

КИЇВСЬКИЙ УНІВЕРСИТЕТ імені ТАРАСА  
ШЕВЧЕНКА

*на правах рукопису*

**КРАМАР СВІТЛАНА БОРИСІВНА**

**РОЗВИТОК СКОРОЧУВАЛЬНОГО АПАРАТУ СЕРЦЯ  
ТА СИСТЕМИ ЙОГО ЕНЕРГЕТИЧНОГО  
ЗАБЕЗПЕЧЕННЯ**

Спеціальність 03.00.11. - ембріологія, гістологія і цитологія

**АВТОРЕФЕРАТ**

дисертації на здобуття наукового ступеня  
кандидата біологічних наук

*С. Крамар*

Київ - 1995

376



00761636 (Т)

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана на кафедрі анатомії людини Дніпропетровської

державної медичної академії

Наукові керівники: доктор медичних наук, професор

В.О.КОЗЛОВ

доктор медичних наук, професор

Л.В.ГЕРБІЛЬСЬКИЙ

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор

Малюк Віктор Іванович

доктор біологічних наук, професор

Щегольков Оленксандр Миколаєвич

Провідна установа: Запорізький Медичний інститут

Захист дисертації відбудеться \_\_\_\_\_ 1995 р. о \_\_\_\_ годині на

засіданні спеціалізованої вченої ради Д 01.01.13 при Київському

університеті імені Тараса Шевченка. Адреса: 252033 м.Київ-33,

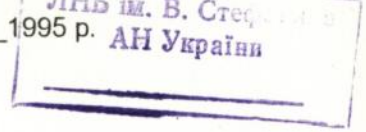
вул.Володимирська,64

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці Київського університету

імені Тараса Шевченка, вул.Володимирська, 60. Відгуки на автореферат

надсилати: 252033, Київ-33, вул.Володимирська, 60.

Автореферат розісланий \_\_\_\_\_



Вчений секретар  
спеціалізованої вченої ради,  
кандидат біологічних наук

О.В.Данилова

## ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

**АКТУАЛЬНІСТЬ РОБОТИ.** Проблема виявлення загальних гістогенетичних закономірностей скорочувальної функції міокарду займає одне з центральних місць в сучасній біології та медицині. Розширення уяв про характер розвитку скорочувального апарату серця є основою для розуміння теоретичних та прикладних аспектів кардіогенезу.

У зв'язку з цим великий інтерес дослідників викликало вивчення онтогенетичних закономірностей розвитку тканинної та клітинної організації міокарду (П.П.Румянцев, 1982; В.А.Козлов, 1992; Shimada, 1988; Lim et al., 1983; Kozlov et al., 1992; 1994; Mishalov et al., 1994; Tverdokchleb et al., 1994), систем енергетичного та пластичного метаболізму кардіоміоцитів (Б.О.Брайм, 1985; Б.И.Курганов, 1986; Lohse et al., 1988; Stasaki et al., 1989), філогенетичних особливостей формування ультраструктури скорочувального апарату (П.А.Хлопонин, 1975; В.И.Волков, 1982; Anversa et al., 1980; Vesela et al., 1985; Shponka et al., 1993). Інтенсивна розробка зазначених наукових напрямків обумовила досягнення значних успіхів, проте у літературі ми визначили лише одиночні повідомлення, присвячені комплексному оцінюванню структурних та функціональних основ розвитку скорочувального апарату міокарду. За нашою думкою, усе ще недостатню увагу дослідників привертає застосування методів кількісної морфології і морфолого-математичного аналізу, які сприяють формуванню повноцінних уяв про характер спостережуваних явищ. Походячи з цього, у теперішній час є актуальним комплексне дослідження морфологічних та функціональних прояв формування скорочувального апарату міокарду з урахуванням перебудов системи його енергетичного забезпечення на різних етапах онтогенезу. Використання порівняльно-анатомічного підходу до вивчаємої проблеми з застосуванням різних біологічних об'єктів дозволить виявити загальну закономірність у розвитку скорочувальної функції міокарду та розмежувати особливості, обумовлені видовою специфічністю вивчаємих тварин.

Запровадження порівняльного та математичного аналізу результатів, отриманих при вивченні серця тварин та людини, дозволить, певно, суттєво поширити уявлення про характер та механізми формування системи скорочування міокарду як в онтогенетичному, так і у філогенетичному аспектах.

**МЕТА ДОСЛІДЖЕННЯ.** Метою подаваємої роботи є вивчення закономірностей становлення міофібрилярного та мітохондріального апаратів міокарду у зв'язку з перебудовами

його метаболічного профілю в філо- та онтогенетичному аспектах.

#### ЗАДАЧІ ДОСЛІДЖЕННЯ:

1. Вивчити і кількісно оцінити ультраструктурні особливості формування міофібрилярного апарату у міокарді жаби, курки, пацюка та людини на етапах раннього онтогенезу.

2. Вивчити та кількісно оцінити ультраструктурні та функціональні особливості мітохондріального апарату в міокарді зазначених хребетних на етапах раннього онтогенезу.

3. Виявити провідні джерела енергетичного забезпечення скорочувального апарату міокарду і кількісно оцінити їх функціональне значення на різних етапах раннього онтогенезу.

4. На підставах даних математичного і порівняльного аналізу виявити провідні механізми та періоди у розвитку міофібрилярного та мітохондріального апаратів міокарду в онтогенезі хребетних.

**НАУКОВА НОВИЗНА ДОСЛІДЖЕННЯ І ТЕОРЕТИЧНЕ ЗНАЧЕННЯ.** В межах здійснення комплексного підходу до вивчаємої проблеми з запровадженням методів кількісної морфології та біохімії на різних біологічних об'єктах у дослідженні виявлено різноманітні прояви міофібрилогенезу і означено його періоди у хребетних.

У дослідженні наведена кількісна характеристика різних ланок у системі енергозабезпечення скорочувальної функції міокарду з урахуванням видової специфіки у розвитку вивчаємих об'єктів.

Отримано ряд нових відомостей про хронологію виявлення морфологічних та біохімічних ознак диференцировки скорочувальних кардіоміоцитів хребетних на етапах раннього онтогенезу.

Вперше, судячи по вивченій літературі, отримано відомості про реальні співвідношення між окремими енергетичними джерелами у міокарді та кількісно оцінена їх залежність від ступеня розвитку скорочувального апарату у міокарді хребетних.

За допомогою паралельних морфолого-математичних досліджень встановлена виражена етапність у диференцировці мітохондріального апарату міокарду, виявлені та описані періоди неочевидних структурних і функціональних роз'єднань у розвитку мітохондрій та міофібрил на ранніх стадіях онтогенезу.

**ПРАКТИЧНА ЦІННІСТЬ РОБОТИ** визначається можливістю використання отриманих результатів для більш глибокого розуміння процесів розвитку скорочувальної функції міокарду з врахуванням неоднозначних філогенетичних і онтогенетичних перетворень. Порівняльний та морфолого-математичний аналіз встановлених у роботі даних дозволяє по-новому освітити загальнобіологічні

закономірності взаємодії скорочувального апарату міокарду і системи його енергетичного забезпечення на етапах еволюційного та індивідуального розвитку.

Комплекс отриманих кількісних показників серця дозволяє визначити стадію розвитку ембріонів вивчених хребетних, в тому числі і людини, а також виявити "періоди ризику" у пренатальному розвитку.

Результати проведеного дослідження можуть бути використані в навчальному процесі та враховуватися при проведенні наукових робіт.

**АПРОБАЦІЯ РОБОТИ.** Результати роботи докладено на підсумкових наукових конференціях молодих вчених Дніпропетровської державної медичної академії (1993 - 1994 рр.), на засіданнях Дніпропетровського обласного відділення Товариства Морфологів України (1994 р.), на I Національному конгресі анатомів, гістологів, ембріологів й топографоанатомів України (1994 р.).

Матеріали виконаної дисертаційної роботи впроваджено до навчальної роботи кафедр анатомії людини Донецького медичного університету; анатомії людини Запорізького медичного інституту; гістології з ембріологією та цитологією Харківського медичного університету; медичної біології та генетики Дніпропетровської державної медичної академії; анатомії людини Дніпропетровської державної медичної академії.

**ПУБЛІКАЦІЇ.** За матеріалами дисертації опубліковано 9 наукових робіт.

#### **НА ЗАХИСТ ВІНОСЯТЬСЯ ТАКІ ПОЛОЖЕННЯ:**

1. Становлення міофібрилярного апарату міокарду вивчених хребетних проходить у два періоди, які відрізняються за біологічним змістом. У першому періоді відбувається збільшення кількості міофібрил; у другому періоді диференцировка скорочувального апарату відбувається за рахунок включення елементарних ниток до складу вже маємих міофібрил з синхронною зміною їх кількісних характеристик.

2. Ступінь орієнтації міофібрил досягає дефінітивного рівня у міокарді трав'яної жаби на 20-ту добу лічиночного розвитку, у курки - на 5-ту добу життя, у пацюка - на 20-ту добу життя, у людини - на 12-й тиждень пренатального онтогенезу.

3. У міокарді вивчених тварин існує виразна етапність розвитку мітохондріального апарату кардіоміоцитів, яка хронологічно

відповідає періодам диференцировки міофібрилярного апарату.

4. Динаміка накопичення та утилізації глікогену, ліпідів та жовточних включень залежить від видової специфіки досліджених об'єктів. Роль зазначених енергетичних ресурсів на ранніх етапах онтогенезу полягає у компенсації невідповідності між рівнями диференцировки міофібрилярного та мітохондріального апаратів кардіоміоцитів з врахуванням конкретних умов розвитку вивчених тварин.

**СТРУКТУРА ДИСЕРТАЦІЇ.** Дисертація викладена на 189 сторінках машинописного тексту і складається із вступу, огляду літератури, 4 розділів експериментальних досліджень, обговорення, висновків та списку літератури, який включає 164 джерела вітчизняних та зарубіжних авторів. Робота проілюстрована 1 таблицею, 38 мікрофотографіями, 33 графіками.

### *МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ*

Реалізація вказаних завдань передбачає встановлення широкого спектру кількісних характеристик кардіоміоцитів у різних класів хребетних. Матеріалом для роботи були використані серця трав'яної жаби, домашньої курки, білого безпородного пацюка і людини на ранніх етапах онтогенезу.

Експериментальних тварин тримали в стандартних умовах виварія. Абортивний матеріал, трупи плодів і новонароджених одержували з абортаріїв і акушерсько-гінекологічних відділень м.Дніпропетровська (Таблиця 1).

Ембріональний матеріал експериментальних тварин одержували в лабораторних умовах при використанні відповідних таблиць нормального розвитку.

Всього було досліджено 603 об'єкта; у таблиці представлені дані про кількісний розподіл матеріалу за віковими групами.

У відповідності до мети й задач дослідження в роботі використано морфологічні, стереологічні і біохімічні методи, а також деякі з розділів математичного аналізу.

Виготовлення напівтонких зрізів тканини міокарду здійснювали з епоксидних блоків у відповідності до рекомендацій Humphrey (1974). Виготовлення ультратонких зрізів, потім контрастованих ураніацетатом і цитратом свинця, проводили за схемою Weekly (1973). Дослідження проводили на електронному мікроскопі ЕМВ-100Б при прискорюючому напруженні 75 кВ та первинних збільшеннях від 2000 до 50000.

Таблиця 1.

## Розподіл експериментального матеріалу

Трав'яна жаба		Курка		Пацюк		Людина	
Вік (доби)	Кількість	Вік (доби)	Кількість	Вік (доби)	Кількість	Вік (доби)	Кількість
3	12	Пренатальний розвиток					
4	10						
5	10	3	16	10	32	4	8
7	8	5	16	11	28	5	8
10	10	8	14	12	28	6	10
20	6	12	16	14	18	8	9
30	6	15	10	16	14	10	9
50	8	18	10	18	16	12	7
70	8	21	12	20	16	16	6
Зрілі	6			22	12	24	4
						32	2
						40	2
Постнатальний розвиток							
		0	10	0	16	0	3
		1	10	1	16		
		3	13	3	14		
		5	10	5	16		
		10	10	10	10		
		20	12	15	10		
		30	10	20	8		
		60	6	30	6		
		360	6	60	6		
				360	6		
Разом:	84	179		272		68	
Всього:							603

При проведенні стереологічного дослідження ультроструктур кардіоміоцитів керувались загальними принципами стереометричного аналізу в викладі В.Н.Невзорова з співавторами (1982) та Г.Г.Автанділова (1990).

Енергетичну ефективність мітохондріального апарату оцінювали за активністю провідного ферменту циклу Кребса - сукцинатдегідрогенази, яка є виразним маркером мітохондрій. Ферментативну активність оцінювали спектрофотометрично за методом Н.Д.Єщенко (1982).

Морфолого-математичний аналіз та відповідні розрахунки виконували на персональній ЕОМ в оболонці електронної таблиці Supercalc-4.

### *РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕННЯ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ.*

Дослідження показали, що на ранніх етапах онтогенезу трав'яної жаби, курки, пацюка та людини здійснюється інтенсивне накопичення скорочувальних білків у цитоплазмі кардіоміоцитів. Численні міофіламенти виявлялись у різних ділянках саркоплазми, проте перші організовані саркомери виявлялись безпосередньо у субсарколемальній зоні скорочувальних клітин. Нам не вдалося виявити формування міофібрил у парануклеарних та глибоких відділах клітини. Дифузне розташування міофіламентів у цитоплазмі кардіоміоцитів свідчить про незакріплену локалізацію білок-синтезуючих субстратів клітини, але ні у якому разі не про незакріплені локуси складання міофібрил. Переважна локалізація полісомальних комплексів - навколоядерна зона. Очевидно, саме тут проходять підготовчі етапи синтезу тонких та товстих міофіламентів, тоді як складання міофібрил протікає у субсарколемальній зоні клітини з обов'язковою участю Z-дисків або зачаткових вставних дисків.

У результаті активних синтетичних процесів відбувалось швидке накопичення маси міофібрил, виражене неоднаково у різних прошарках міокарду. На 5-му тижні ембріогенезу людини найвищі значення щільності пакування і абсолютної питомої площини поверхні міофібрил спостерігалось у трабекулярному міокарді, значно нижче - у губчатому, найменші - в компактному. Подібна закономірність характерна також для міокарду пацюків, курки та жаби. У той же час ступінь орієнтації міофібрил не мав вірогідних відзнак у різних прошарках міокарду ні в одного з вивчених об'єктів на ранніх етапах ембріонального розвитку.

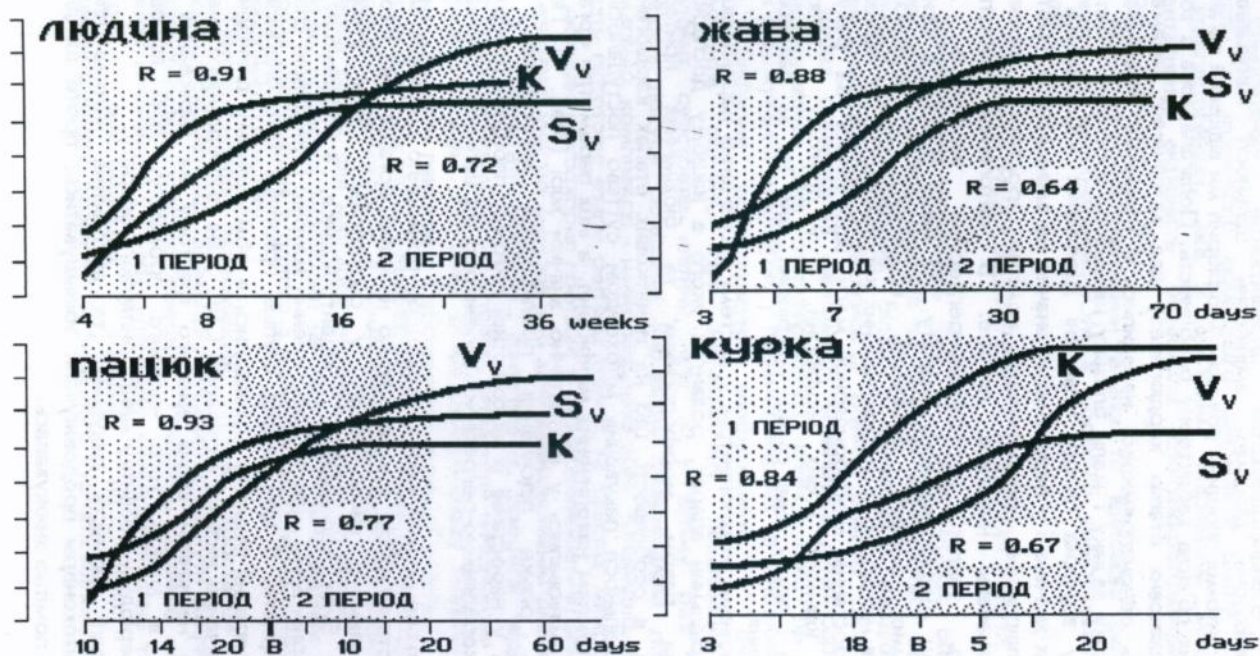
Проте, надалі відзначалось істотне зростання ступеню орієнтації міофібрил, що дозволяло швидко досягнути дефінітивного рівня просторово упорядкованності. Найбільш активне зрушення параметру виявлялись у трабекулярному міокарді людини та курки, досягаючи максимальних значень на 12-му тижні внутрішньоутробного розвитку і у 5-денного курчати відповідно.

Аналізуючи динаміки змінювань щільності пакування і абсолютної питомої площини поверхні міофібрил ми відкрили загальну для вивчених об'єктів характерну особливість. Полягала вона в тому, що на початкових етапах кардіогенезу два зазначених параметри змінювались однонапрямово, находились в щільному позитивному кореляційному зв'язку і мали близьку швидкість зростання (Мал 1). При цьому відносна площа поверхні міофібрил наближалась до дефінітивних значень і у подальшому значно не змінювалась, проте її щільність пакування продовжувала помітно зростати і досягала кінцевих значень набагато пізніше. В онтогенезі поступово знижувалась також кореляційно-регресійна залежність між показниками міофібрилярного апарату. На нашу думку, в основу спостережаних змінень полягають відмінності у механізмах накопичення міофібрил у скорочувальних кардіоміоцитах. У першому періоді наростання міофібрилярної маси відбувалось за рахунок збільшення кількості нових міофібрил, а у другому - шляхом потовщення і росту вже самих міофібрил, але не за рахунок їх новоутворення.

Важливим компонентом у системі скорочення кардіоміоцитів є мітохондріальний апарат, розвиток якого в нашому дослідженні вивчено за рядом морфологічних та біохімічних критеріїв. З'ясувалося, в особливості, що на початкових етапах кардіогенезу зростання щільності пакування мітохондрій суттєво поступалося за швидкістю темпам накопичення міофібрил, а інші параметри органел зовсім не змінювались у статистично значній мірі (Мал. 2). Потім відбувалось різке підсилення проліферації мітохондрій, що відбивалось у наростанні їх абсолютної питомої площини поверхні і підсиленні кореляційно-регресійної залежності від щільності пакування органел.

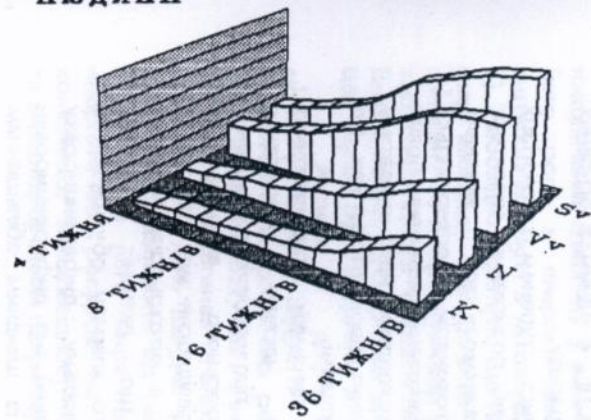
Активне розмноження мітохондрій приводило до формування численних структурно і функціонально незрілих органел без істотної зміни займаемого ними обсягу у саркоплазмі. Знов утворені мітохондрії були поліморфні, концентрувалися, в основному, у парануклеарній зоні, містили просвітлений матрикс і поодинокі слабо розвинуті кристи. В цей період ступінь орієнтації мітохондріальних крист і їх середня кількість змінювались в обмеженому діапазоні на фоні надзвичайно низької активності СДГ. Дані дисперсійного аналізу вказали на незначний вплив вікового фактору на варіювання цих параметрів в межах того часового проміжку, який відповідає першому періоду у розвитку міофібрилярного апарату.

Надалі щільність пакування та абсолютна питома площа поверхні мітохондрій продовжували збільшуватись, проте швидкість наростання помітно знижувалась.

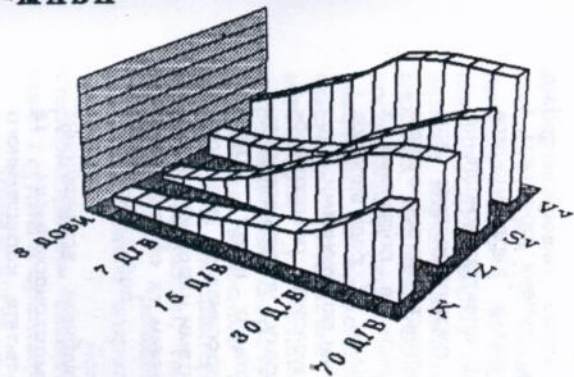


Малюнок 1. Динаміка змінювань щільності пакування ( $V_v$ ), абсолютної питомої площі поверхні ( $S_v$ ) та ступеня орієнтації міофібрил ( $K$ ) в скорочувальних кардіоміоцитах серця людини, пацюка, жаби й курки в ранньому онтогенезі.

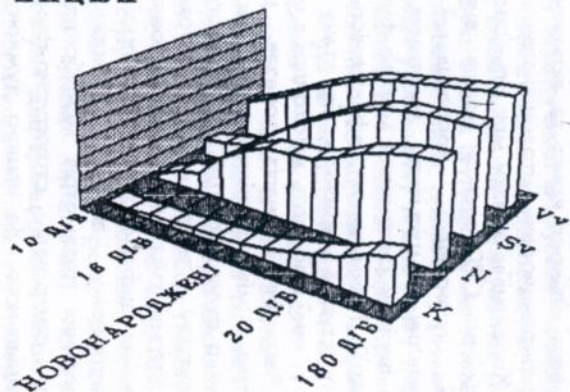
## ЛЮДИНА



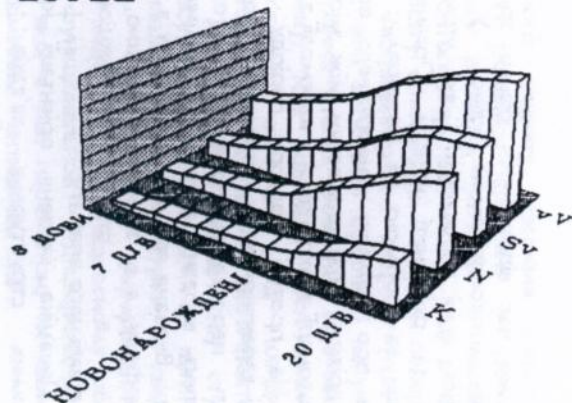
## ЖАБА



## ПАЦЮК



## КУРКА



Малюнок 2. Динаміка змінювань щільності пакування ( $V_v$ ), абсолютної питомої площі поверхні мітохондрій ( $S_v$ ), ступеня орієнтації мітохондріальних крист ( $K$ ) та їх середньої кількості ( $N$ ) в скорочувальних кардіоміоцитах серця людини, пацюка, жаби й курки в ранньому онтогенезі.

В цей же час відбувалось різке зростання ступеня орієнтації і кількості мітохондріальних крист. У цитоплазмі кардіоміоцитів виявлялися зрілі мітохондрії, які утримували електронно-щільний матрикс та розвинуті кристи. Органели у парануклеарній зоні варіювали за формою та розмірами; їх ультраструктурні ознаки свідчили про помірну енергетичну ефективність в порівнянні з мітохондріями, розташованими між міофібрилами. У ряді випадків такі мітохондрії знаходились у взаємодії з ліпідними включеннями.

На протязі другого періоду стабілізувались поверхнево-обсягові характеристики мітохондріального апарату, уповільнювалась швидкість наростання показників мітохондріальних крист, проте проявлялось виразне збільшення сукцинатдегідрогеназної активності міокарду. Вказане явище не пов'язане з моментами народження або метаморфозу, а є, за нашою думкою, заключним та обов'язковим етапом в структурно-функціональній диференцировці мітохондріального апарату.

Динаміка ступеня орієнтації крист відбиває встановлення оптимальних структурних зв'язків між мітохондріальним та скорочувальним апаратами. Враховуючи результати кореляційного аналізу, ми з'ясували, що відбиті змінення цього параметру, поряд із збільшенням кількості крист та активності СДГ, є одним з основних прояв диференцировки мітохондріального апарату.

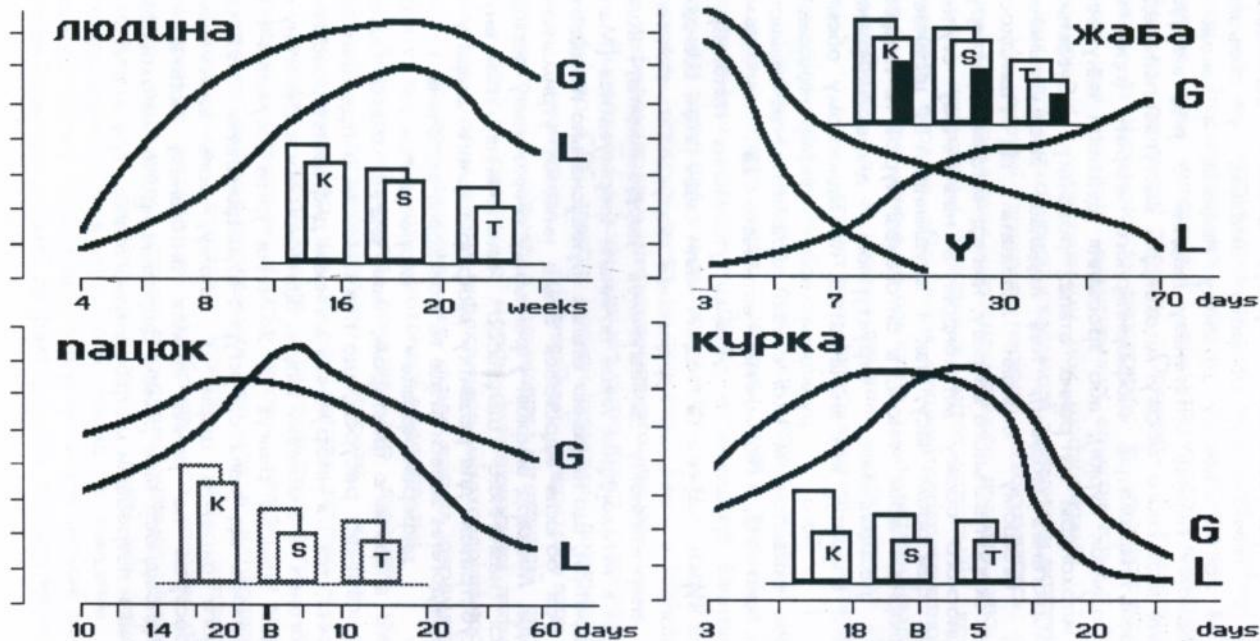
Кореляційні зв'язки між кількістю крист, ступенем їх орієнтації та активністю СДГ завжди носили виразний позитивний характер. Сильний позитивний кореляційний взаємозв'язок вказаних характеристик з щільністю пакування мітохондрій спостерігається тільки в періоди синхронної морфо-функціональної диференцировки мітохондрій. Таким чином, ефективність мітохондріального апарату у більшому ступені залежить від стану якісних параметрів, ніж від простору, який займають мітохондрії в цитоплазмі.

Регресійний аналіз показав, що динаміки стереологічних параметрів мітохондріального апарату частіше описуються логістичною функцією, що, на наш погляд, підтверджує припущення про суттєву автономність мітохондріального апарату як внутриклітинної системи. Аналіз часових співвідносин між періодами прискорення диференцировочних процесів в мітохондріальному та міофібрилярному апаратах показав, що активні зрушення стереологічних параметрів міофібрилярного апарату обумовлюють наступну синхронну структурно-функціональну диференцировку мітохондріального. За нашою думкою, такий тип диференцировки мітохондріального апарату, коли поряд із швидким збільшенням відносного обсягу мітохондрій відбуваються їх активні якісні змінення, можливий при спільній дії фактора часу та індуктивного впливу

диференцировки скорочувального апарату. Вказана залежність спостерігається у личиночному розвитку амфібій, у пізньому пренатальному і постнатальному розвитку пацюків, а також у пізньому фетальному періоді онтогенезу людини. У ряді випадків активне змінення відносного обсягу мітохондрій виступає попереду виразних зрушень параметрів міофібрилярного апарату (пре- та постнатальний розвиток курки), або зростання щільності пакування міофібрил та мітохондрій на ранніх етапах розвитку відбувається одночасно (ембріогенез людини), тоді подальші якісні змінення мітохондрій у більшому ступені залежать від швидкості диференцировки скорочувального апарату, ніж від часового фактору, а змінення відносного обсягу мітохондрій в незначному ступені визначаються як фактором часу, так і зрушеннями в щільності пакування міофібрил. Таким чином, в онтогенезі курки та людини спостерігається розщеплення структурної диференцировки мітохондріального апарату, яка визначається по відносному обсягу мітохондрій, і його функціональної диференцировки, стереометричним еквівалентом якої є такі параметри, як кількість крист і ступінь їх орієнтації, а біохімічним - активність СДГ.

Онтогенетичні зрушення в динаміці утримання глікогену і ліпідів у міокарді курки, пацюка та людини мали східні риси. Швидко накопичення глікогену у ранньому кардіогенезі вказувало на важливу його роль в енергетичному забезпеченні кардіоміоцитів, коли метаболічні цикли в мітохондріях лише починали формуватися (Мал. 3). Необхідно відмітити, що на ранніх етапах функціонально провідний шар міокарду усіх об'єктів відрізнявся більш низьким утриманням глікогену та ліпідів. Міокард амфібій у ранньому личиночному періоді характеризувався незначною швидкістю накопичення глікогену. Енергетичним субстратом для розвитку міофібрилярного апарату у цей період були ендогенні запаси ліпідів та жовткових включень.

Активна диференцировка скорочувального та мітохондріального апаратів є фактором, який значно змінює темпи накопичення енергетичних ресурсів, що пов'язано як з підвищенням витрачання останніх, так і з інгібуючим впливом диференцировочних процесів на глікогенез та анаболізм ліпідів. Відносний обсяг глікогену є параметром, який швидко реагує на змінення умов існування і в значній мірі залежить від рівня структурно-функціональної стиглості міокарду та його окремих шарів. У цілому, роль зазначених енергетичних ресурсів на ранніх етапах онтогенезу полягає в компенсації невідповідності між рівнем диференцировки мітохондрій та випереджаючими потребами міофібрилярного апарату в енергії.



Малюнок 3. Динаміка змінювань вмісту глікогену (G), ліпідів (L) та жовткових включень (Y) в скорочувальних кардіоміоцитах серця людини, пацюка, жаби й курки в ранньому онтогенезі. Стовбчиками показано відносний вміст зазначеного енергетичного матеріалу в компактному (K), губчастому (S) і трабекулярному (T) шарах міокарда на початкових етапах онтогенезу.

## ВИСНОВКИ

1. У розвитку міофібрилярного апарату трав'яної жаби, курки, пацюка та людини необхідно виділити два періоди. У першому періоді спостерігається зростання кількісних параметрів міофібрил, найбільш виразне у трабекулярному міокарді. У другому періоді швидкість накопичення міофібрил у кардіоміоцитах значно знижується. Досягнення міофібрилами дефінітивного рівня утримання наприкінці другого періоду здійснюється за рахунок потовщення міофібрил, визначаємого за співвідношенням їх щільності пакування та абсолютної питомої площі поверхні. Закінчення першого періоду в онтогенезі жаби відбувається на 7-му добу лічиночного розвитку, курки - на 18-ту добу інкубації, пацюка - на 20-у добу ембріогенезу, людини - на 16-й тиждень пренатального розвитку. Закінчення другого періоду в онтогенезі жаби спостерігається у стадії метаморфозу, курки - на 6-й тиждень постнатального розвитку, пацюка - на 20-ту добу життя, людини - на 36-й тиждень фетального періоду.

2. Ступінь орієнтації міофібрил досягає дефінітивного рівня у міокарді жаби на 20-ту добу лічиночного розвитку, у курки - на 5-ту добу життя, у пацюка - на 20-ту добу життя, у людини - на 12-й тиждень пренатального онтогенезу.

3. Процес розвитку мітохондріального апарату кардіоміоцитів утримує два періоди, часові межі яких співпадають з двома періодами у становленні міофібрилярного апарату.

4. У першому періоді розвитку мітохондріального апарату необхідно відокремити дві фази. Зміст першої фази полягає в повільному наростанні кількісних показників мітохондріального апарату. В другій фазі відбувається підсилення проліферації мітохондрій з формуванням багаточисельних структурно та функціонально незрілих органел без істотної зміни займаємого ними обсягу цитоплазми.

5. Другий період розвитку мітохондріального апарату також проходить дві фази. У першій з них спостерігається прискорення процесів структурної диференцировки мітохондрій. Друга фаза супроводжується уповільненням зрушень структурних параметрів мітохондріального апарату і виразним наростанням енергетичної ефективності мітохондрій в порівнянні з попередніми фазами. Наприкінці другої фази як структурні, так і біохімічні критерії диференцировки мітохондріального апарату досягають дефінітивних значень.

6. Динаміка накопичення та утилізації глікогену, ліпідів і жовткових включень залежить від видової специфіки досліджених об'єктів. На етапах раннього онтогенезу вивчених тварин функціонально провідний шар міокарду характеризується відносно низьким утриманням глікогену та ліпідів.

*СПИСОК НАУКОВИХ РОБІТ, ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА ТЕМОЮ  
ДИСЕРТАЦІЇ*

1. Крамарь С.Б. Структурная организация сердца в онтогенезе птиц//Морфология развивающегося сердца (структура, ультраструктура, метаболизм).- Днепропетровск, 1995.- С. 93-110.
2. Крамарь С.Б. Энергообмен миокарда в онтогенезе птиц//Морфология развивающегося сердца (структура, ультраструктура, метаболизм).- Днепропетровск, 1995.- С. 157-160.
3. Крамарь С.Б., Машталир М.А. Структурная организация сердца в онтогенезе амфибий//Морфология развивающегося сердца (структура, ультраструктура, метаболизм).- Днепропетровск, 1995.- С. 75-92.
4. Козлов В.А., Крамарь С.Б. Энергообмен миокарда в онтогенезе амфибий//Морфология развивающегося сердца (структура, ультраструктура, метаболизм).- Днепропетровск, 1995.- С. 152-156.
5. Крамарь С.Б. Формирование миофибриллярного и митохондриального аппаратов миокарда человека в пренатальном онтогенезе//Вестник проблем современной медицины.- 1994.- Вып. 5.- С.21-27.
6. Крамарь С.Б. Общие черты в миофибриллогенезе позвоночных//Морфология сердца и сосудистой системы.- Днепропетровск, 1994.- С.34-37.
7. Крамарь С.Б. Механизмы становления сократительного аппарата в развивающемся миокарде.- К., 1994.- 22 с.- Рук.деп. в УкрІНТЕІ 18.06.94, N 194-Ук94.
8. Козлов В.А., Твердохлеб И.В., Шпонька И.С., Крамарь С.Б., Машталир М.А. Развитие миофибриллярного и митохондриального аппарата миокарда в раннем онтогенезе.- К., 1993.- 22 с.-Рук.деп. в УкрІНТЕІ 18.02.93, N 193-Ук93.
9. Крамарь С.Б., Шпонька И.С. Элементы гистогенеза в развитии миокарда: количественный анализ в онто- и филогенетическом аспектах/Тез.докл. 1 Національного конгресу анатомів, гістологів, ембріологів України.- Івано-Франківськ, 1994.- С. 93.

*Крамарь С.Б. Развитие сократительного аппарата сердца и системы его энергетического обеспечения.*

*Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальностям 03.00.11. - гистология, цитология и эмбриология, Киевский университет имени Тараса Шевченко, Киев, 1995.*

Защищаются результаты исследований, изложенные и обобщенные в диссертации, 9 опубликованных научных работах. Установлена периодичность в развитии миофибриллярного аппарата сократительных кардиомиоцитов, выявлены онтогенетические закономерности формирования митохондриального аппарата и динамики ведущих метаболитов в миокарде позвоночных.

*Kramar S.B. Development of the cardiac contractive apparatus and its energy maintenance.*

*Thesis to obtain the candidate of biological sciences in the speciality 03.00.11. - histology, cytology and embryology, Kiev University by name Taras Shevchenko, Kiev, 1995.*

Results of the investigation accounting and generalizing in the dissertation and 9 publishing studies are defencing. Developmental periodity of the contractive cardiomyocytes myofibrillar apparatus was determined, the ontogenetic regularity of the mitochondrial apparatus formation and leading metabolits dynamics in the myocardium of the vertebrates were revealed.

**КЛЮЧОВІ СЛОВА:** *міокард, міофібрилярний апарат, розвиток, мітохондріальний апарат, хребетні.*

ЛНБ ім. В. Стефаника  
АН України



Підписано до друку 25.10.95 р. Формат 60x84 1/16. Бумага тип №2.  
Друк високий. Тираж 100 примірн. Замов. 1609. Безкоштовною  
Типографія Професійно-технічного училища №53,  
320091, м. Дніпропетровськ, вул. Ленінградська, 56.

Безкоштовно

AB 33.479  
**AB 33.479**