

УДК 611.1;612.1;612.6

АОРТА, ЛЕГОЧНАЯ АРТЕРИЯ И ПОТОКИ КРОВИ ПО НИМ У КУР ВО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЕ ЭМБРИОГЕНЕЗА И ПОСЛЕ ВЫЛУПЛЕНИЯ

© 2014 г. В. М. Беличенко, Е. В. Ходырев, К. А. Шошенко

Научно-исследовательский институт физиологии и фундаментальной медицины Сибирского отделения РАН
630117, Россия, г. Новосибирск, ул. Тимакова, 4

E-mail: shoshenko@physiol.ru

Поступила в редакцию 11.02.13 г.

Окончательный вариант получен 21.08.13 г.

Цель работы – определить изменения потока крови в артериальных магистралах, выходящих из сердца кур, по изменению просвета этих магистралей в период эмбриогенеза (на 10-, 15- и 19-е сут) и через 6 сут после вылупления. Для этого проводили посмертную морфометрию аорты, легочных артерий и артериальных (боталловых) протоков АП от выхода их из сердца до конечного внеорганического ветвления. Показано, что в этот период: 1, – начальные просветы аорты и легочной артерии равны между собой и равно повышаются (с временной остановкой в последнюю четверть эмбриогенеза) по мере увеличения массы тела (Мт); 2, – доля правого желудочка в суммарном минутном объеме кровообращения (МОК) несколько меньше, чем левого, но приближается к равному с ним к концу эмбриогенеза; 3, – по мере роста эмбрионов доля суммарного МОК, протекающая: через переднюю (до впадения в аорту АП) часть тела снижается (с 41% до 33%), среднюю часть – растет (с 17% до 31%), а в задней части (после бифуркации аорты), где располагается хориоаллантаисная мембрана ХАМ, почти не меняется; 4, – после вылупления (и исчезновения ХАМ) МОК левого желудочка кратно растет из-за соединения двух потоков крови из сердца (через восходящую аорту и АП) в один, который течет последовательно по малому и большому кругам, приводя к кратному повышению органного кровотока.

Ключевые слова: распределение сердечного выброса, аорта, артериальный проток, куры, эмбриогенез.

DOI: 10.7868/S0475145014020025

ВВЕДЕНИЕ

Значительный интерес к закономерностям раннего развития сердечно-сосудистой системы (ССС) в настоящее время обусловлен убеждением, что нарушения в ее структуре и функции, обнаруженные у взрослого организма, могут начинаться в период эмбрионального и раннего онтогенетического формирования этой системы, особенно, если оно протекает в присутствии неблагоприятных факторов (Felmeden et al., 2003; Nathanielsz, Hanson, 2003; Savolainen et al., 2009). Этот интерес, возникший давно, касается и закономерностей эмбрионального формирования крупных сосудистых магистралей, прежде всего, артериальных, знания о которых необходимы для понимания характера нарушения кровотока при пороках ССС и поиска наиболее адекватных способов их оперативного лечения.

Эмбриональное развитие ССС теплокровных часто изучается на куриных эмбрионах, ССС которых во многом сходна с млекопитающими, а ряд параметров ее доступен для прямых морфофункциональных измерений (White, 1974; Hu,

Clark, 1989; Mulder et al., 1998, 2002; Burggren et al., 2004; Lucitti et al., 2005; Беличенко, Шошенко, 2009; Wang et al., 2009). Характерной структурой эмбриональной ССС теплокровных является артериальный (боталлов) проток (АП), через который венозная кровь, поступившая в правое предсердие, течет в дорзальную аорту. АП развивается параллельно с разделением желудочков сердца на две полости, артериального конуса на аорту и легочную артерию и с формированием дыхательных органов эмбрионов – плаценты у млекопитающих и хорио-аллантаисной мембраны (ХАМ) у птиц. Одновременно развиваются и сами легкие (рис. 1). Для кур все эти процессы начинаются на 3–4-е сутки эмбриогенеза и завершаются, в основном, к концу его. Легочная артерия выделяется из артериального конуса вместе с последней 6-й парой аортальных дуг, которые превращаются в две ветви этой артерии, временно сохраняющие связь с дорзальной аортой. Место этой связи означает у кур переход грудной части аорты в дорзальную. Левая и правая легочные артерии в начале своего пути отдают небольшие ветви в сами

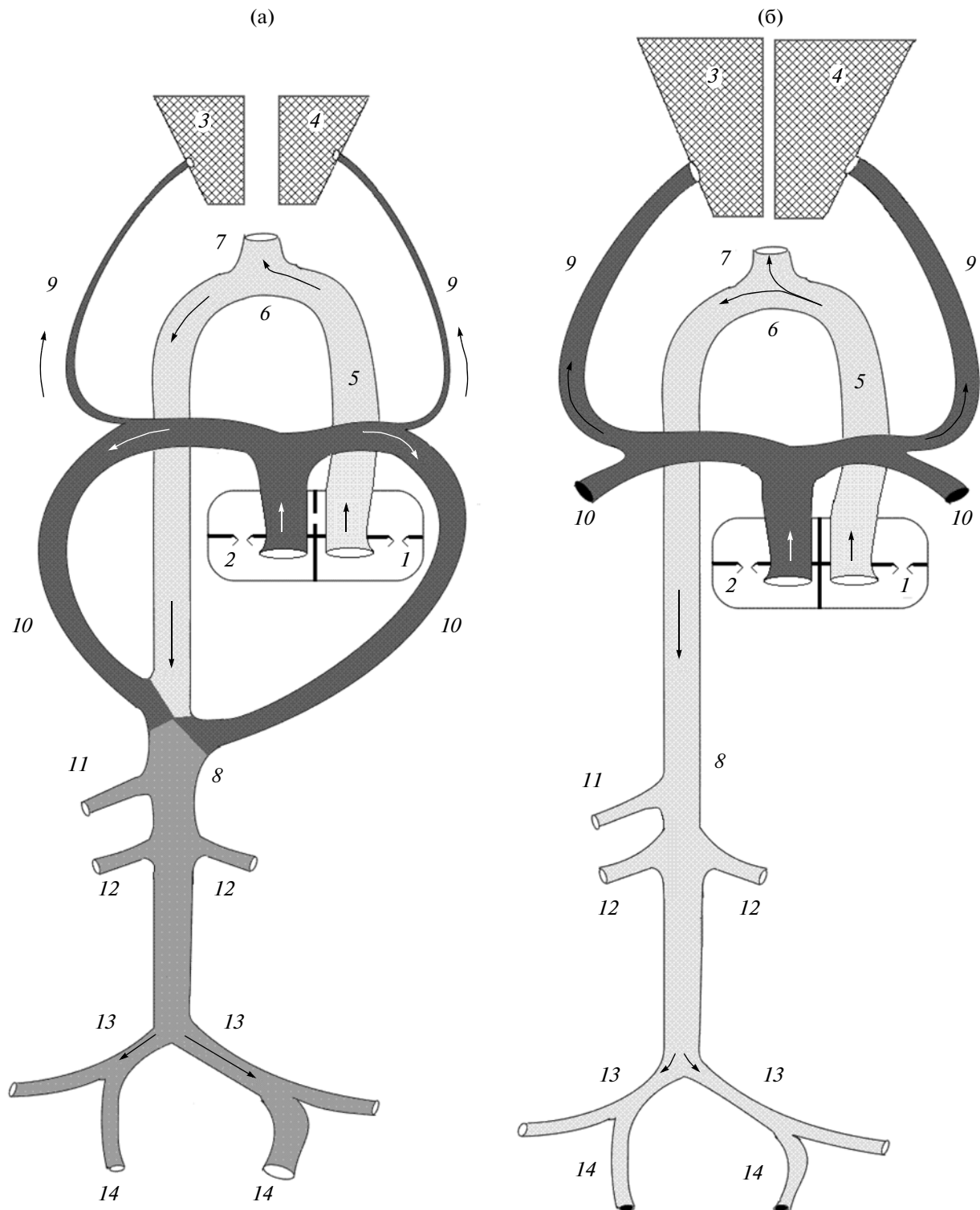


Рис. 1. Схема артериального дерева и направление потоков крови у 19-суточного куриного эмбриона (а) и цыпленка (б), (Беличенко и др., 2011).

1 и 2 – левый и правый желудочки, 3 и 4 – правое и левое легкое, 5 и 6 – восходящая аорта и ее дуга, 7 – артерии передней части туловища и головы, 8 – дорзальная аорта, 9 – легочные артерии, 10 – артериальные (боталловы) протоки, 11 – артерии пищеварительных органов и селезенки, 12 – артерии почек, 13 – седалищные (ягодичные) артерии для тканей задней части туловища, 14 – аллантоисные артерии у эмбриона. Зачерненные просветы сосудов 10 и 14 у цыплят обозначают их исчезновение.

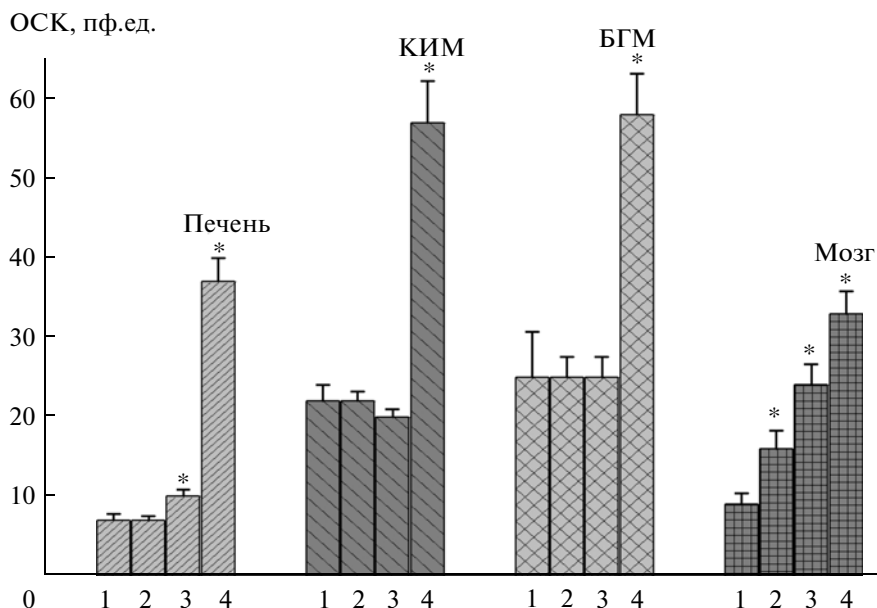


Рис. 2. Объемная скорость кровотока в органах кур в период эмбриогенеза (1–10 сут, 2–15 сут, 3–19 сут) и 4–5 сут после вылупления, $M \pm m$.

Рисунок сделан по опубликованным данным (Беличенко и др., 2011; Турганбаева и др., 2011). Скорость кровотока измерялась лазер – Допплер флоуметром ЛАКК-01 и выражалась в перфузионных единицах; КИМ и БГМ – красная икроножная и белая грудная мышцы. Показано достоверное отличие (*) по сравнению с предыдущим возрастом при $p \leq 0.05$.

легкие, после чего они становятся АП. У птиц их два, у млекопитающих сохраняется только левый АП (Карлсон, 1983). АП вместе с межпредсердным отверстием необходимы для адекватного кровоснабжения эмбриона. Через межпредсердное отверстие часть венозной крови, притекающей из верхней и нижней полых вен в правое предсердие, попадает в левый желудочек, а из него, – в восходящую аорту, ее дугу и в переднюю часть туловища, где располагаются сердце и голова. Другая часть крови течет в правый желудочек и через АП возвращается в дорзальный отдел аорты, который снабжает кровью заднюю часть туловища с пищеварительными органами, почками и дыхательные органы плода. При переходе на легочное дыхание АП закрываются. Механизм их закрытия, интенсивно изучаемый в последние годы, схож у млекопитающих и птиц, и сигналом к нему служит подъем концентрации кислорода в крови при появлении легочного дыхания. При этом необходима зрелость всей биохимической цепочки, приводящая к сокращению мышечных клеток, преимущественно расположенных в легочной части АП (Agren et al., 2007; Belanger et al., 2008; Cogolludo et al., 2009).

Предпосылкой нашей работы были данные о динамике объемной скорости кровотока (ОСК в единице массы органа) в органах кур во второй половине эмбриогенеза и первые дни после вылупления (Беличенко и др. 2011; Турганбаева

и др., 2011). Оказалось, что величины ОСК в печени и икроножных мышцах, получающих кровь из дорзальной аорты, и в грудных мышцах, кровоснабжение которых осуществляют подключичные артерии (из дуги аорты), всю вторую половину эмбриогенеза сохраняются почти неизменными, однако кратно (и почти одинаково для мышц) возрастают после вылупления. При этом кровоток в полушариях головного мозга увеличивался постоянно за все время наблюдений (рис. 2). Очевидно, механизмы изменения ОСК при появлении дыхания и закрытии АП в органах, “принадлежащих” дуге аорты и ее дорзальной части, различны. И для понимания их необходимо было сопоставить величину потоков крови из аорты в переднюю и заднюю части тела в разные периоды эмбриогенеза и после вылупления.

Единственная работа с оценкой таких потоков у птиц была проведена Р.Т. White (1974) на 16-суточных куриных эмбрионах (весь эмбриогенез 21 сут). Исследователь показал, что тушь, введенная в аллантаоисную вену, попадает в оба предсердия, легочную артерию и аортальную дугу, а тушь из верхней полых вен – только в правое предсердие и легочную артерию. При этом среднее насыщение кислородом крови в аллантаоисной вене, левом и правом желудочках, аллантаоисной артерии и яремной вене равнялось 66, 50, 32, 32 и 22% при максимальном насыщении ее (100%) 10.3 об. %. Используя эти данные, уравнение Фика и извест-

ный по публикациям кислородный запрос 16-суточного плода (Мг ~ 14 г), исследователь примерно оценил у него суммарный (для обоих желудочков) минутный объем кровообращения (МОК), его доли, протекающие по аорте до впадения АП и после его впадения, в том числе долю, адресованную в ХАМ, а также соотношение потоков крови из левого и правого (через АП) желудочков в дорзальной аорте.

Других данных на эту тему у птиц до сих пор нет, поэтому ряд основных вопросов в ней остаются практически без ответа: какое количество крови попадает из правой половины сердца в левую, и каково соотношение МОК каждого желудочка в их суммарном МОК? Каково в дорзальной аорте соотношение крови из АП и из грудной аорты? Каковы доли суммарного МОК, адресованные в разные сегменты тела (передний, средний и задний)? Как меняются потоки крови в аорте в период эмбриогенеза и после вылупления?

Заметим, что млекопитающие в этом отношении исследованы лучше. Данные для них получены, как правило, на овцах во второй половине беременности, когда масса тела (Мг) плода достигала приемлемых для опытов размеров (>100 г) и позволяла каниюлировать его центральные сосуды для взятия проб крови и применения методов измерения кровотока (лазер – Допплер флоуметрия или меченые микросферы) (Rudolph, 1985; Itskovitz et al., 1987). В последние годы с помощью эхокардиографии просвета крупных артерий и наружных доплеровских измерителей скорости кровотока в них, получены данные о величинах МОК и о кровоснабжении разных регионов и органов человека на протяжении большей части его эмбриональной жизни (Poutanen et al., 2003; Vimpeli et al., 2009). При обсуждении нашего материала мы используем эти данные.

Мы решили подойти к оценке потоков крови из сердца у развивающихся кур, используя доступный морфометрический метод, – оценивать величину потока, покидающего аорту, по изменению ее просвета. Основанием для такого исследования послужили следующие данные. Хорошо известно, что у взрослых и растущих животных просвет аорты по мере удаления от сердца сужается, что связано с отхождением от нее в соответствующие сегменты туловища магистральных артерий. При этом исследователи подтверждают правило аортальных разветвлений (“flowdependence rule”), согласно которому в бифуркациях аорты суммарный просвет русла (аорта после ветвления + образованная ветвь) не меняется на всем протяжении аорты, а снижение ее просвета после поочередного отхождения ветвей отражает снижение в ней потока крови. Это правило считается справедливым и для эмбриональной аорты (Angelini et al.,

1988). Используют его и в клинике, оценивая быстрые изменения величины потока в магистральных артериях по изменению их прижизненного просвета (Stevanov et al., 2001).

Однако это правило справедливо, если на всем протяжении аорты средняя линейная скорость кровотока (V) сохраняется неизменной. Публикаций на эту тему немного, но обнаруженные нами литературные данные, действительно, говорят о сохранности или малой изменчивости средней V в разных участках аорты (Каро и др., 1981). Так, у наркотизированных зрелых собак средняя V в аорте от выхода из сердца и до конечной бифуркации сохранялась около 20 см/с, хотя просвет ее при этом снижался в 5.3 раза. (Attinger et al., 1966). Исследования на 168 испытуемых в возрасте 2–27 лет показали, что средняя V в аорте при выходе ее из сердца и перед диафрагмой достоверно не меняется ($X \pm SD$): 80 ± 12 и 89 ± 15 см/с, хотя просвет аорты снижается более, чем в 2 раза (Poutanen et al., 2003). Интересно, что сама величина средней V у этих разновозрастных испытуемых сохранялась неизменной, иллюстрируя возрастное постоянство “flowdependence rule”. У плодов человека на 21–27-й неделе беременности V в грудной и дорзальной аорте также достоверно не различалась ($X \pm SD$): 116 ± 19 и 100 ± 19 см/с (Lingman, Marsál, 1986).

Есть и теоретическое обоснование структуре наиболее длинного кровеносного пути в органе или регионе, который создает его магистральная артерия (сюда относится и аорта). Согласно модельным расчетам А.С. Голубя форма разветвлений магистральных артерий должна минимизировать длительность нахождения в них крови и величину затрачиваемой на кровотоки мощности. Для этого, при их, как правило, асимметричном разветвлении, не должны меняться суммарный просвет ветвей (по сравнению с просветом ствола) и V в более широкой ветви, которая является продолжением ствола (Шошенко и др., 1982). Эмпирические данные, подтверждающие эти свойства бифуркаций крупных внутриорганных артерий, описаны нами в цитированной монографии.

В настоящей работе приведены данные о просвете (и толщине стенки) аорты и легочной артерии у развивающихся куриных эмбрионов и ранних цыплят (таких исследований не проводилось) и с опорой на “flowdependence rule” сделана для них оценка артериальных потоков крови из сердца.

МЕТОДИКА

Работа проведена на 9-10-, 14-15-, 18–20-суточных эмбрионах и на 4–9-суточных цыплятах (их называем Э 10-, Э 15-, Э 19- и Ц 6-суточными) кур линии Леггорн. Масса их тела и количество особей (n) составляли, соответственно, 2 ± 0.1 (9),

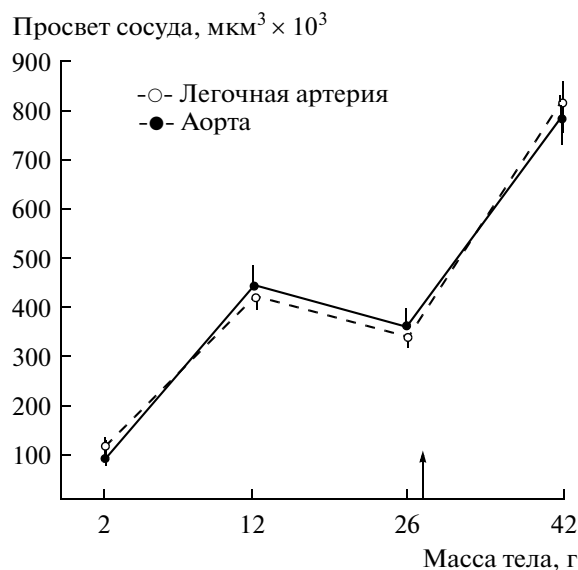


Рис. 3. Начальные просветы общей легочной артерии и восходящей аорты (после ответвления коронарной артерии) у 10-, 15-, 19-суточных куриных эмбрионов и 6-суточных цыплят, $M \pm m$ (n особей 9, 5, 8 и 6, соответственно). Показано время вылупления.

12 ± 0.4 (5), 26 ± 1.3 (8) и 42 ± 2.2 г (6). Эмбрионы выращивались в отечественном инкубаторе ДИП 56Ж до нужного возраста из оплодотворенных яиц, приобретаемых на птицефабрике (ЗАО Птицефабрика “Ново-Барышевская”, Новосибирск), подробности см. (Беличенко и др., 2011). Вылупившихся цыплят содержали и кормили в лабораторных клетках.

Измерение сосудистого просвета проводили *in situ* на посмертно фиксированных в 5% формалине тушках эмбрионов и цыплят под микроскопом МБС-2 с помощью его окулярной шкалы с ценой одного деления от 100 до 14 мкм. Просвет аорты измеряли в четырех местах: сразу после выхода из сердца, в грудной части перед впадением обоих АП, после их впадения перед ответвлением чревной артерии и перед отхождением двух ягодичных артерий, снабжающих кровью, в основном, ХАМ. Это место в тексте называем бифуркацией дорзальной аорты. В легочном русле измеряли просвет общей легочной артерии (ЛА) перед делением ее на левую и правую ветви, просвет каждой ветви после бифуркации. Затем измеряли этот параметр у двух ветвей, образованных каждой из этих артерий: собственно легочной ветви, идущей в формирующиеся легкие, и АП у места его впадения в аорту. Нужный участок сосуда очищали от окружающих тканей, разрезали поперек бритвой, и место разреза поворачивали в удобную для измерения горизонтальную плоскость. В некоторых случаях для этого использовались вырезанные из сосуда кольца. Кольца из наиболее мелких сосудов измерялись под микроскопом Ах-

iostar plus (Zeiss). Наружный диаметр сосуда (Дех) и толщину его стенки (h) измеряли в двух взаимно перпендикулярных направлениях (в расчетах использовалась средняя этих двух измерений), и по этим данным вычисляли внутренний диаметр сосуда (Дин). Если сосудистый просвет имел неправильную форму, то находили среднюю из наименьшей и наибольшей величин Дех и h . В тексте h выражена в % от 0.5Дех.

Толщину боковых стенок левого и правого желудочков и межжелудочковой перегородки измеряли (микроскоп МБС-2) на поперечных срезах, разделяющих желудочки от предсердий до верхушки на четыре равные по толщине срезы. У каждой особи находили среднюю величину этого показателя для трех срезов, расположенных ниже предсердия. Массу тела и массу сердца (M_t и M_c) измеряли у 4 возрастных групп по 10 особей в каждой.

Статистическую обработку данных проводили стандартными методами с определением средней арифметической, ее ошибки ($M \pm m$). Достоверность различий признаков оценивали по критерию Стьюдента для равновеликих малых выборок при $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Начальные просветы аорты и общей ЛА и характер их увеличения, начиная с середины эмбриогенеза, у кур одинаковы (рис. 3). В целом, их просветы растут, и у 6-суточных цыплят, по сравнению с 10-суточными эмбрионами, увеличиваются в 8 и 7 раз, соответственно. Однако в период

Таблица 1. Масса сердца у куриных эмбрионов и цыплят, $M \pm m$ ($n = 10$)

Параметр	Э 10 сут	Э 15 сут	Э 19 сут	Ц 1 сут	Ц 3 сут	Ц 5 сут
Мт, г	24 ± 0.08	13 ± 0.3	25 ± 1.1	29 ± 0.9	37 ± 0.9	43 ± 1.2
Мс, мг	23 ± 1.0	107 ± 2.9	146 ± 3.9	178 ± 7.6	245 ± 14	306 ± 26
Мс, %	0.91 ± 0.02	0.82 ± 0.03*	0.53 ± 0.02*	0.62 ± 0.03*	0.66 ± 0.03	0.71 ± 0.05

Примечание. Показано различие с предшествующим возрастом при $p \leq 0.05$. Мт – масса тела, Мс – масса сердца, Э – эмбрионы, Ц – цыплята.

Таблица 2. Площадь просвета артерий легочного русла (верхняя строка, 10^3 мкм^2) и его доля от исходной в начале общей ЛА (нижняя строка, %) у куриных эмбрионов и цыплят, $M \pm m$ (n сосудов)

Сосуд (n)	Э 10 сут	Э 15 сут	Э 19 сут	Ц 6 сут
Общая ЛА после выхода из сердца	110 ± 15 (7) 100 ± 14	414 ± 19 (5) 100 ± 4.6	347 ± 29 (6) 100 ± 2.4	807 ± 31 (6) 100 ± 3.9
Правая и левая ЛА после бифуркации	104 ± 16 (14) 94 ± 14	377 ± 38 (10) 91 ± 9.0	280 ± 20 (12) 85 ± 6.6	776 ± 41 (12) 96 ± 5.1
Правая и левая ЛА, идущие в легкие	1.3 ± 0.16 (5) 1.2 ± 0.14	10 ± 1.0 (10) 2.3 ± 0.24	44 ± 7.2 (12) 12 ± 2.4	
Правый и левый АП перед впадением в аорту	94 ± 15 (14) 86 ± 14	342 ± 38 (10) 82 ± 9.0	241 ± 16 (12) 72 ± 6.3	

Примечание. Э – эмбрионы, Ц – цыплята, ЛА – легочная артерия, АП – артериальный проток.

между 15- и 19-ми сутками эмбриогенеза их просвет не меняется. Возможно, это связано с резким снижением пролиферативной активности сосудистых клеток, обнаруженным в дорзальной аорте кур на 16–19-е сутки эмбриогенеза: она в 3–8 раз ниже, чем у 12-суточного эмбриона (Lee et al., 1997). По данным исследователей до 12 сут эмбриогенеза интенсивное деление сосудистых клеток в аорте происходит преимущественно в ее адвентиции, что приводит к ее поперечному увеличению. После 12 сут на фоне общего снижения пролиферативной активности клеток сосудистой стенки эта активность заметно увеличивается в предшественниках миоцитов и ускоренно формируется средний мышечный слой. Исследователи полагают, что такой двухфазный характер формирования сосудистой стенки в эмбриогенезе может осуществляться во всех артериальных сосудах русла.

Такие процессы, наверное, происходят и в легочном русле. При этом равенство начальных просветов аорты и общей ЛА сохраняется (рис. 3), однако стенка аорты всегда остается толще, чем

стенка ЛА; ниже показаны Дех (первая строка), h (вторая строка) и различие h между сосудами:

	Э 10 сут	Э 15 сут	Э 19 сут	Ц 6 сут
Аорта	702 ± ± 32 мкм	1278 ± ± 53 мкм	1333 ± ± 74 мкм	1992 ± ± 56 мкм
	50 ± 1.9% (7)	43 ± 2.5% (5)	49 ± 4.0% (6)	51 ± 2.1% (6)
Общая ЛА	632 ± ± 38 мкм	1062 ± ± 54 мкм	1171 ± ± 28 мкм	1362 ± ± 41 мкм
	42 ± 2.9%* (7)	32 ± 2.0%* (5)	44 ± 2.6% (6)	25 ± 2.0%* (5)

Интересно, что резкое снижения толщины стенки аорты происходит в начале ее дорзальной части (h падает с $35 \pm 2.4\%$ до $20 \pm 2.0\%$, $n = 18$) после впадения в нее относительно тонкостенного АП с $h = 24 \pm 2.1\%$ ($n = 36$).

Остановка в расширении просвета выходящих из сердца артериальных магистралей в последней четверти эмбриогенеза сопровождается и наиболее низкой скоростью увеличения массы сердца

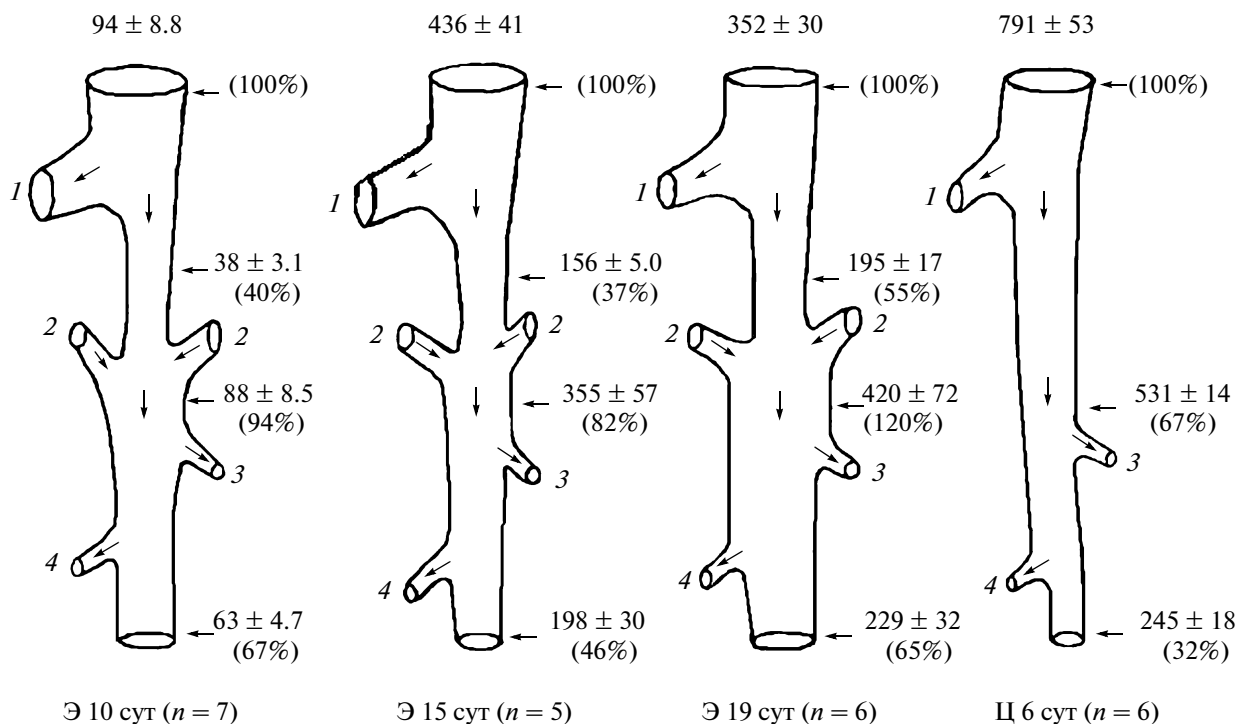


Рис. 4. Просвет аорты у куриных эмбрионов и цыплят, измеренный у выхода ее из сердца (вверху), перед и после впадения артериальных протоков и перед бифуркацией, 10^3 мм^2 ; в скобках – % от исходного просвета, принятого равным 100 ($n = 7, 5, 6$ и 6 , соответственно) $M \pm m$.

Схематически показаны артерии, отходящие от дуги аорты и ее грудной части (1), артериальные протоки (2), артерии брюшных органов и почек (3 и 4). Стрелки показывают направление потоков крови. Для наглядности диаметр сосуда на рисунке количественно соответствует площади его поперечного сечения.

плодов. Известно, что эта скорость по мере роста куриных эмбрионов снижается и, например, у 6-суточных эмбрионов, по сравнению с 2-суточными, относительная M_c падает с 4.5% до 1.2% (Hu, Clark, 1989). Наши измерения показывают, что это падение продолжается всю вторую половину эмбриогенеза, и наименьшая относительная M_c наблюдается у 19-суточных особей. После вылупления, возможно, ближе к концу эмбриогенеза, с переходом к легочному дыханию увеличение M_c начинает опережать увеличение M_t (табл. 1). Подобное явление у кур описано ранее (Yang, Siegel, 1997).

Просвет русла общей ЛА, ограниченный выходом ее из сердца и концом АП, достоверно не меняется (табл. 2). Заметим, что общая ЛА – очень короткий сосуд и, возможно, измеряемый участок ее после выхода из сердца перед бифуркацией несколько расширен, как любой сосудистый ствол перед его разветвлением (Шошенко и др., 1982). Поэтому правильнее проводить сравнение с суммарным просветом ее двух ветвей.

Известно, что у 19-суточных эмбрионов в дыхательных путях начинают находить воздух (Vince, 1976), и табл. 2 показывает, что доля про-

света собственно легочных артерий у них увеличивается до 12% начального просвета легочного пути. При этом снижается и толщина стенок артерий, идущих в сами легкие, особенно после вылупления; ниже показаны Дех (первая строка), h (вторая строка) и различие h с предыдущим возрастом:

Э 10 сут	Э 15 сут	Э 19 сут	Ц 6 сут
$75 \pm 9.8 \text{ мкм}$	$190 \pm 18 \text{ мкм}$	$303 \pm 23 \text{ мкм}$	$514 \pm 23 \text{ мкм}$
$54 \pm 2.8\%$	$58 \pm 2.6\%$	$46 \pm 1.1\%^*$	$19 \pm 1.6\%^*$
(7)	(10)	(12)	(12)

Возможно, к концу эмбриогенеза малый просвет легочных артерий, в значительной степени, обусловлен мышечным спазмом. Так, у поздних плодов овец легочный кровоток может увеличиваться в 8 раз при введении ацетилхолина в собственно легочную артерию (De Vroomen et al., 1998).

Если просвет эмбрионального легочного русла от выхода общей ЛА до впадения АП в дорзальную аорту сохраняется почти неизменным, то просвет аорты (после отдачи коронарной арте-

Таблица 3. Толщина плотного слоя во внешней стенке левого и правого желудочков у куриных эмбрионов и цыплят, $M \pm m (n)$

Возраст, сут Мт, г (n)	Измеренная высота желудочков, %	Диаметр желудочков (Дж), мм	Доля плотных структур, % Дж	Доля среди плотных структур, %		
				перегородка	левый желудочек	правый желудочек
Э 10 сут 2.9 ± 0.11 (5)	69 ± 3.3	2.9 ± 0.14	47 ± 2.7	51 ± 1.8	32 ± 1.1	17 ± 1.7
Э 15 сут 12 ± 0.4 (5)	80 ± 4.4	3.6 ± 0.01	39 ± 2.2	38 ± 3.2	38 ± 4.1	24 ± 2.3
Э 19 сут 27 ± 2.0 (5)	80 ± 4.8	4.5 ± 0.16	41 ± 3.9	38 ± 2.6	45 ± 3.6	27 ± 1.5
Ц 6 сут 42 ± 2.2 (6)	78 ± 3.5	6.3 ± 0.12	37 ± 1.8	38 ± 2.5	38 ± 1.9	24 ± 1.2

Примечания. Показано различие толщины стенки правого и левого желудочков при $p \leq 0.05$. Э – эмбрионы, Ц – цыплята, Дж – диаметр желудочков, Мт – масса тела.

рии) по мере приближения ее к бифуркации в дорзальной части претерпевает значительные изменения. Они почти однотипны для разновозрастных эмбрионов и весьма отличны от 6-суточных цыплят (рис. 4).

У эмбрионов просвет аорты после кровоснабжения передней части туловища и головы снижается заметно больше, чем у цыплят: на 60% у 10–15-суточных и на 45% у 19-суточных эмбрионов, а у цыплят только на 33%. У цыплят просвет дорзальной части аорты постепенно снижается (на кровоснабжение брюшных органов, почек и средней части туловища “тратится” 35% ее исходного просвета) и у бифуркации, после которой происходит, в основном, кровоснабжение лапок, он составляет 32% от исходного. У эмбрионов после впадения АП просвет аорты увеличивается более, чем в два раза. На кровоснабжение брюшных органов и почек у разновозрастных эмбрионов “затрачивается” 29, 44 и 46% этого увеличенного просвета, а остальная часть его необходима для кровоснабжения эмбрионального органа дыхания – ХАМ и структур задней части туловища.

У теплокровных в постнатальный период ударный объем правого и левого желудочков, как и МОК, одинаковы, и этот объем крови последовательно протекает по малому и большому кругам. У эмбрионов эту функцию выполняет суммарный МОК двух желудочков, один из которых вливается в восходящую аорту, а второй преимущественно через АП течет в дорзальную аорту. Проведем оценку этих потоков у куриных эмбрионов, используя морфологические данные на рис. 4 и допущение (о его обоснованности говорилось выше) о неизменности средней V в аорте у эмбрионов одной возрастной группы. В этом случае просвет аорты будет характеризовать величину

потока крови в ней VS. В расчетах используем разницу просветов аорты до и после впадения АП (рис. 4), просвет собственных легочных артерий (табл. 2) и долю коронарного потока в суммарном МОК, равную у 10-суточных 3%, 15–19-суточных 4% (Mulder et al., 1998, 2002) и у цыплят 5%.

Согласно проведенным расчетам, находим, что прирост просвета восходящей аорты за счет АП и собственных артерий легких у 10-, 15- и 19-суточных эмбрионов составляет (в 10^3 мм^2) 52, 209 и 269, а суммарный просвет выходящих из желудочков сосудов, который характеризует суммарный МОК растущих эмбрионов, будет равен, 10^3 мм^2 : 149, 662 и 635, соответственно. В нем на долю МОК правого желудочка приходится, соответственно, 35%, 32% и 42%. По-видимому, к моменту вылупления происходит выравнивание МОК обоих желудочков. Судя по рис. 4 в дорзальной аорте 10-, 15- и 19-суточных эмбрионов поток крови из правого желудочка через АП составляет неизменную долю – 57%, 56% и 54%.

Для кур реальные величины МОК левого и правого желудочков остаются до настоящего времени неизмеренными, и в расчетах Р.Т. White для 16-суточного куриного эмбриона они принимались равными половине от 56 мл/(мин 100 г). Прямого измерения кровотока через АП у куриных эмбрионов, как и новых измерений газового состава крови не проводилось, поэтому причина некоторого несоответствия наших и Р.Т. White расчетов относительно состава крови в дорзальной аорте, пока остается неясной.

Для плодов млекопитающих (овца, человека) показано, что во второй половине беременности правый МОК в 1.5–2 раза больше левого (Rudolph, 1985; Itskovitz et al., 1987; Chaoui et al., 1995; Vimpeli et al., 2009), и по данным на овцах величина

на суммарного МОК в этот период почти не меняется, находясь около 50 мл/(мин 100 г), а доля “правой” крови в дорзальной аорте близка к 70% (Rudolph, Neumann, 1974).

У млекопитающих (мышь, человек), несмотря на больший МОК правого желудочка, не находят гипертрофии его стенки (обзор Sedmera et al., 2000; Gardiner et al., 2006). По данным D. Sedmera et al. (2000) у кур всегда стенка правого желудочка тоньше, чем левого, и двукратная разница между желудочками проявляется на 10-е сутки эмбриогенеза и сохраняется в постнатальной жизни. Такую же картину показывают и наши данные (табл. 3). По-видимому, и в период эмбриогенеза правый желудочек с его меньшим МОК и широкими выходными АП выполняет заметно меньшую мышечную работу, чем левый желудочек.

Согласно нашим морфометрическим измерениям регионарные доли суммарного МОК с возрастом у эмбрионов меняются, и ко времени вылупления его доля в передней трети отчетливо снижается, средняя доля заметно растет, а задняя доля, снабжающая ХАМ, скорее сохраняется в пределах 1/3 суммарного МОК, %:

	Э 10 сут	Э 15 сут	Э 19 сут	Ц 6 сут
Передняя часть тела, голова	41	46	33	35
Средняя часть тела, органы пищеварения, почки	17	24	31	36
Задняя часть тела, ХАМ	42	30	36	29

Похожую картину распределения суммарного МОК показывают расчеты Р.Т. White (1974): для 16-суточного куриного эмбриона: 32% в переднюю часть тела с сердцем и головой, 24% в легкие, кишечник, желточный мешок и заднюю часть тела и 44% в ХАМ.

Насколько наши расчетно-морфологические данные совпадают с эмпирическими? Измерения органных долей суммарного МОК у куриных эмбрионов по количеству флуоресцентных микросфер (D 15 мкм), вводимых в аллантоисную вену и застрявших в органных артериальных микрососудах, проводились А. Mulder с коллегами (1998, 2002). Ниже приводятся измеренные ими органные доли МОК, %:

	Э 11 сут	Э 15 сут	Э 19 сут
Сердце + Мозг	1.8 + 3.5	4.2 + 4.1	3.8 + 4.8
Кишечник и печень + Желточный мешок	4.4 + 14	7.5 + 5.7	6.1 + 2.6
Каркас	25	45	39
ХАМ	53	30	44

Видим, что у 11-суточных эмбрионов половина МОК направляется в ХАМ, четверть его течет в ткани каркаса (кожа, мышцы и скелет), и заметная доля адресуется в желточный мешок. В дальнейшем эта доля снижается, но заметно растет доля МОК в каркасе и вегетативных органах, однако и в них она остается небольшой. В работах не показаны доли МОК каркаса в разных сегментах туловища. Возможно, у ранних эмбрионов с их большой головой большая часть каркаса расположена в передней части тела. В дальнейшем его масса увеличивается и в других сегментах тела, приводя к росту этой доли МОК. Согласно данным исследователей у 15-суточных эмбрионов доля МОК в ХАМ наименьшая, что предполагают и наши расчеты.

У млекопитающих оценка органных долей суммарного МОК в эмбриогенезе была сделана на овечьих плодах в возрасте от 60 сут до конца беременности (~150 сут) с помощью радиоактивных микросфер D 50 мкм, вводимых одновременно в верхнюю и нижнюю полые вены (Rudolph, Neumann, 1974). Обнаружено, что у этих плодов доля суммарного МОК, адресованная в плаценту, несколько снижалась от 47–50% до 40%, в головном мозге, сердце и легких она росла от 7–10% до 11–14%, а в почках и органах v. hepatica сохранялась в пределах 6–9%, как и в каркасе – около 36% (при равных долях в передней и задней половинах тела). Для позднего овечьего эмбриона (Rudolph, Neumann, 1970 Rudolph, 1985) доли суммарного МОК, адресованные в переднюю, заднюю половины тела и плаценту составляют 24, 36 и 40%.

Прижизненные измерения кровотока в разных частях аорты у плода человека показывают отличие его от данных для овцы. У человека в первой половине беременности в переднюю половину туловища направляется не более 14% суммарного МОК, так как в это время, полагают исследователи, важно сформировать плаценту, и только к концу беременности эта фракция достигает 23% (Vimpeli et al., 2009).

Однако у разных видов исследованных теплокровных (человек, овца, курица) в период эмбриогенеза, несмотря на определенное видовое своеобразие, имеется много общего в межорганном распределении суммарного МОК. У них наибольшие доли его адресованы в дыхательный орган и ткани каркаса (по 40–45%) и очень небольшие доли – в мозг, сердце, почки и органы v. hepatica. По-видимому, ближе к рождению дыхательная доля МОК немного снижается, а доля, адресованная в органы брюшной полости и почки, растет. У всех сравнительно поздних эмбрионов доля суммарного МОК, адресованная в переднюю часть тела (через артерии восходящей аорты, ее дуги и грудной части) составляет 25–

Таблица 4. Органные потоки крови, (пф. ед. г), у кур в период эмбриогенеза и после вылупления (расчетные данные)

Возраст, масса	Э 10 сут, 1,6 г	Э 15 сут, 11 г	Э 19 сут, 22 г	Ц 5 сут, 49 г
Поток в органе				
В печени	0.26 (0.04)	1.7 (0.024)	5.9 (0.59)	63.5 (1.81)
В мозге	2.3 (0.26)	8.3 (0.52)	18.0 (0.75)	35.6 (1.08)
В каркасе	19.1 (0.83)	159.7 (7.26)	319.4 (14.52)	1396.5 (24.5)
Σ потоков/ΣМо	21.7/1.13 = 19.2	169.7/7.8 = 21.8	343.3/15.9 = 21.6	1496/27.4 = 54.6

Примечание. Поток = ОСК, пф. ед. М органа, г (рис. 2), в скобках – относительная масса мозга и печени (Турганбаева и др., 2011) и опорно-двигательных и покровных структур (Фисинин и др., 1990). В расчетах принято, что ОСК в опорно-двигательных и покровных структурах равняется средней ОСК в икроножной и грудной мышцах. Э – куриные эмбрионы, Ц – цыплята, Мо – масса органов.

35% суммарного МОК. Наши расчеты не противоречат этим выводам.

Коротко остановимся на величине и, главное, на динамике суммарного МОК у теплокровных

во время их эмбриогенеза, и некоторые данные на эту тему имеются. У плодов овец от 60 сут до конца беременности (~150 сут) его величина меняется мало, находясь в пределах 38–55 мл/(мин 100 г)

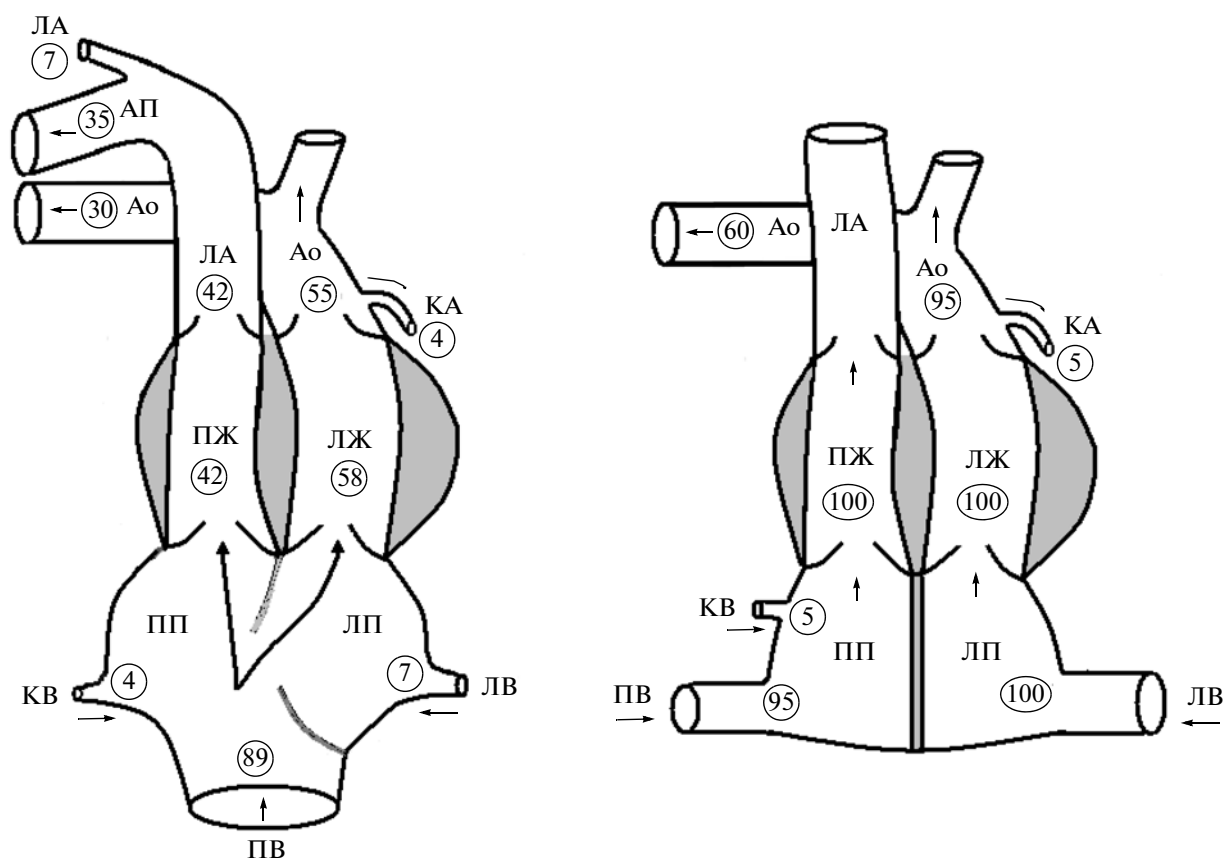


Рис. 5. Схема потоков крови в сердце у 19-суточного куриного эмбриона и у 6-суточного цыпленка. Обозначения: ПП и ЛП, – правое и левое предсердия, ПЖ и ЛЖ – правый и левый желудочки, Ао – аорта, АП – артериальный проток, ЛА и ЛВ – легочные артерии и вены, КА и КВ – коронарные артерии и вены, ПВ – полые вены. Цифры в полостях сердца или в сосудах показывают неиспользованные доли суммарного МОК (%), цифры вне их – доли МОК, направленные в коронарное русло (4% и 5%) и легочное русло (7%). Некоторые элементы рисунка взяты из (Rudolph, Neumann, 1974).

(Rudolph, Heymann, 1970, 1974; Rudolph, 1985). У плодов человека на 13–41-й неделе беременности средний суммарный МОК сохраняется около 42 мл/(мин 100 г) (Mielke, Venda, 2001). Для характеристики суммарного МОК у куриных эмбрионов исследователи, как правило, используют величину потока крови в дорзальной аорте, измеряя ее внутренний просвет и среднюю V. Такие измерения сделаны только на 2–8-суточных эмбрионах. Его величина находится в пределах 40–80 мл/(мин 100 г) и не проявляет возрастных изменений (Hu, Skark, 1989; Zahka et al., 1989; Broekhuizen et al., 1999; Lucitti et al., 2005). Расчеты, проведенные по прежним нашим данным (табл. 4) показывают, что и во второй половине эмбриогенеза суммарный МОК/Мг у кур также сохраняется неизменным.

Судя по этим расчетам, после вылупления МОК (единый равный для обоих желудочков) растет, примерно, в 2.5 раза. Такое увеличение МОК, возможно, обусловлено не только суммированием потоков крови из левого и правого желудочков, но приближением величины МОК правого желудочка к МОК левого (у 19-суточного эмбриона он уже составлял 74% его) и возрастным увеличением их сократительной работы. К сожалению, публикаций о характере изменения МОК у птиц в связи с их вылуплением нам найти не удалось. Данные о характере изменения сердечного выброса после рождения у млекопитающих немногочисленны, противоречивы и привлекать их к обсуждению нашего материала нам показалось нецелесообразным.

В заключение приведем схему потоков крови у куриных эмбрионов и цыплят, которая соответствует нашим расчетам и, судя по проведенной дискуссии, близка к реальной, рис. 5. У эмбрионов почти вся венозная кровь собирается в правое предсердие и делится там на два потока, текущие в левый и правый желудочки. У 19-суточного эмбриона эти потоки близки к равенству (58% и 42%), у 10- и 15-суточных эмбрионов первый поток превышает второй почти в 2 раза. Левый поток, истратив почти половину своей крови на кровоснабжение передней части тела (в среднем, для всех эмбрионов 40% суммарного МОК), соединяется с большей частью правого потока из АП и втекает в дорзальную аорту. У всех эмбрионов доля правой крови в дорзальной аорте составляет 54–57%. Менее половины дорзального потока используется на кровоснабжение средней части туловища и органы, расположенные в ней (в среднем, для всех эмбрионов 24% суммарного МОК), а остальная часть течет, в основном, в ХАМ.

У цыплят, в отличие от эмбрионов, вся венозная кровь из правого предсердия одним потоком

последовательно проходит по малому, затем большому кругам кровообращения и вновь собирается в правом предсердии. Этот поток, в два и более раза возросший, по сравнению с эмбриональным потоком, протекает через органы передней части тела (поэтому ОСК у цыплят растет в грудной мышце), а поток, попадающий в дорзальную аорту (около 60% МОК), распределяется только в структурах и органах средней и задней частей тела (ХАМ отсутствует). Поэтому ОСК в печени и икроножной мышце у цыплят также кратно увеличиваются. Головной мозг эмбрионов, судя по рис. 2, находится в особом положении – в нем величина ОСК растет по мере развития эмбриона, чему способствует, в частности, соответствующее расширение просвета мозговых магистральных артерий (Турганбаева и др., 2011).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беличенко В.М., Айзман Р.И., Ходырев Е.В., Турганбаева А.С., Шошенко К.А. Кровоток в скелетных мышцах кур в эмбриональном и раннем постнатальном периодах // Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 2011. Т. 97. № 7. С. 733–743.
- Беличенко В.М., Шошенко К.А. Кровеносное русло в скелетных мышцах кур во второй половине эмбриогенеза: форма, кровоток и сосудистая реактивность // Онтогенез. 2009. Т. 40. № 2. С. 95–103.
- Карлсон Б. Основы эмбриогенеза по Пэттену. Т. 2. М.: Мир. 1983. С. 211–371.
- Каро К., Педли Т., Шротер Р., Сид У. Механика кровообращения. М. Мир. 1981.
- Турганбаева А.С., Беличенко В.М., Шошенко К.А. Кровоток в головном мозге и печени у кур в эмбриональном и раннем постэмбриональном периодах // Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 2011. Т. 97. № 12. С. 1361–1373.
- Фисинин В.И., Журавлев И.В., Айдинян Т.Г. Эмбриональное развитие птицы. М. Агропромиздат. 1990.
- Шошенко К.А., Голубь А.С. Брод В.И., Барбашина Н.Е., Иванова С.Ф., Кривошапкин А.Л. Осипов В.В. Архитектоника кровеносного русла. Новосибирск. Наука. 1982.
- Agren P., Cogolludo A.L., Kessels C.G., Perez-Vizcaino F., De Mey J.G., Blanco C.E., Villamor E. Ontogeny of chicken ductus arteriosus response to oxygen and vasoconstrictors // Am. J. Physiol. 2007. V. 292. P. R485–R495.
- Angelini A., Allan L.D., Anderson R.H., Crawford D.C., Chitta S.K., Ho S.Y. Measurements of the dimensions of the aortic and pulmonary pathways in the human fetus: a correlative echocardiographic and morphometric study // Br. Heart J. 1988. V. 60. P. 221–226.
- Attinger E.O., Sugavara H., Navarro A., Riccetto A., Martin R. Pressure-flow relations in dog arteries // Circ. Res. 1966. V. 19. № 2. P. 230–246.
- Belanger C., Copeland J., Muirhead D., Heinz D., Dzialisowski E.M. Morphological changes in the chicken

- ductus arteriosi during closure at hatching // *Anat. Rec.* 2008. V. 291. P. 1007–1015.
- Broekhuizen M.L., Hogers B., De Ruiter M.C., Poelmann R.E., Gittenberger-de Groot A.C., Wladimiroff J.W. Altered hemodynamics in chick embryos after extraembryonic venous obstruction // *Ultrasound. Obstet. Gynecol.* 1999. V. 13. № 6. P. 437–445.
- Burggren W., Khorrami Sh., Pinder A., Sun T. Body, eye, and chorioallantoic vessel growth are not dependent on cardiac output level in day 3–4 chicken embryos // *Am. J. Physiol.* 2004. V. 287. P. R1399–R1406.
- Chaoui R., Heling K.S., Taddei F., Bollmann R. Doppler echocardiographic analysis of blood flow through the fetal aorta and pulmonary valve in the second half of pregnancy // *Geburtshilfe Frauenheilkd.* 1995. V. 55. № 4. P. 207–217.
- Cogolludo A.L., Moral-Sanz J., van der Sterren S., Frazziano G., van Cleef A.N., Menendez C., Zoer B., Moreno E., Roman A., Perez-Vizcaino F., Villamor E. Maturation of O₂ sensing and signaling in the chicken ductus arteriosus // *Am. J. Physiol.* 2009. V. 297. P. L619–L630.
- Felmeden D.C., Blann A.D., Lip G.Y.H. Angiogenesis: basic pathophysiology and implications for disease // *Eur. Heart J.* 2003. V. 24. P. 586–603.
- Gardiner H.M., Pasquini L., Wolfenden J., Barlow A., Li W., Kulinskaya E., Henein M. Myocardial tissue Doppler and long axis function in the fetal heart // *Int. J. Cardiol.* 2006. V. 113. № 1. P. 39–47.
- Hu N., Clark E.B. Hemodynamics of the stage 12 to stage 29 chick embryo // *Circ. Res.* 1989. V. 65. P. 1665–1670.
- Itskovitz J., La Gamma E.F., Rudolph A.M. Effects of cord compression on fetal blood flow distribution and O₂ delivery. // *Am J Physiol.* 1987. V. 252 (1 Pt 2). P. H100–109.
- Lee S.H., Hungerford J.E., Little C.D., Iruela-Arispe M.L. Proliferation and Differentiation of Smooth Muscle Cell Precursors Occurs Simultaneously During the Development of the Vessel Wall // *Dev. Dyn.* 1997. V. 209. P. 342–352.
- Lingman G., Marsál K. Fetal central blood circulation in the third trimester of normal pregnancy – a longitudinal study. II. Aortic blood velocity waveform // *Early Hum. Dev.* 1986. V. 13. № 2. P. 151–159.
- Lucitti J.L., Tobita K., Keller B.B. Arterial hemodynamics and mechanical properties after circulatory intervention in the chick embryo // *J. Exp. Biol.* 2005. V. 208. P. 1877–1885.
- Mielke G., Benda N. Cardiac Output and Central Distribution of Blood Flow in the Human Fetus // *Circulation.* 2001. V. 103. P. 1662–1668.
- Mulder A.L.M., Miedema A., De Mey J.G.R., Giussani D.A., Blanco C.E. Sympathetic control of the cardiovascular response to acute hypoxemia in the chick embryo // *Am. J. Physiol.* 2002. V. 282. P. R1156–R1163.
- Mulder A.L.M., Van Golde J.C., Prinzen F.W., Blanco C.E. Cardiac output distribution in response to hypoxia in the chick embryo in the second half of the incubation time // *J. Physiol.* 1998. V. 508. P. 281–287.
- Nathanielsz P.W., Hanson M.A. The fetal dilemma: spare the brain and spoil the liver // *J. Physiol.* 2003. V. 548. № 2. P. 333.
- Poutanen T., Tikanoja T., Sairanen H., Jokinen E. Normal aortic dimensions and flow in 168 children and young adults // *Clin. Physiol. Funct. Imaging.* 2003. V. 23. № 4. P. 224–229.
- Rudolph A.M. Distribution and regulation of blood flow in the fetal and neonatal lamb // *Circ. Res.* 1985. V. 57. P. 811–821.
- Rudolph A.M., Heymann M.A. Circulatory changes during growth in the fetal lamb // *Circ. Res.* 1970. V. 26. P. 289–299.
- Rudolph A.M., Heymann M.A. Fetal and neonatal circulation and respiration // *Annu Rev. Physiol.* 1974. V. 36. P. 187–207.
- Savolainen S.M., Foley J.F., Elmore A. Histology Atlas of the Developing Mouse Heart with Emphasis on. E11.5 to E18.5 // *Toxicol. Pathol.* 2009. V. 37. P. 395–414.
- Sedmera D., Pexieder T., Vuillemin M., Thompson R.P., Anderson R.H. Developmental patterning of the myocardium // *Anat. Rec.* 2000. V. 258. P. 319–337.
- Stevanov M., Baruthio J., Musse O., Gounot D., Armspach J.P. Determination of vessel cross section for flow rate quantification // *Magn. Reson. Imaging.* 2001. V. 19. № 6. P. 891–897.
- Vimpeli T., Huhtala H., Wilsgaard T., Acharya G. Fetal aortic isthmus blood flow and the fraction of cardiac output distributed to the upper body and brain at 11–20 weeks of gestation // *Ultrasound. Obstet. Gynecol.* 2009. V. 33. № 5. P. 538–544.
- Vince M.A. Behaviour and aeration of the respiratory system in the domestic fowl embryo // *J. Physiol.* 1976. V. 263. P. 465–474.
- Vroomene de M., Takahashi Y., Roman C., Heymann M.A. Calcitonin gene-related peptide increases pulmonary blood flow in fetal sheep // *Am. J. Physiol.* 1998. V. 274. № 2. P. H277–H282.
- Wang Y., Dur O., Patrick M.J., Tinney J.P., Tobita K., Ktiller B.B., Pekkan K. Aortic arch morphogenesis and flow modeling in the chick embryo // *Ann. Biomed. Eng.* 2009. V. 37. № 6. P. 1069–1081.
- White P.T. Experimental studies on the circulatory system of the late chick embryo // *Exp. Biol.* 1974. V. 61. P. 571–592.
- Yang A., Siegel P.B. Late embryonic and early posthatch growth of heart and lung White Leghorn chickens // *Growth Dev. Aging.* 1997. V. 61. № 3–4. P. 119–126.
- Zahka K.G., Hu N., Brin K.P., Yin F.C.P., Clark E.B. Aortic impedance and hydraulic power in the chick embryo from stages 18 to 29 // *Circ. Res.* 1989. V. 64. P. 1091–1095.

Aorta, Pulmonary Artery, and Blood Flows on Them in Chickens in the Second Half of Embryogenesis and after Hatching

V. M. Belichenko, E. V. Khodyrev, and K. A. Shoshenco

*State Research Institute of Physiology and Fundamental Medicine, Siberian Branch, Russian Academy of Medical Sciences,
ul. Timakova 4, Novosibirsk, 630117 Russia*

e-mail: shoshenko@physiol.ru

Received February 11, 2013; in final form, August 21, 2013

Abstract—The aim of the study was to determine changes in the blood flow in arterial trunks (coming out of the heart of chickens) by changes of the lumen of these arteries during embryogenesis (on the 10th, 15th, and 19th days) and 6 days after the hatching. For this purpose, posthumous morphometry of aorta, pulmonary arteries, and arterial (Botallo's) ducts (AD) from their exit from the heart until final extraorgan branching was conducted. It was demonstrated that, in this period, (1) initial lumens of aorta and pulmonary arteries are equal to each other and are equally increased (with temporary stop in last quarter of embryogenesis) with an increase of the body weight (BW); (2) the portion of the right ventricle in a total blood circulation minute volume (BCM_V) is somewhat smaller than the portion of the left ventricle, but it approaches equality to it by the end of embryogenesis; (3) with the growth of embryos, the portion of total BCM_V flowing through the anterior (before the inflow of AD into the aorta) part of the body decreases; that in the average part increases (from 17 to 31%); that in the posterior part (after bifurcation of aorta), where chorioallantoic membrane (CAM) is located, remains almost unchanged; (4) after the hatching (and disappearance of CAM), BCM_V of the left ventricle multiply increases due to the junction of two blood flows from the heart (through the ascending aorta and AD) into a single flow, which flows sequentially by lesser and greater circulations, resulting in multiple increase in the organ blood flow.

Keywords: distribution of cardiac output, aorta, arterial duct, chickens, embryogenesis