильев, Ю. Г. и др., 2013).

В зависимости от количества содержания и степени концентрации внутриклеточных органелл в цитозоле на электронно-микроскопическом уровне гепатоциты изученных животных можно разделить на два типа: темные и светлые. Темные гепатоциты лежат вокруг портальных трактов и характеризуются выраженной синтетической активностью. Светлые гепатоциты крупнее чем темные и лежат вокруг центральных вен.

Темные гепатоциты обладают высокой электронооптической плотностью. Их цитоплазма содержит множество рибосом, полирибосом, гранул гликогена, вытянутых цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума с «бусинками» рибосом на внешней стороне мембран и цистерн агранулярного ретикулума, имеющих вид тонких витиевато сложенных трубочек. Также встречаются мелкие темные и гетерогенные вторичные лизосомы. В темных гепатоцитах, лежащих вблизи желчных канальцев, выявляется комплекс Гольджи и включения желчных пигментов, а также многочисленные митохондрии с двухконтурной мембраной, редкими тонкими кристами и с мелкой зернистостью в матриксе. В подавляющем числе темных гепатоцитов митохондрии мелкие, вытянутой формы, имеют плотный темный матрикс кристы в составе которого нечетко просматриваются.

В гепатоцитах светлого типа органелл меньше. Их митохондрии крупные округлой формы с матриксом средней плотности, пронизанным тонкими короткими кристами. Цитоплазма содержит умеренное количество тонких удлиненных канальцев гранулярного эндоплазматического ретикулума и витиеватые скопления канальцев агранулярного (гладкого) эндоплазматического ретикулума. Иногда встречаются довольно крупные включения желчных пигментов и липидных капель.

Иногда в составе паренхимы печени у изученных животных встречаются гепатоциты на стадии митоза и амитотического деления, а также

двухъядерные и полиплоидные клетки, выявляемые по увеличенному в размере ядру.

На исследованных срезах между печеночными балками видны просветы синусоидных капилляров. Наиболее они заметны в области центральной вены в которую и вливаются. Подобную топографию синусоидных капилляров описывают А. А. Чиркин, и др., (2015). Их стенки сформированы за счет уплощенных эндотелиоцитов. Последние имеют уплощенные ядра, а в составе их цитоплазмы хорошо развиты органеллы (короткие каналы гранулярного эндоплазматического ретикулума, множество рибосом и полирибосом, немного округлых митохондрий, лизосом, микровезикул и микрофиламенты). Напротив, Ю. Г. Васильев и др. (2013) указывают на небольшое количество органелл в их составе.

Вытянутые отростки эндотелиоцитов имеют многочисленные поры – фенестры, обеспечивающие свободный обмен между кровью и межклеточной жидкостью. На это указывают К. Ishimura, Н. Okamoto, Н. Fujita, (1978) и Л. К. Жункейра Ж. Карнейро (2009). Также следует отметить отсутствие базальной мембраны у синусоидных капилляров печени изученных животных. На ее полное отсутствие также указывают В. Ф. Вракин, М. В. Сидорова (1991). Напротив, по данным Н. В. Зеленецкого и Г. А. Хонина (2004) она приривиста, а по данным В. И., Соколова, Е. И., Чумасова (2004) непрерывна.

В составе синусоидных капилляров у изученных животных изредка встречаются свободные макрофаги – клетки Купфера. Одним концом они крепятся в бифуркациях между гепатоцитами, а их тело с отростками свободно лежит в просвете сосуда. На их схожую топографию указывают отечественные и зарубежные ученые (Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В., 1984, 1991; Грин, Н., Стаут, У., Тейлор, Д., 1996; Соколов, В. И., Чумасов, Е. И., 2004; Ленченко, Е. М., 2009; Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж., 2009; Васильев, Ю. Г. и др., 2013; Pietro, M. Motta, 1984).

Цитоплазма клеток Купфера оптически темная из-за наличия множества рибосом, полирибосом, мелких гранул и микровезикул. Это крупные отростчатые клетки, обладающие высокой фагоцитарной активностью. Они очищают приносимую по воротной вене кровь от токсинов, антигенов, микроорганизмов и т. д., поэтому в их цитоплазме обнаруживается множество мелких темных лизосом и гетерогенных остаточных телец. На подобные функции клеток Купфера, связанные с их фагоцитарной активностью, указывают В. Ф. Вракин, М. В. Сидорова (1991), а также Е. М. Ленченко (2009).

Также в цитоплазме данных клеток выявляется множество мелких митохондрий, хорошо развитый комплекс Гольджи, короткие цистерны гранулярной эндоплазматической сети. На наличие данных органелл указывают Ю. Г. Васильев и др. (2013). Иногда в цитоплазме встречаются обломки отживших свой срок эритроцитов и включения гемосидерина.

Ядра клеток Купфера крупные, иногда удлинённой овальной формы, иногда с сильно изрезанными краями. В них определяется большое количество гетерохроматина, лежащего на внутренней кариолемме или расположенного по всему ядру крупными глыбками.

В составе печени изученных животных редко обнаруживаются перисинусоидные вытянутые звездчатые жиронакапливающие клетки – клетки Ито. Чаще всего они лежат в составе пространства Диссе или зажатые между гепатоцитами. На наличие данных клеток и их схожую топографию указывают В. И. Соколов и Е. И. Чумасов (2004). Их ядра богаты конденсированным гетерохроматином и иногда деформированы большими липидными каплями, определяющимися в цитоплазме. На подобное строение клеток Ито у млекопитающих указывают В. И. Соколов, Е.И. Чумасов (2004).

В их цитоплазме встречаются редкие митохондрии и короткие цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума. Слабое развитие органелл в клетках Ито описывают также Ю. Г. Васильев и др. (2013). При повышении функциональной активности у изученных животных в клетках Ито липидные

капли уменьшаются в размерах и приобретают «тающий» вид. В цитоплазме увеличивается количество удлинённых цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума, свободных рибосом и полирибосом, появляются небольшие митохондрии с тонкими кристами. Данные признаки свидетельствуют о трансформации клеток Ито в фибробластические клетки, способные при патологиях к синтезу коллагеновых фибрилл. На данную способность клеток Ито указывают В. В. Яглов и Н. В. Яглова (2011).

У изученных животных во всех возрастных группах стенка желчного пузыря имеет типичную гистологическую организацию, свойственную для органов трубкообразного строения. Она образована тремя оболочками – слизистой, мышечной и серозной. Подобное строение желчного пузыря описывает в своей работе Е. М. Ленченко (2009).

Слизистая оболочка несет разнообразные складки, неравномерно гиперплазирована, формирует множество папиллярных выростов и карманообразных синусов. Подобное строение слизистой оболочки желчного пузыря у млекопитающих описывают Н. В. Зеленевский и К. Н. Зеленевский (2014). В ее поверхностных слоях определяются скопления лимфоидной ткани. Она выстлана однослойным высокопризматическим эпителием, клетки которого лежат на плотной базальной мембране и достигают высоты 30,0-50,0 мкм. Эпителиоциты стенки синусоидных углублений схожи по строению с эпителиальными клетками слизистой оболочки, но имеют больший размер и высоту. Их базальная часть содержит одно крупное нормохромное ядро овальной или удлинённой формы, содержащее одно плотное ядрышко. Конденсированного гетерохроматина мало, в основном определяется тонкодисперсный эухроматин. Цитоплазма базальной части клеток эозинофильная, содержит множество мелких светлых и темных митохондрий, лежащих вокруг ядер. Определяются небольшой комплекс Гольджи, короткие цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума, рибосомы и полирибосомы, редкие лизосомы, многочисленные везикулы и пузырьки.

Апикальная часть эпителиоцитов формирует множество микроворсинок. На наличие последних у человека указывает D. Seiden (2002). Ее цитоплазма содержит множество секреторных гранул и пузырьков, с электронно-плотным мелкодисперсным секретом. Последний выводится в просвет желчного пузыря, образуя на поверхности эпителия тонкий слой гликокаликса, защищает его от воздействия солей желчи.

Боковые поверхности апикальных частей клеток соединяются десмосомами. Последние в средней и базальной частях клетки заменяются на пальцевидные отростки и цитоплазматические выросты.

Собственную пластинку образует рыхлая соединительная ткань, состоящая из разрозненных коллагеновых и эластических волокон, а также вытянутых фибробластических клеток, погруженных в аморфное основное вещество. Ядра последних содержат большое количество гетерохроматина, а вокруг них лежат удлинённые каналы гранулярного эндоплазматического ретикулума. Иногда в собственной пластинке выявляются фагоцитарные макрофаги с фаголизосомами в цитоплазме и единичные тучные клетки, содержащие темные гранулы.

В толще собственные пластинки, ближе к шейке желчного пузыря, обнаруживаются концевые протоки серозных желез. На их наличие указывают В. В. Яглов и Н. В. Яглова (2011). Их стенка образована однослойным кубическим эпителием. Его клетки имеют крупные ядра, каждое из которых содержит ядрышко. При окраске альциановым синим в просветах данных желез регистрируется слизистый секрет, содержащий мукополисахариды.

Наряду с обильным кровоснабжением собственная пластинка хорошо иннервирована за счет нервных волокон безмиелинового типа, проходящих вблизи кровеносных сосудов.

Мышечная оболочка представлена широким слоем гладкомышечных клеток, перемежающихся с большим количеством коллагеновых и эластических волокон. Она не формирует организованную структуру, хотя в

ней просматривается слабое преобладание циркулярно расположенных волокон. Подобное строение мышечной оболочки желчного пузыря описывают Н. В. Зеленецкий и К. Н. Зеленецкий (2014).

В ее составе обнаруживаются кровеносные и лимфатические сосуды, а также нервные волокна. Гладкие моноциты содержат вытянутые округлые или овальные ядра, иногда с одним округлым темным ядрышком и большое количество сократительных миофибрилл. Вокруг ядра определяется небольшое количество округлых митохондрий с тонкими кристами, короткие цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума, а также гранулы рибосом и полирибосом. Митохондрии в основном сосредоточены в области отростков клеток.

Подсерозная оболочка представлена довольно рыхлой соединительной тканью. Следующая за ней истинная серозная оболочка представлена слоем более плотной волокнистой соединительной ткани с большим количеством кровеносных и лимфатических сосудов и нервных волокон. Наличие подсерозной оболочки обуславливает возможность существенного растяжения участка стенки желчного пузыря, соприкасающегося с тканями печени.

Стенка кровеносных капилляров собственной пластинки образована одним слоем эндотелиальных клеток, окруженных базальными мембранами и сопровождающими клетками перицитами. В цитоплазме эндотелиоцитов определяется множество пиноцитозных пузырьков, свидетельствующих о выраженном трансцеллюлярном обмене. Иногда на срезах встречаются лимфатические капилляры, которые схожи по строению с кровеносными, но отличаются от них отсутствием базальной мембраны и сопровождающих их клеток перицитов. Также для них характерен извитой ход и наличие клапанов, образованных дубликатурой интимы. Их стенка состоит из одного слоя эндотелиальных клеток.

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основная цель проведенного нами исследования – изучить особенности морфологии и васкуляризации печени козы англо-нубийской породы на изучаемых этапах постнатального онтогенеза. Перед нами стояли следующие задачи: установить закономерности морфологии печени и желчного пузыря у козы англо-нубийской породы на этапах постнатального онтогенеза; установить закономерности васкуляризации, оттока лимфы и иннервации печени и желчного пузыря у козы англо-нубийской породы на этапах постнатального онтогенеза; установить закономерности строения билиарной системы печени у козы англо-нубийской породы на этапах постнатального онтогенеза; установить закономерности ультраструктурной организации клеточных и неклеточных элементов печени и стенки желчного пузыря у козы англо-нубийской породы.

У изученных животных установлены закономерности постнатального онтогенеза печени. Установлены закономерности роста и развития печени. Определены весовые и линейные параметры печени козы англо-нубийской породы на изученных этапах постнатального онтогенеза. Установлены закономерности строения ее кровеносной и желчевыделительной систем. Определены гистологические закономерности организации печени и стенки желчного пузыря у козы англо-нубийской породы на изученных этапах постнатального онтогенеза. Установлены закономерности ультраструктурной организации клеточных и неклеточных элементов паренхимы печени и стенки желчного пузыря у изученных животных. Исходя из ультраструктурной организации в составе тканей печени у изученных животных установлено наличие двух гистогематических барьеров – гематогепатического и гематобилиарного.

5. ВЫВОДЫ

1. Печень козы англо-нубийской породы – екомпактный орган буро-красного цвета. Она располагается эксцентрично: целиком лежит в области правого подреберья, что обусловлено ее синтопией с органами эпигастрия. В составе печени имеются правая, левая и средняя доли. Последняя воротами органа подразделяется на квадратную и хвостатую доли. Хвостатая доля несет на себе сосцевидный и хвостатый отростки.

2. Относительная масса печени у новорожденных козлят англо-нубийской породы составляет 1,75%; у животных в возрасте трех месяцев – 1,34%; у животных шестимесячного возраста – 1,13%; а у взрослых годовалых коз – 1,11% от массы тела. Снижение относительной массы печени в процессе постнатального онтогенеза связано с замедлением интенсивности ее роста в сравнении с возрастным увеличением массы тела животного. Корреляционно наблюдается и снижение темпов увеличения линейных размеров печени.

3. Печень козы англо-нубийской породы имеет двойную афферентную васкуляризацию. Оксигенированная кровь поступает к ее тканям по печеночной артерии, а венозная - по воротной вене печени. На уровне средних участков синусоидных капилляров происходит слияние артериального и венозного капилляров: в центральную вену дольки поступает смешенная кровь. Увеличение просвета печеночной артерии у изученных животных на протяжении 12 месяцев постнатального онтогенеза происходит интенсивнее чем поперечника просвета воротной вены.

4. На изученных этапах постнатального онтогенеза большая часть крови к тканям печени козы англо-нубийской породы поступает из воротной вены. Так, на долю артериального кровоснабжения печени у новорожденных козлят приходится лишь 24,94%; у животных в возрасте трех месяцев – 27,52%; у шестимесячных животных – 28,74%; у взрослых годовалых коз 29,26% от общего объема крови, поступающей в печень.

5. Отток венозной крови от печени изученных животных осуществляется по четырем печеночным венам: печеночной вене правой доли; печеночной вене левой доли; вене хвостатой доли; вене квадратной доли. Указанные сосуды открываются в каудальную полую вену на ее участке, прилежащем к дорсальному краю печени. Суммарное значение величин поперечника просвета печеночных вен у козлят в возрасте трех месяцев увеличивается в 1,26 раза; у животных в возрасте шести месяцев - в 1,48 раза; и у взрослых годовалых коз – в 1,90 раза в сравнении с новорожденными.

6. Печень козы англо-нубийской породы характеризуется слабым развитием стромальной соединительной ткани, которая визуализируется только в области триад: у новорожденных козлят англо-нубийской породы дольковый рисунок печени не выражен. Паренхима печени включает пять типов клеток: гепатоциты; фенестрированные эндотелиоциты синусоидных капилляров; клетки Купфера; перисинусоидные Ито-клетки. В просвете синусоидных капилляров выявляются очаги кроветворения, что свидетельствует о незавершенном гистогенезе органа. Возрастные изменения печени сопряжены с дифференцировкой гепатоцитов, формированием четких печеночных балок и увеличения количества соединительной ткани стромы.

7. В основе печеночных долек лежат эпителиальные паренхиматозные клетки печени – гепатоциты, которые выстраиваются в ряды, формируя печеночные балки. Между балками проходят синусоидные капилляры. Последние вливаются в центральную вену, расположенную в центре печеночной дольки. Между двумя рядами соприкасающихся гепатоцитов клеточных балок располагается межклеточное пространство – желчные капилляры, не имеющие собственной стенки. Они вливаются в желчные протоки, расположенные в составе печеночных триад. Лимфатические сосуды в составе триад не выявлены.

8. В составе печени имеется гематогепатический и гематобилиарный гистогематические барьеры. Гематогепатический барьер

сформирован: плазмолеммой гепатоцита, покрытой гликокаликсом; перисинусоидальным пространством Диссе; эндотелиоцитом синусоидного капилляра; клетками Купфера. Гематобилиарный барьер сформирован эндотелиоцитом синусоидного капилляра, свободного от базальной мембраны; перисинусоидальным пространством Диссе; плазмолеммой гепатоцита, покрытой гликокаликсом.

9. У козы англо-нубийской породы интрамуральные желчные протоки синтопически связаны с внутриорганными артериальным и венозными междолевыми сосудами триад. Правый и левый экстраорганные желчные протоки на уровне ворот печени объединяются в общий печеночный проток. Он сливается с протоком желчного пузыря, формируя печеночно-пузырный проток, открывающийся в просвет двенадцатиперстной кишки на вершине большого сосочка совместно с протоком поджелудочной железы.

10. Желчный пузырь у изученных животных имеет округло-вытянутую грушевидную форму. Длина его у взрослой козы англо-нубийской породы достигает $8,36 \pm 0,89$ см, а наибольший поперечник – $2,87 \pm 0,45$ см. Стенка желчного пузыря образована тремя оболочками – слизистой, мышечной и серозной. Слизистая оболочка выстлана однослойным высокопризматическим эпителием, клетки которого лежат на плотной базальной мембране. Оболочка имеет многочисленные складки, неравномерно гиперплазирована, формирует множество папиллярных выростов и карманообразных синусов. Вырабатываемый клетками электронно-плотный мелкодисперсный секрет образует на поверхности эпителия слой гликокаликса. Боковые поверхности апикальных частей эпителиоцитов соединяются десмосомами. В средней и базальной частях клетки они заменяются на пальцевидные отростки и цитоплазматические выросты. Мышечная оболочка стенки желчного пузыря сформирована гладкими миоцитами, не имеющей четкой визуализации на слои. Серозная

оболочка имеет типичное строение. Для козы англо-нубийской породы характерен темно-зеленый цвет желчи.

11. У козы англо-нубийской породы интрамуральные звенья лимфатического русла обнаружены в составе капсулы печени, в тканях мышечной и серозной оболочек желчного пузыря. Отток лимфы от указанных структур, а также головки поджелудочной железы, двенадцатиперстной кишки и сычуга осуществляется в дорсальный, правый и левый портальные лимфатические узлы. Из них лимфа по чревному стволу оттекает в поясничную цистерну.

12. Иннервация печени у козы англо-нубийской породы осуществляется ветвями, берущими начало из портального нервного сплетения. Оно формируется блуждающим нервом, а также постганглионарными нервными волокнами, выходящими из чревного и краниального брыжеечного ганглиев солнечного сплетения.

6. РЕКОМЕНДАЦИИ ПРОИЗВОДСТВУ

Полученные данные о морфологии и васкуляризации печени козы англо-нубийской породы можно рекомендовать к использованию: в терапевтической практике при диагностике болезней печени; при изучении видовой, сравнительной и породной морфофизиологии и патоморфологии застенных пищеварительных желез; при оценке морфофункционального состояния печени с целью определения границы нормы и патологии; при проведении научно-исследовательской работы в лабораториях, изучающих морфофизиологию органов желудочно-кишечного тракта; при изучении патогенеза заболеваний печени и пищеварительной системы; при проведении профилактических, диагностических и лечебных мероприятий; при составлении учебников, атласов, учебных пособий и справочников по анатомии и гистологии животных. Разработанная в ходе исследования методика посмертного изучения кровеносной системы печени может быть рекомендована в качестве базовой при исследовании морфологии печени и физиологии ее кровообращения.

7. ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕЙ РАЗРАБОТКИ ТЕМЫ

Полученные данные о морфологии и васкуляризации печени козы англо-нубийской породы существенно дополняют и обогащают сведения по породной и возрастной морфологии органов желудочно-кишечного тракта представителей подотряда жвачные. Дальнейшие исследования должны быть направлены на: выявления причин возникновения патологий печени у козы англо-нубийской породы и других представителей подотряда жвачные; разработку научно обоснованных мероприятий по профилактике, коррекции и лечению заболеваний печени и других органов желудочно-кишечного тракта у козы англо-нубийской породы и других представителей подотряда жвачные.

8. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Автандилов, Г. Г. Основы количественной патологической анатомии / Г. Г. Автандилов – Москва : Медицина, 2002. – 350 с.
2. Акаевский, А. И., Юдичев, Ю. Ф., Слезнев, С. Б. Анатомия домашних животных. Под ред. Селезнева, С. Б. – 5-е изд., переработанное и дополненное. – М.: ООО «Аквариум-Принт», 2005. – 640 с.: ил.
3. Акбаев, М. Ш. и др. Паразитология и инвазионные болезни животных / М. Ш. Акбаев, Ф. И. Василевич, Р. М. Акбаев и др. [и др.] ; под ред. М. Ш. Акбаева. – 3-е изд., перераб. и доп. - Москва : Колос, 2008. - 743 с.
4. Алиев, А. А., Зеленецкий, Н. В., Лайшев, К. А. и др. Кролик. – СПб.: «Агропромиздат», 2002, - 448 с.
5. Аллахвердиев, М. К. Морфологические особенности железистого аппарата желчного пузыря при наличии у него брыжейки/ М. К. Аллахвердиев, Д. Б. Никитюк, В. Б. Шадлинский // Вестник новых медицинских технологий. 2005. Т. 12. № 3-4. С. 77-78.
6. Анисимова, К. А. Анатомия печени и желчевыводящей системы у свиней породы ландрас на ранних этапах постнатального онтогенеза / К.А. Анисимова // Вопросы нормативно-правового регулирования в ветеринарии 2017, №1. С. –114-117.
7. Антипова, Л. В. и др. Анатомия и гистология сельскохозяйственных животных / Л. В. Антипова, В. С. Слободяник, С. М. Сулейманов – Москва : КолосС, 2007. – 384 с.
8. Бабак, О. Я. Синдром холестаза: что нужно знать каждому врачу / О. Я. Бабак // Укр. терапевт. журн. – 2005. – № 3. – С. 4–22.
9. Бартенева, Ю. Ю. Васкуляризация печени и желчного пузыря рыси евразийской/ Ю. Ю. Бартенева// Иппология и ветеринария. 2014. № 3 (13). С. 96-99.
10. Бартенева, Ю. Ю. Морфология печени евразийской рыси/ Ю. Ю. Бартенева// Иппология и ветеринария. 2012. № 1 (3). С. 100-102.

11. Бартенева, Ю. Ю. Морфология печени и желчного пузыря бурого медведя/ Ю. Ю. Бартенева// Иппология и ветеринария. 2013. № 2 (8). С. 76-78.
12. Бартенева, Ю. Ю., Зеленевский, Н. В. Артериальная васкуляризация печени евразийской рыси/ Ю.Ю. Бартенева, Н.В. Зеленевский// Иппология и ветеринария. 2012. № 1 (3). С. 103-105.
13. Бартенева, Ю. Ю., Зеленевский, Н. В. Морфология печени и желчного пузыря рыси евразийской// Иппология и ветеринария. 2013. № 3 (9). С. 94-97.
14. Басий, Р. В. Вариабельность линейных размеров печени у мужчин и женщин первого периода зрелого возраста донецкого региона/ Р. В. Басий, О. А. Бешуля, Ю. В. Довгялло, Е. С. Селиванова// Морфологический альманах имени В. Г. Ковешникова. 2019. Т. 17. № 2. С. 16-18.
15. Белоус, П. В. Вариантная анатомия артериального русла печени и ее протоковой системы/ П. В. Белоус// Журнал Гродненского государственного медицинского университета. 2014. № 3 (47). С. 117-122.
16. Белоус, П. В. Вариантная анатомия кровоснабжения правой доли печени/ П. В. Белоус// Журнал Гродненского государственного медицинского университета. 2013. № 3 (43). С. 58-61.
17. Бессарабов, Б. Ф., Алексеева, С. А., Клетикова, Л. В. Этиопатогенез, диагностика и профилактика нарушений обмена веществ у сельскохозяйственной птицы. – М.: Зоомедлит, 2011. – 296 с.
18. Большакова, А. С. Анатомические особенности строения желудочно-кишечного тракта и печени африканского трубкозуба/ А. С. Большакова// Молодежь и наука. 2015. № 2. С. 5.
19. Борзяк, Э. И., Волкова, Л. И., Добровольская, К. А. Анатомия человека. Том 1/ 2-е изд. перераб. и доп. – М.: Медицина, 1993. – 544 с.: ил.

20. Ван, Б., Донкова, Н. В. Макро- и микроморфология печени овец тувинской короткожирнохвостой породы/ Б. Ван, Н. В. Донкова// Вестник КрасГАУ. 2015. № 2 (101). С. 185-189.
21. Василевич, Ф. И. и др. Паразитарные болезни плотоядных животных : Монография / Ф. И. Василевич, Н. В. Есаулова, Р. М. Акбаев – Москва, 2010. – 149 с.
22. Василевич, Ф. И. и др. Паразитарные болезни плотоядных животных : Монография / Ф. И. Василевич, Н. В. Есаулова, Р. М. Акбаев – Москва, 2010. – 149 с.
23. Васильев, Ю. Г. и др. Цитология. Гистология. Эмбриология: Учебник. – 2-е изд., испр./ Ю. Г. Васильев, Е. И. Трошин, В. В. Яглов/ СПь.: Изд-во «Лань», 2013. – 576 с.: ил. (+CD).
24. Ветшев, П. С. Хирургическое лечение холелитиаза: незыблемые принципы, шадящие технологии/ П. С. Ветшев, А. М. Шулутко, М. И. Прудков // Хирургия. – 2005. – №8. – С. 91-93.
25. Вовк, Е. И. Желчнокаменная болезнь в XXI веке: что нового? / Е. И. Вовк // Лечащий врач. – 2011. – № 2. – С. 58–65.
26. Вракин, В. Ф. Анатомия и гистология домашней птицы / В. Ф. Вракин, М. В. Сидорова. – Москва : Колос, 1984. – 288 с.
27. Вракин, В. Ф. и др. Морфология сельскохозяйственных животных. Анатомия и гистология с основами цитологии и эмбриологии / В. Ф. Вракин, М. В. Сидорова, В. П. Панов, А. Э. Семак – Москва : Гринлайт, 2008. – 616 с.
28. Вракин, В. Ф., Сидорова, М. В. Морфология сельскохозяйственных животных; Анатомия с основами цитологии, эмбриологии и гистологии. М.: Агропромиздат, 1991. – 528 с.
29. Гаева, В. А., Морфология печени свиней при включении в рацион суспензии хлореллы/ В. А. Гаева, В. Н. Минченко, Л. Н. Гамко// Ветеринария. 2014. № 1. – С. 40-43.

30. Горальский, Л. П. и др. Основы гистологической техники и морфофункциональные методы исследований в норме и при патологии : учеб. пособие / Л. П. Горальский, В. Т. Хомич, А. И. Кононский. – Житомир : Полесье, 2005. – 288 с.
31. Грин, Н., Стаут, У., Тейлор, Д. Биология том 3. М.: «Мир». 1996. С. 68-75.
32. Гусейнов, Т. С. Вариантная анатомия воротной вены человека/ Т. С. Гусейнов// Бюллетень медицинских интернет-конференций. 2013. Т. 3. № 5. С. 916.
33. Гушин, Я. А., Мужикян, А. А. Влияние фиксирующих жидкостей на микроскопическую структуру органов мелких лабораторных животных/ Международный вестник ветеринарии, 2014, № 3. – С. 88-94.
34. Дегтярева, А. В. Причинно-следственная связь между внутриутробной ЦМВ-инфекцией и атрезией внепеченочных желчных протоков / А. В. Дегтярева, Ю. Г. Мухина, Н. Н. Володин // Вопросы гинекологии, акушерства и перинатологии. – М., 2005. – Т. 4, № 5 – 6. – С. 59-63.
35. Донских, П. П. Структурная организация печени цыплят-бройлеров при введении в рацион БАВ/ П. П. Донских, В.Н. Минченко// В сборнике: Актуальные проблемы интенсивного развития животноводства. Сборник научных трудов Национальной научно-практической конференции, посвященной памяти доктора биологических наук, профессора Е. П. Ващекина, Заслуженного работника Высшей школы РФ, Почетного работника высшего профессионального образования РФ, Почетного гражданина Брянской области . 2020. – С. 77-83.
36. Донских, П. П. Структурная организация печени цыплят-бройлеров при введении в рацион БАВ/ П. П. Донских, В.Н. Минченко//Актуальные проблемы интенсивного развития животноводства. 2020. – С. 77.

37. Дроздова, Л. И. Гистогематические барьеры и их роль в патологии/ Омский научный вестник. 2004. № S1-1 (26). С. 179-180.
38. Дроздова, Л. И., Кундрюкова, У. И. Печень птицы – живая лаборатория оценки качества кормления и содержания // Аграрный вестник Урала. – 2010. – № 5 (71). – С. 68–70.
39. Дыбан, П. А. Двойной желчный пузырь морской свинки: морфологическая характеристика и пролиферативная активность/ П. А. Дыбан// Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2017. № 11-2. С. 233-237.
40. Жункейра, Л. К., Карнейро, Ж. Гистология. Гистология: атлас: учебное пособие / Л. К. Жункейра, Ж. Карнейро [Пер. с англ. под ред. проф. В. Л. Быкова]. – Москва : ГЭОТАР-Медиа, 2009. – 576 стр.
41. Зеленовский, Н. В. Анатомия животных [Электронный ресурс] : учебное пособие / Н. В. Зеленовский, К. Н. Зеленовский. – Санкт-Петербург : Лань, 2014. – 848 с.
42. Зеленовский, Н. В. Анатомия животных: Учебник/ Н. В. Зеленовский, М. В. Щипакин//Издательство «Лань», 2018. – 484 с.
43. Зеленовский, Н. В. Анатомия и физиология животных / Н. В. Зеленовский, А. П. Васильев, Л. К. Логинова. – Москва : Академия, 2008. – 464 с.
44. Зеленовский, Н. В. и др. Анатомия собаки/ Н. В. Зеленовский, В. И. Соколов, В. Ю. Чумаков, А. В. Малявский, А. П. Васильев, Л. К. Логинова// СПб.: Изд.-во «Юридическая фирма «Право и Управление», 1997. 340 с.
45. Зеленовский, Н. В. Клиническая анатомия лошади / Н. В. Зеленовский, В. И. Соколов. – Санкт-Петербург : ГИОРД, 2001. – 408 с.
46. Зеленовский, Н. В. Международная ветеринарная анатомическая номенклатура на латинском и русском языках. Nomina Anatomica Veterinaria : учебное пособие / Н. В. Зеленовский. Санкт-Петербург : Лань, 2013. – 400 с.

47. Зеленовский, Н. В., Стекольников, А. А. Практикум по ветеринарной анатомии : Учеб. для студ. вузов. Т. 3. Спланхнология и ангиология/ Н. В. Зеленовский, А. А. Стекольников; Под ред. Н. В. Зеленовского. – Санкт-Петербург : Логос, 2006. – 160 с.
48. Зеленовский, Н. В., Хонин, Г. А. Анатомия собаки и кошки. – СПб.: Логос, 2004. – 344 с.
49. Зиматкин, С. М. Сравнительная анатомия печени и желчевыводящих путей человека и крысы/ С. М. Зиматкин, Н. И. Марковец// Вестник Витебского государственного медицинского университета. 2016. Т. 15. № 3. С. 18-23.
50. Зуфаров, К. А. Структурные особенности печени при нарушении ее экскреторной функции / К. А. Зуфаров, А. Ф. Садриддинов // Морфология. – 1993. – Т. 105, № 10. – С. 81.
51. Иванов, В. А. и др. Анатомия, физиология и патология печени (учебное пособие) /В. А. Иванов, Э. Р. Акберова, В. И. Мухина// Курск, 2016.
52. Каркищенко, Н. Н., Грачева. С. В. Руководство по лабораторным животным и альтернативным моделям в биомедицинских технологиях / под ред. Н. Н. Каркищенко, С. В. Грачева. – М. : Профиль2С, 2010. – 358 с.
53. Климов, А. Ф. Анатомия домашних животных / А. Ф. Климов, А. И. Акаевский. – Изд. 7-е. – Москва : Лань, 2003. – 1040 с.
54. Климов, А. Ф. Анатомия домашних животных / А. Ф. Климов, А. И. Акаевский. – Москва : Лань, 2011. – 1040 с.
55. Козлова, С. В. Морфометрические параметры печени бройлеров кросса Argor/ С. В. Козлова// Вестник Курской государственной сельскохозяйственной академии. 2019. № 9. С. 128-134.
56. Козырев, С. Г. и др. Сравнительная морфология печени перепелов, цесарок и кур/ С. Г. Козырев, А. А. Уртаева, Б. Д. Гусова, Т. В. Закс, Ф. О. Уртаева, И. С. Сеидов// Известия Горского государственного аграрного университета. 2018. Т. 55. № 2. С. 117-122.

57. Кондратова, Г. М. Трехмерное ультразвуковое исследование желчного пузыря в норме/ Г. М. Кондратова, В. В. Митьков, Ю. А. Брюховецкий//

Ультразвуковая и функциональная диагностика. 2007. № 5. С. 17-27.

58. Косминков, Н. Е., Лайпанов, Б. К. Борьба с ценурозом – насущная проблема в овцеводстве / Н. Е. Косминков, Б. К. Лайпанов // Информац. бюл. Национального союза овцеводов РФ. – 2010. – № 2. – С. 60-62.

59. Красникова, Л. В. Источники оттока желчи из печени у курицы кросса "сибиряк-2"/ Л. В. Красникова //Сельскохозяйственные науки и агропромышленный комплекс на рубеже веков. 2014. № 5. С. 226-229.

60. Лебедев, М. И. и др. Особенности анатомии домашней птицы // Анатомия домашних животных / М. И. Лебедев, А. И. Акаевский, С. Н. Боголюбский, Г. Г. Воккен. [и др.]. – Москва, 1971. – Ч. 3. – С. 313-370.

61. Лебедев, М. И., Зеленевский, Н. В. Практикум по анатомии сельскохозяйственных животных. – 2-е изд., перераб. и доп. – СПб.: «Агропромиздат», 1995. – 400 с.

62. Лебедева, Н. А. и др. Анатомия и гистология мясопромышленных животных/ Н. А. Лебедева, А. Я. Бобровский, В. И. Писменская и др. – М.: Агропромиздат, 1985. – 368 с.

63. Лебедева, Н. А., Бобровский, А. Я., Писменская, В. Н. и др. Анатомия и гистология мясопромышленных животных/ М.: Агропромиздат, 1985. - 368 с.

64. Лемещенко, В. В. Особенности клинической морфологии печени у поросят// В. В. Лемещенко// Научные труды ЮФ НУБиП Украины «КАТУ». – 2011. – Вып. 133. – С. 106-112.

65. Лемещенко, В. В., Криштофорова, Б. В. Закономерности структуры печени у млекопитающих новорожденного периода в условиях искусственной экосистемы/ В. В. Лемещенко, Б. В. Криштофорова// Науковий вісник НУБіП України. Серія: Ветеринарна медицина, якість і безпека продукції тваринництва. 2013. № 188-4. С. 154-159.

66. Ленченко, Е. М. Цитология, гистология и эмбриология / Е.М. Ленченко. - М.: Колос, 2009.

67. Маер, А. В. Размеры печени у коз в зависимости от возраста и живой массы при ультразвуковом исследовании/ Сборник научных трудов всероссийского научно-исследовательского института овцеводства и козоводства/ Т. 1., № 9, 2016. С. 304-307.

68. Минченко, В. Н. Морфология печени свиней при включении в рацион БАВ/ В. Н. Минченко, Ю. Н. Черненко, Л. Н. Гамко// В сборнике: Интенсивность и конкурентоспособность отраслей животноводства. Материалы национальной научно-практической конференции, посвященной 85-летию со дня рождения Заслуженного работника высшей школы РФ, Почетного работника высшего профессионального образования РФ, Почетного гражданина Брянской области, Почетного профессора Университета, доктора биологических наук, профессора Ващекина Егора Павловича . 2018. С. 40-44.

69. Минченко, В. Н. Морфология печени цыплят-бройлеров кросса "ROSS-308" в возрастном аспекте и при применении БАВ/ В. Н. Минченко В.Н., П. П. Донских П.П.// Иппология и ветеринария. 2020. № 1 (35). – С. 62-63.

70. Митряева, Е. В. Морфология печени кошек в постнатальном онтогенезе. автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Башкирский государственный аграрный университет. Уфа, 2012.

71. Мужикян, А. А. и др. Особенности патологоанатомического исследования группы экспериментальных животных/ А. А. Мужикян, М. Н. Макарова, Я. А. Гущин// Международный вестник ветеринарии, 2014, № 1. – С. 75-79.

72. Муллакаев, О. Т. и др. Анатомия и инфекционные болезни птиц / О. Т. Муллакаев, М. В. Харитонов, Р. И. Ситдинов, И. И. Идиятов – Казань : Казан. гос. акад. ветеринар. медицины имени Н. Э. Баумана, 2011. – 140 с.

73. Муллакаев, О. Т. и др. Анатомо-физиологические особенности и инфекционные болезни поросят / О. Т. Муллакаев, М. В. Харитонов, Р. И. Ситдинов, И. Ю. Тяглова. – Казань, 2014. – 211 с.

74. Мустафин, А. Х. и др. Морфологические изменения печени после ее резекции и введения биоматериала аллоплант/ А. Х. Мустафин, М. А. Нартайлаков, И. И. Галимов, С. А. Муслимов, Л. А. Мусина//Морфологические ведомости. 2008. № 3-4. С. 58-61.

75. Новикова, М. С. Функциональная анатомия сосудов микроциркуляторного русла и внутриорганных желчевыводящих путей печени в постнатальном онтогенезе в норме и при желчной гипертензии : экспериментально-морфологическое исследование. автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Ивановская государственная медицинская академия. Санкт-Петербург, 2009.

76. Ноздрачев, А. Д. Анатомия кошки/ А. Д. Ноздрачев// Изд-во «Наука», Ленингр. отд., 1973. 248 С.

77. Ноздрачев, А. Д. Анатомия крысы (Лабораторные животные) / А. Д. Ноздрачев, Е. Л. Поляков. – СПб. : Лань, 2001. – 464 с.

78. Панфилов, Б. К. О холецистоперикардальном синдроме/ Б. К. Панфилов, В. И. Малярчук, Л. Г. Ежова, Н. Е. Борисов// Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Медицина. 2000. № 1. С. 51-53.

79. Петухов, В. А. Желчнокаменная болезнь: современный взгляд на проблему/ В. А. Петухов, М. Р. Кузнецов, Б. В. Болдин// Анналы хирургии. – 1998. – №1. – С. 12-18.

80. Подымова, С. Д. Болезни печени: Руководство для врачей / С.Д. Подымова. — Изд. 5-е, перераб. и доп. — Москва : ООО «Медицинское информационное агентство», 2018. — 984 с. : ил.

81. Привес, М. Г. Анатомия человека / М. Г. Привес, Н. К. Лысенков, В. И. Бушкович. – СПб. : Издательский дом СПбМАПО, 2006. – 720 с.

82. Прусаков, А. В. и др. Основные методики изучения артериальной системы, применяемые на кафедре анатомии животных ФГБОУ ВО

СПбГАВМ/ А. В. Прусаков, М. В. Щипакин, Ю. Ю. Бартенева, С. В. Вирунен, Д. В. Васильев// Вопросы нормативно-правового регулирования в ветеринарии № 4 – 2016. СПб, 2016. – С. 255-259.

83. Прусаков, А. В. Методика изучения желчевыводящих путей у животных/ А. В. Прусаков, Н. В. Зеленовский, М. В. Щипакин, С. В. Вирунен, Д. С. Былинская, Д. В. Васильев// Международный вестник ветеринарии. 2017 № 3. С. 77-81.

84. Прусакова А.В. Методика изучения сосудистой системы печени/ Молодые исследователи агропромышленного и лесного комплексов – регионам. Том 3. Часть 2. Биологические науки: Сборник научных трудов по результатам работы V международной молодежной научно-практической конференции. – Вологда–Молочное: ФГБОУ ВО Вологодская ГМХА, 2020. С. 123-126.

85. Прусаков, А. В., Зеленовский, Н. В. Пути оттока венозной крови от печени козы англо-нубийской породы/ Материалы международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Знания молодых для развития ветеринарной медицины и АПК страны».- СПб, Свое издательство, издательство ФГБОУ ВО СПбГУВМ, 2021. С. 289-290.

86. Прусакова, А. В., Зеленовский, Н. В. Артериальное кровоснабжение желчного пузыря козы англо-нубийской породы/ В сборнике: Знания молодых для развития ветеринарной медицины и АПК страны. Материалы международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых. Санкт-Петербург 2020. С. 289-290.

87. Прусакова, А. В., Зеленовский, Н. В. Артериальное кровоснабжение печени козы англо-нубийской породы/ Иппология и ветеринария. 2019. № 3 (33). С. 122-124.

88. Прусакова, А. В., Зеленовский, Н. В. Гистологическая организация печени козы англо-нубийской породы. Иппология и ветеринария. 2020. № 3 (37). С. 158-161.

89. Прусакова, А. В., Зеленовский, Н. В. Гистологическое строение желчного пузыря козы англо-нубийской породы/ Иппология и ветеринария. 2020. № 4 (38). С. 118-122.

90. Прусакова, А. В., Зеленовский, Н. В. Дистальное звено чудесной венозной сети печени козлят англо-нубийской пород/ В сборнике: Вопросы ветеринарной гистологии. сборник научных трудов. Главный редактор – Юнусов, Х. Б., заместитель главного редактора – Федотов, Д. Н., Самарканд, 2020. С. 113-115.

91. Прусакова, А. В., Зеленовский, Н. В. Особенности иннервации печени козы англо-нубийской породы В сборнике: Современное состояние и перспективы развития ветеринарной и зоотехнической науки. Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Екатеринбург 2020. С. 133-137.

92. Прусакова, А. В., Зеленовский, Н. В. Особенности хода и ветвления воротной вены печени у козлят англо-нубийской породы/ Сборник материалов международной научно-практической конференции "От инерции к развитию: научно-инновационное обеспечение АПК". 2020 Издательство: Уральский государственный аграрный университет (Екатеринбург). С - 89-90.

93. Рамер, А., Парсонс, Т. Анатомия позвоночных: в 2-х тт. Т. 2 : Пер. с англ. – Москва : Мир, 1992. – 406 с., ил.

94. Репина Э.Ф., Каримов Д.О., Байгильдин С.С., Тимашева Г.В., Хуснутдинова Н.Ю., Гимадиева А.Р., Мусина Л.А., Смолянкин Д.А.

95. Репина, Э. Ф. и др. Экспериментальная оценка гепатопротекторной активности новой композиции оксиметилурацила с карбоновыми кислотами/ Э. Р. Репина., Д. О. Каримов, Г. В. Тимашева, Н. Ю. Хуснутдинова, А. Р. Гимадиева , Л. А. Мусина, Г. Ф. Мухаммадиева, С. С. Байгильдин /Гигиена и санитария. 2019. Т. 98. № 9. С. 1004-1010.

96. Репина, Э. Ф. Морфологические изменения паренхиматозных органов лабораторных животных при остром воздействии тетрахлорметана/

Э. Ф. Репина, Д. О. Каримов, С. С. Байгильдин, Г. В. Тимашева, Н. Ю. Хуснутдинова, А. Р. Гимадиева, Л. А. Мусина, Д. А. Смолянкин// Гигиена и санитария. 2020. Т. 99. № 9. С. 1001-1006.

97. Руммо, О. О. Анатомия желчных протоков и билиарная реконструкция при ортотопической трансплантации печени/ О. О. Руммо, Ш. З. Шарипов, И. И. Пикиреня, А. Е. Щерба, С. В. Коротков// Хирургия. Восточная Европа. 2013. № 1 (05). С. 104-111.

98. Сапин М. Р. Анатомия человека / М. Р. Сапин, Г. Л. Билич. – Москва : ГЭОТАРМЕД, 2002. – Т. 1. – 335 с.

99. Селянский, В. М. Анатомия и физиология сельскохозяйственной птицы / В. М. Селянский. – Москва : Колос, 1980. – 280 с.

100. Селянский, В. М. Анатомия и физиология сельскохозяйственной птицы / В. М. Селянский. – Москва : Колос, 1986. – 249 с.

101. Семченко, В. В. Анатомия и гистология сельскохозяйственных животных и гидробионтов/ В. В. Семченко, Н. В. Голенкова, Н. В. Стрельчик // Москва-Берлин, 2015.

102. Семченко, В. В. и др. Международная гистологическая номенклатура / В. В. Семченко, Р. П. Самусева, М. В. Моисеева, В. Л. Колосова – Омск, 1999. – 156 с.

103. Силантьева, Н. Т. и др. Гистологические исследования печени плодов маралов / Н. Т. Силантьева, И. Н. Задорожная А. А. Гнененко// Вестник Алтайского государственного аграрного университета. — 2006. — № 4 (24). – С. 37-39.

104. Силантьева, Н. Т. Морфогистологическое состояние печени плодов марала в 6-9-месячном плодном периоде/ Н. Т. Силантьева// Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2016. № 6 (140). С. 101-103.

105. Скобельская, Т. П. Особенности структуры тканевых компонентов печени у ягнят/ Т. П. Скобельская// Вестник Бурятской

государственной сельскохозяйственной академии им. В.Р. Филиппова. 2016. № 1 (42). С. 95-99.

106. Соколов, В. Е. и др. Зубр. Морфология, систематика, эволюция, экология. М.: «Наука», 1976, 496 с.

107. Соколов, В. И. Цитология, гистология и эмбриология / В. И. Соколов, Е. И. Чумасов. — М.: КолосС, 2004. — 351 с.

108. Стекольников, А. А. Анатомия лошади : учебник для студентов вузов, обучающихся по специальности 36.05.01 Ветеринария (квалификация "ветеринарный врач"); по направлениям подготовки 36.03.01 ВСЭ (квалификация (степень) "бакалавр"); по направлению подготовки 36.03.02 Зоотехния (квалификация (степень) "бакалавр") / А. А. Стекольников, Ф. И. Василевич, Н. В. Зеленецкий, И. Б. Дугучиев, М. В. Щипакин, А. В. Прусаков; под общ. ред. Н. В. Зеленецкого. – Санкт-Петербург : Проспект Науки, 2018. – 592 с. – ISBN 978-5-906109-78-1.

109. Сулайманова, Г. В., Донкова, Н. В., Люто, А. А. Гистологические особенности печени цыплят-бройлеров кросса Арбор Айкрез на разных этапах постэмбрионального онтогенеза/ Г. В Сулайманова, Н. В. Донкова, А. А. Люто// Вестник КрасГАУ. 2019. № 11 (152). С. 39-45.

110. Таскина, И. С. Макро- и микроскопическая анатомия печени и желчевыводящих путей у кур при сухокормлении автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата ветеринарных наук / Свердловский сельскохозяйственный институт. Свердловск, 1973.

111. Туровина, Л. П., Стрельцова, Н. А. Реактивные свойства и регенеративные возможности гепатоцитов в норме и при описторхозе /Л. П. Туровина, Н. А. Стрельцова // Вестник СурГУ. Медицина. 2010. № 3 (6). С. 16-21.

112. Убашеев, О. И. Анатомиогистологическое строение печени овцы бурятской грубошерстной породы/ О. И. Убашеев// Сб. посв. 75-летию РНПВЛ. – Улан-Удэ, 2003. – С. 94-96.

113. Уикли, Б. Электронная микроскопия для начинающих. Мир, М., 1975, 324 с.
114. Уша, Б. В. Ветеринарная гепатология/ Б. В. Уша. – М.: Колос, 1979. – 263 с.
115. Хромов, Б. М. и др. Анатомия собаки / Б. М. Хромов, Н. С. Короткевич, А. Ф. Павлова, М. С. Пояркова, В. З. Шейко// Изд-во «Наука», Ленингр. отд., 1972. 232 С.
116. Хрусталева, И. В. Анатомия домашних животных : Учебник / И. В. Хрусталева, Н. В. Михайлов, Я. И. Шнейберг [и др.]. – Изд. 3-е, испр. – Москва : Колос, 2006. – 704 с.
117. Чиркин, А. А. и др. Содержательный материал темы "печень" для обучения студентов в рамках специальности "биология и химия"/ А. А. Чиркин, И. А. Чиркина, В. В. Ольшанникова // В сборнике: Наука - образованию, производству, экономике материалы XX (67) Региональной научно-практической конференции преподавателей, научных сотрудников и аспирантов: в 2 томах. Витебский государственный университет им. П. М. Машерова; Главный редактор: И. М. Прищепа. 2015. С. 83-84.
118. Чумаков, В. Ю. Частная анатомия домашних животных [Текст] : учебное пособие для вузов по спец. "Ветеринария" и "Зоотехния" / В. Ю. Чумаков. - Абакан : Март, 2006. – 216 с.
119. Шевченко, Б. П. Анатомия бурого медведя / Б. П. Шевченко. – Оренбург, 2003. – С. 263-270.
120. Щипакин, М. В. и др. Способ изготовления рентгеноконтрастной массы для вазорентгенографии при посмертных исследованиях животных» патент на изобретение/ М. В. Щипакин, А. В. Прусаков, Д. С. Былинская, С. А. Куга// RUS 2530159 от 16.04.2013.
121. Яглов, В. В., Яглова, Н. В. Основы частной гистологии. – М.: КолосС, 2011. – 431 с.

122. Яковлева, Н. И. и др. Словарь-справочник по анатомии животных/ И. Н. Яковлева, В. Ф. Мусиенко, Н. А. Мусиенко, В. В. Дронов, В. В. Яшина// - СПб.: ГИОРД, 2013. – 232 с.: ил.
123. Abdel-Moniem, M. E., Abdel-Rahman, Y., Ala-Edin, M. A., El-Nady, F. A. Changes in the topography of the liver of one humped camel during the prenatal life. *Assuit Veterinary Medicine Journal*. 2000; 44:22-34.
124. Abidu-Figueiredo, M., Xavier, S. B., Bath, F. V. C., Babinski, M. A., Chagas, M. A. Morphological and topographical aspects of the ostrich (*Struthio camelus*) liver. *Revista Portuguesa de Ciencias Veterinarias* 2006. 101(557/558): 41-43.
125. Aharinejad, S., Lametschwandtner, A. Microangioarchitecture of the guinea pig gallbladder and bile duct as studied by scanning electron microscopy of vascular corrosion casts. *Journal of Anatomy*. 1992. 181:89-100.
126. Andrews, P. M. and Porter, K. R. The ultrastructural morphology and possible functional significance of mesothelial microvilli. *Anat. Rec.* 1973. 177: 409-426.
127. Bamaniya, M., Barolia., Y, Mathur., R, Shende., K, Joshi., S. Morphological and Histological study on gallbladder of Marwari goat. *International Journal of Science*. 2016; 5(6):3713-3718.
128. Baumel J. J. Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium / J. J. Baumel [et. al.]. – Cambridge, Massachusetts: Published by the Club, 1993. – P. 317-318.
129. Brooks, S. E. H., Haggis, G. H. Scanning electron microscopy of rat's liver. Application of freeze-fracture and freeze drying techniques. *Lab. Invest.* 1973. 29: 60-64.
130. Burt, A. D., Day, C. P. Pathophysiology of the liver. In *Pathology of the Liver*, Churchill Livingstone 2002, pp. 67–105. New York.
131. Cai, W. Q., Gabella, G. The musculature of the gall bladder and biliary pathways in the guinea-pig. *Journal of Anatomy*; 1983. 136(Pt 2):237-250.

132. Carter, M. M., Detmerd, A. N. Contribution of the umbilical and portal veins to the hepatic blood supply of guinea pig fetuses angiographic study Laboratory animal Science by American Association for laboratory animal science, 42 (2): 174-9, май, 1992.
133. Chavan, N. N., Wabale, R. N. Morphological study of caudate lobe of liver in horse. Indian Journal of Basic and Applied Medical Research. 2014: 3(3):204-211.
134. Couinaud, C. (translated by Nimura Y.) Couinaud's surgical anatomy of the liver. – Tokyo: Igaku Shoin, 1996. – P. 1.
135. David E. Malarkey, Johnson, K., Ryan L., Boorman, G., Robert R. Maronpot. New Insights into Functional Aspects of Liver Morphology/ Toxicologic Pathology, 33:27–34, 2005.
136. Dawood, M. S. Khamas, M. J. Anatomical features of the liver, gallbladder and biliary duct system of Indigenous Gazelle (*Gazella subgutturosa*)/ M. S. Dawood, M. J. Khamas// Journal of Entomology and Zoology Studies 2017; 5(6): 2200-2205.
137. Dyce, M., Sack, O., Wensing, G. Textbook veterinary anatomy 4thEd. Publishing saunder, U. S. A. 2010; 551- 220560.
138. Eken, E., Gezici, M. The Influence of Stomach Volume on the Liver Topography in Cats, Anatomia Histologia Embryologia. 2002; 2:99-104.
139. Ellis, H., 2011: Anatomy of the gallbladder and bile ducts. Surgery 29 (12), 593-596.
140. Enzan, H. et al. Light and electron microscopic observations of hepatic hematopoiesis of human fetuses II/ H. Enzan, H. Takahashi, M. Kawakami, S. Yamashita, T. Ohkita, M. Yamamoto// Megakaryocytopoiesis. Acta Pathol Jpn 1980; 30(6): 937–54.
141. Esteller, A. Physiology of bile secretion / A. Esteller // J. World. Gastroenterol. – 2008 Oct. – Vol. 14, N 37. – P. 5641–5649.
142. Fehrenbach, H. et al. Upregulated expression of the receptor for advanced glycation end products in cultured rat hepatic stellate cells during

transdifferentiation to myofibroblasts/ Fehrenbach, H., Weiskirchen, R., Kasper, M., and Gressner, A. M.// *Hepatology* 34, 2001, 943–52.

143. Forssmann, W. G., Ito, S. Hepatocyte innervation in primates. *J. Cell Biol.* 1977. 74: 299-313.

144. Housset, C., Chrétien, Y., Debray, D., Chignard, N. Functions of the Gallbladder/ *Comprehensive Physiology* 6(3):1549-1577 – June 2016.

145. Ishimura, K., Okamoto, H., Fujita, H. Freeze-etching images of capillary endothelial pores in the liver, thyroid and adrenal of the mouse. *Arch. histol. jap.* 1978. 41:187-193.

146. Ishiyama, S., Yamada, Y., Narishima, Y. et al. Surgical anatomy of the hilar bile duct carcinoma (in Japanese) // *Tan to Sui (J Biliary Tract and Pancreas)*. – 1999. – Vol. 20. – P. 811–829.

147. Jackowiak, H., Lametschwandtner, A. Angioarchitecture of the rabbit extrahepatic bile ducts and gallbladder. *Anat. Rec.*, 2005. 286A: 974–981.

148. Jeffrey, R. B. Color Doppler sonography of the cystic artery: comparison of normal controls and patients with acute cholecystitis/ R. B. Jeffrey, M. Nino-Murcia, P. W. Ralls et al. // *J. Ultrasound Med.* 1995. V. 14. № 1. P. 33-36.

149. Kalt, J., Stump, E. Gross anatomy of the canine portal vein. *Anatomia Histologia Embryologia.* 1993; 22:191-197.

150. Kida, H., Uchimura, M., Okamoto, K. Intrahepatic architecture of bile and portal vein (in Japanese) // *Tan to Sui (J Biliary Tract and Pancreas)*. – 1987. – Vol. 8. – P. 1–7.

151. Klaus-Dieter, Budras. *Bovine anatomy* / K.-D. Budras, E. H. Robert. – Germany, 2003. – 138 p.

152. Kogure, K. et al. A comparative study of the anatomy of rat and human livers/ Kogure, K., Ishizaki, M., Nemoto, M., Kuwano, H., and Makuuchi, M.// *J Hepatobiliary Pancreat Surg* 6, 1999, 171–5.

153. Kogure, K., Kuwano, H., Fujimaki, N. et al. Relation among portal segmentation, proper hepatic vein, and external notch of the caudate lobe in the human liver. *Ann Surg* 2000; 231: 223-228.

154. Krishnamurthy, G. T., Krishnamurthy, S. Morphology and Microstructure of the Hepatobiliary System. In book: *Nuclear Hepatology*, January 2000, pp.1-19.

155. Lamah, M., Karanjia, N. D., Dickson, G. H. Anatomical variations of the extrahepatic biliary tree: review of the world literature. *Clin. Anat.*; 2001. 14: 167–72.

156. MacSween, R. N. M. et al. Developmental anatomy and normal structure. In *Pathology of the Liver/ R. N. M. MacSween, A. D. Burt, B. C. Portmann, K. G. Ishak, P. J. Scheuer and P. P. Anthony// Churchill Livingstone, New York 2002. pp. 1–66.*

157. Madhan, K. E. Comparative Histology of Human and Cow, Goat and Sheep Liver/ K. E. Madhan, S. Raju// *Journal of Surgical Academia* 2014; 4(1):10-13.

158. Malarkey, D. E., et al. New Insights into Functional Aspects of Liver Morphology/ D. E. Malarkey, K. Johnson, L. Ryan, G. Boorman, R. R. Maronpot// *Toxicologic Pathology*, 33:27–34, 2005.

159. Matsumoto, T., Kawakami, M. (1982). The unit-concept of hepatic parenchyma a reexamination based on angioarchitectural studies. *Acta Pathol Jpn* 32 (Suppl 2), 285–314.

160. Molmenti, E. P. et al. Normal and variant arterial supply of the liver and gallbladder / E. P. Molmenti, P. A. Pinto, A. S. Klein // *Pediatr. Transplantation*. - 2003. – Vol. 7. – P. 80-82.

161. Nowak, E., Kuchinka, A., Kuder, T. Extrahepatic Biliary Tract in Chinchilla (*Chinchilla laniger*). *Anatomia. Histologia Embryologia*. 2014; 1-6.

162. Oldham-Ott, C. K., Gilloteaux, J. Comparative morphology of the gallbladder and biliary tract in vertebrates: Variation in structure, homology in function and gallstones. *Microsc. Res. Tech.*, 1997, 38: 571–597.

163. Osman, F. A., Wally, Y. R., EI-Nady, F. A., Rezk, H. M. Gross anatomical studies on the portal vein, hepatic artery and bile duct in the liver of pig. *Journal of Veterinary Anatomy*. 2008; 1:59-72.
164. Otte, J. B., Reding, R., de Ville de Goyet J. et al. Experience with living related liver transplantation in 63 children // *Acta Gastroenterol Belg.* – 1999. – Vol. 62. – P. 355–362.
165. Ozougwu, J. Physiology of the liver. *International Journal of Research in Pharmacy and Biosciences*. Volume 4, Issue 8, 2017, PP 13-24.
166. Pareek, P. Gross and Histological studies of the liver in Magra Sheep (*Ovis aries*) M.V.Sc. Thesis College of Veterinary and Animal Science Rajasthan Agricultural University, Bikaner. 2000. pp: 1-78.
167. Pietro, M. The Three-Dimensional Microanatomy of the Liver/ *Arch, histol. jap.*, Vol. 47, No. 1 (1984) p.1-30.
168. Pietro, M., et al. Anatomy of the liver: An outline with three levels of complexity – A further step towards tailored territorial liver resections/ M. Pietro, M. Gilles, T. Christian, M. Philippe, O. P. Heinz// *Journal of Hepatology* 2014 vol. 60 j. P. 654–662.
169. Poston, G. J., Blumgart, L. H. Surgical anatomy of the liver and bile ducts. In: Poston G. J., Blumgart L. H., eds. *Surgical management of hepatobiliary and pancreatic disorders.* – London: Martin Dunitz, 2003. – P. 1–18.
170. Pugh, D. G.: *Sheep and Goat Medicine*, 1st edn., W.B. Saunders Company. Philadelphia. 2002; 72-73, 97-103.
171. Reichert, P. R., Renz, J. F., D'Albuquerque, L. A. C. et al. Surgical anatomy of the left lateral segment as applied to living-donor and split-liver transplantation: a clinicopathologic study // *Ann Surg.* – 2000. – Vol. 5. – P. 658–664.
172. Reichert, P. R., Renz, J. F., Rosenthal, P. et al. Biliary complications of reduced-organ liver transplantation // *Liver Transpl. Surg.* – 1998. – Vol. 4. – P. 343–349.

173. Reynolds, E. S. The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy. *J. of Cell Biology*, 17, 1963, 208-212.
174. Riediger, C., Muller, M. W., Michalski, C. W., Huser, N., Schuster, T., Kleeff, J. et al. T-tube or no T-tube in the reconstruction of the biliary tract during orthotopic liver transplantation: systematic review and meta-analysis // *Liver Transpl.* – 2010. – Vol. 16. – P. 705–717.
175. Salomon, F. V. *Lehrbuch der Geflugelenatomie* / F. V. Salomon. – Gustav Fischer, Verlag, Jena, Stuttgart, 1993. – P. 158-172.
176. Seiden, D. *Step 1 Anatomy notes*. California, Kaplan, Inc. 2002. PP: 59-186.
177. Shil, K. S., Ferdows, S., Sutradhar, B.C., Chandra, B. D. Topographic anatomy of organs of spotted deer (*Axis axis*) *Research Journal for Veterinary Practitioners*. 2014; 2(4):55-57.
178. Shiojiri, N. Development and differentiation of bile ducts in the mammalian liver. *Microsc Res Tech.*; 1997. 39:328–335.
179. Singh, I. *Textbook of Human Histology with colour Atlas*. 2007, 5th Edition Jay Pee Brothers Medical Publishers Ltd. 365 pp.
180. Smedsrod, B. Clearance function of scavenger endothelial cells. *Comp Hepatol* 3. 2004. (Suppl 1), S22.
181. Smith, M.C., Sherman, D.M.: *Goat Medicine*. Lea & Febiger, Philadelphia. 1994; 359-380.
182. Soroori, S., Raoofi, A., Vajhi, A. R., Nezami, S. G./ *Ultrasonographic Examination of the Goat Liver/ Turk. J. Vet. Anim. Sci.* 2008; 32(5): 385-388.
183. Stan, F. G. Comparative Study of the Liver Anatomy in the Rat, Rabbit, Guinea Pig and Chinchilla/ *Bulletin of University of Agricultural Sciences and Veterinary Medicine Cluj-Napoca Veterinary Medicine*, 75(1), 33-40, May 2018.
184. Stan, F. G. Macroscopic anatomy of the gallbladder and extrahepatic biliary tract in the guinea pig (*Cavia porcellus*). *Scientific Works. Series C. Veterinary Medicine*. Vol. LXIII (2). 2017. P 25-29.

185. Strazzabosco M, Fabris L. Functional anatomy of normal bile ducts. *Anat Rec* 2008; 291:653–660.
186. Thein, E. et al. Direct assessment and distribution of regional portal blood flow in the pig by means of fluorescent microspheres /Thein, E., Becker, M., Anetzberger, H., Hammer, C., and Messmer, K.// *J Appl Physiol* 95, 2003, 1808–16.
187. Torzilli, G., et al. Anatomical segmental and sub-segmental resection of the liver for hepatocellular carcinoma: a new approach by means of ultrasound-guided vessel compression/ G. Torzilli, F. Procopio, M. Cimino, D. Del Fabbro, A. Palmisano, M. Donadon, et al.// *Ann Surg* 2010; 251:229–235.
188. Wang, D. Q.-H. The biliary system / D. Q.-H. Wang, B. A. Neuschwander-Tetri, P. Portincasa. – Florida, US : Morgan & Claypool Life Sciences, 2012. – 156 p.