



УДК 576.31:591.412:599.742.17
DOI <https://doi.org/10.32782/naturaljournal.16.2026.6>

ОСОБЛИВОСТІ МОРФОЛОГІЇ СЕРЦЯ ЛИСИЦІ ЗВИЧАЙНОЇ (*Vulpes Linnaeus*, 1758)

О. В. Овдінок¹, А. П. Горальський²

Детальний аналіз морфології серця критично важливий для розуміння гемодинаміки. Оскільки серце є єдиним джерелом циркуляції крові, будь-які нюанси його будови безпосередньо впливають на живлення клітин та очищення організму. Зокрема, серце є найважливішим елементом серцево-судинної системи людини і тварин, і навіть незначні порушення його роботи можуть призвести до серйозних патологій.

Метою досліджень було з'ясувати морфологічну будову та морфометричні особливості серця (лінійні параметри, морфометрія шлуночків та передсердь, цитометричні показники кардіоміоцитів) у лисиці звичайної (*Vulpes Linnaeus*, 1758) у порівняльному видовому аспекті.

На основі морфологічних та морфометричних методів досліджень, представлено нові дані щодо макро- та гістологічної будови серця та його цитоморфометричної характеристики морфологічних структур у здорових хребетних тварин (n=5), класу *Mammalia* – ссавці, лисиці звичайної – *Vulpes Linnaeus*, 1758.

За результатами органомерії (висота – 6,52±0,19 см, ширина – 4,42±0,02 см, окружність – 11,8±0,27 см) серце лисиці звичайної розширено-вкороченого типу, еліпсоподібної форми, про що свідчить показник індексу його розвитку – 147±3,76%.

Найбільш розвинутими морфологічними структурами серця є правий і лівий шлуночки, потім праве та ліве передсердя, що корелює з лінійними параметрами товщини їх стінок. Так, товщина стінки лівого шлуночка (ЛШ) достовірно ($p \leq 0,001$) у 3,23 рази більша, ніж у правого шлуночка (ПШ), відповідно, товщина стінки лівого передсердя (ЛП) достовірно ($p \leq 0,05$) більша за товщину стінки правого передсердя (ПП) у 1,4 рази.

Абсолютна маса серця статевозрілої лисиці становить 40,6±1,96 г, відносна – 0,46±0,015 %. Чиста маса (без епікардіального жиру) серця складає 38,2±1,85 г, що відповідає 0,43±0,01% від загальної маси тварин. За таких параметрів АМ ЛШ є найбільшою (52,06±0,591%) і дорівнює 19,78±0,48 г, АМ ПШ (26,12±0,742%) у два рази менша і становить 9,92±0,42 г. При цьому, АМ ПШ та ЛШ серця разом (78,18±0,865%), становить 29,72±0,54 г. Значно меншою є АМ передсердь: ЛП – 5,88±0,3 г (15,5±0,163 0,25%), ПП – 2,40±0,18 г (6,32±0,203%). Загальний показник АМ правого та лівого передсердь (21,82±0,289%) становить 8,3±0,138. Зокрема, коефіцієнт відношення АМ

¹ аспірант кафедри зоології, біологічного моніторингу та охорони природи (Житомирський державний університет імені Івана Франка, м. Житомир)
e-mail: skilex57@gmail.com

ORCID: 0009-0000-5964-7907

² доктор ветеринарних наук, професор, професор кафедри зоології, біологічного моніторингу та охорони природи (Житомирський державний університет імені Івана Франка, м. Житомир)
e-mail: goralsky@ukr.net

ORCID: 0000-0002-4251-614X

шлуночків до чистої маси серця, дорівнює 1:0,78, коефіцієнт відношення АМ передсердь до чистої маси серця – 1:0,22, коефіцієнт відношення АМ передсердь до АМ шлуночків – 1:0,28. Гістологічна будова міокарда серця шлуночків та передсердь сформована серцевою поперечно-по-смуговою м'язовою тканиною, основними структурними елементами якої є скоротливі кардіо-міоцити, що формують мережу поперечнопосмугованих, різних за товщиною м'язових волокон. За результатами цитометрії кардіоміоцити ЛШ більші за розмірами: їх довжина достовірно ($p \leq 0,05$) перевищує відповідні показники ПШ в 1,28 рази, а ширина кардіоміоцитів ЛШ більша в 1,13 рази. Зокрема, найбільший об'єм мають кардіоміоцити міокарду ЛШ – $7602,32 \pm 78,38 \text{ мкм}^3$, менший – ПШ ($4728,02 \pm 114,25 \text{ мкм}^3$) і, найменший – кардіоміоцити передсердь – $3424,50 \pm 69,84 \text{ мкм}^3$. За таких показників, коефіцієнт ядерно-цитоплазматичного відношення є різним: найменше властиве кардіоміоцитам ЛШ – $0,0277 \pm 0,01627$, достовірно ($p \leq 0,01$) більше – для кардіо-міоцитів ПШ – $0,0419 \pm 0,02307$ і достовірно ($p \leq 0,001$) найбільше для кардіоміоцитів передсердь – $0,0498 \pm 0,03444$, що пов'язано з особливостями м'язової тканини міокарду, здатної до спонтанних ритмічних скорочень.

Ключові слова: хребтні тварини, макроморфологія, мікроморфологія, серцево-судинна система, серце, лінійні параметри, цитоархітектоніка, кардіоміоцити.

MORPHOLOGICAL FEATURES OF THE RED FOX HEART (*Vulpes Linnaeus, 1758*)

O. V. Ovdiiuk, L.P. Horalskyi

A comprehensive and in-depth study of the structure and morphofunctional justification of the work of the heart is always relevant, since the heart ensures constant blood circulation in the body, supplying cells with oxygen and nutrients, as well as removing metabolic products. The heart is the most important element of the cardiovascular system of humans and animals, and even minor disturbances in its work can lead to serious pathologies.

*The purpose of the research was to find out the morphological structure and morphometric features of the heart (linear parameters, morphometry of the ventricles and atria, cytometric indicators of cardiomyocytes) in the common fox (*Vulpes Linnaeus, 1758*) in a comparative species aspect.*

*On the basis of morphological and morphometric research methods, new data on the macro- and histological structure of the heart and its cytomorphometric characteristics of morphological structures in healthy vertebrates ($n=5$), class Mammalia – mammals, common fox – *Vulpes Linnaeus, 1758* are presented.*

According to the results of organometry (height – 6.52 ± 0.19 cm, width – 4.42 ± 0.02 cm, circumference – 11.8 ± 0.27 cm), the heart of the common fox is expanded-shortened, elliptical in shape, as evidenced by the index of its development – $147 \pm 3.76\%$.

The most developed morphological structures of the heart are the right and left ventricles, followed by the right and left atria, which correlates with the linear parameters of the thickness of their walls: the wall thickness of the left ventricle is significantly ($p \leq 0.001$) 3.23 times greater than that of the right ventricle, respectively, the wall thickness of the left atrium is reliably ($p \leq 0.05$) greater than the wall thickness of the right atrium 1.4 times.

The absolute heart weight of a sexually mature fox is 40.6 ± 1.96 g, relative – $0.46 \pm 0.015\%$. The net weight (without epicardial fat) of the heart is 38.2 ± 1.85 g, corresponding to $0.43 \pm 0.01\%$ of the total weight of the animals. Under such parameters, left ventricular AM is the largest ($52.06 \pm 0.591\%$) and equal to 19.78 ± 0.48 g, right ventricular AM ($26.12 \pm 0.742\%$) is two times smaller and is 9.92 ± 0.42 g.

At the same time, the absolute weight of the LV and LV of the heart together ($78.18 \pm 0.865\%$) is 29.72 ± 0.54 g. Atrial AM is significantly smaller: LP – 5.88 ± 0.3 g (15.5 ± 0.163 0.25%), PP – 2.40 ± 0.18 g ($6.32 \pm 0.203\%$). The total absolute mass of the right and left atria ($21.82 \pm 0.289\%$) is $8,3 \pm 0,138$ g. At the same time, the coefficient of the ratio of ventricular AM to net heart weight is 1:0.78, the coefficient of the ratio of atrial AM to net heart weight is 1:0.22, and the coefficient of the ratio of atrial AM to ventricular AM is 1:0.28.

The histological structure of the myocardium of the heart of the ventricles and atria is formed by cardiac striated muscle tissue, the main structural elements of which are contractile cardiomyocytes that form a network of pore striated, different in thickness muscle fibers.

According to cytometry results, left ventricular cardiomyocytes are larger in size: their length is significantly ($p \leq 0.05$) greater than the corresponding figures of the right ventricle by 1.28 times, and the width of left ventricular cardiomyocytes is greater by 1.13 times. At the same time, LV myocardial cardiomyocytes have the largest volume – $7602.32 \pm 78.38 \text{ мкм}^3$, smaller – RV ($4728.02 \pm 114.25 \text{ мкм}^3$) and, the smallest – atrial cardiomyocytes – $3424.50 \pm 69.84 \text{ мкм}^3$. According to such indicators,

the coefficient of the nuclear–cytoplasmic ratio is different: the least characteristic of LV cardiomyocytes is 0.0277 ± 0.01627 , significantly ($p \leq 0.01$) more – for LV cardiomyocytes – 0.0419 ± 0.02307 and reliably ($p \leq 0.001$) the most for atrial cardiomyocytes – 0.0498 ± 0.03444 , which is related to the features of the muscle woven myocardium capable of spontaneous rhythmic contractions.

Key words: vertebrate animals, macromorphology, micromorphology, cardiovascular system, heart, linear parameters, cytoarchitectonics, cardiomyocytes.

Вступ

Функціонування хребетних ґрунтується на синергічній взаємодії органів та систем, що забезпечує адаптацію до змін довкілля, а саме температури, вологості та освітлення (Bartsch et al., 2015; Wishart, 2019; Buchko et al., 2019; Lehnertz et al., 2020). У цьому процесі серцево-судинна система є ключовою в частині регуляції кровообігу і постачання кисню до м'язів, тоді як дихальна система адаптується до рівня Оксигену в повітрі (Cooper & Loxham, 2019; Eckhardt & Wu, 2021; Horalskyi et al., 2023). Нервова система інтегрує ці реакції, трансформуючи зовнішні сигнали у швидкі внутрішні відповіді (González et al., 2023). Отже, організм – це відкрита система, що безперервно взаємодіє із середовищем задля підтримки життєдіяльності та еволюційного розвитку (Simões-Costa et al., 2005; Vuijtendijk et al., 2020).

Як цілісна біологічна система, організм реагує на зовнішні чинники завдяки узгодженій морфофункціональній діяльності. Ключову роль відіграє серце, як головний орган кровообігу (Журенко та ін., 2018; Проценко та ін., 2020; Коц та ін., 2021; Raiola et al., 2023). Така інтеграція дозволяє тваринам ефективно підтримувати гомеостаз і адаптуватися до різних екологічних ніш (Michel, 2018).

В еволюційному аспекті структура серця змінювалася відповідно до фізіологічних потреб виду (Monahan-Earley et al., 2013). Чотирикамерне серце більшості хордових забезпечує повне розділення потоків крові, що інтенсифікує метаболізм (Brown et al., 2020; Somberg et al., 2020). Натомість, трикамерна будова у рептилій та амфібій відображає інші стратегії кисневого обміну (Jensen & Christoffels, 2020; Schmidt-Ukaj et al., 2022), а простіша структура серця безхребетних адаптована до циркуляції гемолимфи (Kodirov, 2011).

Попри ґрунтовні дослідження онто- та філогенезу серця ссавців (Слабий, 2018; Araújo Júnior et al., 2021; Рагуля та ін., 2024), питання взаємодії його гісто- та цитоструктур у регуляції гемодинаміки залишаються дискусійними (Vansiatskaia & Kurganeva,

2014; Anderson & Ho, 2023). Зокрема, бракує точних кількісних морфометричних даних про внутрішню будову органа, без яких неможлива об'єктивна інтерпретація фізіологічних процесів. Тому, глибоке та комплексне дослідження морфології серця хребетних тварин є актуальним для порівняльної анатомії, біології, зоології хордових тощо, що обумовило напрямок наших досліджень

Метою нашого дослідження є встановлення закономірностей морфофункціональної організації серця хребетних тварин на основі комплексного аналізу його кількісних та якісних показників.

Матеріал і методи

Дослідження проведені згідно вимог міжнародних принципів “Європейської конвенції захисту хребетних тварин, що використовують в експерименті та інших наукових цілях” (Страсбург, 1986 р.), (Європейська конвенція, 1986), “Правилами проведення робіт з використанням експериментальних тварин”, відповідно до наказу МОЗ №281, від 1 листопада 2000 р. “Про заходи подальшого удосконалення організаційних форм роботи з використанням експериментальних тварин” та відповідного Закону України “Про захист тварин від жорстокого поводження” (№ 3447-IV від 21.02.2006 р., м. Київ), (Яблонська, 2007; Ничипорук та ін., 2022).

Об'єктом дослідження було серце ($n = 5$) лисиці звичайної: царство – тварини (*Animalia*); клас – ссавці (*Mammalia*); ряд – хижі (*Carnivora*); родина – псові (*Canidae*); рід – лисиця (*Vulpes*); вид – лисиця звичайна (*V. vulpes*). Вибір цього виду обумовлений його роллю, як типового представника родини псових, що володіє високою адаптивною здатністю до різних екологічних умов.

Процедура відбору органа передбачала чітке відокремлення судин (аорти, легеневої артерії та вен) на фіксованій відстані від основи передсердь. Такий підхід дозволило отримати уніфіковані дані для подальшого зважування та вимірювання. Відбирали серце разом з навколосерцевою сумкою. Після зважування навколосерцеву сумку видаляли та відрізали судини

серця. Аорту та легеневу артерію відділяли по вільному краю стулчастих півмісяцевих клапанів, легеневі артерії, краніальну та каудальну порожні вени відрізали на відстані 5 мм від основи передсердь. Потім серце, після звільнення його від згустків крові, зважували.

Виміри серця здійснювали за допомогою лінійки з точністю до 0,1 мм, де визначали довжину (відстань від місця галуження аорти до верхівки серця), ширину (відстань між боковими поверхнями серця, на рівні основи шлуночків), товщину (найбільші краніо-каудальні заміри, як правило на рівні основи шлуночків). Форму серця визначали за співвідношенням його основних розмірів, оцінюючи пропорції між довжиною, шириною та товщиною, що дозволило класифікувати серце за типами його геометричної форми (наприклад, кругле, овальне або витягнуте) (Goralskiy et al., 2024). Такий підхід створює можливість проводити порівняльний аналіз та виявляти зміни в морфології.

Абсолютну масу (AM) серця було визначено шляхом зважування на лабораторних вагах марки «RADWAG» PS 6000/C/2 (Польща).

Вагові показники (AM та BM), зокрема визначення абсолютної та відносної маси серця є класичним методом оцінки енергетичного потенціалу організму та інтенсивності його метаболізму. З цією метою була використана формула відносної маси (BM):

$$BM = \frac{AM}{MT} \times 100$$

Варто зазначити, що застосування такого методу нівелює вплив загальних розмірів тіла, дозволяючи порівнювати розвиток серця у особин різної ваги.

Лінійні заміри та ІРС, а саме визначення індексу розвитку серця (ІРС) проводили шляхом відношення його загальної висоти до ширини користуючись наступною формулою:

$$IPC = \frac{BO}{ШО} \times 100$$

Такий підхід для даного дослідження дає змогу виявити видові особливості конфігурації органа, що безпосередньо корелює з типом локомоції та способом життя тварини, а саме на ного об'єкта дослідження.

З метою проведення гістологічних досліджень серця, відібрані шматочки матеріалу фіксували у 10-12% охолоджену водному розчині нейтрального формаліну впродовж однієї доби та більше. Після фіксації мате-

ріал заливали у парафін згідно схем, які запропоновані у посібнику (Горальський та ін., 2019). Парафінові зрізи (товщина не перевищувала 10-12 мкм) виготовляли на санному мікротомі МС-2.

Для дослідження цито- та гістоархітектоники серця, депарафіновані гістозрізи забарвлювали гематоксином та еозином, а для мікроскопічного дослідження (візуалізації елементів) поперечно-посмугованої м'язової тканини міокарду, виявлення цито-структури кардіоміоцитів, застосовували фарбування гістопрепаратів за методом Гейденгайна.

Цитометричні дослідження (виміри довжини та ширини (діаметру) кардіоміоцитів, об'єму їх ядер) проводили за світлової мікроскопії, мікроскопом «Micros» (Micros, Австрія, 2012) з системою візуалізації та МБС-10 (Micromed, Китай, 1998) з постійною довжиною тубуса, згідно з рекомендаціями викладеними у посібнику (Horalskiy et al., 2019). Такий підхід дозволяє перейти від описової морфології до доказової, виявляючи навіть мінімальні структурні перебудови.

Фотографування гістопрепаратів здійснювали відеокамерою CAM V-200 (Інтер Мед, КНР, 2017). Анатомічні та гістологічні терміни структур серця подані відповідно до Міжнародної ветеринарної гістологічної та анатомічної номенклатури (Термінологічний словник) (Хомич та ін., 2019).

Статистичні дані результатів кількісних досліджень, проведені за використання програмного пакету Statistica 7.0, програмного забезпечення (StatSoft, Талса, США). Різницю між цифровими даними досліджуваних показників здійснювали за допомогою ANOVA, де різниця вважалася достовірною при $P < 0,05$ (з урахуванням похибки Бонферроні).

Результати

Серце лисиці звичайної розташоване у грудній порожнині, майже горизонтально та асиметрично, дещо зміщуючись ліворуч, між легеньми, краніально від діафрагми. Серце лисиці чотирикамерне і складається з двох шлуночків та двох передсердь. Морфологічно серце має розширену основу та загострену верхівку (рис. 1): основа направлена краніально та знаходиться на рівні 3-4-го ребра, верхівка серця спрямована каудально і топографічно розміщена на рівні 7-8-го ребра. Серцеві вушка (ліве – широке, коротке, праве – вузьке, витягнуте) у лисиці виражені слабо (рис. 1).

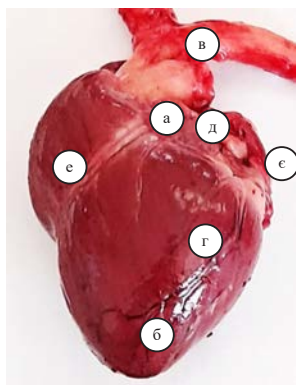


Рис. 1. Макроскопічна будова серця лисиці звичайної: а – основа серця; б – верхівка серця; в – аорта; г – лівий шлуночок (ЛШ); д – ліве передсердя (ЛП); е – правий шлуночок; (ПШ) є – ліве серцеве вушко. Макропрепарат

За результатами органометрії, де висота серця становить $6,52 \pm 0,19$ см, ширина – $4,42 \pm 0,02$ см, окружність – $11,8 \pm 0,27$ см, його показник індексу розвитку дорівнює $147 \pm 3,76$ %. Саме тому серце у лисиці звичайної еліпсоподібної форми, розширено-вкороченого типу (табл. 1).

Найбільш розвинутими морфологічними структурами серця є лівий, потім правий шлуночки, далі ліве та праве передсердя, що корелює з лінійними параметрами товщини їх стінок. Так, товщина ($8,42 \pm 0,17$ мм) стінки ЛШ достовірно ($p \leq 0,001$) у 3,23 рази більша ніж товщина ($2,6 \pm 0,15$ мм) ПШ, відповідно товщина ($3,04 \pm 0,15$ мм) стінки ЛП до товщини ($2,18 \pm 0,09$ мм) ПП достовірно ($p \leq 0,05$) більша у 1,4 рази.

За результатами морфометрії, абсолютна маса серця статевозрілої лисиці становить

$40,6 \pm 1,96$ г, відносна – $0,46 \pm 0,015$ %. При цьому АМ серця без епікардіального жиру (чиста маса), дорівнює $38,2 \pm 1,85$ г, відповідно відносна – $0,43 \pm 0,01$ %.

За таких органометричних результатів, середня маса ЛП серця становить $5,88 \pm 0,38$ г ($15,5 \pm 0,163$ %), абсолютна маса правого передсердя порівняно з ЛП достовірно ($P < 0,01$) у 2,45 рази менша і дорівнює $2,40 \pm 0,18$ г ($6,32 \pm 0,203$ %). Загальний показник абсолютної маси правого та лівого передсердь серця лисиці звичайної дорівнює $8,3 \pm 0,138$ г ($21,82 \pm 0,289$ %) (табл. 1).

Абсолютна маса лівого шлуночка серця лисиці звичайної набагато більша і становить $19,78 \pm 0,48$ г ($52,06 \pm 0,591$ %), при тім, абсолютна маса правого шлуночка, має проміжне значення і дорівнює $9,92 \pm 0,42$ г ($26,12 \pm 0,742$ %). Загальна абсолютна маса лівого та правого шлуночків разом, становить $29,72 \pm 0,54$ г ($78,18 \pm 0,865$ %). За таких показників АМ морфологічних структур серця, АМ його шлуночків достовірно ($P < 0,001$) у 3,6 рази є більшою, ніж АМ передсердь. А відтак, коефіцієнт відношення АМ шлуночків серця лисиці звичайної, до його АМ (без епікардіального жиру) дорівнює 1:0,78, коефіцієнт відношення АМ передсердь до чистої маси серця становить 1:0,22, а коефіцієнт відношення АМ міокарду передсердь до АМ міокарду шлуночків дорівнює 1:0,28 (табл. 1).

Стінка шлуночків та передсердь серця лисиці звичайної сформована трьома оболонками – зовнішньою (епікардом), середньою (міокардом), внутрішньою (ендокардом), найбільш розвинутими з яких, є м'язова оболонка – міокард (рис. 2).

Таблиця 1
Морфометрія серця, шлуночків та передсердь лисиці звичайної, $M \pm m$, $n = 5$

Показники	Абсолютна маса, (г)	Відносна маса, (%)
Серце лисиці	$40,6 \pm 1,96$	$0,46 \pm 0,015$
Серце лисиці (без апікального жиру)	$38,2 \pm 1,85$	$0,43 \pm 0,01$
Ліве передсердя	$5,88 \pm 0,38$	$15,5 \pm 0,163$
Праве передсердя	$2,40 \pm 0,18$	$6,32 \pm 0,203$
Праве та ліве передсердя (разом)	$8,3 \pm 0,138$	$21,82 \pm 0,289$
Лівий шлуночок	$19,78 \pm 0,48$	$52,06 \pm 0,591$
Правий шлуночок	$9,92 \pm 0,42$	$26,12 \pm 0,742$
Лівий та правий шлуночки (разом)	$29,72 \pm 0,54$	$78,18 \pm 0,865$
Коефіцієнт відношення маси шлуночків до чистої маси серця	1:0,78	
Коефіцієнт відношення маси передсердь до чистої маси серця	1:0,22	
Коефіцієнт відношення маси передсердь до маси шлуночків	1:0,28	

Примітка: * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$ по відношенню АМ ПШ до АМЛШ та АМПП до АМЛП.

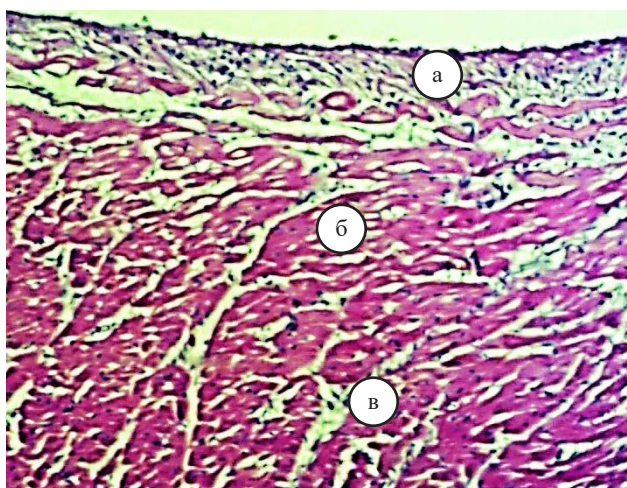


Рис. 2. Мікроскопічна будова лівого шлуночка серця лисиці звичайної:
а – зовнішня оболонка (епікард);
б – середня оболонка (міокард);
в – міжм'язова сполучна тканина.
Гематоксилін та еозин. X 280

Серцевий м'яз правого та лівого шлуночків серця лисиці утворений п'ятьма шарами: двома поверхневими – зовнішнім і внутрішнім, м'язові волокна яких орієнтовані у косо-поздовжньому напрямку, двома більш глибокими шарами – зовнішнім і внутрішнім та одним найбільш глибоким шаром.

Міокард стінки передсердь сформований лише двома шарами м'язової оболонки: зовнішнім, який є загальний для обох передсердь та глибоким. М'язові волокна міокарду серця зовнішнього шару, розташовані у поперечному напрямку від правого до лівого серцевого вухка. М'язові волокна міокарду правого та лівого передсердь глибокого шару мають поздовжній напрямок. У ділянці венозних отворів міокарду, виявляються сформовані колові пучки м'язових волокон.

Завдяки такій досконалій та унікальній будові міокарду, а саме серцевих м'язів шлуночків порівняно з такими у передсердь, що пов'язано з їх функціональним навантаженням при скороченні кардіоміоцитів, стінки шлуночків набагато товстіші за стінки передсердь.

За мікроскопічної будови, міокард серця шлуночків та передсердь сформований серцевою поперечнопосмугованою м'язовою тканиною. Основними структурними елементами міокарду є скоротливі кардіоміоцити, які, поєднуючись між собою, утворюють м'язові волокна, між якими знаходяться прошарки пухкої волокнистої сполучної тканини (рис. 3; 4). Отже, така мікроско-

пічної будова організації міокарду, забезпечує синхронність скорочень і ефективність роботи серця.

Паралельно розташовані у поздовжньому напрямку м'язові волокна міокарду, поєднуючись між собою в єдине ціле за допомогою анастомозів, формують сіткоподібну структуру, формуючи, єдину скоротливу систему серця (рис. 3).

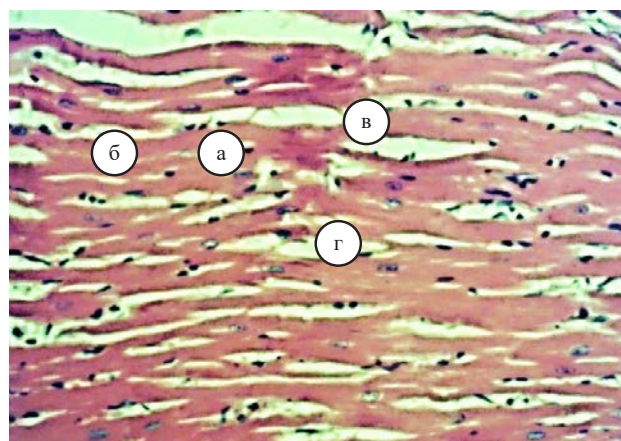


Рис. 3. Мікроскопічна будова міокарду лівого шлуночка серця лисиці звичайної (поздовжній зріз): а – м'язові волокна; б – ядра м'язових волокон; в – анастомози; г – міжм'язова сполучна тканина.
Гематоксилін та еозин. X 280

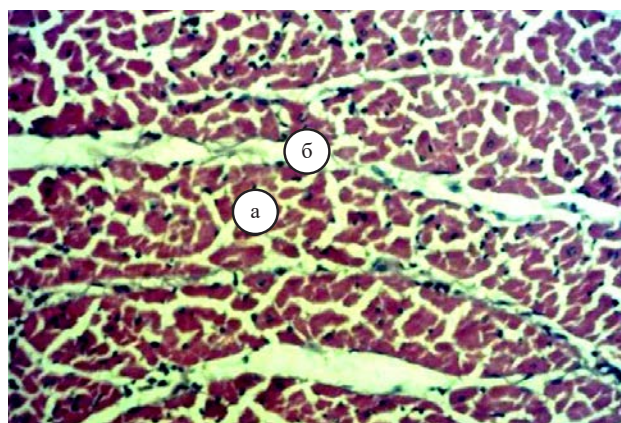


Рис. 4. Мікроскопічна будова міокарду лівого шлуночка серця лисиці звичайної (поперечний зріз): а – м'язові волокна; б – міжм'язова сполучна тканина.
Гематоксилін та еозин. X 280

Кардіоміоцити, як основні складові елементи скоротливих м'язів міокарду, у своїй структурі мають чітко виражену сарколему, саркоплазму, міофібрили та ядра. У саркоплазмі таких клітин, виразно диференціюється, поперечна та поздовжня посму-

гованість та знаходяться одне, іноді – два ядра, овальної або ж видовженої форми, які на поперечному зрізі кардіоміоциту мають центральне положення. У каріоплазмі ядер кардіоміоцитів, у вигляді малих або ж крупніших зерен, по всьому її периметру, виявляється ядерний хроматин (рис. 5).

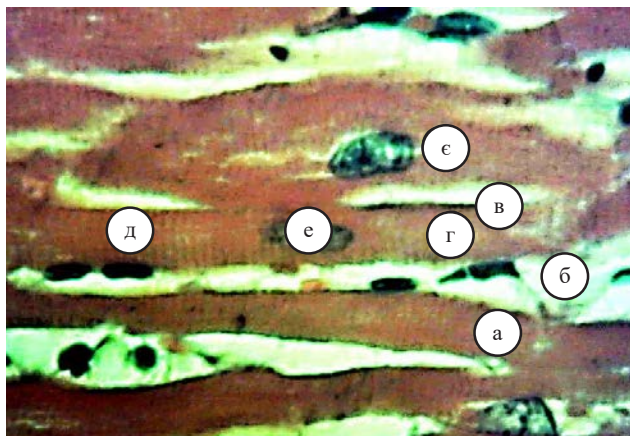


Рис. 5. Фрагмент мікроскопічної будови міокарду правого передсердя серця лисиці звичайної (поздовжній зріз): а – м'язові волокна; б – міжм'язова сполучна тканина; в – сарколема; г – саркоплазма; д – поперечна посмугованість; е – ядра кардіоміоцитів; є – ядерний хроматин. Гематоксилін та еозин. X 600

Кардіоміоцити поєднуються між собою у м'язові волокна, вставними дисками, що особливо помітно при фарбуванні гістопрепаратів за методом Гейденгайна (рис. 6). Такий механізм поєднання кардіоміоцитів між собою вставними дисками у структуру – м'язові волокна, як єдина скоротлива система серцевого м'язу, забезпечує опорну функцію для скорочувальних елементів серцевих клітин (міофіламенти) та забезпечує одночасне скорочення міокарда і, тим самим утворює функціональний синцитій.

Цитометричними дослідженнями встановлено, що у лисиці звичайної параметри кардіоміоцитів лівого шлуночка міокарду

серця більші, порівняно з правим. Так, довжини кардіоміоцитів ЛШ достовірно ($p \leq 0,05$) у 1,28 рази більша, ніж правого, відповідно ширина кардіоміоцитів ЛШ достовірно ($p \leq 0,05$) більша у 1,13 рази. При цьому найменша довжина та ширина кардіоміоцитів характерна для м'язової тканини передсердь (табл. 2). За таких показників, найбільший об'єм кардіоміоцитів серця властивий кардіоміоцитам ЛШ – $7602,32 \pm 78,38$ мкм³, об'єм кардіоміоцитів ПШ, порівняно з ЛШ, достовірно ($p \leq 0,05$) менший у 1,6 рази і становить $4728,02 \pm 114,25$ мкм³. Результати цитометричного аналізу свідчать про виражену морфофункціональну асиметрію міокарда лисиці звичайної, що проявляється в ієрархії розмірів клітинних елементів.



Рис. 6. Мікроскопічна будова міокарда правого шлуночка лисиці звичайної: а – кардіоміоцити; б – ядра кардіоміоцитів; в – вставні диски; г – міжм'язова сполучна тканина. Фарбування за методом Гейденгайна. X 280

Найменший об'ємів кардіоміоцитів ($3424,50 \pm 69,84$ мкм³) характерний кардіоміоцитам передсердь (табл. 2).

Подібні характеристики цитометричних параметрів встановлені нами за розрахунку об'ємів ядер кардіоміоцитів: більший об'єм ядер кардіоміоцитів властивий лівому

Таблиця 2

Гістометричні показники кардіоміоцитів лисиці звичайної, $M \pm m$, $n = 30$

Структурні складові серця	Довжина кардіоміоцитів (мкм)	Ширина кардіоміоцитів (мкм)	Об'єм кардіоміоцитів (мкм ³)	Об'єм ядер кардіоміоцитів (мкм ³)	ЯЦВ
Лівий шлуночок	$89,94 \pm 1,04$	$12,77 \pm 0,36$	$7602,32 \pm 78,38$	$203,5 \pm 7,11$	$0,0277 \pm 0,01627$
Правий шлуночок	$70,23 \pm 1,19$	$11,23 \pm 0,42$	$4728,02 \pm 114,25$	$187,86 \pm 6,13$	$0,0419 \pm 0,02307$
Передсердя	$66,3 \pm 0,99$	$9,98 \pm 0,31$	$3424,50 \pm 69,84$	$160,18 \pm 3,9$	$0,0498 \pm 0,03444$

Примітка: * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$ по відношенню до лівого шлуночка.

шлуночку ($203,5 \pm 7,11$ мкм³), дещо менший правому – $187,86 \pm 6,13$ мкм³ та найменший ($160,18 \pm 3,9$ мкм³) для передсердь (табл. 2), (рис. 7).

За таких цитометричних показників об'єму кардіоміоцитів та їх ядер, ЯЦВ різне: найменше властиве кардіоміоцитам ЛШ ($0,0277 \pm 0,01627$) і достовірно ($p \leq 0,05$) у 1,51 рази більше властиве кардіоміоцитам ПШ ($0,0419 \pm 0,02307$). При цьому найбільший ($0,0498 \pm 0,03444$) показник ЯЦВ був характерний для кардіоміоцитів передсердь (табл. 2), (рис. 8).

Такі виявлені нами цито- та каріометричні характеристики кардіоміоцитів шлуночків та передсердь м'язової тканини міокарду, пов'язуємо з морфофункціональною діяльністю роботи серця під час серцевого циклу: передсердя отримують кров, яка повертається до серця від тіла тварин, а шлуночки перекачують кров від серця до тіла, виконуючи при цьому найбільше навантаження.

Обговорення

Серце, як основна частина серцево-судинної системи у ссавців, це порожнистий чотирикамерний м'язовий орган, який забезпечує течію крові у кровоносних судинах. Серце має конусоподібну або овальну форму, залежно щодо особливостей морфоархітекtonіки грудної клітки тварин, яка надає органу відповідну будову. Так, у тварин з більш компактною грудною кліткою серце набуває більш округлої або овальної форми, що оптимізує його розташування в обмеженому просторі. Водночас, у видів з більш розширеною грудною кліткою, форма серця може бути більш витягнутою або конусоподібною (Rowlatt, 1990). Така варіабельність форми серця у досліджених видів тварин є важливим аспектом для розуміння його функціональних особливостей та взаємозв'язку з іншими органами (Meijler & Meijler, 2011; Horrell et al., 2022).

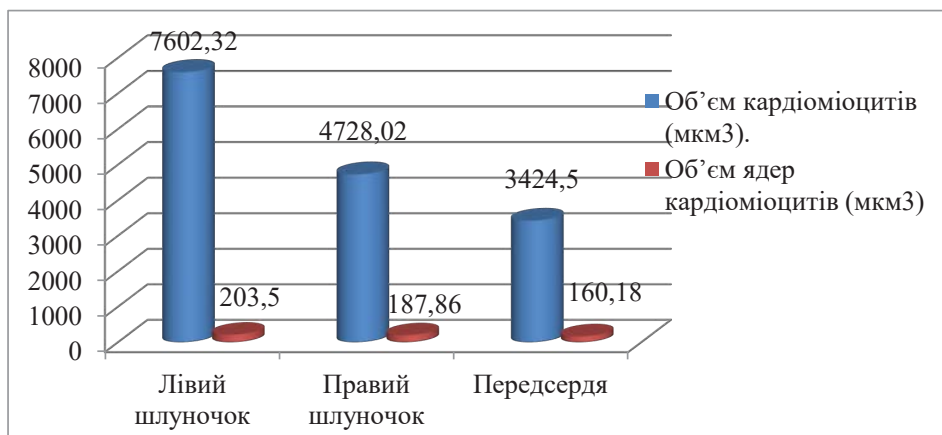


Рис. 7. Цитометрія кардіоміоцитів міокарду серця лисиці звичайної

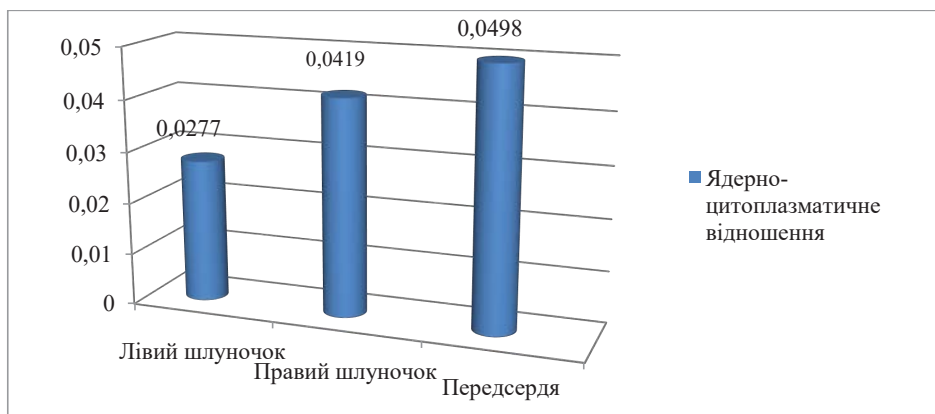


Рис. 8. ЯЦВ кардіоміоцитів міокарду серця лисиці звичайної

Серце знаходиться у середостінному просторі грудної порожнини, зміщуючись ліворуч, його морфоархітектоніка та морфопографія у тварин класу ссавці подібні між собою, але мають певні особливості (Stephenson et al., 2017).

У лисиці звичайної серце дещо горизонтально та асиметрично, між легенями, краніально до діафрагми, зміщуючись ліворуч розташоване у грудній порожнині. Його розширена основа розміщена на рівні 3-4-го ребра, а верхівка – на рівні 7-8-го ребра.

У свійських ссавців, залежно від виду, породи, віку тварин виділяють такі форми серця: звужено-подовжена (велика рогата худоба), звужено-вкорочена (кріль), розширено-вкорочена (кінь), кругло-овальна (собака). У собак вона може бути еліпсоподібна (43%), конусоеліпсоподібна (24%), еліпсоподібно-куляста (26%) і куляста (7%), у великої рогатої худоби подовжено-звужена, конусоподібна і розширено-вкорочена. Свині мають три основні типи серця: видовжено-звужений, конусоподібний; вкорочений, відносно звужений; розширено-вкорочений, трикутний (Демус, 2015).

За результатами аналізу показників індексу розвитку серця у свійських тварин, враховуючи макроскопічну будову, морфологічну шкалу (маркерні ознаки), серце за індексом його розвитку у свійських ссавців класифікують на 3 типи: перший – розширено-вкорочений тип (ІРА=140–150%), другий – розширено-видовжений (ІРА=151–160%), третій – видовжено-звужений (ІРА=161–170%). При цьому, за показниками ІРС, серце кроля, собаки, вівці та коня визначається, як розширено-вкороченого типу, у свині – розширено-видовженого типу, у великої рогатої худоби – видовжено-звуженого типу (Horalskyi et al., 2022).

Згідно з результатами наших досліджень, серце лисиці звичайної еліпсоподібної форми, розширено-вкороченого типу, на що вказує індекс ($147 \pm 3,76\%$) його розвитку.

Вагомим та ґрунтовним показником морфофункціонального стану органів та систем організму, є їх абсолютна та відносна маса (Міц та ін., 2016), морфометричні параметри яких не тільки свідчать про їх розвиток та морфофункціональну зрілість, але й мають пізнавальне значення та є основою для визначення форми, встановлення порівняльно-анатомічних типів органів тощо (Linask, 2003; Belimenko et al., 2021).

У лисиці звичайної АМ серця становить $40,6 \pm 1,96$ г, ВМ – $0,46 \pm 0,015\%$, чиста АМ серця

(безепікардіального жиру) дорівнює $38,2 \pm 1,85$ г, ВМ – $0,43 \pm 0,01\%$. За таких показників, найбільша АМ ($19,78 \pm 0,48$ г) характерна для ЛШ серця, найменша ($2,40 \pm 0,18$ г) для правого передсердя. Морфометричні дані абсолютної маси правого та лівого (разом) передсердь становить $8,3 \pm 0,138$ г, відповідно АМ лівого та правого шлуночків серця – $29,72 \pm 0,54$ г. При цьому, коефіцієнт відношення АМ шлуночків серця, до його АМ (без епікардіального жиру) дорівнює $1:0,78$, коефіцієнт відношення АМ передсердь до чистої маси серця – $1:0,22$, коефіцієнт відношення АМ міокарду передсердь до АМ міокарду – $1:0,28$.

Для аналізу результатів досліджень, у сучасній морфології, застосовують цитометричні методи дослідження (Bodnar & Trach Rosolovska, 2011). Саме такі методи дозволяють з'ясувати взаємозв'язки та обґрунтувати взаємодію окремих структур організму людини і тварин, їх кількісні та відносні параметри на різних етапах індивідуального та філогенетичного розвитку, а також за різних функціональних станах тієї чи іншої системи організму, залежно від їх функціонального навантаження та видових особливостей (Григор'єва та Чернявський, 2018).

Згідно з результатами аналізу наукових досліджень, описаних у літературних джерелах (Слабий, 2017; Mazo et al., 2017), та представлених нами результатів власних досліджень, щодо мікроскопічної будови серця лисиці звичайної, цитоархітектоніка кардіоміоцитів міокарду серця шлуночків та передсердь має подібну будову, водночас різниться за цитометричними параметрами, що дає можливість встановити навіть незначні зміни мікроскопічної будови морфологічних частин органу на тканинному та клітинному рівнях, у зв'язку з їх функціональним навантаження (Sikora & Yarmolenko, 2013).

Таким способом нами встановлено, що кардіоміоцити, які виконують певні функціональні навантаження, при скороченні серцевого м'язу під час систоли за серцевого циклу, прокачуючи кров крізь судин тіла, забезпечуючи живлення і дихання тканин, залежно від їх морфопографії (правий, лівий шлуночки, передсердя) характеризуються неоднозначними цитометричними параметрами. Так, найбільший об'єм кардіоміоцитів характерний для лівого шлуночка ($7602,32 \pm 78,38$ мкм³), потім для правого ($4728,02 \pm 114,25$ мкм³) та найменший ($3424,50 \pm 69,84$ мкм³) – для кардіоміоцитів передсердь. Подібні значення також встановлені при визначенні об'ємів ядер карді-

оміоцитів: об'єм ядер кардіоміоцитів лівого шлуночка – $203,5 \pm 7,11$ мкм³, відповідно для правому шлуночку – $187,86 \pm 6,13$ мкм³, та для передсердь – $160,18 \pm 3,9$ мкм³. Це пояснюється тим, що ЛШ функціонує в основному як насос, ПШ – як об'ємний (Haligür & Dursun, 2009). Саме тому, більші цитометричні параметри кардіоміоцитів та їх ядер та менше ЯЦВ кардіоміоцитів міокарду ЛШ, відносно ПШ, пов'язані з функціональними властивостями м'язової тканини міокарду, здатної до спонтанних ритмічних скорочень, сприяючи руху крові по судинам: КМЛШ виконують більше навантаження, сприяючи руху крові по судинам великого кола кровообігу, відповідно КМПШ – менше навантаження, сприяючи руху крові по судинам малого кола кровообігу.

За таких цитометричних показників, ядерно-цитоплазматичне відношення ($0,0498 \pm 0,03444$) кардіоміоцитів передсердь відносно до ЯЦВ кардіоміоцитів правого та лівого шлуночків, достовірно ($p \leq 0,05$) у 1,2 та у 1,8 рази ($p \leq 0,01$) більше, що свідчать про менше їх морфофункціональне навантаження порівняно з кардіоміоцитами шлуночків. Адже найбільш морфофункціонально активними та зрілими соматичними клітинами є ті, яким властивий низький індекс ЯЦВ і, навпаки, клітини з високим ЯЦВ є менш функціонально активними (Anderson & Ho, 2003; Гнатюк та ін., 2010).

Висновки

У ході дослідження вперше було комплексно визначено морфо-цитометричні параметри серця лисиці звичайної, що дозволило встановити закономірності та його особливості у порівняльному аспекті. Встановлено, що серце лисиці має еліпсоподібну форму розширено-вкороченого типу. Зокрема, абсолютна маса серця лисиці звичайної дорівнює $40,6 \pm 1,96$ г, відносна – $0,46 \pm 0,015\%$, абсолютна маса серця без епікардіального жиру (чиста маса) становить $38,2 \pm 1,85$ г ($0,43 \pm 0,01\%$). Висота серця дорівнює $6,52 \pm 0,19$ см, ширина – $4,42 \pm 0,02$ см, окружність – $11,8 \pm 0,27$ см, індексу розвитку серця – $147 \pm 3,76\%$.

Аналіз лінійних розмірів та маси підтверджує домінуючу роль лівого шлуночка, що зумовлено гемодинамічними особливостями виду. Зокрема, товщина стінки лівого шлу-

ночка ($8,42 \pm 0,17$ мм), достовірно ($p \leq 0,001$) у 3,24 рази більша ніж правого ($2,6 \pm 0,15$ мм) шлуночка, відповідно товщина стінки лівого передсердя ($3,04 \pm 0,15$ мм) до правого ($2,18 \pm 0,09$ мм), достовірно ($p \leq 0,05$) більша у 1,39 рази;

– абсолютна маса лівого шлуночка серця дорівнює $19,78 \pm 0,48$ г ($52,06 \pm 0,591\%$), абсолютна маса правого шлуночка – $9,92 \pm 0,42$ г ($26,12 \pm 0,742\%$), загальна абсолютна маса лівого та правого шлуночків становить $29,72 \pm 0,54$ г ($78,18 \pm 0,865\%$);

– абсолютної маси лівого передсердя дорівнює $5,88 \pm 0,38$ г ($15,5 \pm 0,163\%$), абсолютна маса правого $2,40 \pm 0,18$ г ($6,32 \pm 0,203\%$). Загальний показник абсолютної маси правого та лівого передсердь серця лисиці звичайної становить $8,3 \pm 0,138$ г ($21,82 \pm 0,289\%$);

– коефіцієнт відношення АМ шлуночків серця до його чистої маси, дорівнює $1:0,78$, коефіцієнт відношення АМ передсердь до чистої маси серця – $1:0,22$, коефіцієнт відношення АМ міокарду передсердь до АМ міокарду шлуночків – $1:0,28$.

Вперше деталізовано клітинний рівень організації міокарду через об'ємні показники кардіоміоцитів (КМЦ) та їх ядер. Встановлено, що більший об'єм кардіоміоцитів характерний для міокарду лівого шлуночка – $7602,32 \pm 78,38$ мкм³, менший – правого шлуночка ($4728,02 \pm 114,25$ мкм³) і, найменший для кардіоміоцитів передсердь – $3424,50 \pm 69,84$ мкм³. Об'єми ядер кардіоміоцитів лівого шлуночка серця дорівнюють ($203,5 \pm 7,11$ мкм³), правого – $187,86 \pm 6,13$ мкм³, передсердь – $160,18 \pm 3,9$ мкм³. Показник ядерно-цитоплазматичного відношення, найменшим є для кардіоміоцитів лівого шлуночка – $0,0277 \pm 0,01627$, достовірно ($p \leq 0,01$) більшим – для кардіоміоцитів правого ($0,0419 \pm 0,02307$) і достовірно ($p \leq 0,001$) найбільшим для кардіоміоцитів передсердь – $0,0498 \pm 0,03444$, що пов'язано з особливостями м'язової тканини міокарду, здатної до спонтанних ритмічних скорочень.

Таким чином, отримані дані є пріоритетними, оскільки вони вперше систематизують органно-, гісто- та цитометричні параметри серця лисиці звичайної, що пов'язано з особливостями м'язової тканини міокарду, здатної до спонтанних ритмічних скорочень.

Список використаної літератури

Гнатюк М.С., Татарчук Л.В., Пришляк А.М., Лавренюк В.Є. Вікові особливості змін ядерно-цитоплазматичних відношень в кардіоміоцитах частин серця дослідних тварин. *Таврійський медико-біологічний вісник*. 2010. № 4(52). С. 29–32.

Горальський А.П., Хомич В.Т., Кононський О.І. Основи гістологічної техніки і морфофункціональні методи дослідження у нормі та при патології: навчальний посібник. Житомир: Полісся, 2019. 288 с.

Григор'єва О.А., Чернявський А. В. Морфометричні особливості стінок шлуночків та міжшлуночкової перегородки серця щурів у нормі та після внутрішньоплідної дії антигену. *Вісник наукових досліджень*. 2018. № 2. С. 129–132. <https://doi.org/10.11603/2415-8798.2018.2.8981>.

Демус Н.В. Органометрія серця теличок залежно від типу автономної регуляції серцевого ритму. *Науковий вісник ЛНУВМБ імені С.З. Гжицького. Серія: Ветеринарні науки*. 2015. Т. 17 № 1(61). С. 24–29. [Електронний ресурс]. URL: <https://nvlvet.com.ua/index.php/journal/article/view/260/261> (дата звернення: 10.12.2025).

Європейська конвенція про захист хребетних тварин, що використовуються для дослідних та інших наукових цілей. (Березень 1986). [Електронний ресурс] URL: https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/994_137#Text (дата звернення: 07.06.2025).

Журенко О.В., Карповський В.І., Данчук О.В., Кравченко-Довга Ю.В. Вміст кальцію та фосфору в крові корів з різним тонусом вегетативної нервової системи. *Науковий вісник ЛНУ ветеринарної медицини та біотехнологій. Серія: Ветеринарні науки*. 2018. № 20(92). С. 8–12. <https://doi.org/10.32718/nvlvet9202>.

Закон України № 3447-IV «Про захист тварин від жорстокого поводження» [Електронний ресурс]. URL: <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/3447-15#Text> (дата звернення: 07.06.2025).

Коц С.М., Коц В.П., Коваленко П.Г. Динаміка показників функціонального стану серцево-судинної системи дітей шкільного віку під впливом корекційного комплексу. *Природничий альманах*. 2021. № 31. С. 35–44. <https://doi.org/10.32999/ksu2524-0838/2021-31-4>.

Міц І. Р., Денефіль О. В, Андріішин О. П. Морфологічні зміни внутрішніх органів у тварин різної статі, які зазнали хронічного стресу. *Вісник наукових досліджень*. 2016. № 3. С. 107–110. <https://doi.org/10.11603/2415-8798.2016.3.6994>.

Ничипорук С. М., Радзиховський М. Л., Гутий Б. В. Огляд: евтаназія і способи евтаназії тварин. *Науковий вісник ЛНУВМБ імені С.З. Гжицького. Серія: Ветеринарні науки*. 2022. Т. 24. № 105. С. 141–148. <https://10.32718/nvlvet10520>.

Проценко О. С., Шаповал О. В., Тесленко А. А., Ворона Д. А Розвиток та будова структур серцево-судинної системи: теоретичні та практичні аспекти вивчення (частина 1). *Актуальні проблеми сучасної медицини*. 2020. № 6. С. 93–107. <https://doi.org/10.26565/2617-409X-2020-6-12>.

Рагуля М.Р., Горальський А.П., Сокульський І.М., Колесник Н.Л., Гутий Б.В. Анатомічні та морфологічні особливості серця свійської собаки (*Canis Lupus Familiaris L.*, 1758). *Науковий вісник ЛНУ ветеринарної медицини та біотехнологій. Серія: Ветеринарні науки*. 2024. № 26(113). С. 93–101. <https://doi.org/10.32718/nvlvet11314>.

Слабий О. В. Кількісна морфологія гіпертрофованого серця. *Вісник наукових досліджень*. 2018. № 4. С. 1–9. <https://doi.org/10.11603/2415-8798.2017.4.8169>.

Слабий О. В. Ядерно-цитоплазматичні відношення у кардіоміоцитах та ендотеліоцитах передсердь легеневого серця. *Здобутки клінічної і експериментальної медицини*. 2017. № 4. С. 103–106. <https://doi.org/10.11603/1811-2471.2016.v0.i4.7089>.

Хомич В.Т., Мазуркевич Т.А., Дишляк Н.В., Стегней Ж.Г., Усенко С.І. Міжнародна ветеринарна гістологічна номенклатура: термінологічний словник – *Nomina histologica veterinaria* / за ред. В. Т. Хомича. Київ, 2019. 273 с.

Яблонська О.В. Використання лабораторних тварин у експериментах: метод. вказівки. Вид. центр НАУ, 2007. 316 с.

Anderson R.H., Ho S.Y. The morphology of the cardiac conduction system. *Novartis Found Symp*. 2023. Vol. 250. URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12956321/> (дата звернення 05.01.2026).

Araújo Júnior H. N., Bezerra F. V. F., Oliveira R. E. M., Costa H. S. Oliveira, G. B., Moura C. E. B., Pereira A. F., Assis Neto A. C., Oliveira M. F. Morphology of the cardiovascular system in greater rhea (*Rhea americana americana* Linnaeus, 1758). *Medicina Veterinária*. 2021. Vol. 15(3). P. 174–181. <https://doi.org/10.26605/medvet-v15n3-3582>.

Bartsch R. P., Liu K. K., Bashan A., Ivanov P. Ch. Network Physiology: How Organ Systems Dynamically Interact. *PloS one*. 2015. Vol. 10(11). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142143>.

Belimenko M. S., Kosharniy V. V., Abdul-Ogly L. V., Kozlovskaya G. O. Morphometric Indicators of Rat Myocardium under the Action of General Hypothermia. *Ukrainian Journal of Medicine, Biology and Sports*. 2021. Vol. 2(30). P. 31–36. <https://doi.org/10.26693/jmbs06.02.031>.

- Bodnar Y, Trach Rosolovska S. Morphometric parameters of the left ventricular myocardium of rats of different ages with experimental diabetes mellitus. *Achievements of Clinical and Experimental Medicine*. 2011. Vol. 1(14). P. 28–33.
- Brown S. K., Sheikh A. M., Guzik T. J. Cardiovascular Research at the frontier of biomedical science. *Cardiovascular Research*. 2020. Vol. 116. P. 83–86. <https://doi.org/10.1093/cvr/cvaa119>.
- Buchko O., Havryliak V., Yaremkevych O., Konechna R., Ohorodnyk N. Metabolic processes in the organism of animals under the action of plant extract. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2019. Vol. 10(2). P. 149–158. <https://doi.org/10.15421/021922>.
- Buijtenlijk M.F.J., Barnett P., van den Hoff M.J. B. Development of the human heart. *American journal of medical genetics. Part C, Seminars in medical genetics*. 2020. Vol. 184(1). P. 7–22. <https://doi.org/10.1002/ajmg.c.31778>.
- Cooper D.M., Loxham M. Particulate matter and the airway epithelium: the special case of the underground? *European respiratory review: an official journal of the European Respiratory Society*. 2019. Vol. 28(153). <https://doi.org/10.1183/16000617.0066-2019>.
- Eckhardt C.M., Wu H. Environmental Exposures and Lung Aging: Molecular Mechanisms and Implications for Improving Respiratory Health. *Current environmental health reports*. 2021. Vol. 8(4). P. 281–293. <https://doi.org/10.1007/s40572-021-00328-2>.
- González M.L., Pividori S.M., Fosser G., Pontecorvo A.A., Franco-Riveros V.B., Tubbs R.S., Boezaart A.P., Reina M.A., Buchholz B. Innervation of the heart: Anatomical study with application to better understanding pathologies of the cardiac autonomies. *Clinical anatomy (New York, N.Y.)*. 2023. Vol. 36(3). P. 550–562. <https://doi.org/10.1002/ca.24017>.
- Haligür A, Dursun N. Morphological and morphometric investigation of the musculus papillaris and chordae tendineae of the donkey (*Equus asinus* L.). *Journal of Animal and Veterinary Advances*. 2009. Vol. 8(4). P. 726–733.
- Horalskyi L. P., Ragulya M. R., Glukhova N. M., Sokulskiy I. M., Kolesnik N. L., Dunaievskaya O. F., Gutyj B. V., Goralska I. Y. Morphology and specifics of morphometry of lungs and myocardium of heart ventricles of cattle, sheep and horses. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2022. Vol. 13(1). P. 53–59. <https://doi.org/10.15421/022207>.
- Horalskyi L. P., Sokulskiy I. M., Kolesnik N. L., Gutyj B. V., Romaniuk R. K., Pavliuchenko O. V., Shevchuk S. Y., Maksymenko Y. V. Morphology and morphometric features of the cerebellum of poultry. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2024. Vol. 15(4). P. 679–687. <https://doi.org/10.15421/022498>.
- Horalskyi L., Sokulskiy I., Ragulya M., Kolesnik N., Ordin Y. Morphology, organo- and histometric features of the heart and lungs of a sexually mature domestic dog (*Canis Lupus Familiaris* L., 1758). *Scientific Horizons*. 2023. Vol. 26(12). P. 9–21. <https://doi.org/10.48077/scihor12.2023.09>.
- Horrell H. D., Lindeque A., Farrell A. P., Seymour R. S., White C. R., Kruger K. M., Snelling E. P. Relationship between capillaries, mitochondria and maximum power of the heart: a meta-study from shrew to elephant. *Proceedings. Biological sciences*. 2022. Vol. 289(1968). <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.2461>.
- Jensen B., Christoffels V. M. Reptiles as a Model System to Study Heart Development. *Cold Spring Harbor perspectives in biology*. 2020. Vol. 12(5). <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a037226>.
- Kodirov S. A. The neuronal control of cardiac functions in Molluscs. *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology*. 2011. Vol. 160(2). P. 102–116. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2011.06.014>.
- Lehnertz K., Bröhl T., Rings T. The Human Organism as an Integrated Interaction Network: Recent Conceptual and Methodological Challenges. *Frontiers in physiology*. 2020. Vol. 11. P. 598694. <https://doi.org/10.3389/fphys.2020.598694>.
- Linask K. K. Regulation of heart morphology: current molecular and cellular perspectives on the coordinated emergence of cardiac form and function. *Birth defects research. Part C, Embryo today: reviews*. 2003. Vol. 69(1). P. 14–24. <https://doi.org/10.1002/bdrc.10004>.
- Mazo C., Salazar L., Corcho O., Trujillo M., Alegre E. A histological ontology of the human cardiovascular system. *Journal of biomedical semantics*. 2017. Vol. 8(1). P. 47. <https://doi.org/10.1186/s13326-017-0158-5>.
- Meijler F. L., Meijler T. D. Archetype, adaptation and the mammalian heart. *Netherlands heart journal*. 2011. Vol. 19(3). P. 142–148. <https://doi.org/10.1007/s12471-011-0086-4>.
- Michel M. Editorial: Comparative Studies of Energy Homeostasis in Vertebrates. *Frontiers in endocrinology*. 2018. Vol. 9. P. 1–3. <https://doi.org/10.3389/fendo.2018.00291>.

Monahan-Earley R., Dvorak A. M., Aird W. C. Evolutionary origins of the blood vascular system and endothelium. *Journal of thrombosis and haemostasis*. 2013. Vol. 11. P. 46–66. <https://doi.org/10.1111/jth.12253>.

Raiola M., Sendra M., Torres M. Imaging Approaches and the Quantitative Analysis of Heart Development. *Journal of cardiovascular development and disease*. 2023. Vol. 10(4). <https://doi.org/10.3390/jcdd10040145>.

Rowlatt U. Comparative anatomy of the heart of mammals. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 1990. Vol. 98(1). P. 73–110. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1990.tb01220.x>.

Schmidt-Ukaj S., Gumpfenberger M., Posautz A., Strauss V. The Amphibian Heart. *The veterinary clinics of North America. Exotic animal practice*. 2022. Vol. 25(2). P. 367–382. <https://doi.org/10.1016/j.cvex.2022.01.002>.

Shah A., Goerlich C. E., Pasrija C., Hirsch J., Fisher S., Odonkor P., Strauss E., Ayares D., Mohiuddin M. M., Griffith B. P. Anatomical Differences Between Human and Pig Hearts and Their Relevance for Cardiac Xenotransplantation Surgical Technique. *JACC. Case reports*. 2022. Vol. 4(16). P. 1049–1052. <https://doi.org/10.1016/j.jaccas.2022.06.011>.

Sikora V. Z., Yarmolenko O. S. Age features of morfofunctional changes in normal cardiac muscle And under the influence of damaging factors (literature review). *Journal of Clinical and Experimental Medical Research*. 2013. Vol. 1(3). P. 263–274.

Simões-Costa M. S., Vasconcelos M., Sampaio A. C., Cravo R. M., Linhares V. L., Hochgreb T., Yan C. Y., Davidson B., Xavier-Neto J. The evolutionary origin of cardiac chambers. *Developmental biology*. 2005. Vol. 277(1). P. 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2004.09.026>.

Somberg J. The Importance of Cardiology Research. *Cardiology research*. 2020. Vol. 11(6). P. 355–355. <https://doi.org/10.14740/cr1173>.

Stephenson A., Adams J. W., Vaccarezza M. The vertebrate heart: an evolutionary perspective. *Journal of anatomy*. 2017. Vol. 231(6). P. 787–797. <https://doi.org/10.1111/joa.12687>.

Vansiatskaia V. K., Kyrpaneva E. A. Morphometric and anatomical features structures of the heart in cattle, pigs and camel. *Agriculture – problems and prospects*. 2014. Vol. 25. P. 29–35.

Wishart, D.S. Metabolomics for Investigating Physiological and Pathophysiological Processes. *Physiological reviews*. 2019. Vol. 99(4). P. 1819–1875. <https://doi.org/10.1152/physrev.00035.2018>.

References

Hnatiuk, M.S., Tatarchuk, L.V., Pryshliak, A.M., & Lavreniuk, V.Ye. (2010). Vikovi osoblyvosti zmin yaderno-tsytoplazmatychnykh vidnoshen v kardiomiotsytakh chastyn sertsia doslidnykh tvaryn [Age-related changes in nucleo-cytoplasmic relations in cardiomyocytes of heart parts in experimental animals]. *Tavrisheskyi medyko-biologichnyi visnyk [Taurida Medical-Biological Herald]*, 4(52), 29–32. [in Ukrainian].

Horalskyi, L.P., Khomych, V.T., & Kononskyi, O.I. (2019). Osnovy histolohichnoyi tekhniky ta morfofunktsionalnykh metodiv doslidzhennia v normi ta patolohiyi [Fundamentals of histological technique and morphofunctional research methods in normal and pathology]. Polissia, Zhytomyr. [in Ukrainian].

Hryhorieva, O. A., & Cherniavskyi, A. V. (2018). Morphometrychni osoblyvosti stinok shlunochkiv ta mizhshlunochkovoї perehorodky sertsia shchuriv u normi ta pislia vnutrishnoplidnoi dii antyhenu [Morphometric features of ventricular walls and interventricular septum of rat heart in normal conditions and after intrauterine action of antigen]. *Visnyk naukovykh doslidzen [Bulletin of Scientific Research]*, 2, 129–132. <https://doi.org/10.11603/2415-8798.2018.2.8981> [in Ukrainian].

Demus, N. V. (2015). Orhanometriia sertsia telychok zalezho vid typu avtonomnoi rehuliatcii sertsevoho rytmu. [Organometry of the heart of heifers depending on autonomic regulation of heart rate]. *Naukovyi visnyk LNUVMB imeni S.Z. Gzhytskoho. Serii: Veterynarni nauky [Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Veterinary Sciences]*, 17(1), 24–29. <https://nvlvet.com.ua/index.php/journal/article/view/260/261> (access date 10.12.2025). [in Ukrainian].

Yevropeiska konventsia pro zakhyst khrebetnykh tvaryn, shcho vykorystovuiutsia dlia doslidnykh ta inshykh naukovykh tslei [European convention for the protection of vertebrate animals used for experimental and other scientific purposes]. (1986, March 18). [Electronic resource]. URL: https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/994_137#Text (access date 07.06.2025). [in Ukrainian].

Zhurenko, O. V., Karpovskyi, V. I., Danchuk, O. V., & Kravchenko-Dovha, Yu. V. (2018). Vmist kaltsiu ta fosforu v krovi koriv z riznym tonusom vehetatyvnoi nervovoi systemy [Content of

calcium and phosphorus in the blood of cows with different tone of the autonomic nervous system]. *Naukovyi visnyk LNU veterinaryarnoi medytsyny ta biotekhnologii. Seria: Veterinaryarni nauky [Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Veterinary Sciences]*, 20(92), 8–12. <https://doi.org/10.32718/nvlvet9202> . [in Ukrainian].

Zakon Ukrainy № 3447-IV «Pro zakhyst tvaryn vid zhorstokoho povodzhennia». [Law of Ukraine №. 3447-IV “About protection of animals from cruelty”. 2006, February]. [Electronic resource]. URL: <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/3447-15#Text> (access date 07.06.2025). [in Ukrainian].

Kots, S.M., Kots, V.P., & Kovalenko, P.H. (2021). Dynamika pokaznykiv funktsionalnoho stanu sertsevo-sudynnoi systemy ditei shkilnoho viku pid vplyvom korektsiinoho kompleksu [Dynamics of cardiovascular functional state indicators in school-age children under the influence of a correctional complex]. *Pryrodnychy almanakh [Natural Science Almanac]*, 31, 35–44. <https://doi.org/10.32999/kxu2524-0838/2021-31-4>. [in Ukrainian].

Mits, I. R., Denefil, O. V., & Andriishyn, O. P. (2016). Morfolohichni zminy vnutrishnikh orhaniv u tvaryn riznoi stati, yaki zaznaly khronichnoho stresu [Morphological changes of internal organs in animals of different sex subjected to chronic stress]. *Visnyk naukovykh doslidzhen [Bulletin of Scientific Research]*, 3, 107–110. <https://doi.org/10.11603/2415-8798.2016.3.6994> . [in Ukrainian].

Nychporuk, S. M., Radzykhovskiy, M. L., & Hutyi, B. V. (2022). Ohliad: evtanaziia i sposoby evtanazii tvaryn [Review: Euthanasia and methods of animal euthanasia]. *Naukovyi visnyk LNUVMB imeni S.Z. Gzhytskoho. Seria: Veterinaryarni nauky [Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Veterinary Sciences]*, 24(105), 141–148. <https://doi.org/10.32718/nvlvet10520>. [in Ukrainian].

Protsenko, O. S., Shapoval, O. V., Teslenko, A. A., & Vorona, D. A. (2020). Rozvytok ta budova struktur sertsevo-sudynnoi systemy: teoretychni ta praktychni aspekty vyvchennia (chastyna 1) [Development and structure of cardiovascular system structures: Theoretical and practical aspects of study (Part 1)]. *Aktualni problemy suchasnoi medytsyny [Actual Problems of Modern Medicine]*, 6, 93–107. <https://doi.org/10.26565/2617-409X-2020-6-12> . [in Ukrainian].

Rahulia, M. R., Horalskyi, L. P., Sokulskyi, I. M., Kolesnyk, N. L., & Hutyi, B. V. (2024). Anatomichni ta morfolohichni osoblyvosti sertsia sviiskoi sobaky (Canis Lupus Familiaris L., 1758) [Anatomical and morphological features of the heart of the domestic dog (Canis Lupus Familiaris L., 1758)]. *Naukovyi visnyk LNU veterinaryarnoi medytsyny ta biotekhnologii. Seria: Veterinaryarni nauky [Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Veterinary Sciences]*, 26(113), 17–23. <https://doi.org/10.32718/nvlvet11314> . [in Ukrainian].

Slabyi, O. B. (2018). Kilkisna morfolohiia hipertrofovanoho sertsia [Quantitative morphology of the hypertrophied heart]. *Visnyk naukovykh doslidzhen [Bulletin of Scientific Research]*, 4, 1–9. <https://doi.org/10.11603/2415-8798.2017.4.8169>. [in Ukrainian].

Slabyi, O. B. (2017). Yaderno-tsytoplazmatychni vidnoshennia u kardiomiotsytakh ta endoteliiotsytakh peredserd lehenevoho sertsia [Nucleo-cytoplasmic relations in cardiomyocytes and endotheliocytes of the atria of the pulmonary heart]. *Zdobutky klinichnoi i eksperymentalnoi medytsyny [Achievements of Clinical and Experimental Medicine]*, 4, 103–106. <https://doi.org/10.11603/1811-2471.2016.v0.i4.7089>. [in Ukrainian].

Khomych, V. T., Mazurkevych, T. A., Dyshliuk, N. V., Stehnei, Zh. H., & Usenko, S. I. (2019). Mizhnarodna veterinaryarna histolohichna nomenklatura: Terminolohichnyi slovnyk – Nomina histologica veterinaria [International veterinary histological nomenclature: Terminological dictionary – Nomina histologica veterinaria]. Kyiv. [in Ukrainian].

Yablonska, O. V. (2007). Vykorystannia laboratornykh tvaryn u eksperymentakh: Metodychni vkazivky [Use of laboratory animals in experiments: Methodological guidelines]. Vyd. tsentr NAU. [in Ukrainian].

Anderson, R. H., & Ho, S. Y. (2003). The morphology of the cardiac conduction system. *Novartis Foundation Symposium*, 250. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12956321/> . (access date 07.06.2025). [in English].

Araújo Júnior, H. N., Bezerra, F. V. F., Oliveira, R. E. M., Costa, H. S., Oliveira, G. B., Moura, C. E. B., Pereira, A. F., Assis Neto, A. C., & Oliveira, M. F. (2021). Morphology of the cardiovascular system in greater rhea (*Rhea americana americana* Linnaeus, 1758). *Medicina Veterinária*, 15(3), 174–181. <https://doi.org/10.26605/medvet-v15n3-3582> . [in English].

Bartsch, R. P., Liu, K. K., Bashan, A., & Ivanov, P. Ch. (2015). Network physiology: How organ systems dynamically interact. *PLOS ONE*, 10(11). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142143>. [in English].

- Belimenko, M. S., Kosharniy, V. V., Abdul-Ogly, L. V., & Kozlovskaya, G. O. (2021). Morphometric indicators of rat myocardium under the action of general hypothermia. *Ukrainian Journal of Medicine, Biology and Sports*, 2(30), 31–36. <https://doi.org/10.26693/jmbs06.02.031> . [in English].
- Bodnar, Y., & Trach Rosolovska, S. (2011). Morphometric parameters of the left ventricular myocardium of rats of different ages with experimental diabetes mellitus. *Achievements of Clinical and Experimental Medicine*, 1(14), 28–33. [in English].
- Brown, S. K., Sheikh, A. M., & Guzik, T. J. (2020). Cardiovascular research at the frontier of biomedical science. *Cardiovascular Research*, 116(4), 83–86. <https://doi.org/10.1093/cvr/cvaa119>. [in English].
- Buchko, O., Havryliak, V., Yaremkevych, O., Konechna, R., & Ohorodnyk, N. (2019). Metabolic processes in the organism of animals under the action of plant extract. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 10(2), 149–158. <https://doi.org/10.15421/021922> [in English].
- Buijendijk, M. F. J., Barnett, P., & van den Hoff, M. J. B. (2020). Development of the human heart. *American Journal of Medical Genetics Part C: Seminars in Medical Genetics*, 184(1), 7–22. <https://doi.org/10.1002/ajmg.c.31778> . [in English].
- Cooper, D. M., & Loxham, M. (2019). Particulate matter and the airway epithelium: The special case of the underground? *European respiratory review: an official journal of the European Respiratory Society*, 28(153). <https://doi.org/10.1183/16000617.0066-2019> . [in English].
- Eckhardt, C. M., & Wu, H. (2021). Environmental exposures and lung aging: Molecular mechanisms and implications for improving respiratory health. *Current Environmental Health Reports*, 8(4), 281–293. <https://doi.org/10.1007/s40572-021-00328-2> . [in English].
- González, M. L., Pividori, S. M., Fosser, G., Pontecorvo, A. A., Franco-Riveros, V. B., Tubbs, R. S., Boezaart, A. P., Reina, M. A., & Buchholz, B. (2023). Innervation of the heart: Anatomical study with application to better understanding pathologies of the cardiac autonomies. *Clinical Anatomy, (New York, N.Y.)*, 36(3), 550–562. <https://doi.org/10.1002/ca.24017> . [in English].
- Haligür, A., & Dursun, N. (2009). Morphological and morphometric investigation of the musculus papillaris and chordae tendineae of the donkey (*Equus asinus L.*). *Journal of Animal and Veterinary Advances*, 8(4), 726–733. [in English].
- Horalskyi, L. P., Raguly, M. R., Glukhova, N. M., Sokulskiy, I. M., Kolesnik, N. L., Dunaievska, O. F., Gutyj, B. V., & Goralska, I. Y. (2022). Morphology and specifics of morphometry of lungs and myocardium of heart ventricles of cattle, sheep and horses. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 13(1), 53–59. <https://doi.org/10.15421/022207> . [in English].
- Horalskyi, L. P., Sokulskiy, I. M., Kolesnik, N. L., Gutyj, B. V., Romaniuk, R. K., Pavliuchenko, O. V., Shevchuk, S. Y., & Maksymenko, Y. V. (2024). Morphology and morphometric features of the cerebellum of poultry. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 15(4), 679–687. <https://doi.org/10.15421/022498> . [in English].
- Horalskyi, L., Sokulskiy, I., Ragulya, M., Kolesnik, N., & Ordin, Y. (2023). Morphology, organo- and histometric features of the heart and lungs of a sexually mature domestic dog (*Canis lupus familiaris L.*, 1758). *Scientific Horizons*, 26(12), 9–21. <https://doi.org/10.48077/scihor12.2023.09>. [in English].
- Horrell, H. D., Lindeque, A., Farrell, A. P., Seymour, R. S., White, C. R., Kruger, K. M., & Snelling, E. P. (2022). Relationship between capillaries, mitochondria and maximum power of the heart: A meta-study from shrew to elephant. *Proceedings Biological Sciences*, 289(1968). <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.2461> . [in English].
- Jensen, B., & Christoffels, V. M. (2020). Reptiles as a model system to study heart development. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 12(5). <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a037226> . [in English].
- Kodirov, S. A. (2011). The neuronal control of cardiac functions in molluscs. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 160(2), 102–116. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2011.06.014> . [in English].
- Lehnertz, K., Bröhl, T., & Rings, T. (2020). The human organism as an integrated interaction network: Recent conceptual and methodological challenges. *Frontiers in Physiology*, 11, Article 598694. <https://doi.org/10.3389/fphys.2020.598694> . [in English].
- Linask, K. K. (2003). Regulation of heart morphology: Current molecular and cellular perspectives on the coordinated emergence of cardiac form and function. *Birth Defects Research Part C: Embryo Today: Reviews*, 69(1), 14–24. <https://doi.org/10.1002/bdrc.10004> . [in English].
- Mazo, C., Salazar, L., Corcho, O., Trujillo, M., & Alegre, E. (2017). A histological ontology of the human cardiovascular system. *Journal of Biomedical Semantics*, 8(1). <https://doi.org/10.1186/s13326-017-0158-5>. [in English].

- Meijler, F. L., & Meijler, T. D. (2011). Archetype, adaptation and the mammalian heart. *Netherlands Heart Journal journal*, 19(3), 142–148. <https://doi.org/10.1007/s12471-011-0086-4> . [in English].
- Michel, M. (2018). Editorial: Comparative studies of energy homeostasis in vertebrates. *Frontiers in Endocrinology*, 9, 1–3. <https://doi.org/10.3389/fendo.2018.00291> . [in English].
- Monahan-Earley, R., Dvorak, A. M., & Aird, W. C. (2013). Evolutionary origins of the blood vascular system and endothelium. *Journal of Thrombosis and Haemostasis*, 11, 46–66. <https://doi.org/10.1111/jth.12253> . [in English].
- Raiola, M., Sendra, M., & Torres, M. (2023). Imaging approaches and the quantitative analysis of heart development. *Journal of Cardiovascular Development and Disease*, 10(4). <https://doi.org/10.3390/jcdd10040145> . [in English].
- Rowlatt, U. (1990). Comparative anatomy of the heart of mammals. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 98(1), 73–110. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1990.tb01220.x> . [in English].
- Schmidt-Ukaj, S., Gumpfenberger, M., Posautz, A., & Strauss, V. (2022). The amphibian heart. *The Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice*, 25(2), 367–382. <https://doi.org/10.1016/j.cvex.2022.01.002> [in English].
- Shah, A., Goerlich, C. E., Pasrija, C., Hirsch, J., Fisher, S., Odonkor, P., Strauss, E., Ayares, D., Mohiuddin, M. M., & Griffith, B. P. (2022). Anatomical differences between human and pig hearts and their relevance for cardiac xenotransplantation surgical technique. *JACC: Case Reports*, 4(16), 1049–1052. <https://doi.org/10.1016/j.jaccas.2022.06.011> . [in English].
- Sikora, V. Z., & Yarmolenko, O. S. (2013). Age features of morphofunctional changes in normal cardiac muscle and under the influence of damaging factors (literature review). *Journal of Clinical and Experimental Medical Research*, 1 (3), 263–274. [in English].
- Simões-Costa, M. S., Vasconcelos, M., Sampaio, A. C., Cravo, R. M., Linhares, V. L., Hochgreb, T., Yan, C. Y., Davidson, B., & Xavier-Neto, J. (2005). The evolutionary origin of cardiac chambers. *Developmental Biology*, 277(1), 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2004.09.026> . [in English].
- Somberg, J. (2020). The importance of cardiology research. *Cardiology Research*, 11(6), 355. <https://doi.org/10.14740/cr1173> . [in English].
- Stephenson, A., Adams, J. W., & Vaccarezza, M. (2017). The vertebrate heart: An evolutionary perspective. *Journal of Anatomy*, 231(6), 787–797. <https://doi.org/10.1111/joa.12687> . [in English].
- Vansiatskaia, V. K., & Kyrpaneva, E. A. (2014). Morphometric and anatomical features structures of the heart in cattle, pigs and camel. *Agriculture: Problems and Prospects*, 25, 29–35. [in English].
- Wishart, D. S. (2019). Metabolomics for investigating physiological and pathophysiological processes. *Physiological Reviews*, 99(4), 1819–1875. <https://doi.org/10.1152/physrev.00035.2018>. [in English].

Дата першого надходження статті до видання: 23.03.2026

Дата прийняття статті до друку після рецензування: 15.04.2026

Дата публікації (оприлюднення) статті: 22.05.2026



Стаття поширюється на умовах ліцензії відкритого доступу (CC BY 4.0)