

Эмбриогенез и постэмбриональное развитие

УДК 636.5:591.3:591.05

doi: 10.15389/agrobiology.2022.2.343rus

ОСОБЕННОСТИ МЕТАБОЛИЗМА ОКСИДА АЗОТА В ЭМБРИОНАХ РАЗНЫХ ВИДОВ ПТИЦ КАК ГЕНЕТИЧЕСКИ ОБУСЛОВЛЕННЫЙ ПРИЗНАК, СВЯЗАННЫЙ С МЯСНОЙ ПРОДУКТИВНОСТЬЮ*В.Ю. ТИТОВ^{1, 2}✉, А.М. ДОЛГОРУКОВА¹, И.И. КОЧИШ², О.В. МЯСНИКОВА², И.Н. НИКОНОВ²

В настоящее время в научной литературе широко обсуждается роль оксида азота (NO) в эмбриогенезе, в частности в миогенезе. Ранее мы отмечали, что основная часть оксида азота, синтезируемого в птичьем эмбрионе, может накапливаться в тканях в составе так называемых соединений — доноров NO либо окисляться до нитрата. Степень этого окисления коррелирует с мясной продуктивностью взрослых особей. В настоящем сообщении показано, что в эмбрионах бройлеров NO окисляется до нитрата на 90 % и более, тогда как в эмбрионах яичных пород окисление NO незначительное. То есть степень окисления NO определяется особенностями тканей эмбриона, а не NO определяет такие особенности, как считалось до сих пор. Следовательно, степень окисления NO в эмбриогенезе — показатель, связанный со свойствами тканей, коррелирующими с мясной продуктивностью. Так как этот признак наследуется, можно предположить, что он детерминирован генетически. Цель представляемой работы — охарактеризовать проявление и наследование интенсивности окисления оксида азота и связанных с этим физиологических особенностей эмбрионов у птиц разных видов. Эксперименты проводили в условиях вивария (ФГБУ СГЦ «Загорское», ЭПХ ВНИТИП, г. Сергиев Посад, Московская обл., 2015-2021 годы). Было показано, что у птиц разных пород, характеризующихся одинаковой степенью окисления NO, живая масса может различаться в разы. Особенно это проявляется у кур. Доля окисленного NO в эмбрионе оказалась выше у линий, пород и кроссов, полученных в результате селекции на повышение мясной продуктивности. Так, в эмбрионах бройлеров и мясных перепелов к 7-м сут окисляется более 90 % эмбрионального NO, у яичных форм окисление было незначительным (несколько процентов), большинство мясояичных форм занимали по этому показателю промежуточное положение. Анализ наследования в поколении F₁ на примерах нескольких видов птиц позволяет предположить, что этот признак формируется вследствие экспрессии различных генов, которые могут как способствовать, так и противодействовать его проявлению. Окисление NO до нитрата в эмбрионах как мясных, так и яичных форм может быть индуцировано светом в начале инкубации. У эмбрионов яичных форм под действием света доля окисленного NO может повыситься до 60 %. Следовательно, существует возможность окисления NO в эмбрионах как мясных, так и яичных форм. Наследуется, по-видимому, механизм активации этого процесса, который может быть также частично индуцирован при помощи сторонних факторов (света). Дальнейший анализ наследования интенсивности окисления эмбрионального NO в ряду поколений покажет, какие гены ассоциированы с интенсивностью окисления NO, что позволит использовать этот показатель как высокочувствительный маркер для соответствующих генов.

Ключевые слова: оксид азота, доноры NO, окисление NO, наследование признака, нитрат, миогенез, *Gallus gallus domesticus* L., куры, *Coturnix coturnix* L., перепела, *Numida meleagris* L., цесарки, *Struthio camelus* L., страусы.

В настоящее время в научной литературе широко обсуждается роль оксида азота (NO) в эмбриогенезе, в частности в миогенезе. Считается, что NO опосредует пролиферацию миоцитов (1-5), формирование мышечных волокон (3, 4), пролиферацию клеток-сателлитов (6). Согласно современным представлениям, физиологический эффект NO обусловлен нитрозированием ферментов — гуанилатциклазы (7, 8), каспазы (9-11), а также структур, определяющих экспрессию генов (12, 13).

Считается, что синтезируемый оксид азота включается в состав молекул-доноров NO — нитрозотиолов (RSNO), динитрозильных комплексов железа (ДНКЖ), высокомолекулярных нитросоединений (RNO₂). Эти соединения играют роль депо оксида азота, продлевая физиологическое время его жизни (7, 14, 15). Их содержание в клетках, согласно данным некоторых

* Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта 20-016-00204-а.

исследователей, может достигать десятков микромолей (16, 17). То есть их концентрация может быть сравнима с концентрацией нитрата — конечного продукта метаболизма NO. Следовательно, для определения роли NO в том или ином процессе необходимо контролировать происходящие при этом изменения содержания депонированного NO и продуктов его метаболизма.

Но до сих пор определение количества всех метаболитов NO в живых тканях вызывает затруднение в связи с отсутствием методов, позволяющих оперативно анализировать весь спектр нитро- и нитрозосоединений и его изменение в ходе физиологических процессов.

Разработанный нами совместно с Федеральным исследовательским центром химической физики РАН ферментный сенсорный метод основан на обратимом ингибировании каталазы всеми нитрозосоединениями, исходно имеющими NO⁺-группу или приобретающими ее под действием ряда факторов. Галоид-ионы увеличивают эффективность ингибирования на два порядка. Нитрозосоединения теряют ингибирующие свойства под влиянием ряда веществ, специфических для каждой их группы. Такой подход позволяет определять концентрацию S-нитрозотиолов (RSNO), ДНКЖ, нитрита и нитрозоаминов с точностью 50 нМ (17).

При помощи разработанного сенсора было показано, что эмбриогенез у птиц, как и у других животных, сопряжен с усиленной продукцией NO, который либо накапливается в эмбрионе в составе соединений-доноров, либо окисляется до нитрата. При этом интенсивность синтеза NO примерно одинакова в пределах одного вида, тогда как интенсивность окисления оксида азота до нитрата различается. Последний показатель у мясных форм сельскохозяйственной птицы многократно выше, чем у яичных (17, 18). Последний показатель у мясных форм сельскохозяйственной птицы многократно выше, чем у яичных.

Ранее (18-20) мы определили интенсивность окисления эмбрионального NO в общей сложности у 42 пород, линий и кроссов 5 видов птицы. Все 25 яичных форм характеризовались низкой интенсивностью окисления эмбрионального NO — не более 5 % от всего синтезированного NO на 14-е сут. У 19 пород, кроссов и линий, которые официально характеризуются как мясные, интенсивность окисления NO была высокой (90 % и более), у мясояичных показатель имел промежуточные значения (18-20). Такие данные позволяют предположить, что интенсивность окисления NO как-то связана с мясной продуктивностью, тем более что, как было показано, окисление NO происходит преимущественно в мышечной ткани (20). Так как интенсивность окисления NO — признак, который наследуется, а разброс соответствующих количественных показателей в пределах линии и кросса не превышает 10 % (18-20), допустимо предположить, что изучаемое свойство обусловлено генетически.

Подтвердить или опровергнуть эту гипотезу и возможность использования интенсивности окисления NO в качестве селекционного маркера могли бы данные о проявлении этого признака в эмбрионах птиц разных видов и разного направления продуктивности. В доступной научной литературе мы таких данных не обнаружили.

В настоящей работе мы впервые изучили взаимосвязь между интенсивностью окисления NO до нитрата в эмбрионе и скоростью постэмбрионального роста у перепелов, кур и страусов. Также впервые проанализирован механизм наследуемости этого признака в F₁ при скрещивании различных линий и пород. Благодаря предложенному нами методическому подходу установлен высокочувствительный параметр, связанный с мясной продуктивностью. Для его успешного использования в селекционной работе

необходимо далее изучить механизм такой взаимосвязи.

Цель представляемой работы — определить особенности проявления и наследования интенсивности окисления оксида азота и связанных с ним физиологических особенностей в эмбрионах птиц различных видов.

Методика. Эксперименты проводили в условиях вивария (ФГБУ СГЦ «Загорское», ЭПХ ВНИТИП, г. Сергиев Посад, Московская обл., 2015–2021 годы).

В экспериментах использовали оплодотворенные яйца кур (*Gallus gallus domesticus* L.) пород кохинхины белые, брама палевая, андалузская голубая, корниш линий Б5, Б6, Б56, плимутрок линий Б7, Б9, Б79, куланги; кроссов Хайсекс белый (Hisex White) и его линий Х1, Х2, Х12, Х3, Х34, Хайсекс браун (Hisex Brown), Смена 8, Cobb 500, Ross 308, мини-кур (линий В77 и А77 групп № 1 и № 2) а также перепелов (*Coturnix coturnix* L.) пород эстонская мясояичная, японская серая, маньчжурская золотистая, фараон, белая тяжелая; цесарок (*Numida meleagris* L.) линий ЗБ1 и ЗБ2 породы загорская белогрудая, полученные в ООО «Генофонд» (Россия). Яйца страусов (*Struthio camelus* L.) черношеего и голубошеего подвидов получены в парке птиц «Воробьи» (Калужская обл.). Гибриды F₁ пород японская серая, эстонская мясояичная, маньчжурская золотистая получали в разных вариантах скрещивания.

Использовали инкубаторы Стимул Инк-1000 (Россия). Температура в инкубационный период — 37,6 °С, в выводной период — 37,2 °С в соответствии с рекомендациями («Рекомендации ВНИТИП». М., 2014).

В эксперименте с использованием зеленого света при инкубации контрольную группу содержали в темноте, опытную — с круглосуточным освещением (энергосберегающая лампа Navigator NCL-SH10 мощностью 15 Вт с зеленым светофильтром, световой поток 975 лм). Период освещения — от 4 до 14 сут. Повторность опыта 4-кратная, повторы выполняли со сменой инкубаторов. Режим инкубации — 37,6 °С, в выводной период — 37,2 °С в соответствии с описанием («Рекомендации ВНИТИП». М., 2014).

Для определения доли окисленного NO на 2-е, 3-и (формирование амниотической оболочки, зародыш отделен от содержимого яйца), 7-е, 8-е, 10-е и 15-е сут (после полного формирования аллантоиса), у страуса — на 24-е сут из инкубируемых партий отбирали по 20–40 яиц каждой породы, линии и кросса. Содержание метаболитов NO в образцах (гомогенат содержимого яйца, содержимое амниона, содержимое аллантоиса) определяли не позднее, чем через 30 мин после отбора проб.

Для получения гомогенатов содержимое яйца, лишённого скорлупы, обрабатывали (8 мин, 6 °С, 40 фрикций/мин) в стеклянном гомогенизаторе («DWK Life Sciences GmbH», Германия), после 11-х сут инкубации применяли измельчитель («Oster», Мексика).

Концентрацию нитро- и нитрозосоединений измеряли при помощи высокочувствительного калориметра «Dithermanal» (Венгрия) с использованием разработанного сенсора (21). Учитывали суммарную концентрацию соединений-доноров NO (депо): S-нитрозотиолов (RSNO), динитрозильных комплексов железа (ДНКЖ), высокомолекулярных нитрозосоединений, способных трансформироваться в ДНКЖ (RNO₂), а также концентрацию нитрита и нитрозаминов, нитрата (NO₃⁻) (17). Содержание нитрата оценивали после восстановления треххлористым ванадием до нитрита с последующим количественным определением (21, 22). Долю NO, окисленного до нитрата, определяли по соотношению концентраций нитрат/(доноры NO + нитрат) × 100 %.

Мясную продуктивность оценивали по живой массе птицы в выборках по 20-40 особей после вывода и в возрасте 28 сут (23). Содержание молодняка — клеточное, кормление, условия содержания, соотношение полов при содержании соответствовали общепринятым («Рекомендации ВНИТИП». М., 2014).

Для статистической обработки применяли пакет программ BioStat (<https://www.softsalad.ru/software/znaniya/matematika-i-nauka/biostat-2008>). Рассчитывали средние значения показателей (M), стандартные ошибки среднего ($\pm SEM$) с доверительным интервалом при 95 % доверительном уровне ($t_{0,05} \times SEM$). Различия между вариантами оценивали методами параметрической статистики (t -критерий Стьюдента) и считали их статистически значимыми при $p < 0,05$.

Результаты. Для анализа содержания депонированного NO и продукта его окисления — нитрата использовался разработанный нами ферментный сенсор, основанный на свойстве нитрита, нитрозоаминов (RNNO), нитрозотиолов (RSNO), динитрозильных комплексов железа (ДНКЖ) и нитропроизводных высокомолекулярных соединений (RNO_2) ингибировать каталазу в присутствии галоид-ионов и на утрате этой способности под действием факторов, различных для каждой группы соединений. Так как каталазная реакция высокоэкзотермическая (47,2 ккал/моль выделившегося кислорода), ее кинетику можно анализировать на основании кинетике теплопродукции, сопровождающей процесс (17, 21). Метод позволяет оценить содержание производных NO без предварительной подготовки образца, так как нет необходимости очистки от окрашенных примесей и мутности, и характеризуется чувствительностью 50 нМ (17, 21).

1. Концентрация доноров NO и нитрата (мкмоль/л) в гомогенате содержимого яйца, в амнионе и аллантоисе эмбрионов разных пород, линий и кроссов кур (*Gallus gallus domesticus* L.) в разные сроки инкубации ($n = 40$, $M \pm (t_{0,05} \times SEM)$, виварий, ФГБУ СГЦ «Загорское», ЭПХ ВНИТИП, г. Сергиев Посад, Московская обл.)

Образец	2-е сут		3-и сут		10-е сут		15-е сут	
	доноры NO	нитрат	доноры NO	нитрат	доноры NO	нитрат	доноры NO	нитрат
Линия корниш Б56								
Гомогенат	37,1±2,9	< 0,1	134,5±8,9	8,1±3,2	5,7±1,6	146,6±8,8	18,7±2,5	465,5±19,9
Амнион			19500,3±45,5	< 0,1	23,7±7,6	< 0,1	19,8±7,4	< 0,1
Аллантоис			6,1±3,5	12,3±3,4	5,9±1,4	138,4±8,8	4,2±1,7	448,7±20,5
Линия плимутрок Б79								
Гомогенат	45,8±3,1	< 0,1	148,4±9,9	< 0,1	158,5±10,1	< 0,1	437,3±19,4	16,4±3,5
Амнион			12125,0±169,5	< 0,1	5500,0±150,0	< 0,1	5340,0±180,0	< 0,1
Аллантоис			10,5±3,3	< 0,1	10,2±3,9	< 0,1	8,9±2,9	13,9±4,1
Кросс Смена 8								
Гомогенат	25,8±4,4	4,1±3,2	7,6±1,8	133,6±10,1	5,8±1,8	153,6±8,2	12,8±4,8	569,8±16,4
Кросс Хайсекс белый								
Гомогенат	40,4±6,2	< 0,1	142,4±8,1	< 0,1	160,4±8,7	< 0,1	466,4±15,4	12,5±2,8

Примечание. На 3-и сут в виду малого размера амниона использовали гомогенаты трех покрытых амниотической оболочкой зародышей в 1,5 мл 40 мМ К-фосфатного буфера, pH 7,4. До 15-х сут (до полного замыкания аллантоиса на 12-13-е сут) измеряли концентрацию в жидкой среде вне амниона. Концентрация нитрита и нитрозоаминов во всех образцах < 0,1 мкмоль/л.

В таблице 1 приведены данные по содержанию депонированного NO и продукта его окисления — нитрата в гомогенатах птичьих эмбрионов яичного кросса Хайсекс белый, бройлера Смена 8, его отцовской формы корниш Б56 и материнской плимутрок Б79. Соединения — доноры NO накапливаются с 1-х по 3-и сут в амниотической жидкости. В возрасте 2-3 сут в эмбрионах кросса Смена 8 и линии корниш Б56 их концентрация снижается. На примере линии корниш Б56 мы видим, что происходит уменьшение содержания доноров NO в амниотической жидкости и одновременное

увеличение концентрации нитрата за пределами амниона. В амнионе нитрат и нитрит присутствуют в следовых концентрациях. Суммарное содержание нитрата и доноров NO в гомогенатах всех эмбрионов различалось несущественно (см. табл. 1): 140-160 мкмоль/л на 10-е сут и 450-570 мкмоль/л — на 15-е сут. Но доля окисленного депонированного в донорах NO до нитрата различалась колоссально: от более чем 90 % в эмбрионах у линии корниш Б56 и кросса Смена 8 до менее чем 5 % в эмбрионах кросса Хайсекс белый и линии плимутрок Б79 (см. табл. 1). Следовательно, интенсивность окисления NO в эмбрионе определяется какими-то особенностями тканей эмбриона. Не доноры NO спонтанно диссоциируют с высвобождением NO, а физиологические мишени в тканях определяют деструкцию соединений-доноров и присоединение NO, который быстро окисляется до нитрата и выносятся за пределы амниона. Это подтверждают данные по окислению экзогенных доноров NO, введенных в яйцо. Они полностью окислялись в эмбрионах бройлеров и практически не окислялись в эмбрионах у яичных пород (18, 20).

Окисление NO происходит в течение всего эмбрионального периода. Перед выводом суммарная концентрация нитрата и доноров NO может достигать нескольких сотен микромолей (см. табл. 1).

2. Окисление NO до нитрата в гомогенатах содержимого яйца на 7-е сут у кур, перепелов и цесарок в сравнении с динамикой увеличения живой массы птенцов после вывода ($M \pm (t_{0,05} \times SEM)$), виварий, ФГБУ СГП «Загорское», ЭПХ ВНИТИП, г. Сергиев Посад, Московская обл.)

Порода, линия, кросс	Направление продуктивности	Масса яйца, г	Масса птенца, г		Доля NO, окисленного до нитрата, %	
			28 сут			
			1 сут			
К у р ы (<i>Gallus gallus domesticus</i> L.)						
Хайсекс белый ($n = 40$)	Яичное	63,8±0,8	41,8±2,1	230,1±4,5	2,4±1,3	
Орловская ситцевая ($n = 20$)	Яичное	51,7±0,5	35,5±0,9	167,8±8,7	2,1±1,3	
Юрловская голосистая ($n = 20$)	Мясояичное	63,8±0,7	40,6±0,9	253,9±7,7	3,8±1,8	
Плимутрок Б79 ($n = 40$)	Мясное (селекционирована на яичную продуктивность)	63,9±0,8	47,1±0,7	1044,6±34,3	2,6±1,5	
Андалузская голубая ($n = 30$)	Яичное	48,5±0,6	38,2±1,0	218,6±5,6	2,1±1,3	
Голубая мясояичная ($n = 30$)	Мясояичное	49,9±0,6	40,1±1,0	231,8±5,5	61,8±2,9	
Брама палевая ($n = 20$)	Мясояичное	52,1±0,5	38,2±0,3	254,8±4,4	82,2±3,1	
Смена 8 ($n = 40$)	Мясное	64,9±0,6	48,1±0,7	1188,4±53,2	98,1 ± 2,5	
Корниш Б56 ($n = 40$)	Мясное	65,4±0,6	47,9±0,7	1299,7±54,6	96,9±3,1	
Куланги ($n = 20$)	Бойцовое	57,1±0,6	39,9±0,9	234,4±9,1	96,6±2,9	
Cobb 500 ($n = 40$)	Мясное	63,1±0,7	48,3±0,7	1214,2±44,2	97,8±2,6	
Ross 308 ($n = 40$)	Мясное	63,8±0,7	45,8±0,5	1177,5±31,6	97,4±2,5	
Ц е с а р к и (<i>Numida meleagris</i> L.)						
ЗБ2 ($n = 20$)	Яичное	46,8±0,5	31,4±0,6	376,4±5,4	2,2±1,4	
ЗБ1 ($n = 20$)	Мясное	6,7±0,5	31,3±0,5	395,5±8,5	97,8±2,6	
П е р е п е л а (<i>Coturnix coturnix</i> L.)						
Маньчжурская золотистая ($n = 40$)	Яичное	12,9±0,2	10,0±0,2	181,1±3,6	163,4±1,9	2,3±1,3
Японская серая ($n = 40$)	Яичное	12,7±0,2	10,8±0,2	173,4±3,0	161,2±3,1	2,4±1,4
Эстонская мясояичная ($n = 40$)	Мясояичное	13,1±0,2	11,2±0,2	198,4±3,9	182,1±2,4	95,5±3,6
♂Японская серая × ♀эстонская мясояичная ($n = 20$)		12,2±0,2	10,3±0,2	178,3±2,5	171,6±2,3	98,8±3,4
♂Маньчжурская золотистая × ♀японская серая ($n = 20$)		12,4±0,2	10,2±0,2	176,9±2,9	163,7±2,5	2,2±1,4
Фараон ($n = 30$)	Мясное	13,3±0,2	11,0±0,2	208,8±3,5	196,5±4,1	98,4±3,6
Белая тяжелая ($n = 20$)	Мясное	13,9±0,2	11,5±0,2	289,1±3,5	274,0±3,9	97,1±3,3

Формы с высокой интенсивностью окисления NO (табл. 2) оказались мясными либо бойцовыми. У этих пород, линий и кроссов цыплята на 28-е сут в среднем превосходили по массе формы с низкой долей окисленного NO, которые считаются яичными или исходными.

Но, как следует из данных, представленных в таблице 2, у птицы разных пород, характеризующихся одинаковой интенсивностью процессов

окисления NO, живая масса различается в разы. Особенно это видно у кур. Следовательно, имеет смысл определять не корреляцию между долей окисленного эмбрионального NO и живой массой, а оценивать, как в пределах одной породы изменяется доля окисленного эмбрионального NO при селекции на мясную продуктивность.

Имеющиеся данные позволяют предполагать, что селекция на повышение мясной продуктивности в пределах одной породы имеет следствием повышение интенсивности окисления NO, синтезируемого в процессе эмбриогенеза. Голубая мясояичная порода представляет собой продукт селекции породы кур андалузская голубая на мясную продуктивность. В эмбрионах голубых мясояичных кур доля окисленного NO составляет около 60 %, в то время как у андалузской породы, как и у всех яичных, этот показатель незначителен (см. табл. 2, 3). В то же время скорость роста у голубой мясояичной породы достоверно ($p < 0,05$) выше, чем у андалузской голубой. Так, на 14-е сут разница по живой массе достигает 10 %, на 21-е сут — 7 % (см. табл. 2).

3. Доля NO, окисленного до нитрата, в гомогенатах содержимого яйца у разных пород, линий и кроссов кур (*Gallus gallus domesticus* L.) на 10-е сут инкубации и ее наследование в F₁ при скрещиваниях ($M \pm (t_{0,05} \times SEM)$), виварий, ФГБУ СГЦ «Загорское», ЭПХ ВНИТИП, г. Сергиев Посад, Московская обл.)

Порода, линия, кросс	Описание	Направление продуктивности	Доля NO, окисленного до нитрата, %
X1 ($n = 20$)	Отцовская линия отцовской формы кросса Хайсекс белый		44,2±3,9
X2 ($n = 20$)	Материнская линия отцовской формы кросса Хайсекс белый		1,9±1,3
X12 ($n = 20$)	Отцовская форма кросса Хайсекс белый ♂X1 × ♀X2		2,1±1,4
X3 ($n = 20$)	Отцовская линия материнской формы кросса Хайсекс белый		2,2±1,4
X34 ($n = 20$)	Материнская форма ♂X3 × ♀X4		2,4±1,4
Хайсекс белый ($n = 30$)	Финальный гибрид ♂X12 × ♀X34	Яичное	2,3±1,4
Андалузская голубая ($n = 30$)		Яичное	2,3±1,6
Голубая мясояичная ($n = 30$)	Продукт селекции андалузской голубой на увеличение живой массы	Мясояичное	59,9±2,7
Корниш Б5 ($n = 30$)	Линия отцовской формы кросса Смена 8		98,2±2,7
Корниш Б6 ($n = 30$)	Линия отцовской формы кросса Смена 8		97,9±2,8
Корниш Б56 ($n = 30$)	Отцовская форма кросса Смена 8 ♂B5 × ♀B6		96,9±3,1
Плимутрок Б7 ($n = 30$)	Линия материнской формы кросса Смена 8		3,3±1,4
Плимутрок Б9 ($n = 30$)	Линия материнской формы кросса Смена 8		2,9±1,5
Плимутрок Б79 ($n = 30$)	Материнская форма кросса Смена 8 ♂B7 × ♀B9		2,6±1,5
Смена 8 ($n = 30$)	Финальный кросс, ♂B56 × ♀B78	Мясное	98,4±2,4
В77(1) ($n = 20$)	Мини-куры линии В77 группы 1	Мини-яичная	81,4±3,1
В77(2) ($n = 20$)	Мини-куры линии В77 группы 2	Мини-яичная	90,7±3,5
А77(1) ($n = 20$)	Мини-куры линии А77 группы 1	Мини-мясная	98,8±3,4
А77(2) ($n = 20$)	Мини-куры линии А77 группы 2	Мини-мясная	99,3±3,5

Примечание. Доля NO, окисленного до нитрата, определяется по соотношению концентраций нитрат/доноры NO + нитрат) × 100 %. Группы 1 и 2 — продукты селекции соответствующих линий на увеличение живой массы.

Мини-куры характеризуются повышенной интенсивностью окисления NO по сравнению с обычными курами. Но и в случае мини-кур селекция на увеличение скорости роста ведет к интенсификации окисления оксида азота (см. табл. 3). Так, живая масса 2-й группы линии В77 через 8 нед после вывода превосходит этот показатель в 1-й группе на 17 % (23) при показателях окисления NO на 10-е сут инкубации 81,4 и 90,7 % ($p < 0,05$) (см. табл. 3). В линии А77 2-я группа на 8-й нед также превосходила 1-ю

группу по живой массе на 17 % (23). Так как выход потрошенной тушки у бройлеров и у яичных кур различается на 5 %, мы рассматривали живую массу в качестве показателя мясной продуктивности. Известен факт, что чем выше живая масса, тем выше выход потрошенной тушки (23).

Линии ЗБ1 и ЗБ2 представляют собой продукты селекции породы цесарок Загорская белогрудая (ЗБ) на мясную (ЗБ1) и яичную (ЗБ2) продуктивность. В случае ЗБ1 имеет место практически полное окисление NO, синтезируемого в эмбрионе, а в случае ЗБ2 окислено лишь несколько процентов. Хотя скорость роста у ЗБ1 незначительно превышает соответствующий показатель ЗБ2 (см. табл. 2). Следовательно, скорость роста определяется многими факторами и не все из них связаны с активацией окисления NO. Но селекция на увеличение скорости роста сопровождается интенсификацией окисления оксида азота.

Можно предположить, что существует ген, который у исходных форм либо не представлен (и процесс селекции улавливает какие-то мутантные формы), либо этот ген или гены присутствуют везде, но его (их) экспрессия может быть подавлена другими генами. В связи с этим представляло интерес определить наследование этого признака при скрещивании разных пород. Бройлеры кросса Смена 8 были получены в результате скрещивания материнской и отцовской форм, которые, в свою очередь, также являются результатом скрещивания определенных линий пород корниш и плимутрок. Из данных, представленных в таблице 3, видно, что кросс Смена 8 и его отцовские линии и формы (корниш Б5, Б6, Б56) характеризуются практически полным окислением NO в эмбрионе. Наоборот, у материнских линий и форм (плимутрок Б7, Б9, Б79) окисляется лишь несколько процентов NO.

Скорость роста у кросса Смена 8 несколько ниже, чем у линии корниш Б56, но выше, чем у линии плимутрок Б79 (см. табл. 3).

4. Доля NO, окисленного до нитрата, в гомогенатах содержимого яйца у разных пород перепелов (*Coturnix coturnix* L.) на 8-е сут инкубации и ее наследование в F₁ при скрещивании ($M \pm (t_{0,05} \times SEM)$, виварий, ФГБУ СГЦ «Загорское», ЭПХ ВНИТИП, г. Сергиев Посад, Московская обл.)

Порода	Направление продуктивности	Доля NO, окисленного до нитрата, %
Маньчжурская золотистая (М) (n = 40)	Яичное	2,6±1,4
Японская серая (Я) (n = 40)	Яичное	2,5±1,5
Эстонская мясояичная (Э) (n = 40)	Мясояичное	93,8±4,1
Гибрид (♂Я × ♀Э) (n = 20)		97,9±3,5
Гибрид (♂Э × ♀Я) (n = 20)		99,1±3,1
Гибрид (♂Я × ♀М) (n = 20)		2,4±1,5

Примечание. Доля NO, окисленного до нитрата, определяется по соотношению концентраций нитрат/(доноры NO + нитрат) × 100 %.

В случае перепелов также отмечали, что тяжелые формы (породы фараон, белая тяжелая, эстонская) характеризуются практически полным окислением эмбрионального NO, яичные формы (маньчжурская золотистая, японская серая породы) — незначительным. У гибридов эстонской мясояичной и японской серой пород эмбриональный NO окисляется практически полностью (табл. 4). Скорость роста гибридов оказалась промежуточной между этим показателем у эстонской мясояичной и японской серой пород вне зависимости от того, какой породы были самцы, а какой — самки (см. табл. 2). В эмбрионах гибридов японской серой и маньчжурской золотистой пород окисление NO незначительно, как и в эмбрионах родительских пород (см. табл. 4). По скорости роста эти гибриды также не отличаются от родителей (см. табл. 2).

Кроме случаев, когда можно предположить наличие гена либо его

доминантного аллеля, с которым связано интенсивное окисление NO, известны примеры того, что потомство от скрещивания линии кур со значительным ($44,2 \pm 3,9$ %) окислением NO в эмбрионе (X_1 — отцовская линия отцовской формы кросса Хайсекс белый, см. табл. 3) с линией, в которой это окисление незначительно (~ 2 %) ($p < 0,05$) (X_2 — материнская линия отцовской формы кросса Хайсекс белый, см. табл. 3) характеризовалось таким же незначительным (~ 2 %) окислением NO в эмбрионе (см. табл. 3, линия X_{12} , а также финальный гибрид). Линия X_1 , используемая как отцовская линия отцовской формы кросса, — наиболее тяжелая и обладающая крепким скелетом форма. Она на 28-е сут превосходит по живой массе финальный гибрид и все прочие его линии на 11-12 % (23). X_1 — также единственная из линий кросса Хайсекс белый, у которой эмбрионы характеризуются значительным (44,2 %) окислением эмбрионального NO (см. табл. 3). Но это свойство не наследовалось в дальнейших скрещиваниях. Следовательно, наша гипотеза о доминантном аллеля гена, определяющего интенсивное окисление NO, не подтверждается.

Есть еще один пример, опровергающий такую гипотезу, — полученные нами результаты скрещивания черношеего и голубошеего подвидов страусов. Это потомство характеризуется окислением 90 % NO в эмбрионе до нитрата (табл. 5) и значительно большей скоростью роста, чем родительские формы (19, 24). При этом в эмбрионах родительских форм окисление NO незначительно (см. табл. 5).

5. Доля NO, окисленного до нитрата, в гомогенатах содержимого яйца у разных подвидов страусов (*Struthio camelus* L.) на 24-е сут инкубации и ее наследование в F₁ при скрещивании ($n = 20$, $M \pm (t_{0,05} \times SEM)$), виварий, ФГБУ СГЦ «Загорское», ЭПХ ВНИТИП, г. Сергиев Посад, Московская обл.)

Порода, подвид	Описание	Доля NO, окисленного до нитрата, %
Черношей (Ч)		$1,6 \pm 0,8$
Голубошей (Г)		$1,5 \pm 0,8$
Гибрид (♂Ч × ♀Г)	Характеризуется значительно большей скоростью постэмбрионального роста, чем родительские формы	$90,7 \pm 3,8$
Гибрид (♂Г × ♀Ч)	Характеризуется значительно большей скоростью постэмбрионального роста, чем родительские формы	$91,2 \pm 3,8$

Примечание. Доля NO, окисленного до нитрата, определяется по соотношению концентраций нитрат/(доноры NO + нитрат) × 100 %.

Все полученные данные, с одной стороны, указывают на то, что интенсивность окисления эмбрионального NO детерминирована генетически и наследуется в пределах линии, кросса и породы при разбросе показателя не более 10 % (18-20). С другой стороны, рассмотренные нами примеры позволяют предположить, что интенсивность окисления NO обуславливается не каким-то конкретным геном, а, по-видимому, совокупным действием разных генов. Возможно, они могут как способствовать, так и снижать проявление рассматриваемого признака.

Ранее мы показали, что интенсивность окисления эмбрионального NO не зависит от возраста, условий содержания несушек и пола эмбриона (18, 19). Однако известно, что использование зеленого света при инкубации стимулирует постэмбриональный рост (25, 26). Мы показали, что зеленый свет способствует интенсификации эмбрионального окисления NO. При этом имеет место не активация синтеза NO, поскольку суммарная концентрация нитрата и доноров NO не изменялась, оставаясь в пределах 150-160 мкмоль/л на 10-е сут и 470-490 мкмоль/л — на 15-е сут, а интенсификация окисления NO, так как концентрация нитрата увеличивалась, а кон-

центрация доноров NO уменьшалась (табл. 6). Характерными оказались следующие закономерности. Согласно нашим данным за 7, 10 и 15 сут, при освещении яиц кур кросса Хайсекс белый как с 1-х по 6-е сут, так и с 1-х по 15-е сут инкубации индуцируется окисление до 60 % синтезируемого NO до нитрата (см. табл. 6). Дальнейшее увеличение интенсивности света не приводило к увеличению доли окисленного NO. Этот процент сохраняется в течение всего последующего эмбриогенеза даже при отмене света с 6-х сут. Причем нитрат накапливался за пределами амниона, как и в случае эмбрионов с исходно высокой степенью окисления NO (см. табл. 1, 6). В то же время начало освещения на 6-е сут уже не приводило к интенсификации окисления оксида азота, хотя соединения-доноры также присутствуют в эмбрионе. Следовательно, свет воздействует не на соединения — доноры NO, а на особенности тканей эмбриона, обуславливающие окисление (см. табл. 6).

6. Влияние режимов освещения зеленым светом в процессе инкубации на состав нитро- и нитрозосоединений в гомогенате содержимого яйца, в амнионе и аллантоисе эмбрионов кур (*Gallus gallus domesticus* L.) кросса Хайсекс белый на 15-е сут инкубации ($N = 4, n = 20, M \pm (t_{0,05} \times SEM)$), виварий, ФГБУ СГЦ «Загорское», ЭПХ ВНИТИП, г. Сергиев Посад, Московская обл.)

Образец	5-е сут		7-е сут		10-е сут		15-е сут	
	доноры NO	нитрат	доноры NO	нитрат	доноры NO	нитрат	доноры NO	нитрат
Контроль (темнота)								
Гомогенат	139,8±7,7	< 0,1	148,5±8,2	< 0,1	155,8±8,9	< 0,1	465,5±19,9	18,6±1,9
Амнион							5230,0±170,0	< 0,1
Аллантоис							11,2±2,2	12,7±2,9
Освещение с 1-х по 15-е сут								
Гомогенат	141,1±7,5	< 0,1	59,8±3,6	90,3±4,4	64,1±10,1	96,1±4,5	164,3±10,2	316,4±15,5
Амнион							1870,0±90,0	< 0,1
Аллантоис							12,6±2,4	278,6±12,1
Освещение с 1-х по 4-е сут								
Гомогенат	147,8±7,4	< 0,1	151,4±7,8	< 0,1	158,8±8,1	< 0,1	478,3±17,9	22,3±1,9
Освещение с 1-х по 6-е сут								
Гомогенат	146,6±7,9	< 0,1	79,4±8,6	74,6±7,9	82,7±8,2	81,9±7,9	217,4±10,4	261,5±12,2
Освещение с 6-х по 14-е сут								
Гомогенат	145,5±7,2	< 0,1	150,2±7,6	< 0,1	154,9±7,8	< 0,1	469,7±18,1	20,8±2,0

Примечание. До 15-х сут измеряли концентрацию в жидкой среде вне амниона. Концентрация нитрита и нитрозоаминов во всех образцах < 0,1 мкмоль/л.

Исходя из полученных данных, мы можем заключить, что в эмбриогенезе птиц оксид азота вовлечен в специфический процесс, в котором он не участвует (или участвует, но не так активно) после вывода. Тот факт, что в эмбрионах бройлеров большая часть депонированного NO (90 %) окисляется до нитрата, указывает на то, что высокие концентрации депонированного NO (более 90 %), которые мы наблюдаем в амнионе яичных форм (см. табл. 1), не являются необходимыми (по крайней мере для того, чтобы обеспечивать жизненно важные NO-зависимые процессы). Как было показано ранее, окисление NO до нитрата происходит в тканях зародыша, причем в основном в мышечной ткани. В печени и кишечнике окисление практически отсутствует (18, 20). Следовательно, есть основание предполагать, что это окисление как-то связано с развитием мышечной ткани.

Для оценки роли NO в повышении скорости роста живой массы возможны два подхода. Первый — попытаться искусственно минимизировать окисление NO в эмбрионе, например используя блокаторы NO-синтазы. Второй — использовать экзогенные доноры NO. Согласно нашим данным, снижение интенсивности синтеза NO даже на 80 % от изначального в начале инкубации достоверно не сказывалось на скорости постэмбриональ-

ного роста (18, 20), как не имело достоверного эффекта введение в яйцо соединений — доноров NO в количестве, равном тому, что имело место на 3-и сут (18, 20).

Возможно, NO в эмбрионе синтезируется в избытке для обеспечения любых физиологических процессов. То есть интерес представляет не количество окисленного NO, а особенности тканей зародыша, индуцирующие это окисление. Из данных, представленных в таблице 1, следует, что в эмбрионе изначально накапливаются соединения — доноры NO. Начиная с определенного времени (со 2-3-х сут), эти соединения начинают окисляться до нитрата. В эмбрионах яичных форм окисление практически отсутствует (см. табл. 1-5). Что же это за период и с началом какого процесса он связан? В эмбрионе в возрасте 2-3 сут закладываются миотомы. Пролиферация миобластов длится до 14 сут. Но процесс окисления NO в эмбрионах мясных форм происходит на протяжении всего эмбриогенеза. Гистологические исследования не выявили каких-то качественных различий в развитии мышечной ткани в эмбрионах бройлеров и яичных форм кур, а также в эмбрионах яичных и мясных форм перепелов, характеризующихся высокой и низкой интенсивностью эмбрионального окисления NO (18). Можно предположить, что на 2-5-е сут появляются какие-то структуры, дальнейшее развитие которых связано с окислением NO. Формирование этих структур, по-видимому, обусловлено генетически, поскольку показатель интенсивности окисления наследуется в пределах линий, кроссов (18). Возможно, под действием генетически обусловленных факторов закладывается популяция каких-то клеток, с ростом которой связан процесс окисления.

Но какова природа этих генетически обусловленных факторов и с какими генами связано их появление? D. Cazzato с соавт. (27) изучали экспрессию семи генов, определяющих ход миогенеза на самых ранних стадиях эмбриогенеза. На экспрессию влияли ингибитор NO-синтазы и доноры NO. Не отрицая этих данных, заметим, что они относятся к началу эмбриогенеза. На особенности постэмбрионального развития изученные факторы не влияли (18, 20).

Эмбриональное окисление NO частично может быть обусловлено и действием внешних факторов — света (см. табл. 6). Этот эффект показан нами и в ряде других работ (20, 28). Показано, что свет индуцировал окисление NO в эмбрионах и мясных, и яичных кур, что вызывало небольшое (на несколько процентов) увеличение скорости постэмбрионального роста (20). Последнее согласуется с данными других исследователей (26, 29).

Таким образом, анализ наследования интенсивности окисления эмбрионального NO в поколении F₁ на примерах нескольких видов птиц позволяет предположить, что этот признак — результат экспрессии различных генов, которые могут как способствовать его проявлению, так и подавлять его. Окисление NO до нитрата во всех птичьих эмбрионах может быть индуцировано светом в начале инкубации, после чего процесс идет даже в темноте. У эмбрионов яичных форм под действием света доля окисленного NO может повыситься до 60 %. Следовательно, эмбрионы как мясных, так и яичных форм обладают механизмами, обеспечивающими окисление NO. Наследуется, по-видимому, способность активировать этот процесс, который также может быть частично индуцирован сторонними факторами (светом). Дальнейшее изучение наследования интенсивности окисления эмбрионального NO в ряду поколений позволит выявить, маркером каких генов служит этот показатель и как он может быть использован в теории и практике селекционных исследований. Механизм окисления NO в эмбрионе и

конкретная физиологическая роль этого процесса до сих пор не ясны.

ЛИТЕРАТУРА

1. Li Y., Wang Y., Willems E., Willemsen H., Franssens L., Buysse J., Decuypere E., Everaert N. In ovo L-arginine supplementation stimulates myoblast differentiation but negatively affects muscle development of broiler chicken after hatching. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*, 2016, 100: 167-77 (doi: 10.1111/jpn.12299).
2. Tirone M., Conti V., Manenti F., Nicolosi P., D'Orlando C., Azzoni E., Brunelli S. Nitric oxide donor molsidomine positively modulates myogenic differentiation of embryonic endothelial progenitors. *PLoS ONE*, 2016, 11(10): e0164893 (doi: 10.1371/journal.pone.0164893).
3. Long J., Lira V., Soltow Q., Betters J., Sellman J., Criswell D. Arginine supplementation induces myoblast fusion via augmentation of nitric oxide production. *J. Muscle Res. Cell Motil.*, 2006, 27: 577-584 (doi: 10.1007/s10974-006-9078-1).
4. Stamler J., Meissner G. Physiology of nitric oxide in skeletal muscle. *Physiol. Rev.*, 2001, 81: 209-237 (doi: 10.1152/physrev.2001.81.1.209).
5. Ulibarri J., Mozdziak P., Schultz E., Cook C., Best T. Nitric oxide donors, sodium nitroprusside and S-nitroso-N-acetylpencillamine, stimulate myoblast proliferation in vitro. *In Vitro Cell Dev. Biol. Anim.*, 1999, 35(4): 215-218 (doi: 10.1007/s11626-999-0029-1).
6. Anderson J.E. A role for nitric oxide in muscle repair: nitric oxide-mediated activation of muscle satellite cells. *Molecular Biology of the Cell*, 2000, 11: 1859-1874 (doi: 10.1091/mbc.11.5.1859).
7. Severina I., Bussygina O., Pyatakova N., Malenkova I., Vanin A. Activation of soluble guanylate cyclase by NO donors-S-nitrosothiols, and dinitrosyl-iron complexes with thiol-containing ligands. *Nitric Oxide*, 2003, 8: 155-163 (doi: 10.1016/s1089-8603(03)00002-8).
8. Stalmer J., Singel D., Loscalzo J. Biochemistry of nitric oxide and its redox-activated forms. *Science*, 1992, 258: 1898-1902 (doi: 10.1126/science.1281928).
9. Rossig L., Fichtlscherer B., Breitschopf K., Haendeler J., Zeiher A., Mulsch A., Dimmeler S. Nitric oxide inhibits caspase-3 by S-nitrosation in vivo. *J. Biol. Chem.*, 1999, 274(11): 6823-6826 (doi: 10.1074/jbc.274.11.6823).
10. Dimmeler S., Haendeler J., Nehls M., Zeiher A. Suppression of apoptosis by nitric oxide via inhibition of interleukin-1beta-converting enzyme (ICE)-like and cysteine protease protein (CPP)-32-like proteases. *J. Exp. Med.*, 1997, 85(4): 601-607 (doi: 10.1084/jem.185.4.601).
11. Kim Y.-M., Chung H.-T., Simmons R., Billiar T. Cellular non-heme iron content is a determinant of nitric oxide-mediated apoptosis, necrosis, and caspase inhibition. *J. Biol. Chem.*, 2000, 275(15): 10954-10961 (doi: 10.1074/jbc.275.15.10954).
12. Vasudevan D., Bovee R., Tomas D. Nitric oxide, the new architect of epigenetic landscapes. *Nitric Oxide*, 2016, 59: 54-62 (doi: 10.1016/j.niox.2016.08.002).
13. Socco S., Bovee R., Palczewski M., Hickok J. Epigenetics: the third pillar of nitric oxide signaling. *Pharmacological Research*, 2017, 121: 52-58 (doi: 10.1016/j.phrs.2017.04.011).
14. Vanin A., Borodulin R., Mikoyan V. Dinitrosyl iron complexes with natural thiol-containing ligands in aqueous solutions: synthesis and some physico-chemical characteristics (A methodological review). *Nitric Oxide*, 2017, 66: 1-9 (doi: 10.1016/j.niox.2017.02.005).
15. Vanin A. Dinitrosyl iron complexes with thiol-containing ligands as a "working form" of endogenous nitric oxide. *Nitric Oxide*, 2016, 54: 15-29 (doi: 10.1016/j.niox.2016.01.006).
16. Hickok J.R., Sahni S., Shen H., Arvind A., Antoniou C., Fung L.W., Thomas D. Dinitrosyliron complexes are the most abundant nitric oxide-derived cellular adduct: biological parameters of assembly and disappearance. *Free Radic. Biol. Med.*, 2011, 51(8): 1558-1566 (doi: 10.1016/j.freeradbiomed.2011.06.030).
17. Titov V.Y., Kosenko O.V., Starkova E.S., Kondratov G.V., Borkhunova E.N., Petrov V.A., Osipov A.N. Enzymatic sensor detects some forms of nitric oxide donors undetectable by other methods in living tissues. *Bull. Exp. Biol. Med.*, 2016, 162(1): 107-110 (doi: 10.1007/s10517-016-3557-1).
18. Titov V.Yu., Dolgorukova A.M., Fisinin V.I., Borkhunova Ye.N., Kondratov G.V., Slesarenko N.A., Kochish I.I. The role of nitric oxide (NO) in the body growth rate of birds. *World's Poultry Science Journal*, 2018, 74(4): 675-686 (doi: 10.1017/S0043933918000661).
19. Titov V.Yu., Vinnikova E.Z., Akimova N.S., Fisinin V.I. Nitric oxide (NO) in bird embryogenesis: physiological role and ability of practical use. *World's Poultry Science Journal*, 2012, 68(1): 83-95 (doi: 10.1017/S0043933912000098).
20. Dolgorukova A.M., Titov V.Yu., Kochish I.I., Fisinin V.I., Nikonov I.N., Kosenko O.V., Myasnikova O.V. The embryonic metabolism of nitric oxide and its interrelation with postembryonic development in chicken (*Gallus gallus domesticus* L.) and quails (*Coturnix coturnix* L.). *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya [Agricultural biology]*, 2020, 55(3): 794-803 (doi: 10.15389/agrobiology.2020.4.794eng).
21. Titov V. The enzymatic technologies open new possibilities for studying nitric oxide (NO) metabolism in living systems. *Current Enzyme Inhibition*, 2011, 7(1): 56-70 (doi: 10.2174/157340811795713774).

22. Tarpey M.M., Wink D.A., Grisham M.B. Methods for detection of reactive metabolites of oxygen and nitrogen: in vitro and in vivo considerations. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.*, 2004, 286(3): R431-R444 (doi: 10.1152/ajpregu.00361.2003).
23. Ройтер Я.С., Егорова А.В., Варакина Р.И., Шахнова Л.В. *Промышленное птицеводство. Характеристика современных пород, линий и кроссов сельскохозяйственной птицы*. Сергиев Посад, 2005.
24. Винникова Э.З., Титов В.Ю. Определение фенотипически невыраженных форм страуса. *Птицеводство*, 2008, 12: 33-34.
25. Archer G. Exposing broiler eggs to green, red and white light during incubation. *Animal*, 2017, 11(7): 1203-1209 (doi: 10.1017/S1751731117000143).
26. Sobolewska A., Elminowska-Wenda G., Bogucka J., Szpinda M., Walasik K., Bednarczyk M., Paraczevska-Achtel M. Myogenesis — possibilities of its stimulation in chickens. *Folia biologica (Krakow)*, 2011, 59(3-4): 85-90 (doi: 10.3409/fb59_3-4.85-90).
27. Cazzato D., Assi E., Moscheni C., Brunelli S., De Palma C., Cervia D., Perrotta C., Clementi E. Nitric oxide drives embryonic myogenesis in chicken through the upregulation of myogenic differentiation factors. *Experimental Cell Research*, 2014, 320: 269-280 (doi: 10.1016/j.yexcr.2013.11.006).
28. Titov V., Osipov A., Ibragimova L., Petrov V., Dolgorukova A., Oleshkevich A. Hypothetical mechanism of light action on nitric oxide physiological effects. *Lasers in Medical Science*, 2021, 36(7): 1389-1395 (doi: 10.1007/s10103-020-03169-x).
29. Rozenboim I., El Halawani M., Kashash Y., Piestun Y., Halevy O. The effect of monochromatic photostimulation on growth and development of broiler birds. *General and Comparative Endocrinology*, 2013, 190: 214-219 (doi: 10.1016/j.ygcen.2013.06.027).

¹ФНЦ Всероссийский научно-исследовательский и технологический институт птицеводства РАН,
141311 Россия, Московская обл., г. Сергиев Посад,
ул. Птицеградская, 10,
e-mail: vtitov43@yandex.ru ✉, anna.dolg@mail.ru;

Поступила в редакцию
29 декабря 2021 года

²ФГБОУ ВО Московская государственная академия
ветеринарной медицины и биотехнологии—
МВА им. К.И. Скрябина,
109472 Россия, г. Москва, ул. Академика Скрябина, 23,
e-mail: prorector@mgavm.ru, omyasnikova71@gmail.com,
ilnikonov@yandex.ru

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2022, V. 57, № 2, pp. 343-355

FEATURES OF NITRIC OXIDE METABOLISM IN EMBRYOS OF DIFFERENT BIRD SPECIES AS GENETICALLY DETERMINED SIGN ASSOCIATED WITH MEAT PRODUCTIVITY

V.Yu. Titov^{1, 2} ✉, A.M. Dolgorukova¹, I.I. Kochish², O.V. Myasnikova², I.N. Nikonov²

¹Federal Scientific Center All-Russian Research and Technological Poultry Institute RAS, 10, ul. Ptitsegradskaya, Sergiev Posad, Moscow Province, 141311 Russia, e-mail vtitov43@yandex.ru (✉ corresponding author), anna.dolg@mail.ru;
²Skryabin Moscow State Academy of Veterinary Medicine and Biotechnology, 23, ul. Akademika K.I. Skryabina, Moscow, 109472 Russia, e-mail prorector@mgavm.ru, omyasnikova71@gmail.com, ilnikonov@yandex.ru

ORCID:

Titov V.Yu. orcid.org/0000-0002-2639-7435

Myasnikova O.V. orcid.org/0000-0002-9869-0876

Dolgorukova A.M. orcid.org/0000-0002-9958-8777

Nikonov I.N. orcid.org/0000-0001-9495-0178

Kochish I.I. orcid.org/0000-0001-8892-9858

The authors declare no conflict of interests

Acknowledgements:

Supported financially by Russian Foundation for Basic Research, project No. 20-016-00204-a

Received December 29, 2021

doi: 10.15389/agrobiologia.2022.2.343eng

Abstract

At present, the role of nitric oxide (NO) in embryogenesis, in particular in myogenesis, is widely discussed. Earlier we noted that the main part of nitric oxide synthesized in the avian embryo can accumulate in tissues as part of the so-called NO donor compounds or be oxidized to nitrate. The degree of this oxidation correlates with the meat productivity of adults. This report shows that in broiler embryos, NO is oxidized to nitrate by 90% or more, while in embryos of egg poultry NO oxidation is negligible. That is, the degree of NO oxidation is determined by some features of the embryo tissues rather than NO itself determines these features. Consequently, the degree of NO oxidation in bird embryogenesis is an indicator associated with tissue properties correlating with meat productivity. Since

this sign is inherited, it is assumed to be genetically determined. The purpose of this work is to characterize the manifestation and inheritance of the intensity of nitric oxide oxidation and the associated physiological characteristics of embryos in birds of different species. The purpose of this work is to characterize the manifestation and inheritance of the intensity of nitric oxide oxidation and the associated physiological characteristics of bird embryos of different species. The experiments were carried out in a vivarium (Zagorskoye, Sergiev Posad, Moscow Province, 2015-2021). It was shown that in poultry of different breeds characterized by the same degree of NO oxidation the live weight can vary significantly. This is especially evident in hens. The proportion of oxidized NO in the embryo was higher in lines, breeds and crosses obtained as a result of breeding to increase meat productivity. Thus, in the embryos of broilers and meat quails, by the day 7th, more than 90% of embryonic NO is oxidized, in egg forms oxidation was insignificant (several percent), most meat-egg forms occupied an intermediate position according to this index. The analysis of inheritance of the index in the F₁ generation in several bird species suggests that this trait is formed due to the expression of various genes that can both promote and counteract its manifestation. Oxidation of NO to nitrate in embryos of both meat and egg forms can be induced by light at the beginning of incubation. In embryos of egg forms, the proportion of oxidized NO can increase up to 60 % under the action of light. Consequently, there is a possibility of oxidation of NO in embryos of both meat and egg forms. Apparently, the mechanism of activation of this process is inherited, which can also be partially induced by light. Further analysis of the inheritance of the intensity of oxidation of embryonic NO in a number of generations will show which genes are associated with the intensity of oxidation of NO. This will allow using this indicator as a highly sensitive marker for the corresponding genes.

Keywords: nitric oxide, NO, NO donors, NO oxidation, trait inheritance, nitrate, myogenesis, *Gallus gallus domesticus* L., chickens, *Coturnix coturnix* L., quail, *Numida meleagris* L., guinea fowl, *Struthio camelus* L., ostriches.