

ПАРЦИАЛЬНОЕ ДАВЛЕНИЕ КИСЛОРОДА В СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦАХ КУР ВО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЕ ЭМБРИОГЕНЕЗА

**Виктор Михайлович БЕЛИЧЕНКО¹, Констанция Антониновна ШОШЕНКО¹,
Лариса Павловна КИСЛЯКОВА², Юрий Яковлевич КИСЛЯКОВ²**

¹*НИИ физиологии СО РАМН
6300117, г. Новосибирск, ул. Тимакова, 4*

²*Институт аналитического приборостроения РАН
190103, г. Санкт-Петербург, Рижский пр., 26*

На домашних курах у 10-, 15- и 19-суточных эмбрионов и 7-суточных цыплят в икроножной и грудной мышцах (ГМ и ИМ) измерено pO_2 с помощью миниатюризированного мембранного электрода типа Кларка с диаметром катода 50 мкм. Обнаружено, что средняя величина pO_2 в ИМ сохраняется в пределах 48–77 мм рт.ст., а в ГМ снижается к моменту вылупления в 4 раза, после чего несколько растет, достигая уровня pO_2 , наблюдаемого в ИМ цыплят. Обсуждаются возможные причины обнаруженного феномена.

Ключевые слова: тканевое pO_2 , скелетные мышцы, эмбриогенез.

Птичьи эмбрионы — распространенная и удобная модель для изучения ранних этапов морфофункционального развития сердечно-сосудистой системы [1, 2]. В отличие от плацентарных животных они доступны для наблюдений, а эмбриональное развитие птиц происходит вне гуморального влияния материнского организма как процесс, определяемый только генетической программой самого эмбриона.

Различаются эмбрионы птиц и млекопитающих и исходным источником внешнего кислорода, необходимого для их роста и жизнедеятельности. В кровеносные капилляры птичьих эмбрионов кислород попадает через скорлупу из атмосферного воздуха, а в капилляры млекопитающих он переходит из крови матери: в начале развития — из капилляров слизистой оболочки матки, а затем из капилляров плаценты.

При этом, несмотря на отмеченные различия, смена сосудистых структур, переносающих кислород в ткани эмбриона, сходна у этих теплокровных [3–5]. На самых ранних этапах развития эмбриона обмен газами и метаболитами с внешней по отношению к нему средой происходит с помощью кровеносного русла желточного мешка. У птиц он располагается на желтке, а у млекопитающих — соприкасается со слизистой оболочкой матки. В этот период оксигенированная венозная кровь из желточного русла, сливаясь и перемешиваясь в венозном синусе с венозной кровью из передней и задней частей тела, попадает в сердце эмбриона

и разносится по всему телу. Однако уже на ранних этапах эмбрионального развития появляется и ускоренно растет другой дыхательный орган — аллантоис, исходно тонкостенный пузырь, образующийся из стенки кишечника. У млекопитающих он прикрепляется к слизистой оболочке матки и преобразуется в плаценту, а у птиц выстилает внутреннюю поверхность скорлупы, покрытую внезародышевой оболочкой — хорионом. Между ними (в хориоаллантоисе) образуется плотно упакованная капиллярная сеть, получающая кровь из дорзальной аорты через пупочные артерии и отдающая ее в вены, отходящие из задней половины тела. У птиц капиллярная сеть в этом дыхательном органе ускоренно развивается во второй половине эмбриогенеза, и у 15-суточных эмбрионов его поверхность и плотность капиллярного русла достигают максимальных величин [6].

Переход от желточного типа дыхания к аллантоисному или к плацентарному сопровождается формированием четырехкамерного сердца и частичным разделением впадающей в сердце крови на два потока: поток от плаценты или аллантоиса и поток от самого эмбриона [4, 5]. Такое разделение обеспечивают две структуры. Одна из них — межпредсердная перегородка с отверстиями, расположенными так, что более оксигенированная кровь из устья нижней полой вены преимущественно попадает в левое сердце, а из него — в ветви дуги аорты, идущие в переднюю часть тела. Вторая структура — боталов проток, связывающий ствол

Беличенко В.М. — ст.н.с. лаборатории микроциркуляции, e-mail: belichenko@physiol.ru

Шошенко К.А. — гл.н.с. лаборатории микроциркуляции, e-mail: shoshenko@physiol.ru

Кислякова Л.П. — вед.н.с. лаборатории медико-аналитических методов и приборов, e-mail: lpkisl@mail.ru

Кисляков Ю.Я. — зав. лабораторией медико-аналитических методов и приборов, e-mail: yukisl@rambler.ru

легочной артерии с началом дорзальной аорты. Он переносит чисто венозную кровь, притекающую в правый желудочек в основном из верхней полой вены, в ту часть дорзальной аорты, которая отдает ветви в заднюю часть тела. В результате такого распределения потоков крови задняя и передняя половины тела эмбриона должны получать разную по содержанию дыхательных газов кровь. Неслучайно физиологи называли такое кровоснабжение эмбриона как существование двух кругов кровообращения — передний и задний [7]. Отсюда следует, что у куриных эмбрионов мышцы, расположенные в передней и задней частях тела — грудная и икроножная (ГМ и ИМ), должны получать разную по концентрации кислорода кровь.

В то же время мы обнаружили, что у них в период между 10 и 15 сут. эмбриогенеза в ГМ, по сравнению с ИМ, заметно снижается рост мышечной массы, но при этом увеличивается концентрация нуклеиновых кислот и более существенно повышается активность матриксных металлопротеиназ, и это состояние продолжается до вылупления [8]. Странное сочетание этих трех явлений в ГМ позволило предположить, что к концу эмбриогенеза в ней возникают условия, стимулирующие рост преимущественно кровеносных структур. Естественным стимулятором ангиогенеза принято считать тканевую гипоксию [9]. Однако данных о содержании кислорода в тканях куриных эмбрионов в этот период нам найти не удалось, в связи с чем и было предпринято настоящее исследование.

Материал и методы

Работа выполнялась на красной ИМ и белой ГМ — скелетных мышцах эмбрионов и цыплят домашних кур породы Шавер. Возраст эмбрионов 10–11, 14–15 и 18–19 сут. (далее по тексту — 10-, 15- и 19-суточные эмбрионы), возраст цыплят — 7 сут. Они выращивались до необходимого возраста из племенных яиц (ФГУП племенной птицеводческий завод «Новосибирский») в специальном инкубаторе (ДИП 56Ж) при температуре 38 °С непрерывной аэрации атмосферным воздухом, насыщенным водяными парами.

Для измерений парциального давления кислорода (pO_2), мм рт.ст., в мышцах использовали микропроцессорный анализатор кислорода «O2-01MF» (ООО «Аналитические микротехнологии», Санкт-Петербург), позволяющий непрерывно измерять pO_2 в растворе, газовых средах или в биологической ткани, их температуру и атмосферное давление воздуха. Сенсорный блок содержал миниатюризированный мембранный амперометрический O_2 -электрод типа Кларка со встроенным полупроводниковым датчиком температуры (размерами $0,3 \times 0,3 \times 0,5$ мм³) и высокоточный датчик атмосферного давления на основе интегральной микросхемы, расположенной в корпусе анализатора. Регистрацию и управление процессом измерений осуществляли с помощью компьютерной програм-

мы, обеспечивающей непрерывную графическую запись и цифровую обработку выходных сигналов сенсоров, автоматическое выполнение заданных процедур калибровки и измерений, осуществляемых с автоматической термо- и барокompенсацией, контролем показателей работоспособности датчика и допускаемого предела случайной погрешности текущих измерений, сохранением данных в памяти компьютера, обеспечением режима 1-минутной готовности электрода к измерениям при включении анализатора.

Торцевой участок электрода, отделенный от исследуемых и окружающих сред проницаемой для кислорода полимерной мембраной толщиной 5 мкм, представлял собой плоскую стеклянную поверхность диаметром 3 мм с выведенным платиновым катодом диаметром 50 мкм, контактирующим с тонким слоем электролита (суммарный объем до 50 мкл). Такая конструкция обеспечивает корректные условия измерения pO_2 в мышце, при которых радиус сенсорной площади катода в 60 раз превышал радиус торцевого участка электрода, соприкасавшегося с поверхностью мышцы, не травмируя ее и не допуская контакта с окружающим воздухом.

Для калибровки показаний анализатора использовали культуральную среду 199, близкую по химическому составу и физическим свойствам к биологическим жидкостям. Ее аэрировали воздухом в течение 20 мин при температуре 35 °С. В период проведения экспериментов атмосферное давление мало менялось, составляя $741 \pm 1,1$ мм рт.ст. ($n = 28$). Расчетное pO_2 в калибровочной аэрированной среде 199 равнялось $147 \pm 1,5$ мм рт.ст. при доле кислорода в воздухе 0,21 и давлении водяных паров при 35 °С 42 мм рт.ст.

Для оценки нулевого уровня pO_2 использовали свежеприготовленный 0,5 % раствор сульфита натрия в среде 199 при температуре 35 °С. Эту оценку проводили в конце каждого эксперимента и соответствующую поправку вносили в величину измеренного тока в мышце и контрольной среде 199.

В ходе экспериментов бокс, в котором находилась птица, приходилось периодически открывать, и температура в аэрированной среде 199 и мышце при измерениях pO_2 могла несколько снижаться. Поэтому были проведены дополнительные эксперименты по определению потерь тока в среде 199 и мышце. Они равнялись при снижении температуры на 1 °С $3,7 \pm 0,32$ % для среды 199 ($n = 36$) и $3,9 \pm 0,31$ % для мышцы ($n = 31$). Эти поправки вводились в измеренные величины токов.

Подготовку мышц эмбрионов к измерениям pO_2 осуществляли следующим образом. Яйцо располагали на специальной подставке и, обогревая его теплом настольной лампы, вскрывали со стороны воздушной камеры скорлупу, удаляли подскорлупную оболочку и на хориоаллантоисе

делали надрез вдали от залегания крупных кровеносных сосудов. Через этот разрез глазным пинцетом протаскивали переднюю или заднюю конечности эмбриона и фиксировали их на поверхности оставшейся скорлупы с помощью узких полосок лейкопластыря. Над мышцами убирали покровные ткани, увлажняли подогретой средой 199 и до момента измерения pO_2 укрывали полиэтиленовой пленкой. У цыплят похожую подготовку мышц, а также измерения в них pO_2 проводили в условиях уретанового наркоза (1000 мг/кг внутривенно). Для доступа к мышцам цыплят фиксировали на пенопластовой пластине в положении на спине или на боку. После операции эмбрионы и цыплята помещались в термостатируемый бокс с температурой воздуха 35 °С, где они находились около получаса до начала измерения.

Для измерений pO_2 электрод с помощью манипулятора подводили к намеченному участку мышцы и его торец мягко прижимали к ее поверхности. Затем проводили регистрацию температуры, величины тока, атмосферного давления и уровня локального pO_2 в течение 3–5 мин до выхода показаний в стационарный режим, после чего в последние 20 секунд выполняли процедуру определения $\bar{X} \pm Sx$ для этих параметров. На каждой мышце в разных ее частях проводили не менее трех таких измерений и среднее арифметическое значение pO_2 использовали для каждой мышцы при статистическом анализе результатов каждой серии экспериментов. В каждой серии вычисляли среднюю арифметическую и ее ошибку ($\bar{X} \pm Sx$). При этом число измерений (n) равнялось числу мышц и птиц. Достоверность различий оценивали по критерию Стьюдента.

Результаты и обсуждение

Уровни pO_2 , зарегистрированные на поверхности мышц (таблица), характеризуют некую усредненную артерио-венозную концентрацию O_2 во внешних, прилегающих к катоду мышечных слоях. Известно, что артериальное pO_2 у лабораторных животных снижается на 20–40 % при протекании крови от сердца к капиллярам большого

круга [10, 11]. Кроме того, часть O_2 , вышедшего из капилляров в интерстиций, постоянно поглощается тканевыми клетками. Если плотность потребляющих кислород клеток и волокон меняется в мышце по мере удаления от ее поверхности, то величина тканевого pO_2 может измениться. Известно, например, что красные оксидативные волокна у теплокровных, как правило, находятся в глубине мышц [12], а тканевое pO_2 в красных мышцах ниже, чем в белых гликолитических [13]. Однако если сравнивать pO_2 в одностипных слоях разных мышц у разновозрастных особей, то можно вполне корректно судить о возрастной динамике этого показателя в той или другой мышце.

Данные, представленные в таблице, отчасти были ожидаемыми. Так, у 10-суточных эмбрионов тканевое pO_2 в ИМ оказалось существенно ниже, чем в ГМ. Одна из возможных причин этого – разная концентрация кислорода в крови, поступающей в дугу аорты и в ее дорзальный отдел. Считают, что к этому времени у птиц желудочки сердца полностью разъединены, а в центре межпредсердной перегородки имеется несколько отверстий [14], и менее аэрированная кровь из правого желудочка по боталовым протокам может поступать в дорзальную аорту. Другой очевидной причиной более низкого pO_2 в ИМ может быть повышенная по сравнению с ГМ скорость дыхания ее мышечных клеток и волокон: 27 и 17 мл O_2 /(мин × кг) соответственно [15], при одинаковой в этих мышцах объемной скорости кровотока [16]. Обнаружено, что уже у 4- и 6-суточных куриных эмбрионов в тканях задней части тела уровень pO_2 ниже, чем в передней [17, 18]. Этот показатель, измеренный полярографическим микроэлектродом, оказался очень низким и уменьшался с возрастом в передней части от 11,4 до 8,4, а в задней – от 8,3 до 6,6 мм рт.ст. Заметим, что у ранних куриных эмбрионов объем интерстиции в мышцах превышает объем мышечных структур, например, у 10-суточного эмбриона – в два раза: 60 и 30 % [19]. По мере роста особи интер-

Таблица

Снижение кислородного тока (ΔI) и расчетное pO_2 в мышцах куриных эмбрионов и цыплят, $\bar{X} \pm Sx$ (n)

Возраст	Масса тела, г	Икроножная мышца		Грудная мышца	
		ΔI , %	pO_2 , мм рт.ст.	ΔI , %	pO_2 , мм рт.ст.
Эмбрионы, 10 сут.	$2,0 \pm 0,7$	$67 \pm 6,3^*$	48 (16)	$47 \pm 5,3$	77 (12)
Эмбрионы, 15 сут.	$15 \pm 0,2$	$47 \pm 8,0^*$	77 (4)	$70 \pm 4,7^{**}$	44 (4)
Эмбрионы, 19 сут.	$33 \pm 3,8$	$67 \pm 8,3^{***}$	48 (13)	$87 \pm 3,3^{**}$	19 (11)
Цыплята, 7 сут.	$44 \pm 1,1$	63 ± 10	54 (5)	$72 \pm 6,0^{**}$	41 (5)

Примечание: ΔI – доля потерь тока в мышце, по сравнению с величиной кислородного тока в аэрированной среде 199. Символами показано достоверное различие между разными мышцами эмбрионов одного возраста (*) и между одноименными мышцами эмбрионов, по сравнению с предшествующим возрастом (°). Число символов соответствует $p \leq 0,05$, 0,01 и 0,001.

стициальный объем снижается, и у 10-суточных цыплят он составляет уже 20 %. Поэтому, если у 4–6-суточных эмбрионов более 90 % участков в мышце показывают такое низкое pO_2 [17, 18], то более вероятно, что эти участки расположены в интерстиции, а не в клетках.

В то же время, по данным тех же исследователей, величины pO_2 в крови, измеренные тем же способом, у 4- и 6-суточных эмбрионов оказались существенно выше. Они не различались в сосудах передней и задней половин тела и у 6-суточных эмбрионов были несколько выше, чем у 4-суточных: соответственно 46–49 и 41–45 мм рт.ст. в дорзальной аорте, сонной и желточной артериях и 36–30 и 22–26 мм рт.ст. в венах передней и задней частей тела. По мнению исследователей, столь низкий уровень тканевого pO_2 у эмбрионов обусловлен диффузионным ограничением транспорта O_2 из крови в ткань.

По мере взросления эмбрионов и после их вылупления среднее pO_2 в ИМ достоверно не менялось, оставаясь в пределах 48–77 мм рт.ст. Возрастная динамика тканевого pO_2 в ГМ оказалась для нас неожиданной и трудно объяснимой. Почему ко времени вылупления среднее pO_2 в этой мышце значительно снизилось? Известно, что в этот период параметры скоростей дыхания и кровотока в обеих мышцах остаются прежними [15, 16]. Можно предположить, что у птиц изменилось кислородное содержание крови, направленной в дугу аорты, по сравнению с кровью в дорзальной аорте, получающей большую часть кровотока из правого сердца через боталовы протоки. Однако причины такого изменения требуют изучения. В то же время единичные исследования показывают, что у 15–17-суточных куриных эмбрионов кровь в левом желудочке, адресованная для ГМ, больше насыщена O_2 , чем кровь в ветвях дорзальной аорты, попадающая в ИМ: 55 и 32 % [4].

Однако известно, что насыщенность крови кислородом напрямую не отражает величину pO_2 в ней. Состояние системы кислотно-щелочного равновесия плазмы (ее pH, влияние эффекта Бора и уровень pCO_2) очень сильно сказываются на кислород-связывающих свойствах крови и содержании в ней растворенного O_2 , особенно у эмбрионов. Так, у куриных эмбрионов в период от 10 до 17 сут. в крови, вытекающей из аллантаиса, pO_2 снижалось с 99 до 61 мм рт.ст., а pCO_2 возрастало с 12 до 44 мм рт.ст. При этом насыщенность крови O_2 оставалась неизменной, около 90 %, а гематокрит даже повышался (с 22 до 33 %) [20]. Согласно приведенным кривым диссоциации оксигемоглобина 6-суточных куриных эмбрионов при реальных изменениях pH в крови от 7,89 до 7,42, насыщенность ее O_2 снижается: при pO_2 в крови 80 мм рт.ст. — со 100 до 40 %, а при 50 мм рт.ст. — с 45 до 20 % [18].

Эти данные позволяют предполагать, что низкий уровень pO_2 в ГМ у поздних куриных эмбрионов может быть следствием замедленной скорости диссоциации оксигемоглобина в протекающей по ее капиллярам крови и сниженного поэтому потока кислорода в ткань. К такому явлению могут привести низкие уровни pH и pCO_2 в ткани, обусловленные особенностями метаболизма мышечных структур ГМ в этот период.

Есть мнение, что временная и строго локализованная гипоксия в структурах эмбриона, например в сердце, необходима для его нормального развития: она вызывает апоптоз одних структур и стимулирует рост других [9, 21]. Возможно, такая физиологическая гипоксия развивается и в ГМ. Она, возможно, необходима для формирования метаболизма белого мышечного волокна, требующего более низкого уровня критического pO_2 . У взрослых кур потребность мышечных волокон ГМ в кислороде и его критическое напряжение на поверхности волокна существенно ниже, чем у волокон ИМ: соответственно 4,3 и 18 мл O_2 /(мин × кг), 8 и 33 мм рт.ст. [15]. В то же время временная физиологическая гипоксия, будучи сильным стимулом ангиогенеза, может вызывать в ГМ ускоренный рост кровеносных сосудов. Наши опыты показали, что в период между 15-ми и 19-ми сутками эмбриогенеза в этой мышце, по сравнению с ИМ, на фоне снижения скорости роста мышечной массы (ее относительная масса уменьшается) увеличивается концентрация

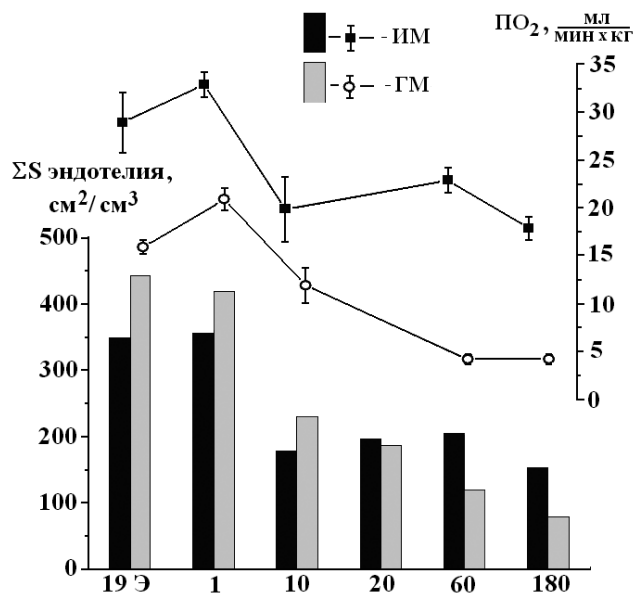


Рис. Скорость потребления кислорода мышечными волокнами, $мл O_2/(мин \times кг)$, (PO_2 — справа, $X \pm Sx$) и площадь внутренней поверхности капилляров (ΣS — слева) в красной икроножной (ИМ) и белой грудной (ГМ) мышцах 19-суточных эмбрионов (Э) и разновозрастных кур, расчеты по данным [15]

нуклеиновых кислот, что свидетельствует о повышении плотности клеток. При этом активность матриксных металлопротеиназ становится наиболее высокой, и это служит показателем роста клеточной массы, преимущественно клеток кровеносной системы. Интересно, что ГМ цыпленка в течение первых трех недель его постэмбриональной жизни избыточно васкуляризирована, что косвенно свидетельствует об ускоренной васкуляризации этой мышцы в эмбриогенезе. **Рисунок** показывает, что в ГМ, по сравнению с ИМ, суммарная поверхность лежащих в ней капилляров выше, хотя потребность ее волокон в кислороде существенно ниже. Причины такого явления требуют дальнейшего изучения.

Список литературы

1. *Ruijtenbeek K., De Mey J.G.R., Blanco C.E.* The chicken embryo in developmental physiology of the cardiovascular system: a traditional model with new possibilities // *Am. J. Physiol.* 2002. 283. R549–R551.
2. *Ferguson J.E., Kelley R.W., Patterson C.* Mechanism of endothelial differentiation in embryonic vasculogenesis // *Arterioscler. Thromb Vasc. Biol.* 2005. 25. 2246–2254.
3. *Рольник В.В.* Биология эмбрионального развития птиц. Л.: Наука, 1968.
Rol'nik V.V. Biology of embryonic development of birds. L.: Nauka, 1968.
4. *White H.T.* Experimental studies on the circulatory system of the late chick embryo // *J. Exp. Biol.* 1974. 61. 571–592.
5. *Карлсон Б.* Основы эмбриогенеза по Пэттену. Том 1 и 2. М.: Мир, 1983.
Carlson B. Patten's foundations of embryology. V. 1 and 2. M.: Mir, 1983.
6. *Коростышевская И.М., Максимов В.Ф., Баранов В.И.* Многофункциональная морфология хориоаллантоисной оболочки куриного эмбриона // *Рос. физиол. журн.* 2006. 92. (7). 889–902.
Korostyshevskaya I.M., Maksimov V.F., Baranov V.I. Multifunctional morphology of chick chorioallantois membrane // *Ros. fiziol. zhurn.* 2006. 92. (7). 889–902.
7. *Аршавский И.А.* Физиология кровообращения во внутриутробном периоде. М.: Медгиз, 1960.
Arshavski I.A. Physiology of blood circulation in the intra-uterine period. M.: Medgiz, 1960.
8. *Беличенко В.М., Короленко Т.А., Жанаева С.Я., Шошенко К.А.* Активность матриксных металлопротеиназ в скелетных мышцах куриных эмбрионов разного возраста // *Журн. эвол. биохимии и физиологии.* 2009. 45. (3). 343–345.
Belichenko V.M., Korolenko T.A., Zanaeva S.Ya. Shoshenko C.A. Activity of matrix metalloproteinases in skeletal muscles of chicken embryos of different age // *Zhurn. evol. biokhimii i fiziologii.* 2009. 45. (3). 343–345.
9. *Wikenheiser J., Doughman Y.-Q., Fisher S.A., Watanabe M.* Differential levels of tissue hypoxia in the developing chicken heart // *Dev. Dyn.* 2006. 235. 115–123.
10. *Tsai A.G., Johnson P.C., Intaglietta M.* Oxygen gradients in the microcirculation // *Physiol. Rev.* 2003. 83. 933–963.
11. *Шошенко К.А.* Критическое напряжение кислорода в клетках и тканях и капиллярный кровоток // *Вопросы экспериментальной и клинической физиологии дыхания.* Тверь, 2007. 257–267.
Shoshenko C.A. Critical oxygen pressure in cells and tissues and a capillary blood flow // *Voprosy eksperimental'noi i klinicheskoi fiziologii dykhaniya.* Tver, 2007. 257–267.
12. *Шошенко К.А.* Кровеносные капилляры. Новосибирск: Наука, 1975.
Shoshenko C.A. Blood capillaries. Novosibirsk: Nauka, 1975.
13. *Исаакян Л.А.* Напряжение кислорода *in vivo* в различных мышцах мелких животных // *Физиол. журн. СССР.* 1966. 52. (6). 771–775.
Isaakyan L.A. Oxygen pressure of *in vivo* in various muscles of small animals // *Fiziol. zhurn. SSSR.* 1966. 52. (6). 771–775.
14. *Martinsen B.J.* Reference guide to the stages chick heart embryology // *Dev. Dyn.* 2005. 233. 1217–1237.
15. *Baranov V.I., Belichenko V.M., Shoshenko C.A.* Oxygen diffusion coefficient in isolated chicken red and white skeletal muscle fibers in ontogenesis // *Microvasc. Res.* 2000. 60. 168–176.
16. *Беличенко В.М., Шошенко К.А.* Кровеносное русло в скелетных мышцах кур во второй половине эмбриогенеза: форма, кровоток и сосудистая реактивность // *Онтогенез.* 2009. 40. (2). 126–135.
Belichenko V.M., Shoshenko C.A. Blood bed in skeletal muscles in second half of chicken embryogenesis: the form, a blood flow and vessels reactivity // *Ontogenez.* 2009. 40. (2). 126–135.
17. *Meuer H.-J., Baumann R.* Oxygen pressure in intra- and extraembryonic blood vessels of early chick embryo // *Respir. Physiol.* 1988. 71. (3). 331–341.
18. *Baumann R., Meuer H.-J.* Blood oxygen transport in the early avian embryo // *Physiol. Rev.* 1992. 72. (4). 941–965.
19. *Belichenko V.M., Korostyshevskaya I.M., Maksimov V.F., Shoshenko C.A.* Mitochondria and blood supply of chicken skeletal muscle fibers in ontogenesis // *Microvasc. Res.* 2004. 68. 265–272.
20. *Tazawa H.* Measurement of respiratory parameters in blood of chicken embryo // *J. Appl. Physiol.* 1971. 30. (1). 17–20.
21. *Druyan S., Cahaner A., Ashwell C.M.* The expression patterns of hypoxia-inducing factor subunit 6-1, heme oxygenase, hypoxia upregulated protein 1, and cardiac troponin T during development of the chicken heart // *Poult. Sci.* 2007. 86. 2384–2389.

PARTIAL PRESSURE OF OXYGEN IN CHICKEN SKELETAL MUSCLES DURING SECOND HALF OF EMBRYOGENESIS

**Victor Mikhaylovich BELICHENKO¹, Constance Antoninovna SHOSHENKO¹,
Larisa Pavlovna KISLYAKOVA², Yuriy Yakovlevich KISLYAKOV²**

¹*Institute of Physiology SB RAMS
630117, Novosibirsk, Timakov st., 4*

²*Institute for Analytical Instrumentation RAS
190103, Sankt-Petersburg, Rizhsky pr., 26*

At 10-, 15- and 19-day-old chicken embryos and 7- day-old chickens in pectoralis and gastrocnemius muscles (PM and GM) pO₂ has been measured (it is used an Clark electrode with cathode diameter 50 mkm). It is revealed, that during this period average pO₂ in GM is kept within 48–77 mm Hg; in PM pO₂ is reduced by the hatching moment in 4 times, whereupon grows a little, reaching a level pO₂ in GM of chickens. The possible reasons of this phenomenon are discussed.

Key words: tissue pO₂, skeletal muscle, chicken, embryogenesis.

Belichenko V.M. — senior scientist of laboratory of microcirculation, e-mail: belichenko@physiol.ru

Shoshenko C.A. — main scientist of laboratory of microcirculation, e-mail: shoshenko@physiol.ru

Kislyakova L.P. — leading scientist of laboratory of medical-analytical methods and devices, e-mail: lpkisl@mail.ru

Kislyakov Yu.Ya. — head of laboratory of medical-analytical methods and devices, e-mail: yukisl@rambler.ru