

ERNST JOURNAL OF ANIMAL SCIENCE

УСПЕХИ НАУК О ЖИВОТНЫХ

№2
2026г.



ISSN: 3034-493X

УСПЕХИ НАУК О ЖИВОТНЫХ

Сетевое научное издание

№2
2026г.

УЧРЕДИТЕЛЬ

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Федеральный исследовательский центр животноводства — ВИЖ им. Л.К. Эрнста»

ГЛАВНЫЙ РЕДАКТОР

Зиновьева Н.А. — доктор биологических наук, профессор, академик РАН,
директор ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Багиров В.А. — доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, директор Департамента координации деятельности организаций в сфере сельскохозяйственных наук Министерства науки и высшего образования РФ

Донник И.М. — доктор биологических наук, профессор, академик РАН, помощник президента ФГБУ НИЦ «Курчатовский институт»

Кузьмина Т.И. — доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник ВНИИГРЖ — филиала ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Столповский Ю.А. — доктор биологических наук, заведующий лабораторией сравнительной генетики животных ФГБНУ «Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук»

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Заместитель главного редактора

Осадчая О.Ю. — кандидат сельскохозяйственных наук, заместитель директора по научно-организационной работе
и работе с филиалами ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Абдельманова А.С. — доктор биологических наук,
заведующая лабораторией ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Боголюбова Н.В. — доктор биологических наук, заведующая
отделом ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Волкова Н.А. — доктор биологических наук, профессор РАН,
заведующая лабораторией ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Гладырь Е.А. — кандидат биологических наук, заведующая
лабораторией ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Двалишвили В.Г. — доктор сельскохозяйственных наук,
главный научный сотрудник ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Денискова Т.Е. — кандидат биологических наук, ведущий
научный сотрудник ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Лебедева И.Ю. — доктор биологических наук, заведующая
лабораторией ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Некрасов Р.В. — доктор сельскохозяйственных наук,
профессор РАН, директор ВНИИФБиП — филиала ФГБНУ
ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Остренко К.С. — доктор биологических наук, заведующий
лабораторией ВНИИФБиП — филиала ФГБНУ ФИЦ ВИЖ
им. Л.К. Эрнста

Пальянов А.А. — кандидат технических наук, заведующий
аспирантурой ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Сермягин А.А. — кандидат сельскохозяйственных наук,
директор ВНИИГРЖ — филиала ФГБНУ ФИЦ ВИЖ
им. Л.К. Эрнста

Сивкин Н.В. — кандидат сельскохозяйственных наук,
учёный секретарь ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Сингина Г.Н. — кандидат биологических наук, заведующая
лабораторией ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Выпускающий редактор

Ершова А.И. — начальник отдела информационной политики
и международного сотрудничества ФГБНУ ФИЦ ВИЖ
им. Л.К. Эрнста

ERNST JOURNAL OF ANIMAL SCIENCE

Online scientific journal

№2
2026

FOUNDER

Federal State Budgetary Scientific Institution
«Federal Research Center for Animal Husbandry named after Academy Member L.K. Ernst»

EDITOR-IN-CHIEF

Natalia A. Zinovieva — Doctor of Biological Sciences, Professor, Member of the RAS,
Director, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

EDITORIAL COUNCIL

Vugar A. Bagirov, Doctor of Biological Sciences, Professor, Corresponding member of the RAS, Director of the Department
for Coordination of Organizations in the Field of Agricultural Sciences, Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation

Irina M. Donnik, Doctor of Biological Sciences, Professor, Member of the RAS, Assistant to the President, the National Research Centre
Kurchatov Institute

Tatiana I. Kuzmina, Doctor of Biological Sciences, Professor, Chief Researcher, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Yurii A. Stolpovsky, Doctor of Biological Sciences, laboratory head, Vavilov Institute of General Genetics

EDITORIAL BOARD

Deputy Editor

Olga Yu. Osadchaya, Candidate of Agricultural Sciences, deputy director, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Alexandra S. Abdelmanova, Doctor of Biological Sciences,
laboratory head, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal
Husbandry

Nadezhda V. Bogolyubova, Doctor of Biological Sciences,
department head, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal
Husbandry

Natalia A. Volkova, Doctor of Biological Sciences, RAS Professor,
department head, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal
Husbandry

Elena A. Gladyr, Candidate of Biological Sciences, laboratory
head,
L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Vladimir G. Dvalishvili, Doctor of Agricultural Sciences, chief
researcher,
L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Tatiana E. Deniskova, Candidate of Biological Sciences, leading
researcher, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal
Husbandry

Irina Yu. Lebedeva Doctor of Biological Sciences, laboratory head,
L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Roman V. Nekrasov, Doctor of Agricultural Sciences, RAS Professor,
branch director, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal
Husbandry

Konstantin S. Ostrenko, Doctor of Biological Sciences, laboratory
head, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Andrey A. Palyanov, Candidate of Technical Sciences, department
head, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Alexander A. Sermyagin, Candidate of Agricultural Sciences, branch
director, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Nikolay V. Sivkin, Candidate of Agricultural Sciences, scientific
secretary, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Galina N. Singina, Candidate of Biological Sciences, laboratory head,
L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Managing editor

Anastasiya I. Ershova, head of the Information Policy and
International Cooperation Department, L.K. Ernst Federal Research
Center for Animal Husbandry

Содержание

Биологические науки

Никипелова А.К., Бардуков Н.В., Доцев А.В., Никипелов В.И.	4—29
Применение микросателлитного анализа для генетических исследований осетровых рыб	
Модина А.Л., Позовникова М.В., Дементьева Н.В., Азовцева А.И.	30—42
Генетические и негенетические факторы, влияющие на миогенез кур	

Зоотехния и ветеринария

Илюшина П.И., Белоус А.А.	43—56
Налим как перспективный объект аквакультуры и его состояние в природных водоемах мира	
Кутын И.В., Остренко К.С.	57—69
Стресс, оксидативный дисбаланс и адаптогены в свиноводстве: от механизмов к стратегиям коррекции	
Новгородова И.П., Логвинова Т.И.	70—81
Общие вопросы изучения катионно-анионного баланса в рационах молочных коров	

Contents

Biological Sciences

A.K. Nikipelova, N.V. Bardukov, A.V. Dotsev, V.I. Nikipelov	4—29
Microsatellite markers in sturgeon aquaculture	
A.L. Modina, M.V. Pozovnikova, N.V. Dementieva, A.I. Azovtseva	30—42
Genetic and non-genetic factors influencing myogenesis in chickens	

Animal and Veterinary Science

P.S. Ilyushina, A.A. Belous	43—56
Burbot as a promising object of aquaculture and its condition in natural reservoirs of the world	
I.V. Kutin, K.S. Ostrenko	57—69
Stress, oxidative imbalance, and adaptogens in pig farming: from mechanisms to correction strategies	
I.P. Novgorodova I.P., T.I. Logvinova	70—81
General issues of studying the cation-anion balance in the diets of dairy cows	

УДК 639.3/575.174.015.3

Применение микросателлитного анализа для генетических исследований осетровых рыб

Никипелова А.К., Бардуков Н.В.,
Доцев А.В., Никипелов В.И.

ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста,
Московская обл., Россия

Аннотация. Настоящий обзор посвящен систематизации данных о применении микросателлитных (STR) маркеров в осетроводстве. Рассмотрены структура, классификация и механизмы возникновения полиморфизма микросателлитных локусов, а также факторы, влияющие на их изменчивость. Обсуждается, что распределение различных классов микросателлитов в геномах рыб носит видоспецифичный характер, что необходимо учитывать при кросс-видовой амплификации праймеров. Особое внимание уделено двум уникальным характеристикам геномов осетровых. Во-первых, полиплоидии: виды с ~120 хромосомами являются функциональными диплоидами, с ~250 – функциональными тетраплоидами, с ~370 – гексаплоидами. Процесс диплоидизации носит незавершенный характер, что требует учета количественного соотношения аллелей и валидации типа наследования каждого локуса. Во-вторых, крайне низкой скорости молекулярной эволюции, которая обеспечивает высокую эффективность кросс-видовой амплификации, но затрудняет дифференциацию близкородственных видов. Систематизированы основные направления применения STR-маркеров: контроль генетического разнообразия природных популяций, управление генетическим разнообразием в аквакультуре, идентификация гибридов, установление достоверности происхождения, изучение пloidности и процессов диплоидизации. Приведены примеры успешного использования микросателлитов в исследованиях отечественных и зарубежных авторов, включая разработку мультиплексных панелей и статистических подходов с учетом дозы аллелей для полиплоидных видов. Микросателлитные маркеры являются надежным средством популяционно-генетического анализа, селекционно-племенной работы и сохранения генетических ресурсов осетровых. Перспективными направлениями остаются разработка новых мультиплексных панелей для тетраплоидных видов и интеграция STR-анализа с современными геномными технологиями.

Ключевые слова: микросателлиты, STR-маркеры, осетровые, *Acipenseridae*, полиплоидия, генетическое разнообразие, инбридинг, гибридизация, диплоидизация, аквакультура.

Для цитирования: Никипелова А.К., Бардуков Н.В., Доцев А.В., Никипелов В.И. Применение микросателлитного анализа для генетических исследований осетровых рыб // Успехи наук о животных. 2026. № 2. С. 4–29. doi: 10.25687/3034-493X.2026.7.2.001

Microsatellite markers in sturgeon aquaculture

A.K. Nikipelova, N.V. Bardukov,
A.V. Dotsev, V.I. Nikipelov

L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry
Moscow Region, Russia

Abstract. This review systematizes data on the use of microsatellite (STR) markers in sturgeon farming. The structure, classification, and mechanisms underlying polymorphism of microsatellite loci, as well as the factors affecting their variability, are considered. It is discussed that the distribution of various classes of microsatellites in fish genomes is species-specific, which must be taken into account during cross-species primer amplification. Particular attention is paid to two unique characteristics of sturgeon genomes. First, polyploidy: species with ~120 chromosomes are functional diploids, those with ~250 are functional tetraploids, and those with ~370 are hexaploids. The diploidization process is incomplete, requiring consideration of the quantitative ratio of alleles and validation of the inheritance mode for each locus. Secondly, the extremely low rate of molecular evolution ensures high efficiency of cross-species amplification but complicates the differentiation of closely related species. The main applications of STR markers are systematized: monitoring the genetic diversity of natural populations, managing genetic diversity in aquaculture, identifying hybrids, establishing the authenticity of origin, and studying ploidy and diploidization processes. Examples of the successful use of microsatellites in studies conducted by domestic and international researchers are provided, including the development of multiplex panels and statistical approaches accounting for allele dosage in polyploid species. Microsatellite markers are a reliable tool for population genetic analysis, selection and breeding, and the conservation of sturgeon genetic resources. Promising areas remain the development of new multiplex panels for tetraploid species and the integration of STR analysis with modern genomic technologies.

Key words: microsatellites, STR markers, sturgeons, *Acipenseridae*, polyploidy, genetic diversity, inbreeding, hybridization, diploidisation, aquaculture.

For citation: Nikipelova AK, Bardukov NV, Dotsev AV, Nikipelov VI. Microsatellite markers in sturgeon aquaculture. Ernst Journal of Animal Science. 2026. 2: 4–29. Russian. doi: 10.25687/3034-493X.2026.7.2.001

Введение. Осетровые (*Acipenseridae*) представляют собой одну из наиболее древних групп рыб, которых нередко называют «живыми ископаемыми» [1]. Их морфология оставалась практически неизменной на протяжении миллионов лет, что позволяет рассматривать их в качестве уникальной модели для изучения эволюционных процессов и последствий дупликаций генома [2, 3]. Осетровые имеют огромное хозяйственное значение благодаря производству высокоценного мяса и черной икры, что на протяжении длительного времени обуславливало интенсивный промысел [4].

Однако в результате антропогенного воздействия: строительства плотин, загрязнения естественных мест обитания, перелова и браконьерства, популяции осетровых повсеместно сокращаются [5, 6]. В настоящее время большинство видов семейства *Acipenseridae* занесены в Красный список Международного союза охраны природы (МСОП), причем 17 из них находятся в критическом состоянии. В связи с этим сохранение и восстановление осетровых требуют не только законодательных мер, но и разработки мер по сохранению и рациональному использованию генетических ресурсов [7].

Генетическое разнообразие служит основой долгосрочного выживания видов: оно определяет способность адаптироваться к изменяющимся условиям среды, противостоять заболеваниям и сохранять репродуктивный потенциал [8]. У осетровых, которым свойственны позднее половое созревание и невысокая численность, утрата генетической изменчивости вследствие инбридинга или эффекта бутылочного горлышка может иметь необратимые последствия [9]. В связи с этим оценка генетического разнообразия популяций становится важной для природоохранных мероприятий [8].

Для решения этих задач широко используются генетические исследования с применением молекулярных маркеров. В частности, микросателлитные локусы (SSR) предоставляют детальную информацию о генетической вариабельности, степени инбридинга и филогеографических связях [10]. Благодаря высокой полиморфности, кодоминантному наследованию и возможности кросс-видовой амплификации микросателлиты являются надежным инструментом для популяционно-генетического анализа осетровых [11, 12].

Для изучения генетики осетровых также применяют другие молекулярно-генетические маркеры: гены митохондриальной ДНК (мтДНК), AFLP (полиморфизм длин амплифицированных фрагментов), RFLP (полиморфизм длин рестрикционных фрагментов) [13, 14]. В отличие от них микросателлиты имеют ряд преимуществ: равномерное распределение в геноме, высокий уровень полиморфизма, воспроизводимость и пригодность для рутинной работы, что обуславливает их удобство в популяционных исследованиях [15].

Осетровые характеризуются полиплоидным геномом. В настоящее время на основании числа хромосом, содержания ДНК и размера ядра/клетки можно выделить три группы. Число хромосом достигает ~120, ~240 или ~360, а размер генома варьируется от 2,44 у *Huso huso* до 13,78 пг ДНК на ядро у *Acipenser brevirostrum*. Помимо этого, для *Acipenseridae* свойственна низкая скорость молекулярной эволюции [2, 16]. Полиплоидный геном осетровых ограничивает использование стандартных методов микросателлитного анализа и требует специализированных подходов, в частности, учета дозы аллелей в микросателлитном локусе [17].

В области осетроводства микросателлитные маркеры получили широкое распространение. С их помощью решаются задачи идентификации гибридных форм, подтверждения происхождения и эффективности искусственного воспроизводства, а также изучения процессов диплоидизации полиплоидных геномов [18, 19]. При этом для таких видов, как русский осетр (*Acipenser gueldenstaedtii*) и сибирский осетр (*A. baerii*),

требуется особый подход к интерпретации генетических профилей, учитывающий особенности их геномов [20].

Таким образом, обобщение и систематизация данных о применении микросателлитных маркеров в осетроводстве, а также анализ успешных подходов к их использованию в селекционно-племенной работе имеют важное научное и прикладное значение.

Цель обзора – систематизировать данные о применении микросателлитных маркеров в осетроводстве, обобщить результаты основных исследований и определить перспективные направления их использования.

Материалы и методы. Для подготовки обзора был проведен анализ отечественных и зарубежных научных публикаций, посвященных применению микросателлитных маркеров (STR/SSR) в исследованиях осетровых рыб (*Acipenseridae*). Поиск литературы осуществляли в международных наукометрических базах данных PubMed, Web of Science, Scopus, а также в электронных библиотеках eLIBRARY.RU и Google Scholar. Преимущественно анализировались публикации, выпущенные в период с 2000 по 2025 гг., однако в обзор также включены более ранние работы, имеющие фундаментальное значение для изучения микросателлитных локусов и полиплоидии осетровых.

Поиск выполняли с использованием следующих ключевых слов и их комбинаций: *microsatellite*, *STR*, *SSR*, *sturgeon*, *Acipenser*, *genetic diversity*, *polyploidy*, *hybridization*, *parentage analysis*, *aquaculture*, а также их русскоязычных аналогов. В обзор включались оригинальные исследования и обзорные публикации, содержащие данные о применении микросателлитных маркеров для анализа генетического разнообразия, популяционной структуры, гибридизации, плоидности, происхождения и селекционно-племенной работы у осетровых рыб. Приоритет отдавался работам с использованием мультиплексных STR-панелей, современных методов генотипирования и статистической обработки данных.

Всего проанализировано более 90 научных публикаций. Отобранные материалы были систематизированы по основным направлениям применения микросателлитных маркеров в исследованиях осетровых рыб.

Микросателлитные локусы: структура, механизмы полиморфизма и распространение у рыб

Структура, классификация и функции. Особенности организации генома осетровых рыб, прежде всего их полиплоидное происхождение и незавершенная диплоидизация, существенно осложняют применение стандартных подходов микросателлитного анализа, разработанных преимущественно для диплоидных организмов. В связи с этим понимание структуры микросателлитных локусов (STR), механизмов их полиморфизма и закономерностей наследования является необходимой основой для корректной интерпретации генетических данных у осетровых.

Одними из наиболее простых в использовании и одновременно эффективных генетических маркеров, активно применяемых в селекции различных сельскохозяйственных животных, являются микросателлиты (STR-маркеры). Они не требуют глубоких знаний о генетике тестируемого объекта, но позволяют определять уровень генетического разнообразия и выстраивать родственные взаимоотношения у тестируемых особей, что весьма полезно при ведении селекции.

Микросателлитный локус представляет собой участок ДНК, состоящий из tandemно повторяющихся коротких (1 – 6 нуклеотидов) элементов – мотива микросателлита (Рисунок 1). С каждой стороны повторенный мотив ограничен уникальными для каждого локуса фланкирующими последовательностями, не встречающимися более нигде в геноме (за исключением тех случаев, когда микросателлит находится внутри участка дупликации, либо входит в состав крупного диспергированного повтора). В научной литературе

встречается несколько терминов, обозначающих микросателлитные повторы: SSR (*simple sequence repeats*), STR (*short tandem repeats* – STR).

В зависимости от количества нуклеотидов в повторе микросателлиты классифицируют на моонуклеотидные, динуклеотидные, тринуклеотидные, тетрануклеотидные, пентануклеотидные и гексануклеотидные. Если мотив повтора состоит более чем из 6-ти нуклеотидов (по некоторым классификациям – от 10-ти), данный локус относят к минисателлитам [21].

Рисунок 1. Пример тетрануклеотидного микросателлитного локуса, обладающего повторяющимся мотивом «TAGA»



Примечание: уникальные фланкирующие последовательности, расположенные справа и слева от микросателлита подчеркнуты. Представленный микросателлит содержит 8 повторов, пронумерованных от 1 до 8-ми.

Микросателлиты занимают значительную часть геномов эукариот. У млекопитающих, доля может достигать 3% (геном человека) [22, 23]. Многие микросателлиты обладают высоким полиморфизмом, большинство из них расположены в некодирующих участках генома, при этом микросателлит с одним и тем же мотивом обычно обладает множественной локализацией – встречается во множестве участков генома. Микросателлиты обычно не находятся под давлением отбора (являются нейтральными маркерами) и эволюционируют с более высокой скоростью, чем гены, и накапливают наследуемые в потомстве дифференциальные признаки [24, 25].

В ряде случаев микросателлитные повторы входят в состав генов. В первую очередь это касается три- и гекса- нуклеотидных повторов – их полиморфизм хоть и является причиной изменения количества транслируемых аминокислот, но не приводит к критичной мутации – сдвигу рамки считывания.

Видимо, именно поэтому частота встречаемости тринуклеотидных микросателлитов в интронах генов значительно превышает таковую у ди- и тетрануклеотидных повторах [26], впрочем, общее число тринуклеотидных микросателлитов в геномах млекопитающих ниже, чем тех же ди- и тетрануклеотидных повторов [27].

Ограничения полиморфизма тринуклеотидных микросателлитов будут связаны с количеством повторов мотива, так как значительное увеличение или уменьшение длины аминокислотной последовательности будет серьезно сказываться на функционировании белка [28]. Такой локус не будет считаться эволюционно-нейтральным, может находиться под действием отбора и, как правило, будет обладать более низким полиморфизмом.

Частота встречаемости микросателлита в геноме зависит не только от длины мотива, его состава, но и от вида. Так, получены данные, подтверждающие, что в геноме кролика микросателлиты с мотивом «AG» встречается примерно в 5 раз чаще, чем с мотивом «AC». Напротив, в геноме человека динуклеотидные микросателлиты с мотивом «AC» распространены сильнее [27, 29]. Другими словами, частота встречаемости конкретного микросателлитного мотива в геноме может быть видоспецифична. В геномах рыб наибольшего распространения получили микросателлиты с динуклеотидными мотивами [30].

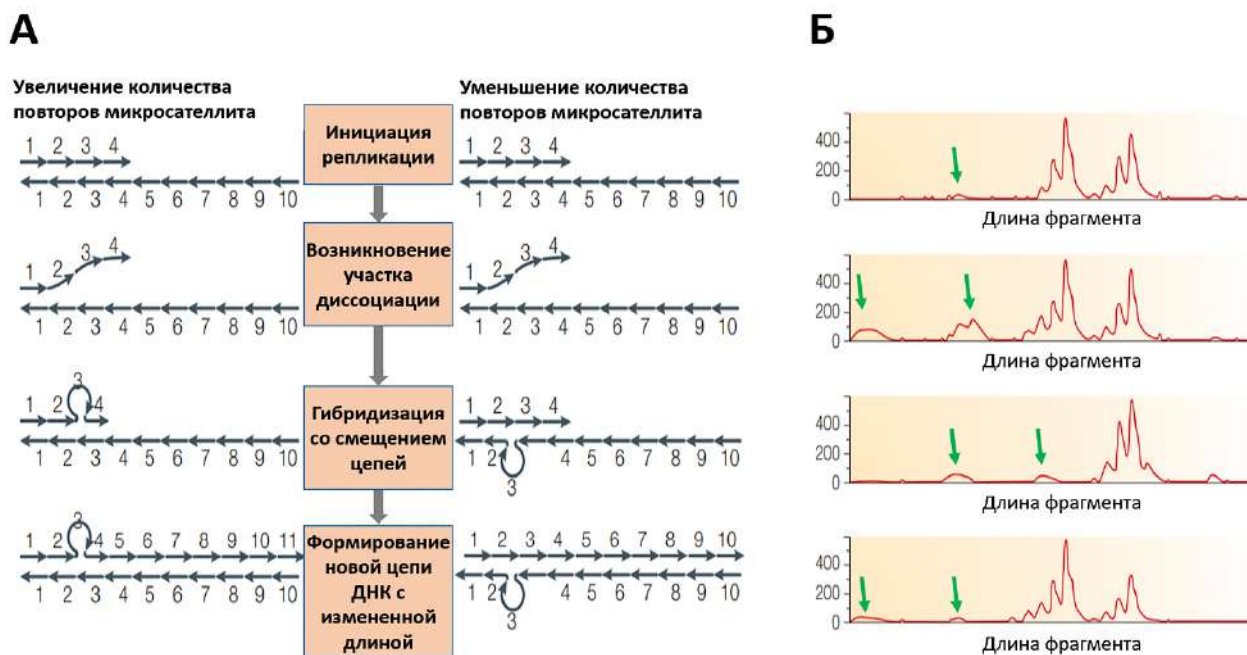
Микросателлитные повторы, локализованные как в промоторах генов, интронах, так и некодирующих участках могут в определенных случаях воздействовать на экспрессию генов, оказывая влияние на скорость транскрипции, стабильность РНК, эффективность сплайсинга, а также процессы, связанные с взаимодействием между белками и РНК [31, 32].

В научной литературе обсуждаются механизмы связи микросателлитного полиморфизма и фенотипических характеристик организма [33]. Отмечается, что микросателлиты, локализованные в межгенных регионах, могут обладать функциональным значением, например, влиять на организацию хроматина. Прослеживается также связь между микросателлитными локусами и «горячими точками» рекомбинации [34].

Механизмы возникновения микросателлитного полиморфизма. Высокий полиморфизм микросателлитных локусов имеет несколько объяснений. Наиболее распространенной и хорошо обоснованной является модель, предполагающая «проскальзывание» репликации.

Если после начала репликации цепи ДНК денатурировали на участке микросателлита, то при повторном образовании водородных связей одна из цепей может «сместиться» по отношению к другой благодаря наличию протяженного участка ДНК с повторяющимся нуклеотидным мотивом. Таким образом, после завершения репликации одна из цепей ДНК будет отличаться от другой на длину «смещения», равную одному – двум мотивам. Этот механизм показан ниже на иллюстрации (Рисунок 2). Это явление можно наблюдать при проведении микросателлитного анализа – артефактные пики формируются именно по такому механизму.

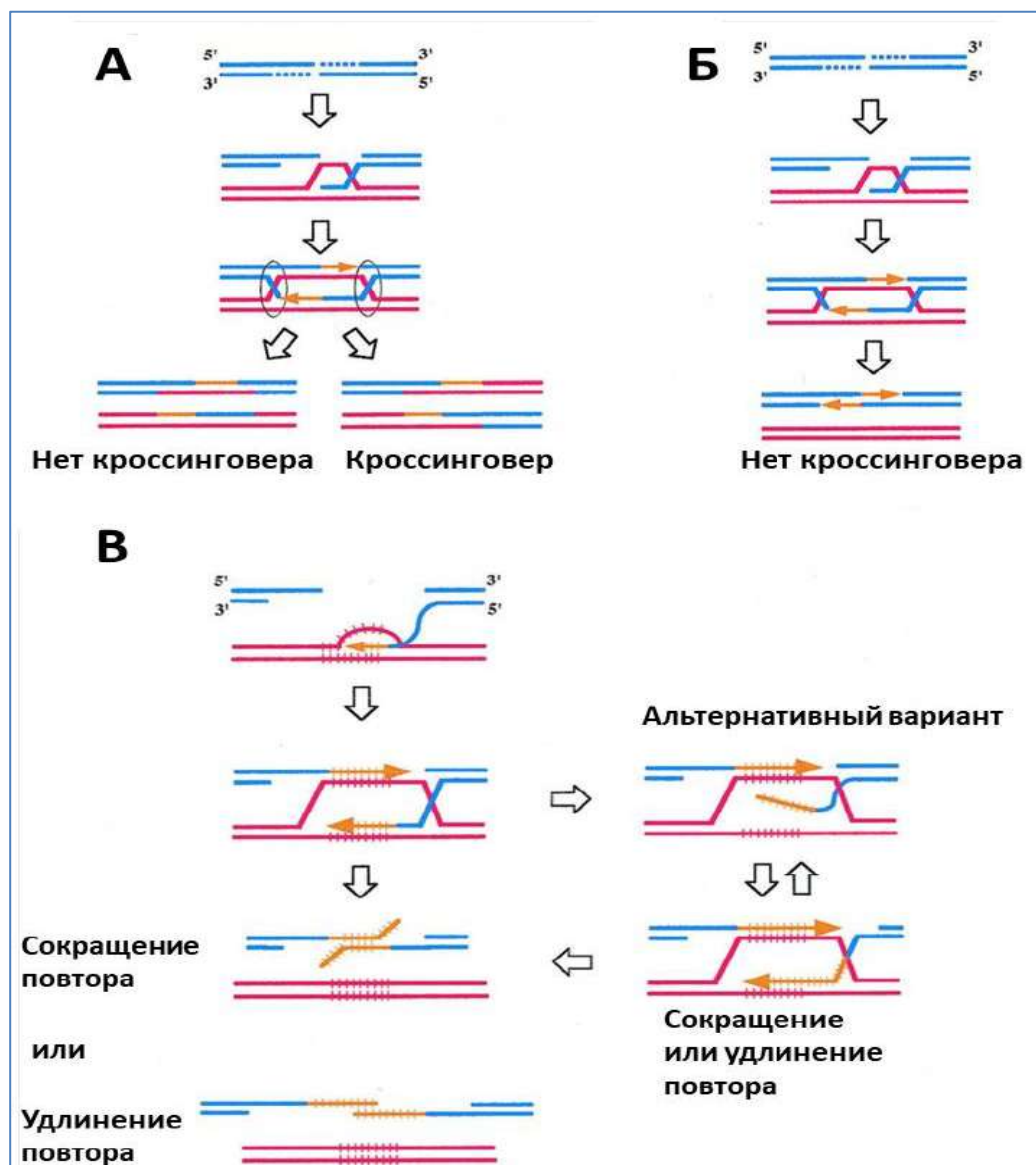
Рисунок 2. Формирование микросателлитного полиморфизма [25]



Примечание: А. «Проскальзывание» репликации. После инициирования репликации повторяющегося мотива две цепи могут диссоциировать, а затем, при повторном образовании ДНК-дуплекса, возможно возникновение ошибки, связанной с выпетливанием части последовательности. Б. «Проскальзывание» репликации при амплификации микросателлитных локусов. На графиках капиллярного электрофореза представлены пики-статеры (отмечены зелеными стрелками), возникающие при ошибках репликации.

Существуют и другие объяснения высокой скорости образования новых аллелей у микросателлитных локусов, основанные на явлении неравной рекомбинации. Эти модели хорошо изложены в работе G. F. Richard, F. Paques [35] и представлены на Рисунке 3.

Рисунок 3. Модели возникновения микросателлитного полиморфизма, основанные на явлении неравной рекомбинации



Примечание: Во всех моделях генной конверсии предшествует двуцепочечный разрыв ДНК, а внедрение нити в гомологичную матрицу инициируется вырезанием 3'-конца ДНК-цепи. Стрелками показан синтез ДНК, связанный с репарацией двуцепочечного разрыва. Молекула с двуцепочечным разрывом ("донор") показана синим цветом, молекула-матрица ("реципиент") – красным, вновь синтезированная ДНК – оранжевым. Тандемные повторы представлены заштрихованными линиями.
А. Модель, предложенная Szostak et al. (1983) [36]. Разделение двух четырехцепочечных структур, называемых "структурами Холлидея" (обведены черным), приводит в половине случаев к конверсии генов, связанной с кроссинговером. **Б.** модель SDSA (synthesis-dependent strand annealing). После двуцепочечного разрыва происходит «раскручивание» цепей ДНК с их последующей гибридизацией на гомологичной молекуле ДНК, кроссинговера при этом не происходит. **В.** SDSA-модель преобразования тандемных повторов. После двуцепочечного разрыва вновь синтезируемые цепи ДНК, содержащие микросателлитные повторы отжигаются на гомологичной молекуле с «проскальзыванием» участка повтора, что приводит к сокращению или расширению микросателлитного локуса. Иллюстрация из работы [35].

Факторы, влияющие на полиморфизм микросателлитных локусов. Частота мутаций, возникающих в микросателлитных локусах, согласно расчетным данным, варьирует в пределах от 10^{-2} до 10^{-6} за одно поколение [37]. При этом для конкретных локусов различия в мутабельности могут быть еще более значительными.

Распределение микросателлитов в геномах эукариот не является случайным [38]. Длины микросателлитного локуса зачастую зависят от его локализации в геноме: в кодирующих областях размеры микросателлитов, как правило, меньше, чем в некодирующих [21].

Частота возникновения новых аллелей находится в прямой зависимости от длины микросателлитного мотива. В общем случае работает следующая закономерность: чем короче повторяющийся мотив микросателлита, тем выше полиморфизм локуса. Кроме того, высказано предположение, что частота возникновения новых аллелей возрастает в геометрической прогрессии по мере увеличения количества повтора мотива в микросателлитном локусе [39, 40].

Собраны данные об относительно более высоком полиморфизме сложных составных микросателлитов, у которых за одним повторяющимся мотивом непосредственно следует другой [39, 41]. Напротив, снижению вероятности возникновения новых аллелей способствуют мутации, не связанные с изменением числа повторов мотива, например, однонуклеотидные замены или вставки/делеции нуклеотидов внутри микросателлитной последовательности.

На уровень полиморфизма влияет также нуклеотидный состав повторяющегося мотива. В сравнительном исследовании тетрануклеотидных микросателлитов с мотивами (TTCC/AAGG), (TTTC/AAAG) и (TCTA/AGAT) было показано, что различие в частоте возникновения новых аллелей между наименее полиморфными (TTCC/AAGG) и наиболее полиморфными (TCTA/AGAT) локусами достигает девятикратной величины [21].

Частота встречаемости микросателлитов у рыб. Современное развитие технологий полногеномного секвенирования позволяет ежегодно получать большее число хорошо аннотированных геномных сборок различных организмов, включая представителей ихтиофауны. Эти данные открывают возможность для детального анализа частоты и распределения различных классов геномных элементов, в том числе микросателлитных повторов. В таблице 1 представлена сводная информация о частоте встречаемости микросателлитных локусов с разной длиной мотива в геномах восьми видов костистых рыб на основании данных, представленных в работе Lei Y. с соавторами (2021) [42].

Анализ представленных данных позволяет выявить видоспецифичный характер распределения различных классов микросателлитов. Ранжирование моно-, ди-, три-, тетра-, пента- и гексануклеотидных повторов по частоте встречаемости и общей доле в геноме различается у изученных видов. Например, у данио-рерио (*Danio rerio*) наибольшей долей обладают динуклеотидные повторы (1,1% генома), тогда как у обыкновенного карпа (*Cyprinus carpio*) доля мононуклеотидных микросателлитов достигает 0,37%, а динуклеотидных – 0,72%.

Таблица 1. Частоты встречаемости микросателлитов в зависимости от длины мотива у некоторых видов рыб

Тип повтора	Вид	Общее кол-во микрос. локусов	Общая длина (п.о.)	Относ. частота (локусов/1000000 п.о.)	Относ. плотность (п.о. микрос./1000000 п.о. генома)	% покрытия в геноме
Моно (1x)	Данио-рерио	207951	3278888	155,12	2445,81	0,24
	Нильская тилапия	85303	1316072	98,69	1522,59	0,15
	Японская медака	76805	1120875	131,94	1925,44	0,19
	Канальный сом	176856	2991388	237,37	4013,86	0,4
	Обыкновенная щука	45139	667053	62,88	928,8	0,08
	Радужная форель	90887	1336990	51,64	759,16	0,08
	Пятнистая панцирная щука	26639	347118	39,34	517,74	0,04
	Обыкновенный карп	186935	2883267	230,83	3558,04	0,37
Ди (2x)	Данио-рерио	382761	14766368	285,51	11014,63	1,1
	Нильская тилапия	123095	3294102	142,41	3811,02	0,38
	Японская медака	25449	515736	43,72	885,93	0,09
	Канальный сом	359022	10686166	484,03	14362,27	1,42
	Обыкновенная щука	150812	3215024	212,8	4533,65	0,41
	Радужная форель	390181	11517856	225,44	7684,48	0,66
	Пятнистая панцирная щука	16853	289242	30,03	527,85	0,03
	Обыкновенный карп	181614	5801364	224,78	7173,27	0,72
Три (3x)	Данио-рерио	140175	3374835	104,56	2517,38	0,25
	Нильская тилапия	33649	662808	38,93	766,82	0,08
	Японская медака	15732	295236	27,02	507,16	0,05
	Канальный сом	91842	2466039	123,29	3302,9	0,32
	Обыкновенная щука	11632	208425	15,88	284,64	0,03
	Радужная форель	3729	704511	21,39	404,12	0,05
	Пятнистая панцирная щука	2659	644715	35,8	822,92	0,08
	Обыкновенный карп	53774	1273065	66,86	1588,1	0,16
Тетра (4x)	Данио-рерио	24374	8195596	181,81	6113,32	0,61
	Нильская тилапия	32971	73116	38,14	845,9	0,08
	Японская медака	22084	776628	37,94	1334,1	0,13
	Канальный сом	108518	2422148	145,59	3347,91	0,32

Тип повтора	Вид	Общее кол-во микрос. локусов	Общая длина (п.о.)	Относ. частота (локусов/1000000 п.о.)	Относ. плотность (п.о. микрос./1000000 п.о. генома)	% покрытия в геноме
	Обыкновенная щука	21952	411372	30,05	562,93	0,05
	Радужная форель	70423	1850584	40,46	1062,57	0,11
	Пятнистая панцирная щука	4439	92396	7,76	153,69	0,01
	Обыкновенный карп	62915	1749772	77,78	2162,41	0,22
Пента (5х)	Данио-рерио	35377	1419895	26,39	1059,14	0,11
	Нильская тилапия	12089	31695	13,99	366,69	0,04
	Японская медака	4973	145115	8,54	249,28	0,02
	Канальный сом	9556	23463	12,84	315,11	0,03
	Обыкновенная щука	1140	262	1,55	35,77	0
	Радужная форель	13985	342135	7,96	194,8	0,02
	Пятнистая панцирная щука	2292	5669	3,1	73,65	0,01
	Обыкновенный карп	15817	68607	19,57	850,94	0,08
Гекса (6х)	Данио-рерио	2080	5895	1,55	43,97	0
	Нильская тилапия	966	26856	1,12	31,07	0
	Японская медака	485	13884	0,83	23,85	0
	Канальный сом	1671	4482	2,24	59,92	0,01
	Обыкновенная щука	712	23232	1,01	33,21	0
	Радужная форель	4590	140352	2,66	81,33	0,01
	Пятнистая панцирная щука	1565	5307	1,84	62,81	0,01
	Обыкновенный карп	1724	693	2,13	88,33	0,01
В сумме	Данио-рерио	1012084	31094532	754,94	23194,25	2,31
	Нильская тилапия	288073	6347948	333,28	7344,09	0,73
	Японская медака	145528	2867474	249,99	4925,76	0,48
	Канальный сом	747465	18845191	1005,36	25401,97	2,5
	Обыкновенная щука	231387	4551306	324,17	6379	0,57
	Радужная форель	607356	15892428	349,55	10186,46	0,93
	Пятнистая панцирная щука	78378	1483231	117,87	2158,66	0,18
	Обыкновенный карп	502779	12462838	621,95	15421,09	1,56

Таким образом, несмотря на существование общих закономерностей распределения и полиморфизма микросателлитных локусов у эукариот, каждый объект исследования характеризуется индивидуальными особенностями. Это необходимо учитывать при проведении сравнительного анализа полиморфизма популяций разных видов рыб с использованием STR-маркеров, а также при переносе (кросс-видовой амплификации) праймеров, разработанных для одного вида, на другие, филогенетически близкие таксоны [43].

Особенности генетического полиморфизма осетровых (*Acipenseridae*).

Рассматривая полиморфизм микросателлитных локусов у осетровых, необходимо учитывать несколько характерных черт, присущих геномам этих рыб. В данном разделе последовательно охарактеризованы две основные особенности осетровых: полиплоидный характер геномов и крайне низкая скорость молекулярной эволюции.

Полиплоидный характер геномов. Осетровые рыбы (*Acipenseridae*) обладают уникальной организацией генома, особенностью которой является полиплоидия, сочетающаяся с крайне низкой скоростью молекулярной эволюции и высокой пластичностью кариотипа [43]. У осетровых рыб выделяют две шкалы уровней плоидности: «эволюционную» (отражающую древние события полиплоидизации) и «современную» (реальный тип наследования хромосом в мейозе).

Согласно «эволюционной шкале», все современные осетрообразные произошли от диплоидного предка с кариотипом из приблизительно 60 хромосом. Исходный диплоидный вид в настоящее время неизвестен и, по-видимому, исчез. В базальной линии *Acipenseriformes* произошла первая полногеномная дупликация (WGD), в результате которой возникли виды с хромосомным набором $2n \approx 120$. Эволюционно они являются тетраплоидами, однако в процессе последующей диплоидизации большинство локусов перешли к дисомному наследованию, поэтому по «современной шкале» эти виды (стерлядь *Acipenser ruthenus*, белуга *Huso huso*, севрюга *A. stellatus* и некоторые другие) являются функциональными диплоидами.

Впоследствии в разных филогенетических линиях *Acipenseridae* независимо произошла второй раунд WGD, приведший к возникновению видов с $2n \approx 250$. По «эволюционной шкале» они являются октаплоидами, а по «современной» – функциональными тетраплоидами (например, сибирский и китайский осетры). Третий раунд полиплоидизации привел к появлению видов с $2n \approx 360-370$, которые по «эволюционной шкале» являются 12-плоидами, а по «современной» – функциональными гексаплоидами (например, короткорылый осетр *A. brevirostrum*) [44].

V.P. Vasil'ev (2009) обосновал гибридное (аллополиплоидное) происхождение этих видов, проанализировав возможные пути полиплоидизации, и выделил как минимум три независимых события полиплоидизации по «современной шкале»: возникновение атлантической группы тетраплоидов, гексаплоидного *A. brevirostrum* и тихоокеанской группы тетраплоидов. При этом реальное число событий может быть значительно больше из-за множественных гибридизаций между разными диплоидными предками [44].

Важной характеристикой полиплоидного генома осетровых является незавершенность и мозаичность процесса диплоидизации. Даже у функционально диплоидных видов ($2n \approx 120$) сохраняется доля локусов (11–15%), которые наследуются по тетрасомному типу. У функционально тетраплоидных видов ($2n \approx 250$) картина еще более сложная: доля дисомных локусов варьирует от 0 до 23% в зависимости от вида, при этом одновременно присутствуют локусы с тетрасомным, а иногда и октасомным паттерном наследования. К этой группе относятся русский, сибирский, персидский, адриатический, корейский, китайский, амурский, озерный, сахалинский и зеленый осетры, а также калуга [17]. Более того, у одного и того же вида разные участки генома могут находиться на разных

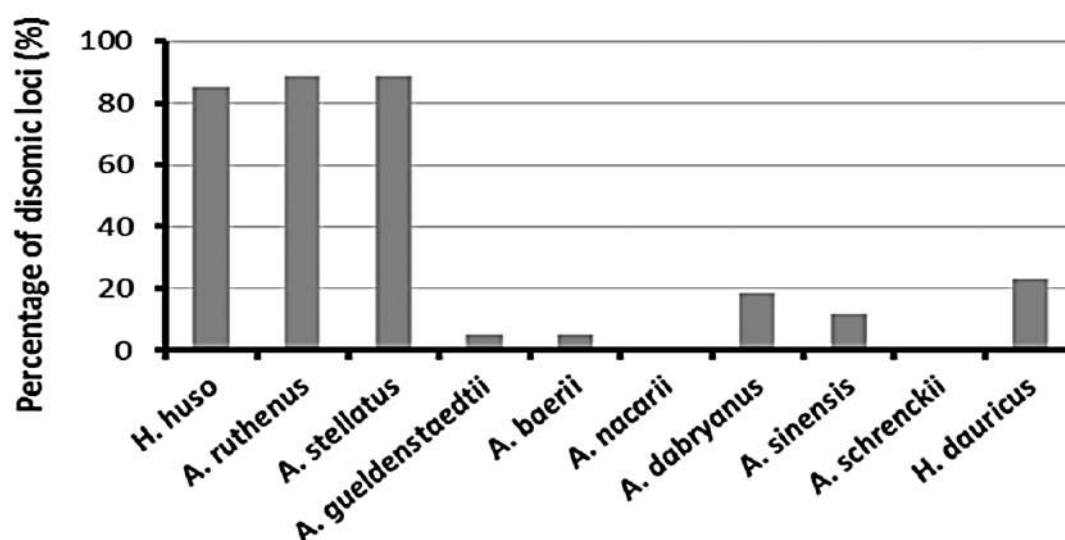
стадиях редукции ploидности: одни хромосомы уже полностью диплоидизированы, тогда как другие сохраняют множественные копии гомологичных сегментов [45].

Наглядной иллюстрацией такой мозаичности служат данные по американскому веслоносу (*Polyodon spathula*), который имеет палеотетраплоидное происхождение. Как показано в исследовании Symonova et al. (2017), его кариотип ($2n=120$) имеет сложную структуру. Выделяют квадруплеты – локусы с четырьмя копиями, полностью сохранившие исходное тетраплоидное состояние (активные ядрышкообразующие районы); полуквадруплеты (три копии), где диплоидизация уже частично появилась, например, локусы *HoxA* и *HoxD*, и дублиеты – полностью диплоидизированные гетерохроматиновые участки. Это означает, что процесс редиплоидизации у осетровых протекает неравномерно. Некоторые локусы сохраняют полисомию на протяжении миллионов лет, тогда как другие уже перешли в дисомное состояние [46].

Важным аспектом является разная степень диплоидизации между двумя основными эволюционными линиями осетровых: тихоокеанской и атлантической. У тихоокеанских видов (амурский осетр *A. schrenckii*, калуга *Huso dauricus*, сахалинский осетр *A. mikadoi*) процесс диплоидизации проявился в большей мере, и доля дисомных локусов выше. Атлантические тетраплоидные виды (русский *A. gueldenstaedtii*, сибирский *A. baerii*, адриатический *A. naccarii* осетры), напротив, сохранили значительно больше тетрасомных локусов. Это различие связано с разным возрастом событий дупликации: атлантические виды претерпели дополнительную WGD позднее, после разделения двух клад – около 53 млн лет назад, тогда как в тихоокеанской кладе, аналогичное событие произошло раньше, около 70 млн лет назад [17, 46-47].

На рисунке 4 представлена доля диплоидных локусов в геномах различных видов осетровых. Видно, что геномы разных видов находятся на различных стадиях диплоидизации. Даже у малохромосомных видов этот процесс не завершен полностью: они содержат небольшую долю локусов с полиплоидным наследованием.

Рисунок 4. Доля диплоидных локусов в геномах осетровых [17]



Сведения о неравномерной ploидности внутри геномов осетровых крайне важны для практики микросателлитного анализа. При работе с полиплоидными локусами исследователи сталкиваются с тем, что у одной особи может выявляться от одного до четырех и более аллелей на локус. В связи с этим, требуется использование специальных подходов, например, учитывать дозу аллелей, что позволяет значительно повышать

точность при установлении родственных связей. Тетраплоидные виды имеют некоторые сложности: часть праймеров дает амплификацию одновременно с двух разных гомологичных хромосом, что дает ложную картину полиморфизма.

У тетраплоидных видов отдельные локусы могут проявлять диплоидизированный тетрасомный тип наследования: ампликоны будут синтезироваться с двух независимых пар хромосом, являющихся в прошлом гомологичными (с классическим тетрасомным наследованием), но к настоящему времени уже накопивших небольшие отличия, инициировавших формирование двух независимо наследуемых пар.

Поэтому прежде чем использовать конкретный STR-локус для популяционных исследований или контроля происхождения, необходимо определить, как он наследуется у конкретного вида (дисомный или полисомный). Ludwig с соавторами [16] показал, что, наличие только двух аллелей у тетраплоидного не отменяет его полиплоидной природы. Это говорит о том, что данный конкретный локус уже завершил диплоидизацию, но сам вид при этом остается полиплоидным.

Для практики микросателлитного анализа сведения о неравномерной пloidности внутри геномов осетровых рыб очень важны. Они необходимы для составления индивидуальных генетических профилей (учет соотношения аллелей в полиплоидных локусах значительно увеличивает точность анализа при выяснении родственных связей), а также правильного расчета показателей генетического разнообразия (методики расчета классических генетических показателей отличаются для диплоидных и полиплоидных локусов).

Низкая скорость молекулярной эволюции. Генетика осетрообразных уникальна. Одна из основных отличительных черт этих рыб – исключительно низкая скорость молекулярной эволюции, которая по некоторым данным – одна из самых низких среди всех животных. Скорость накопления нуклеотидных замен у осетровых ниже, чем у большинства костистых рыб, и сопоставима с таковой у латимерии, другого представителя «живых ископаемых» [48]. Эта особенность отражает высокую консервативность геномов осетровых.

На рисунке 5 представлено филогенетическое дерево рыб, на котором хорошо видно базальное положение ветви осетровых по отношению к остальным лучеперым рыбам (*Actinopterygii*) [48].

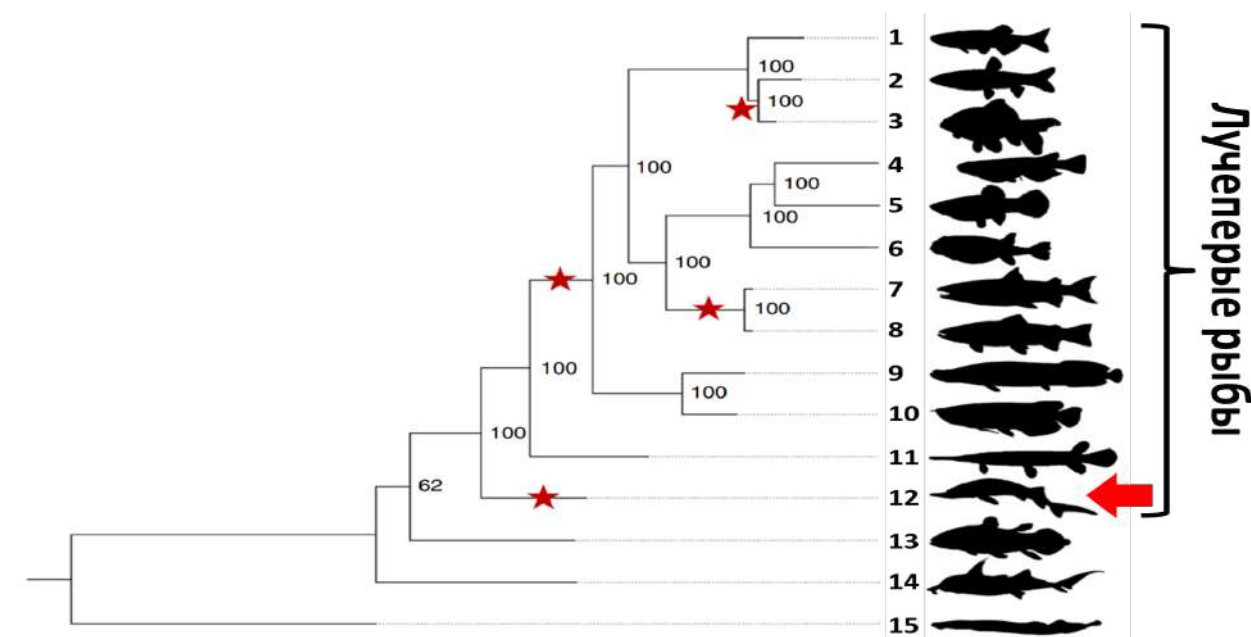
Считается, что осетрообразные появились около 200 млн. лет назад, хотя некоторые авторы предполагают более раннее появление этой группы: на границе Триасового и Юрского периодов [1, 48]. Непосредственно осетровые (*Acipenseridae*) появляются в геологической летописи позднее, около 85 млн. лет назад [49]. Высокое сходство морфологии вымерших и современных видов позволяет рассматривать осетровых как «живых ископаемых» (living fossils), хотя этот термин требует осторожности, поскольку не отражает молекулярную эволюцию, которая, хотя и замедлена, все же происходит.

Для микросателлитного анализа крайне низкая скорость молекулярной эволюции осетровых имеет важное практическое значение. Высокая консервативность фланкирующих последовательностей облегчает разработку универсальных праймеров и обеспечивает успешную кросс-видовую амплификацию. Праймеры, подобранные к микросателлитному локусу одного вида осетровых, с высокой вероятностью будут эффективно работать на ДНК других видов осетровых [11].

Вместе с тем высокая консервативность геномов накладывает и определенные ограничения. В частности, она может затруднять видовую дифференциацию близкородственных видов (например, русского и сибирского осетра) при использовании ограниченного числа STR-маркеров, поскольку общие аллели сохраняются в течение

длительного эволюционного времени. Это необходимо учитывать при выборе маркеров для идентификации видов и межвидовых гибридов.

Рисунок 5. Расположение осетровых на филогенетическом древе рыб



Примечание: 1 – данио-рерио; 2 – белый амур; 3 – карась китайский (золотая рыбка); 4 – японская медака; 5 – меченосцы; 6 – тикифугу; 7 – атлантический лосось; 8 – радужная форель; 9 – арапаима; 10 – аравановые; 11 – панцирные щуки; 12 – стерлядь; 13 – латимериевые; 14 – каллоринхи; 15 – морская минога (аутгруппа, миноги не являются рыбами и относятся к бесчелюстным); звездами обозначены события геномных дупликаций. Красной стрелкой обозначена ветвь осетровых [48].

Применение микросателлитных маркеров в исследовании осетровых.

Рассмотренные особенности геномов осетровых: полиплоидия, незавершенная диплоидизация и низкая скорость молекулярной эволюции, не только создают методические сложности, но и открывают уникальные возможности для применения микросателлитных маркеров. Благодаря высокой консервативности праймерных участков и сохранению аллельного разнообразия в полиплоидных локусах STR-анализ успешно используется для решения широкого круга задач: от оценки генетического разнообразия природных популяций до селекционно-племенной работы в аквакультуре [19, 50]. В данном разделе рассмотрены основные направления применения микросателлитных маркеров у осетровых.

Контроль генетического разнообразия природных популяций. Осетровые находятся под угрозой исчезновения, поэтому оценка состояния их природных популяций имеет важное значение для разработки эффективных мер сохранения видов. Микросателлитный анализ позволяет точно оценить уровень генетического разнообразия, выявить инбридинг и охарактеризовать дифференциацию популяций.

Результаты основных зарубежных исследований по оценке генетического разнообразия природных популяций осетровых с использованием микросателлитных маркеров систематизированы в таблице 2.

Таблица 2. Применение STR-локусов для контроля генетического разнообразия природных популяций осетровых

Автор, год	Вид	Микросателлитные локусы	Основные результаты
Savoy et al., 2017 [51]	Атлантический осетр (<i>A. oxyrinchus</i>), р. Коннектикут	Ls19, Ls39, Ls54, Ls68, Aox23, Aox45, Aox12, Aox12, AoxD44, AoxD165, AoxD170, AoxD170, AoxD188, AoxD241	Крайне низкое разнообразие: 45 особей принадлежали к 11 семьям, 82% рыб – полные сибсы; 50% молоди происходит из р. Альтамаха
King et al., 2014 [52]	Короткорылый осетр (<i>A. brevirostrum</i>)	AbrB438, AbrD10, AbrD114, AbrD135, AbrD141, AbrD193, AbrD236, AbrD332, AbrD345, AbrD379, AbrD557.	На основе анализа >500 особей из 17 рек выделены 3 метапопуляции короткорылого осетра. Уровень дифференциации высокий до $F_{ST} = 0,249$.
King et al., 2001 [53]	Атлантический осётр (<i>A. oxyrinchus</i>)	Aox9, Aox10, Aox12, Aox23, Aox27, Aox45	Для 392 особи из 7 рек (от р. Св. Лаврентия до р. Алтамаха), выявлено 77 аллелей; F_{ST} до 0,365; >87% особей правильно отнесены к своей реке.
Farrae et al., 2017 [54]	Атлантический осётр (<i>A. oxyrinchus</i>), р. Эдисто (Южная Каролина)	Ls19, Ls39, Ls54, Ls68, Aox23, Aox45, Aox12, Aox12, AoxD44, AoxD165, AoxD170, AoxD170, AoxD188, AoxD241	Впервые генетически доказано существование двух изолированных нерестовых групп в одной реке: весенней и осенней. Уровень дифференциации между ними высок ($F_{ST} = 0,092$). Признаков инбридинга и недавнего «бутылочного горлышка» не обнаружено.
Daigle et al., 2025 [55]	Атлантический осетр (<i>A. oxyrinchus</i>), эстуарий р. Рестигуш	LS19, LS39, LS54, LS68, Aox12, Aox23, Aox45, AoxD44, AoxD165, AoxD170, AoxD188, AoxD241	На основании 12 STR-локусов изучено происхождение атлантических осетров, недавно появившихся в эстуарии р. Рестигуш (Канада). Основным источником происхождения оказалась популяция реки Св. Лаврентия (85,7 % образцов).
Price et al., 2025 [56]	<i>Acipenser desotoi</i> , р. Суванни	AoxB34, AoxD32, AoxD44, AoxD54, AoxD64, AoxD96, AoxD165, AoxD170, AoxD188, AoxD234, AoxD241, AoxD242, AoxD297:	С помощью акустической телеметрии и 14 микросателлитных локусов подтверждено существование двух генетически обособленных нерестовых групп (весенней и осенней) <i>Acipenser desotoi</i> в р. Суванни с $F_{ST}=0,105$.
White et al., 2021 [57]	Атлантический осетр (<i>A. oxyrinchus</i>)	LS19, LS39, LS54, LS68, Aox12, Aox23, Aox45, AoxD44, AoxD165, AoxD170, AoxD188, AoxD241	Создана референсная база генетических профилей для 2510 особей, на основе которой идентифицированы 18 генетически обособленных популяционных групп по всему ареалу атлантического осетра.
Shen et al., 2020 [58]	Китайский осетр (<i>A. sinensis</i>), р. Янцзы	Afu-68 AS-033 AS-035 AS-102 AS02-7 AS-048 AS-050 H423 Spl-100 AS01-4 AS03-13 AS08-23 AS14-48 AS16-53	Несмотря на катастрофическое сокращение численности этого вида, его генетическое разнообразие сохраняется на относительно высоком уровне. Авторы с использованием 21

Автор, год	Вид	Микросателлитные локусы	Основные результаты
		Afu-19 AS06-20 AS09-38 AS-018 AS-043 AS-082 AS11-43	STR-локуса оценили генетическое разнообразие и эффективность воспроизводства 15-ти особей молоди китайского осетра (единственная генерация, сформировавшаяся в естественных условиях в реке Янцзы в 2014 г.). Установлено, что в нересте участвовали 11 самок и 11 самцов, с равномерным репродуктивным вкладом.
Ludwig A. et al., 2003 [59]	Адриатический осетр (<i>A. naccarii</i>), р. По и Буна	Afu-19, Afu-34, Afu-39, An-1, An-20, An16, An76, An77	Популяции По и Буны значительно дифференцированы ($F_{ST} = 0,3251$). Популяция р. Буна беднее по разнообразию, чем реки По (среднее число аллелей: 4,37 против 9,12). Разделение популяций произошло около 11-13 тыс. лет назад (последледниковое Адриатики).
Fazekas et al., 2024 [60]	Стерлядь (<i>A. ruthenus</i>), реки Дунай и Тиса	AfuG 41, An20, AfuG 51, Aru12, Spl-163, Aru26, LS-68, Aru13, AoxD161, Aru19, Aru50, Aru18	Коллекция генбанка стерляди генетически не отличается от природных популяций Дуная и Тисы ($F_{ST}=0,016-0,017$); фермерские стада имеют сниженное разнообразие. Материалы генбанка пригодны для реинтродукции.
Holostenco et al., 2022 [61]	Севрюга (<i>A. stellatus</i>), Черное море	Agu56, Agu51, Agu38, Agu56, Agu36, Agu37, Ag49, Agu15, Agu59, Agu34, Agu46, Agu41	Высокое генетическое разнообразие природной популяции, низкая дифференциация между северо-западными и южными регионами ($F_{ST} = 0,087$). Установлено наличие остаточной нерестовой популяции в реках Турции или Грузии.
Kohlmann et al., 2018 [62]	Русский осетр (<i>A. gueldenstaedtii</i>), заводские группы (Германия, Турция, Румыния) и дикие особи (р. Дунай)	Agu56, Agu51, Agu38, Agu56, Agu36, Agu37, Ag49, Agu15, Agu59, Agu34, Agu46, Agu41	Для русского осетра разработаны 12 STR-локусов. Заводские группы показали сниженное аллельное разнообразие (3,67-4,25 против 5,67 у диких) и более низкую гетерозиготность (0,519–0,648 против 0,686 у диких).

Представленные в таблице 2 данные свидетельствуют о широком применении STR-анализа для оценки генетического разнообразия осетровых в Северной Америке, Европе и Азии. В зарубежных исследованиях основное внимание уделено видам, обитающим в бассейнах Атлантического океана (атлантический и короткорылый осетры), а также китайскому и адриатическому осетрам. При этом для большинства изученных популяций характерны сниженные показатели генетического разнообразия, что напрямую связано с антропогенным воздействием и сокращением численности.

Что касается отечественных исследований, они также внесли весомый вклад в изучение генетической структуры осетровых, охватив как природные популяции, так и аквакультурные стада основных видов – стерляди, сибирского осетра, шипа, севрюги и русского осетра. Ниже приведены основные результаты этих работ.

В.Р. Харзинова и соавторы (2024) проанализировали 12 STR-локусов у восьми популяций стерляди: трех аквакультурных (окская, сухонская, нижеволжская) и пяти природных (куйбышевская, саратовская, донская, вятская, енисейская). Наименьшее генетическое разнообразие отмечено у нижеволжской аквакультурной группы ($A_R = 4,93$), предположительно вследствие эффекта основателя. Енисейская популяция оказалась наиболее обособленной с избытком гетерозигот ($uFis = -0,1$) [63].

С использованием мультиплексной панели, включающей пять информативных микросателлитных локусов (Afug41, Afug51, An20, AoxD161, AoxD165), изучен генетический полиморфизм особей сибирского осетра из различных естественных местообитаний, охватывающих весь ареал вида. Выявлена значимая дифференциация между всеми популяциями ($F_{ST} = 0,012-0,064$), кроме пары Байкал–Енисей. Кластерный анализ позволил выделить четыре группировки: Обь-Иртышскую, Байкало-Енисейскую, Ленскую и Колымскую [50].

Исследование генетической структуры шипа (*Acipenser nudiiventris*) особенно актуально ввиду катастрофического сокращения численности данного вида. В.Д. Щербакова с коллегами (2025) изучила 275 образцов шипа из природных популяций (реки Урал, Или) и аквакультуры (Астраханская область, Краснодарский край, Азербайджан) с использованием 10-ти STR-локусов. Выявлена значительная дифференциация между каспийской и аральской популяциями ($F_{ST} = 0,116-0,169$, отсутствие общих гаплотипов), при этом наиболее полиморфна оказалась уральская природная популяция (7 гаплотипов); аквакультурные стада отличались низким разнообразием. Учеными были предложены две стратегии сохранения вида: для Каспия – формирование стад из аутентичных линий без смешения; для Азово-Черноморского бассейна (где азовская популяция утрачена) – допустимо использование межпопуляционных гибридов [64].

В условиях сокращения численности природных популяций севрюги особое значение приобретает оценка ее генетического разнообразия. Г.М. Шалгимбаева и соавторы (2018) проанализировали пять STR-локусов (Afug41, Afug51, An20, AoxD161, AoxD165) у 669 образцов севрюги (*Acipenser stellatus*) из реки Урал (молодь естественного нереста и заводская молодь). Общее число выявленных аллелей составило 41 – у производителей, 40 – у дикой молоди и 30 – у заводской. Наиболее полиморфными оказались локусы Afug41 и AoxD165. Отмечено снижение аллельного разнообразия у заводской молоди 2014–2016 гг., что объясняется использованием ограниченного числа производителей [65].

Заслуживает внимания исследование русского осетра Азовского моря. А.Ш. Алимова и соавторы (2025) оценили динамику генетического полиморфизма популяции *Acipenser gueldenstaedtii* в Азовском море за 25-летний период перехода на искусственное воспроизводство. Наблюдаемая гетерозиготность снизилась с 0,948 до 0,922, а коэффициент инбридинга F_{IS} возрос с 0,031 до 0,057 [66].

Подводя итог, можно сказать, что микросателлитный анализ зарекомендовал себя как надежный инструмент для оценки генетического разнообразия природных популяций осетровых.

Изучение генетического разнообразия осетровых в аквакультуре. В условиях искусственного воспроизводства крайне важен контроль генетического разнообразия маточных стад для предотвращения инбридинга и потери адаптивного потенциала. Микросателлитные маркеры успешно решают эту задачу.

В ряде европейских работ подтверждена эффективность STR-анализа для мониторинга генетической структуры маточных стад. Исследование маточного стада сибирского осетра на рыболовной ферме в Польше с использованием шести локусов выявило 74 аллеля и подтвердило высокий уровень полиморфизма [67]. Румынские ученые оптимизировали протокол амплификации пяти STR-локусов (LS19, LS68, Aox9, Aox45,

АнаЕ4) для особей сибирского осетра: четыре из пяти локусов оказались высокополиморфными (6–12 аллелей), один (АнаЕ4) показал низкую изменчивость (5 аллелей) [68]. В более поздней работе авторский коллектив протестировал семь локусов на русском осетре из аквакультуры Румынии: шесть локусов оказались полиморфными (от 4 до 12 аллелей) [69].

Группой ученых на Ближнем Востоке проведен генетический анализ белуги (*Huso huso*), выращиваемой на иранских рыбоводных фермах. Результаты показали вариабельность информативности микросателлитных локусов: локус Ls19 характеризовался высоким полиморфизмом (16 аллелей), тогда как локус Afu54 – низким (3 аллеля) [70].

Ученые из Казахстана с помощью микросателлитных локусов выявили для заводских групп сибирского и русского осетров, а также белуги дефицит гетерозигот и положительный индекс фиксации (F_{IS}), указывающий на инбридинг [71]. Аналогичные результаты получены для белуги, выращиваемой в аквакультуре Беларуси, где большинство особей происходили от одной пары производителей [72].

В России первые масштабные работы по изучению генетического полиморфизма сибирского осетра в аквакультуре были выполнены учеными ВНИРО. А.Е. Барминцева и Н.С. Мюге (2018) с использованием пяти STR-локусов охарактеризовали 13 российских рыбоводных хозяйств (ленская, обская, байкальская, енисейская популяции) различного географического происхождения [19].

Кластерный анализ разделил исследуемую выборку на четыре группы, соответствующие обскому, байкало-енисейскому и двум ленским кластерам – «природному» (выборки 1990-1996 гг.) и «аквакультурному» (после 2001 г.). Во втором кластере число аллелей по локусу Afug51 снизилось с 16 до 5, а наблюдаемая гетерозиготность упала до 0,81, что свидетельствует о потере редких аллелей и инбридинге при выведении породы «Лена-1» [19]. Позднее были также разработаны мультиплексные панели для генетической паспортизации сибирского осетра в условиях аквакультуры [73; 74].

В.Д. Щербакова и соавторы (2023) оценили генетическое разнообразие стад производителей русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii*) на семи заводах Волжско-Каспийского бассейна в 2015–2022 гг. Распределение частот аллелей было схоже с природной популяцией, за исключением Волгоградского ОРЗ, где отмечено сокращение редких аллелей из-за участия в нересте инбредных рыб заводского происхождения [75].

Таким образом, STR-маркеры позволяют эффективно контролировать генетическое разнообразие маточных стад осетровых в аквакультуре, выявлять инбридинг и потерю редких аллелей. Разработанные мультиплексные панели и учет дозы аллелей являются надежной основой для селекционной работы и сохранения генетических ресурсов.

Идентификация гибридов и контроль чистоты видов. В аквакультуре и природных популяциях осетровых часто встречаются межвидовые гибриды, тогда как их морфологическая идентификация ненадежна. Микросателлитные маркеры играют важную роль в определении гибридного происхождения и проверке чистоты видового состава. В настоящее время разработаны эффективные панели, включающие от пяти до восьми маркеров и позволяющие проводить видовую идентификацию.

Один из первых комплексных подходов на основе восьми микросателлитных локусов для идентификации гибридов дунайских осетровых предложен Dudu и соавторами (2011). Трехэтапный анализ (FCA, STRUCTURE, NewHybrids) позволил не только выявить гибриды, но и определить их категорию (F1, F2, обратные скрещивания) [76]. Наибольшая гибридизация отмечена между *H. huso*, *A. stellatus* и *A. gueldenstaedtii*. Позднее те же авторы [20] разработали многоэтапный метод идентификации пяти видов осетровых и их гибридов

(бестер, стербел, бестер-белуга) на основе комбинации микросателлитов (8 локусов), ядерных генов и ДНК-штрихкодирования. Микросателлиты эффективно дифференцировали *A. stellatus*, *H. Huso* и *A. ruthenus*, однако не различали тетраплоидные *A. gueldenstaedtii* и *A. baerii*, что потребовало привлечения дополнительных маркеров.

Эффективность микросателлитов для идентификации гибридных форм подтверждена в работе Zeng и соавторов (2013). Используя девять STR-локусов и мтДНК, авторы показали, что в отличие от митохондриальных маркеров, разделяющих виды лишь по материнской линии, микросателлиты позволяют надежно дифференцировать как чистые виды осетровых, так и гибриды [77]. В исследовании Yang и соавторов (2025) идентифицировали распространенного в Китае гибрида сибирского осетра (*Acipenser baerii*) и амурского осетра (*Acipenser schrenckii*) на основании анализа шести микросателлитных локусов (три разработаны авторами: Ab3, Ab5, As1; другие отобраны на основе литературных данных: Ls19, HLJSX7, HLJSX30) [78].

Для атлантического осетра Panagiotopoulou и соавторы (2014) разработали мультиплексную систему из 16-ти микросателлитных локусов. Все исследуемые локусы оказались полиморфными. Число аллелей на локус варьировало от 3 (AoxC45) до 36 (AoxD297). Среднее значение PIC составило 0,62, а вероятность идентичности генотипов (PI) достигла 6×10^{-18} . Пять локусов: AoxD161, AoxD188, AoxD297, AoxD242, AoxC30 показали неперекрывающиеся аллельные диапазоны с европейским осетром (*A. sturio*). Это сделало их пригодными для видовой диагностики [12].

В работе А.Е. Барминцевой и Н.С. Мюге (2013), авторы проанализировали более 3000 особей десяти видов осетровых, обитающих в России. Ученым удалось выявить видоспецифичные аллели, по которым можно различить следующие виды (таблица 3).

Таблица 3. Видоспецифичные аллели для осетровых видов рыб, согласно данным А.Е. Барминцевой, Н.С. Мюге, 2013 [79]

Вид/Локус	An20	Afug51	AoxD165	AoxD161	Afug41
Сахалинский осетр	181-197 п.н.	296 п.н.	230-254 п.н.	114 п.н.	-
Шип	153 п.н.	272 п.н.	196 п.н.	-	-
Стерлядь	177 п.н.	252 п.н.	-	-	-
Калуга	169 п.н.	-	206 п.н.	-	Отсутствие амплификации
Белуга	145, 149 п.н.	-	178 п.н.	98 п.н.	253-277 п.н.
Севрюга	141 п.н.	288 п.н.	-	-	-
Амурский осетр	137 п.н.	-	-	-	185-193 п.н.

Кластерный анализ показал высокую вероятность правильного отнесения особи к виду (в среднем 96-98%), за исключением русского и персидского осетров (75% и 84% соответственно) [79]. Следует отметить, что для сибирского (*A. baerii*) и русского (*A. gueldenstaedtii*) осетров видоспецифичных аллелей не обнаружено [20]. Согласно молекулярным данным, дивергенция между русским и сибирским осетрами произошла около 24 млн лет назад, что связано с исторической изоляцией популяций в Арктическом бассейне.

Дифференциация данных видов возможна лишь при использовании комбинации нескольких маркеров или дополнительных подходов, например, SNP-анализа. У каспийских популяций русского осетра (*A. gueldenstaedtii*) выявлены «baerii-подобные» митохондриальные гаплотипы, отличающиеся одной нуклеотидной заменой в D-петле от

типичных гаплотипов сибирского осетра (*A. baerii*), что позволяет достоверно дифференцировать их с помощью ПЦР [80-82].

Происхождение этого генетического варианта объясняется несколькими гипотезами: интродукцией в Волгу искусственно выращенных особей сибирского осетра (*A. baerii*) [81]; наличием эволюционно древней формы, общей для нескольких видов осетровых [83]; исторической гибридизацией между *A. baerii* и *A. gueldenstaedtii* в период плейстоценового оледенения, сопровождавшейся интрогрессией мтДНК [84].

Дополнительно учеными созданы тест-системы для идентификации белуги, калуги, амурского осетра и их гибридов, включая SNP-маркер для дифференциации русского и сибирского осетров [85].

Таким образом, STR-маркеры стали незаменимым средством для идентификации гибридов и контроля чистоты видов у осетровых. Однако, для близкородственных видов, таких как русский и сибирский осетры необходимы дополнительные подходы. Выявление «*baerii*-подобных» гаплотипов свидетельствует о возможной интрогрессии или древней гибридизации, что требует комплексной интерпретации данных.

Определение достоверности происхождения. Для достоверного установления происхождения в аквакультуре осетровых разработаны мультиплексные STR-панели, адаптированные к полиплоидным геномам этих рыб.

Для стерляди создана панель из десяти тетрануклеотидных локусов с комбинированной вероятностью исключения отцовства (CE-PP) 99,99% [86]. Российскими учеными также разработана мультиплексная панель из 12 микросателлитных локусов для аквакультурной стерляди, показавшая высокую эффективность для подтверждения происхождения. Вероятность совпадения генотипов (PI) составила $3,7 \times 10^{-13}$ – $8,1 \times 10^{-10}$, вероятность исключения родителей (P1) – 99,88-99,99%, P3 – 99,99% [87].

У адриатического осетра (*A. nasarii*) на восьми микросателлитных локусах и по мтДНК обнаружили резкое снижение генетического разнообразия в потомстве F1. Анализ родительской принадлежности позволил отнести 91% особей F1 к конкретным родительским парам [88]. Boscarì с коллегами (2014) использовали семь STR-локусов и программу «BreedingSturgeons» (точность распределения – 92%). Они предложили стратегию разведения: вместо отдельных особей в основе лежат семейные группы. Так, 382 особи F1 удалось распределить по 30 родительским парам [89].

Ряд работ выполнен на азиатских видах осетровых. Для китайского осетра (*Acipenser sinensis*) разработали пять дуплексных ПЦР-наборов на основе 10 тетрануклеотидных STR-локусов. Это позволило однозначно идентифицировать всех 184 исследованных особей [90].

Для сибирского осетра на основе семи STR-локусов предложен статистический подход, который учитывает количественное соотношение аллелей. Средняя точность определения материнских генотипов составила 95,39%, отцовских – 87,01%. Метод можно адаптировать для геномной оценки (GBLUP), что особенно важно у осетровых ввиду их длительного жизненного цикла [91].

Таким образом, в аквакультуре микросателлиты позволяют устанавливать происхождение потомства, оценивать генетическое разнообразие селекционных групп и планировать схемы скрещивания. Для полиплоидных видов разработаны статистические подходы, учитывающие дозы аллелей, что позволяет повысить точность анализа.

Изучение плоидности и процессов диплоидизации. Как уже отмечалось ранее, STR-маркеры позволяют непосредственно оценивать количество аллелей на локус у конкретной особи и, тем самым, исследовать характер наследования (дисомный, тетрасомный или более высокого порядка). В отличие от цитогенетических методов микросателлитный анализ предоставляет информацию о функциональном состоянии локусов, что особенно ценно для изучения процессов диплоидизации.

Характеристика наследования микросателлитных локусов у разных видов. Как было описано ранее, у малохромосомных видов осетровых доля дисомных локусов составляет 80–89%, тогда как у многохромосомных видов значительно ниже – от 0 до 23% [17]. У короткорылового осетра (*Acipenser brevirostrum*) обнаружены локусы с гексаплоидным паттерном наследования [18].

Важные результаты получены и на озерном осетре (*Acipenser fulvescens*). Pyatskowitz и соавторы (2001) на 10-ти экспериментальных группах изучили наследование локусов: Afu19, Afu34, Afu39, Afu68. Для Afu34 и Afu68 соотношение генотипов в потомстве соответствовало дисомному наследованию, однако у одного из родителей выявлена передача нередуцированных гамет, что привело к появлению трисомных генотипов (например, 112 и 122). Локус Afu39 демонстрировал четыре копии генов (до трех аллелей), но анализ потомства подтвердил дисомное наследование, что указывает на амплификацию продуктов с двух дисомных локусов, имеющих общие аллели. Только локус Afu19 предположительно имеет тетрасомное наследование. По мнению авторов данной работы, полученные результаты свидетельствуют о функциональной тетраплоидизации [92].

Экспериментальные подходы к верификации наследования. Анализ гаплоидного потомства сибирского осетра, полученного методом гиногенеза с использованием УФ-облученной спермы бестера, позволил верифицировать характер наследования семи микросателлитных локусов: локус Afu-68 наследуется дисомно, локусы: Aox-45, Spl-163 и Spl-168 – по тетрасомному. Полученные результаты подтверждают, что геном сибирского осетра находится в процессе функциональной диплоидизации [67].

Существенный вклад в развитие данной тематики внесли ученые Н.С. Мюге и А.Е. Барминцева (2020). На основе анализа наследования 16-ти микросателлитных локусов в экспериментальных скрещиваниях авторы охарактеризовали уровни плоидности и степень диплоидизации у малохромосомных ($2n \approx 120$) и многохромосомных ($2n \approx 250$) видов осетровых. У многохромосомных видов (русский, сибирский, персидский осетры, калуга, амурский и сахалинский осетры) большинство локусов наследуются по тетрасомному типу, хотя для некоторых отмечено октасомное наследование. У малохромосомных видов (белуга, стерлядь, севрюга) преобладает дисомное наследование [85].

Помимо эволюционных аспектов, микросателлитный анализ эффективно применяется для выявления спонтанных изменений плоидности. Так, Havelka et al. (2016) на примере сибирского осетра (*A. baerii*) впервые зафиксировали спонтанное возникновение гептаплоидных ($7n$) особей (~437 хромосом), самый высокий показатель среди осетрообразных. Микросателлитный анализ выявил значительное увеличение числа материнских аллелей у гептаплоидов по сравнению с пентаплоидными сибсами, что подтвердило механизм сохранения второго полярного тельца. Авторы подчеркивают, что спонтанная полиплоидия часто встречается у заводской рыбы и может представлять проблему для аквакультуры осетровых, приводя к снижению репродуктивной способности [93].

Дополнительно считаем уместным отметить работу, посвященную цитогенетическим аспектам эволюции полиплоидных геномов. С помощью флуоресцентной гибридизации *in situ* (FISH) на основе ранее охарактеризованных повторяющихся последовательностей ДНК стерляди проанализирован кариотип сибирского осетра (*Acipenser baerii*, $2n \approx 250$). Показано, что после второй полногеномной дупликации (Ac2R) в геноме *A. baerii* произошла не только амплификация многих повторяющихся элементов (число сигналов Arut30A, Arut40A и Arut57A примерно удвоилось), но и сложные хромосомные перестройки (делеции, слияния, появление гетероморфных гомологов и новой NOR-хромосомы), особенно затронувшие мелкие хромосомы. Сателлит Arut434A оказался удобным цитогенетическим маркером для различения паралогов после Ac1R и Ac2R. Разработанная физическая карта

хромосом *A. baerii* может быть использована для геномных исследований других полиплоидных видов осетровых [94].

Помимо эволюционных аспектов, микросателлитный анализ активно применяется для контроля плоидности в экспериментальных и аквакультурных условиях. Ряд исследований продемонстрировал возможности STR-маркеров при индукции гиногенеза, а также при получении межвидовых гибридов с разным уровнем плоидности. Так, польские исследователи индуцировали митотический гиногенез у стерляди, используя УФ-облученные сперматозоиды и тепловой шок. STR-анализ локусов Afu-68, AfuB-68, Spl-163 подтвердил исключительно материнское наследование у потомства-альбиносов. Цитогенетический скрининг выявил анеуплоидные, гаплоидные, диплоидные, триплоидные, тетраплоидные и мозаичные формы. Спонтанная диплоидизация в гаплоидных контролях (40% особей) и нарушения плоидности объясняются пост-овуляторным старением яйцеклеток и асинхронным делением клеток, что демонстрирует необходимость строгого генетического контроля при хромосомных манипуляциях [95].

В другом исследовании с помощью микросателлитных локусов подтвердили, что у первых жизнеспособных гибридов между русским осетром (тетраплоид, самка) и американским веслоносом (диплоид, самец) встречаются особи с разным уровнем плоидности. У гибридов выявлены триплоидные (156-184 хромосомы) и пентаплоидные (300-310 хромосомы) формы. У отдельных особей также обнаружена гаплоидная линия отцовского происхождения. Сама возможность скрещивания этих видов показывает, что древняя дупликация генома и медленная эволюция осетровых обеспечили геномную совместимость столь отдаленных таксонов [96].

STR-маркеры и цитогенетические методы позволяют определить уровень плоидности у осетровых, понять, как наследуются отдельные локусы, и проследить эволюционные процессы. Эксперименты с индукцией гиногенеза, анализ семейных групп и межвидовая гибридизация – все это показывает, что реддиплоидизация у осетровых имеет дискретный характер. С другой стороны, эти же методы выявляют и спонтанные изменения плоидности, которые создают серьезную проблему в аквакультуре осетровых.

Заключение. Микросателлитные маркеры являются надежным средством для популяционно-генетического анализа, селекционно-племенной работы и сохранения генетических ресурсов осетровых. В настоящем обзоре систематизированы данные о структуре и механизмах полиморфизма микросателлитных локусов, показана видоспецифичность распределения в геномах рыб, которую необходимо учитывать при кросс-видовой амплификации.

Особое внимание уделено двум основным особенностям геномов осетровых: полиплоидии и низкой скорости молекулярной эволюции. Виды осетровых характеризуются разным уровнем функциональной плоидности: с ~120 хромосомами – диплоиды, с ~250 – тетраплоиды, с ~370 – гексаплоиды. Процесс диплоидизации носит незавершенный и мозаичный характер: у разных видов сохраняется доля локусов с тетрасомным наследованием, что требует обязательной валидации типа наследования каждого локуса и учета дозы аллелей при интерпретации данных. Низкая скорость молекулярной эволюции обеспечивает высокую эффективность кросс-видовой амплификации, но одновременно затрудняет дифференциацию близкородственных видов, таких как русский и сибирский осетры.

Систематизированы основные направления применения STR-маркеров: оценка генетического разнообразия природных популяций (выявлено снижение разнообразия у атлантического, короткорылого, русского, адриатического осетров и стерляди); контроль генетического разнообразия в аквакультуре (мониторинг маточных стад, потеря редких

аллелей и инбридинга); идентификация гибридов и контроль чистоты видов; установление достоверности происхождения; изучение плоидности и процессов диплоидизации.

Приведены примеры успешного использования микросателлитов в исследованиях отечественных и зарубежных авторов, включая разработку мультиплексных панелей и статистических подходов с учетом дозы аллелей для полиплоидных видов. Показано, что STR-маркеры остаются основным методом генотипирования осетровых, несмотря на методические ограничения: необходимость проверки типа наследования и учета дозы аллелей для каждого локуса, риск нуль-аллелей при использовании праймеров, разработанных для других видов, гомоплазия и отсутствие стандартизированных статистических подходов для работы с полиплоидами.

Перспективными направлениями дальнейших исследований являются: разработка новых мультиплексных панелей для тетраплоидных и гексаплоидных видов с учетом специфики наследования каждого локуса; интеграция STR-анализа с геномными технологиями (GBLUP, SNP-панели) для повышения точности генетической оценки и эффективности селекции; создание референсных баз данных для идентификации видов и гибридов; внедрение единых протоколов мониторинга генетического разнообразия маточных стад в аквакультуре.

Литература

1. Bemis W.E., Birstein V.J., Waldman J.R. Sturgeon biodiversity and conservation: An introduction // *Environmental Biology of Fishes*. 1997. Vol. 48. P. 13 – 14. DOI: 10.1023/A:1007302810254.
2. Krieger J., Fuerst P.A. Evidence of multiple alleles of the nuclear 18S ribosomal RNA gene in sturgeon (Family: Acipenseridae) // *J. of Applied Ichthyology*. 2002. Vol. 18. P. 290 – 297. DOI: 10.1046/j.1439-0426.2002.00377.x
3. Du K., Stock M., Kneitz S. et al. The sterlet sturgeon genome sequence and the mechanisms of segmental rediploidization // *Nature Ecology & Evolution*. 2020. Vol. 4. P. 841 – 852. DOI: 10.1038/s41559-020-1166-x.
4. Billard R., Lecointre G. Biology and conservation of sturgeon and paddlefish // *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 2001. Vol. 10. P. 355 – 392.
5. Cooke S.J., Cech J.J., Glassman D.M. et al. Water resource development and sturgeon (Acipenseridae): state of the science and research gaps related to fish passage, entrainment, impingement and behavioural guidance // *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 2020. Vol. 30. DOI: 10.1007/s11160-020-09596-x.
6. Friedrich T. Danube Sturgeons: Past and Future // *Riverine Ecosystem Management* / Eds. S. Schmutz, J. Sendzimir. Cham: Springer, 2018. Vol. 8. (Aquatic Ecology Series). DOI: 10.1007/978-3-319-73250-3_26.
7. Anders P.J., Schreier A., Rodzen J. et al. A review of genetic evaluation tools for conservation and management of North American sturgeons: Roles, benefits, and limitations // *J. of Applied Ichthyology*. 2011. Vol. 27. P. 3 – 11. DOI: 10.1111/j.1439-0426.2011.01830.x.
8. Frankham R. Conservation genetics // *Annual Review of Genetics*. 1995. Vol. 29. P. 305 – 327. DOI: 10.1146/annurev.ge.29.120195.001513.
9. Kjartanson S.L., Haxton T., Smith K., Lovejoy N., Wilson C.C. Conservation Genetics of Lake Sturgeon (*Acipenser fulvescens*): Nuclear Phylogeography Drives Contemporary Patterns of Genetic Structure and Diversity // *Diversity*. 2023. Vol. 15. P. 385. DOI: 10.3390/d15030385.
10. Nazari S., Pourkazemi M. Current status and recent advancements in DNA molecular markers in population genetics of Caspian Sea sturgeons: A review // *Regional Studies in Marine Science*. 2023. DOI: 10.1016/j.rsma.2023.103034.
11. May B., Krueger C.C., Kincaid H.L. Genetic variation at microsatellite loci in sturgeon: Primer sequence homology in *Acipenser* and *Scaphirhynchus* // *Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1997. Vol. 54, № 7. P. 1542 – 1547. DOI: 10.1139/cjfas-54-7-1542.
12. Panagiotopoulou H., Popovic D., Zalewska K. Microsatellite multiplex assay for the analysis of Atlantic sturgeon populations // *J. of Applied Genetics*. 2014. Vol. 55, № 4. P. 505 – 510. DOI: 10.1007/s13353-014-0216-y.
13. Congiu L., Fontana F., Patarnello T., Rossi R., Zane L. The use of AFLP in sturgeon identification // *J. of Applied Ichthyology*. 2002. Vol. 18. P. 286 – 289. DOI: 10.1046/j.1439-0426.2002.00376.x.

14. Pourkazemi M., Skibinski D.O.F., Beardmore J.A. Application of mtDNA D-loop region for the study of Russian sturgeon population structure from Iranian coastline of the Caspian Sea // *J. of Applied Ichthyology*. 2007. Vol. 15. P. 23 – 28. DOI: 10.1111/j.1439-0426.1999.tb00199.x.
15. Ludwig A. Identification of *Acipenseriformes* in trade // *J. of Applied Ichthyology*. 2008. Vol. 24. P. 2 – 19. DOI: 10.1111/j.1439-0426.2008.01085.x.
16. Ludwig A., Belfiore N.M., Pitra C. et al. Genome duplication events and functional reduction of ploidy levels in sturgeon (*Acipenser*, *Huso* and *Scaphirhynchus*) // *Genetics*. 2001. Vol. 158, № 3. P. 1203 – 1215. DOI: 10.1093/genetics/158.3.1203.
17. Rajkov J., Shao Z., Berrebi P. Evolution of Polyploidy and Functional Diploidization in Sturgeons: Microsatellite Analysis in 10 Sturgeon Species // *J. of Heredity*. 2014. Vol. 105, № 4. P. 521 – 531. DOI: 10.1093/jhered/esu027.
18. Havelka M., Hulák M., Bailie D.A., Prodohl P.A., Flajshans M. Extensive genome duplications in sturgeons: New evidence from microsatellite data // *J. of Applied Ichthyology*. 2013. Vol. 29. P. 704 – 708. DOI: 10.1111/jai.12224.
19. Барминцева А.Е., Мюге Н.С. Генетический полиморфизм сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt, 1869 в аквакультуре // *Генетика*. 2018. Т. 54, № 2. С. 216 – 223. DOI: 10.7868/S0016675818020030.
20. Dudu A., Samu M., Maereanu M., Georgescu S.E. A Multistep DNA-Based Methodology for Accurate Authentication of Sturgeon Species // *Foods*. 2022. Vol. 11. P. 1007. DOI: 10.3390/foods11071007.
21. Eckert K.A., Hile S.E. Every microsatellite is different: Intrinsic DNA features dictate mutagenesis of common microsatellites present in the human genome // *Molecular Carcinogenesis*. 2009. Vol. 48, № 4. P. 379 – 388.
22. International Human Genome Sequencing Consortium. Initial sequencing and analysis of the human genome // *Nature*. 2001. Vol. 409. P. 860 – 921.
23. Subramanian S., Mishra R.K., Singh L. Genome-wide analysis of microsatellite repeats in humans: their abundance and density in specific genomic regions // *Genome Biology*. 2003. Vol. 4. Art. R13.
24. Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А. Полиморфизм ДНК в популяционной генетике // *Генетика*. 2002. Т. 38, № 9. С. 1173 – 1195.
25. Ellegren H. Microsatellites: simple sequences with complex evolution // *Nature Reviews Genetics*. 2004. Vol. 5. P. 435 – 445.
26. Khlopova N.S., Glazko T. T., Glazko V. I. Constitutive and variable components of gene expression profiles in pig liver // *Russian J. of Genetics: Applied Research*. 2011. Vol. 1. P. 302 – 307.
27. Avvaru A.K., Sharma D., Verma A. et al. MSDB: a comprehensive, annotated database of microsatellites // *Nucleic Acids Research*. 2020. Vol. 48, № D1. P. D155 – D159.
28. Alba M.M., Guigo R. Comparative analysis of amino acid repeats in rodents and humans // *Genome Research*. 2004. Vol. 14. P. 549 – 554.
29. Gharesouran J., Hosseinzadeh H., Ghafouri-Fard S. et al. STRs: ancient architectures of the genome beyond the sequence // *J. of Molecular Neuroscience*. 2021. Vol. 71, № 12. P. 2441 – 2455.
30. Глазко В.И., Косовский Г.Ю., Глазко Т.Т., Федорова Л.М. ДНК маркеры и «микросателлитный код»: (обзор) // *С.-х. биология*. 2023. Т. 58, № 2. С. 223 – 248.
31. Li Y.C., Korol A.B., Fahima T., Nevo E. Microsatellites within genes: structure, function, and evolution // *Molecular Biology and Evolution*. 2004. Vol. 21. P. 991 – 1007.
32. Hui J., Hung L.H., Heiner M. et al. Intronic CA-repeat and CA-rich elements: a new class of regulators of mammalian alternative splicing // *The EMBO Journal*. 2005. Vol. 24, № 11. P. 1988 – 1998.
33. Kashi Y., King D.G. Simple sequence repeats as advantageous mutators in evolution // *Trends in Genetics*. 2006. Vol. 22. P. 253 – 259.
34. Li Y. C., Korol A.B., Fahima T. et al. Microsatellites: genomic distribution, putative functions and mutational mechanisms: a review // *Molecular Ecology*. 2002. Vol. 11. P. 2453 – 2465.
35. Richard G.F., Paques F. Mini- and microsatellite expansions: the recombination connection // *EMBO Reports*. 2000. Vol. 1, № 2. P. 122 – 126.
36. Szostak J.W., Orr-Weaver T.L., Rothstein R.J., Stahl F.W. The double-strand break repair model for recombination // *Cell*. 1983. Vol. 33. P. 25 – 35.
37. Ellegren H. Microsatellite mutations in the germline: implications for evolutionary inference // *Trends in Genetics*. 2000. Vol. 16. P. 551 – 558.
38. Katti M.V., Ranjekar P.K., Gupta V.S. Differential distribution of simple sequence repeats in eukaryotic genome sequences // *Molecular Biology and Evolution*. 2001. Vol. 18. P. 1161 – 1167.
39. Brinkmann B., Klintschar M., Neuhuber F. et al. Mutation rate in human microsatellites: influence of the structure and length of the tandem repeat // *American J. of Human Genetics*. 1998. Vol. 62. P. 1408 – 1415.
40. Lai Y., Sun F. The relationship between microsatellite slippage mutation rate and the number of repeat units // *Molecular Biology and Evolution*. 2003. Vol. 20. P. 2123 – 2131.

41. Kayser M., Roewer L., Hedman M. et al. Characteristics and frequency of germline mutations at microsatellite loci from the human Y chromosome, as revealed by direct observation in father/son pairs // *American J. of Human Genetics*. 2000. Vol. 66. P. 1580 – 1588.
42. Lei Y., Zhou Y., Price M., Song Z. Genome-wide characterization of microsatellite DNA in fishes: survey and analysis of their abundance and frequency in genome-specific regions // *BMC Genomics*. 2021. Vol. 22. Art. 421.
43. Moghim M., Tan S., Pourkazemi M. et al. Isolation and characterization of microsatellite loci in the Persian sturgeon (*Acipenser persicus*, Borodine, 1897) and cross-species amplification in four commercial sturgeons from the Caspian Sea // *Iranian J. of Fisheries Sciences*. 2012. Vol. 11, № 3. P. 548 – 558.
44. Vasil'ev V.P. Mechanisms of Polyploid Evolution in Fish: Polyploidy in Sturgeons // *Biology, Conservation and Sustainable Development of Sturgeons* / eds. R. Carmona et al. Dordrecht: Springer, 2009. Vol. 29 (Fish & Fisheries Series). P. 97 – 117. DOI: 10.1007/978-1-4020-8437-9_6.
45. Trifonov V.A., Romanenko S.S., Beklemisheva V.R. et al. Evolutionary plasticity of acipenseriform genomes // *Chromosoma*. 2016. Vol. 125, № 4. P. 661– 668. DOI: 10.1007/s00412-016-0609-2.
46. Symonova R., Havelka M., Amemiya C.T. et al. Molecular cytogenetic differentiation of paralogs of Hox paralogs in duplicated and rediploidized genome of the North American paddlefish (*Polyodon spathula*) // *BMC Genetics*. – 2017. Vol. 18, № 1. P. 19. DOI: 10.1186/s12863-017-0484-8.
47. Shedko S.V. Molecular Dating of Phylogeny of Sturgeons (Acipenseridae) Based on Total Evidence Analysis // *Russian J. of Genetics*. 2022. Vol. 58, № 6. P. 718 – 729. DOI: 10.1134/S1022795422060084.
48. Du K., Stock M., Kneitz S. et al. The sterlet sturgeon genome sequence and the mechanisms of segmental rediploidization // *Nature Ecology & Evolution*. 2020. Vol. 4. P. 841 – 852. DOI: 10.1038/s41559-020-1166-x.
49. Hilton E.J., Grande L. Review of the fossil record of sturgeons, family Acipenseridae (Actinopterygii: Acipenseriformes), from North America // *J. of Paleontology*. 2006. Vol. 80. P. 672 – 683.
50. Барминцева А.Е., Мюре Н.С. Природный генетический полиморфизм и филогеография сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt, 1869 // *Генетика*. 2017. Т. 53, № 3. С. 345 – 355. DOI: 10.7868/S001667581703002X.
51. Savoy T., Maceda L., Roy N.K. et al. Evidence of natural reproduction of Atlantic sturgeon in the Connecticut River from unlikely sources // *PLoS One*. 2017. Vol. 12, № 4. e0175085. DOI: 10.1371/journal.pone.0175085.
52. King T.L., Henderson A.P., Kynard B.E. et al. A nuclear DNA perspective on delineating evolutionarily significant lineages in polyploids: the case of the endangered shortnose sturgeon (*Acipenser brevirostrum*) // *PLoS One*. 2014. Vol. 9, № 8. e102784. DOI: 10.1371/journal.pone.0102784.
53. King T.L., Lubinski B.A., Spidle A.P. Microsatellite DNA variation in Atlantic sturgeon (*Acipenser oxyrinchus oxyrinchus*) and cross-species amplification in Acipenseridae // *Conservation Genetics*. 2001. Vol. 2. P. 103 – 119. DOI: 10.1023/A:1011895429669.
54. Farrae D.J., Post W.C., Darden T.L. Genetic characterization of Atlantic sturgeon, *Acipenser oxyrinchus oxyrinchus*, in the Edisto River, South Carolina and identification of genetically discrete fall and spring spawning // *Conservation Genetics*. 2017. Vol. 18. P. 813 – 823. DOI: 10.1007/s10592-017-0929-7.
55. Daigle N.J., White S., Lubinski B.A. et al. Stock composition of cryptic Atlantic sturgeon (*Acipenser oxyrinchus oxyrinchus*) in the Restigouche River and Ludestuary, Canada // *Scientific Reports*. 2025. Vol. 15, № 1. P. 20654. DOI: 10.1038/s41598-025-04551-x.
56. Price M.E., Kreiser B., Randall M.T. New insights reveal a temporally distinct two-stock genetic structure for Suwannee River Gulf sturgeon // *Endangered Species Research*. 2025. Vol. 56. DOI: 10.3354/esr01418.
57. White S.L., Kazyak D.C., Darden T.L., et al. Establishment of a microsatellite genetic baseline for North American Atlantic sturgeon (*Acipenser o. oxyrinchus*) and range-wide analysis of population genetics // *Conservation Genetics*. 2021. Vol. 22. P. 977 – 992. DOI: 10.1007/s10592-021-01390-x.
58. Shen Z.Y., Yu D., Gao X. et al. Genetic diversity and reproductive success of a wild population of Chinese sturgeon (*Acipenser sinensis*) from the Yangtze River inferred from juveniles born in 2014 // *Zoological Research*. 2020. Vol. 41, № 4. P. 423–430. DOI: 10.24272/j.issn.2095-8137.2020.011.
59. Ludwig A., Congiu L., Pitra C. et al. Nonconcordant evolutionary history of maternal and paternal lineages in Adriatic sturgeon (*Acipenser naccarii*) // *Molecular Ecology*. 2003. Vol. 12, № 12. P. 3253 – 3264.
60. Fazekas G., Kovács G., Sándor Z. et al. Genetic Characterization of Endangered Sterlet (*Acipenser ruthenus*, Linnaeus 1758) Gene Bank Broodstock, Natural and Cultured Populations in Hungary // *Fishes*. 2024. Vol. 9. P. 201. DOI: 10.3390/fishes9060201.

61. Holostenco D., Tošić K. Genetic population structure of the critically endangered stellate sturgeon (*Acipenser stellatus*) in the Black Sea basin: Implications for conservation // *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 2022. Vol. 32. DOI: 10.1002/aqc.3892.
62. Kohlmann K., Kersten P., Geßner J. et al. Validation of 12 species-specific, tetrasomic microsatellite loci from the Russian sturgeon, *Acipenser gueldenstaedtii*, for genetic broodstock management // *Aquaculture International*. 2018. Vol. 26. P. 1365–1376. DOI: 10.1007/s10499-018-0290-y.
63. Харзинова В.Р., Волкова В.В., Никипелов В.И. и др. Характеристика генетической структуры аквакультурной и дикой популяций стерляди (*Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758) на основе анализа микросателлитов // *С.-х. биология*. 2024. Т. 59, № 4. С. 666 – 679. DOI: 10.15389/agrobiology.2024.4.666rus.
64. Shcherbakova V.D., Barmintseva A.E., Savchenko D.P. et al. Genetic Differentiation of Ship Sturgeon *Acipenser nudiventris* (*Acipenseridae*) Specimens from Natural Populations and Farmed Broodstocks // *J. of Ichthyology*. 2025. Vol. 65. P. 1236–1250. DOI: 10.1134/S0032945225600235.
65. Шалгимбаева Г.М., Барминцева А.Е., Мюге Л.Н. и др. Генетическое разнообразие севрюги реки Урал // *Труды ВНИРО*. 2018. Т. 171. С. 95 – 105.
66. Алимова А.Ш., Усатов А.В., Небесихина Н.А., Мюге Н.С. Динамика природного полиморфизма русского осетра в Азовском море за двадцатилетний период использования ремонтно-маточных стад в искусственном воспроизводстве // *Труды ВНИРО*. 2025. Т. 201. С. 109 – 117. DOI: 10.36038/2307-3497-2025-201-109-117.
67. Fopp-Bayat D. Verification of meiotic gynogenesis in Siberian sturgeon (*Acipenser baeri* Brandt) using microsatellite DNA and cytogenetical markers // *J. of Fish Biology*. 2007. Vol. 71, № Suppl. C. P. 478 – 485. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2007.01704.x.
68. Georgescu S.E., Canareica O., Popa G. et al. Characterization of five microsatellites in the Siberian sturgeon *Acipenser baerii* from aquaculture // *J. of Anim. Sci. and Biotechnol.* 2013. Vol. 46. P. 95 – 98.
69. Georgescu S.E., Burcea A., Florescu I. et al. Microsatellite Variation in Russian Sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii*) from Aquaculture // *Scientific Papers: Animal Science and Biotechnologies*. 2014. Vol. 47, № 1. P. 73 – 78.
70. Moghim M., Javanmard A., Lolaei F. et al. Nuclear Multi-Microsatellite Marker Profiling Provides Clues to Molecular Genetic Diversity in Culture-Based Caspian Beluga Sturgeon (*Huso huso*) Brood Stocks: Ecological Mirror for Restoration // *Veterinary Medicine and Science*. 2025. Vol. 11, № 3. P. e70255. DOI: 10.1002/vms3.70255.
71. Гинаяттов Н.С., Ковальчук А.М., Ульянова Т.В. и др. Сравнительная оценка генетического разнообразия осетровых рыб, выращиваемых в условиях аквакультуры // *Наука и образование*. 2024. № 3-1 (76). С. 105 – 114. DOI: 10.52578/2305-9397-2024-3-1-105-114.
72. Слуквин А.М., Шейко Я.И., Кулешевич Я.П., Демянчик В.Т. Разработка методов молекулярного маркирования и генетической паспортизации белуги (*Huso huso* L.), выращиваемой в аквакультуре Республики Беларусь // *Биологическое разнообразие: изучение, сохранение, восстановление, рациональное использование : материалы IV Междунар. науч.-практ. конф. Симферополь, 2024*. С. 308 – 314.
73. Бардуков Н.В., Никипелова А.К., Белоус А.А., Зиновьева Н.А. Разработка мультиплексной панели микросателлитов для генетической паспортизации сибирского осетра (*Acipenser baerii*) // *С.-х. биология*. 2023. Т. 58, № 6. С. 1057 – 1067. DOI: 10.15389/agrobiology.2023.6.1057rus.
74. Никипелова А.К., Доцев А.В., Бардуков Н.В. и др. Характеристика аллелофонда сибирского осетра (*Acipenser baerii* B.), разводимого на территории России, с использованием оптимизированной мультиплексной панели микросателлитных локусов // *Вестн. Перм. ун-та. Сер.: Биология*. 2026. Т. 17, № 1. С. 42 – 54. DOI: 10.17072/1994-9952-2026-1-42-54.
75. Щербакова В.Д., Барминцева А.Е., Сафронов А.С. Оценка генетического разнообразия стад русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1833) каспийской популяции семи осетровых рыбоводных заводов ФГБУ «Главрыбвод» // *Соврем. проблемы и перспективы развития рыбохозяйствен. комплекса : материалы XI междунар. науч.-практ. конф. М.: ВНИРО, 2023*. С. 243 – 245.
76. Dudu A., Suci R., Paraschiv M. et al. Nuclear markers of Danube sturgeons hybridization // *International J. of Molecular Sciences*. 2011. Vol. 12. P. 6796 – 6809. DOI: 10.3390/ijms12106796.
77. Zeng Q., Ye H., Ludwig A. et al. Microsatellite development for the endangered Yangtze sturgeon (*Acipenser dabryanus* Dumeril, 1869) using 454 sequencing // *J. of Applied Ichthyology*. 2013. Vol. 29. DOI: 10.1111/jai.12278.
78. Yang S., Zhao Z., Xu Z. et al. Identification of Hybrid Sturgeon (*Acipenser baerii* × *Acipenser schrenckii*) from Their Parents Using Germplasm // *Animals*. 2025. Vol. 15, № 7. P. 907. DOI: 10.3390/ani15070907.

79. Барминцева А.Е., Мюге Н.С. Использование микросателлитных локусов для установления видовой принадлежности осетровых (Acipenseridae) и выявления особей гибридного происхождения // Генетика. 2013. Т. 49, № 9. С. 1093. DOI: 10.7868/S0016675813090038.
80. Birstein V.J., Doukakis P., DeSalle R. Polyphyly of mtDNA lineages in the Russian sturgeon, *Acipenser gueldenstaedtii*: forensic and evolutionary implications // Conservation Genetics. 2000. Vol. 1, № 1. P. 81 – 88.
81. Jenneckens I., Meyer J.N., Debus L. et al. Evidence of mitochondrial DNA clones of Siberian sturgeon, *Acipenser baerii*, within Russian sturgeon, *Acipenser gueldenstaedtii*, caught in the River Volga // Ecology Letters. 2000. Vol. 3, № 6. P. 503 – 508.
82. Мюге Н.С., Барминцева А.Е., Расторгуев С.М. и др. Полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК восьми видов осетровых и разработка системы ДНК-идентификации видов // Генетика. 2008. Т. 44, № 7. С. 913 – 919.
83. Birstein V.J., Ruban G., Ludwig A. et al. The enigmatic Caspian Sea Russian sturgeon: how many cryptic forms does it contain? // Systematics and Biodiversity. 2005. Vol. 3, № 2. P. 203 – 218.
84. Hewitt G. The genetic legacy of the Quaternary ice ages // Nature. 2000. Vol. 405. P. 907 – 913. DOI: 10.1038/35016000.
85. Мюге Н.С., Барминцева А.Е. Геномные исследования для сохранения осетровых: анализ наследования полиплоидных локусов и разработка панели маркеров для идентификации гибридов осетровых и продукции из них // Вестн. РФФИ. 2020. № 2 (106). С. 78 – 87. DOI: 10.22204/2410-4639-2020-106-02-78-87.
86. Wang J., Sun Z., Jiang L., Hu Y. Developing microsatellite duplex PCR reactions for sterlet (*Acipenser ruthenus*) and their application in parentage identification // Scientific Reports. 2022. Vol. 12. P. 12036. DOI: 10.1038/s41598-022-16194-3.
87. Никипелов В.И., Харзинова В.Р., Волкова В.В. и др. Разработка мультилокусной STR-панели и оценка достоверности происхождения аквакультурной стерляди (*Acipenser ruthenus*) // Изв. Нижневолжского агроуниверситетского комплекса: Наука и высшее проф. образование. 2024. № 3 (75). С. 273 – 283. DOI: 10.32786/2071-9485-2024-03-32.
88. Congiu L., Pujolar J.M., Forlani A. et al. Managing Polyploidy in Ex Situ Conservation Genetics: The Case of the Critically Endangered Adriatic Sturgeon (*Acipenser naccarii*) // PLoS One. 2011. Vol. 6. e18249. DOI: 10.1371/journal.pone.0018249.
89. Boscari E., Pujolar J.M., Dupanloup I. et al. Captive breeding programs based on family groups in polyploid sturgeons // PLoS One. 2014. Vol. 9, № 10. e110951. DOI: 10.1371/journal.pone.0110951.
90. Hu Y., Liu X., Yang J. et al. Development and characterization of a duplex PCR assay in Chinese sturgeon (*Acipenser sinensis*) for genetic analysis // Scientific Reports. 2020. Vol. 10, № 1. P. 3451. DOI: 10.1038/s41598-020-60401-y.
91. Бардуков Н.В., Никипелова А.К., Отрадных П.И. и др. Определение достоверности происхождения сибирского осетра на основе результатов микросателлитного анализа и коэффициентов генетического сходства // Животноводство и кормопроизводство. 2024. Т. 107, № 4. С. 106 – 119. DOI: 10.33284/2658-3135-107-4-106.
92. Pyatskowitz J.D., Krueger C.C., Kincaid H.L., May B. Inheritance of microsatellite loci in the polyploid derivative lake sturgeon (*Acipenser fulvescens*) // Genome. 2001. Vol. 44. P. 185 – 191.
93. Havelka M., Bytyutskyy D., Symonova R. et al. The second highest chromosome count among vertebrates is observed in cultured sturgeon and is associated with genome plasticity // Genetics Selection Evolution. 2016. Vol. 48. P. 1 – 9. DOI: 10.1186/s12711-016-0194-0.
94. Biltueva L.S., Prokopov D.Y., Romanenko S.A. et al. Chromosome Distribution of Highly Conserved Tandemly Arranged Repetitive DNAs in the Siberian Sturgeon (*Acipenser baerii*) // Genes. 2020. Vol. 11, № 11. P. 1375. DOI: 10.3390/genes11111375.
95. Fopp-Bayat D., Ocalewicz K., Kucinski M. et al. Disturbances in the ploidy level in the gynogenetic sterlet *Acipenser ruthenus* // J. of Applied Genetics. 2017. Vol. 58, № 3. P. 373 – 380. DOI: 10.1007/s13353-017-0392-7.
96. Kaldy J., Mozsar A., Fazekas G. et al. Hybridization of Russian Sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii*, Brandt and Ratzeberg, 1833) and American Paddlefish (*Polyodon spathula*, Walbaum 1792) and Evaluation of Their Progeny // Genes. 2020. Vol. 11, № 7. P. 753. DOI: 10.3390/genes11070753.

УДК 577.218:636.5.033 - 636.5.034

Генетические и негенетические факторы, влияющие на миогенез кур

Модина А.Л., Позовникова М.В.,
Дементьева Н.В., Азовцева А.И.

ВНИИГРЖ — филиал ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста,
Санкт-Петербург, Россия

Аннотация. В статье затронуты такие темы как переваривание белка в желудочно-кишечном тракте с разбором белков-переносчиков аминокислот (АК). Приведен анализ динамики изменения экспрессии переносчиков аминокислот в зависимости от участка желудочно-кишечного тракта, возраста кур и породы. Дан краткий обзор метаболизма аминокислот в организме куриц. Проведен обзор генов, влияющих на миогенез эмбриона и взрослой птицы, рассмотрено влияние генетических и химических факторов на рост и развитие кур и проведена связь экзогенного и эндогенного влияния аминокислот на миогенез кур. Рассмотрена роль ключевых генов в контроле миогенеза и роста мышечной ткани. Также рассмотрена роль аминокислот в процессе миогенеза.

Ключевые слова: аминокислоты, аминокислотный обмен, миогенез, гены, экспрессия, продуктивность, куры, цыплята.

Для цитирования: Модина А.Л., Позовникова М.В., Дементьева Н.В., Азовцева А.И. Генетические и негенетические факторы, влияющие на миогенез кур // Успехи наук о животных. 2026. № 2. С. 30—42. doi: 10.25687/3034-493X.2026.7.2.002

Genetic and non-genetic factors influencing myogenesis in chickens

A.L. Modina, M.V. Pozovnikova,
N.V. Dementieva, A.I. Azovtseva

All-Russian Research Institute of Genetics and Farm Animal
Breeding, Branch of L.K. Ernst Federal Research Center for
Animal Husbandry
Saint Petersburg, Russia

Abstract. The article addresses topics such as protein digestion in the gastrointestinal tract, with a detailed examination of amino acid transporter proteins. An analysis of the dynamics of amino acid transporter expression is presented, depending on the gastrointestinal tract region, chicken age, and breed. A brief overview of amino acid metabolism in chickens is provided. A review of genes affecting myogenesis in embryos and adult birds is conducted; the influence of genetic and chemical factors on chicken growth and development is considered, and the connection between exogenous and endogenous effects of amino acids on chicken myogenesis is established. The role of key genes in controlling myogenesis and muscle tissue growth is examined. The role of amino acids in the myogenesis process is also considered.

Key words: amino acids, amino acid metabolism, myogenesis, genes, expression, productivity, chickens, chicks.

For citation: Modina AL, Pozovnikova MV, Dementieva NV, Azovtseva AI. Genetic and non-genetic factors influencing myogenesis in chickens. Ernst Journal of Animal Science. 2026. 2: 30—42. Russian. doi: 10.25687/3034-493X.2026.7.2.002

Введение. В настоящее время существует потребность в интенсификации производства продуктов питания, и одним из перспективных направлений в этой области является птицеводство – обширную отрасль сельского хозяйства, обладающую большим потенциалом за счет высокой скорости роста птицы, эффективной конверсии корма и популярности птицеводческой продукции. Однако оптимизация производства не ограничивается только селекцией, важную роль играет усовершенствование методов кормления и содержания. Поэтому актуальным представляется глубокий анализ генетических и физиологических механизмов, отвечающих за продуктивные свойства птицы. Одним из таких свойств является аминокислотный обмен, играющий критическую роль в развитии мышечных тканей. Аминокислоты важны для многих функций организма, выступая предшественниками гормонов, нейромедиаторов и других биологически активных молекул. Для *Gallus gallus* существует список как заменимых, так и незаменимых аминокислот, баланс которых является необходимым для формирования организма в процессе эмбриогенеза. Общими незаменимыми аминокислотами для тех и других видов являются аргинин, гистидин, валин, изолейцин, лейцин, лизин, метионин, треонин, триптофан, фенилаланин. У *Gallus* этот список дополняют глицин и аргинин. Список заменимых аминокислот у обоих видов включает в себя аланин, глутамин, серин, цистеин, аспарагин, глутамин, аспарагиновую и глутаминовую кислоты, тирозин, причем пролин у человека способен синтезироваться в организме [1].

Особенностью высокопродуктивных кур, в частности бройлеров, является наличие высокой скорости метаболизма, чувствительного к изменению аминокислотного состава корма. Онтогенез птицы зависит от функционирования генов и влияния внешних факторов. Несмотря на то, что накоплен большой объем данных о роли различных генов, участвующих в миогенезе, существует потребность в интеграции различных внешних факторов окружающей среды в одну систему.

Таким образом, **целью** настоящей работы является характеристика генетических и негенетических факторов влияющих на обмен аминокислот у кур.

Материалы и методы. В процессе работы были рассмотрены публикации из рецензируемых журналов, в которых представлена информация об онтогенезе кур и влиянии различных генетических и негенетических факторов на данные процессы. Для поиска статей по теме исследований были задействованы следующие базы данных и электронные ресурсы: GoogleScholar, PubMed, ResearchGate, электронные библиотеки eLIBRARY.RU и «КиберЛенинка».

Результаты и обсуждения.

Метаболизм и биологическое значение аминокислотного обмена у кур. Обмен аминокислот является важной составляющей роста и развития. Каждая порода характеризуется своим особым метаболизмом. Высоким и интенсивным обменом веществ отличаются бройлерные линии, способные к быстрой конверсии корма, что влияет на потребность в аминокислотах [2].

Основными путями получения аминокислот являются расщепление белков, поступающих с кормом, полостной и внутриклеточный гидролиз белков, синтез заменимых аминокислот в клетках печени и тонкого кишечника птицы, а также реутилизация (повторное расщепление отработавших пищеварительных ферментов и белков в клетках путем аутофагии и обновления эндогенных клеточных структур).

Метаболизм аминокислот начинается с поступления пищи в зоб, а затем, в железистый желудок. В нем пища пропитывается синтезируемой в эпителиальных клетках желудка соляной кислотой, денатурирующей четвертичные и третичные структуры белков, создающей оптимальную среду для превращения форм пепсиногена (A, B, C, D) [3-5] в

пепсин (А, В, С, D). Концентрация фермента пепсина, с которого начинается непосредственное расщепление белков до пептидов путем расщепления связей между фенилаланином, тирозином, триптофаном и другими аминокислотами (АК), зависит от возраста кур. Так, у цыплят бройлеров он обнаруживается в следовых количествах в железистом желудке вплоть до 5 суток, тогда как у подросшего молодняка максимум концентрации достигается на 21 сутки с постепенным линейным снижением рН с 5,2 до 3,37 [6].

Далее пища поступает в мышечный желудок, где перетирается и поступает в двенадцатиперстную кишку. Дальнейшее расщепление белков и пептидов до отдельных аминокислот происходит в тонком кишечнике за счет выделения ферментов поджелудочной железы: трипсина, химотрипсина, карбоксидаз А и В и эластазы. Трипсин расщепляет связь между лизином и аргенином. Химотрипсин направлен на расщепление связей различных аминокислот, в частности, ароматических. Карбоксипептидазы отщепляют аминокислоту с С-конца протеина. Эластаза – уникальный фермент пищеварительного тракта курицы, расщепляющая трудноперевариваемый белок эластин. Она, в отличие от остальных ферментов поджелудочной железы, практически не разрушается бактериями кишечника и работает на протяжении всего переваривания корма. У взрослых кур породы хайсекс белый активность трипсина в дуоденальном химусе достигает максимума через 120 минут после кормления и составляет $2368 \pm 122,1$ ед./л [7]. У кросса Cobb 500 активность панкреатических протеаз возрастает на 120-ые и 180-ые минуты после приема корма и находятся на уровне 200 ед. со снижением на 150 минутах. Первый скачок активности протеаз объясняется авторами условными и безусловными сигналами, в том числе попаданием корма в ротовую полость птицы, тогда как второй скачок происходит в следствие нейрохимической фазы регуляции панкреатической секреции, когда перевариваемая пища попадает в кишечник [8].

Всасывание аминокислот осуществляется эпителиальными клетками слизистой оболочки тонкого кишечника. Большая часть АК всасывается в тощей кишке, тогда как в двенадцатиперстной происходит активное расщепление белков. Оно происходит как путем пассивного транспорта, так и через специализированную сеть мембранных белков-транспортеров, относящихся к суперсемейству растворенных носителей (SLC) и имеющих строгую субстратную специфичность (табл. 1). Данное суперсемейство делится на две группы в зависимости от вида переносимых молекул: семейства транспортеров свободных аминокислот и транспортеры семейства переносчиков пептидов. Перенос аминокислот осуществляется различными механизмами, где транспортеры делятся на симпортеры (котранспортеры), антипортеры и унипортеры. Симпортеры переносят два вещества в одном направлении. Антипортеры осуществляют одновременный перенос двух веществ в разных направлениях. Унипортеры переносят одно вещество путем облегченной диффузии без затраты энергии. По механизму работы транспортеры делятся на Na⁺-зависимые симпортеры (когда аминокислота закачивается вместе с ионом Na⁺), Na⁺-независимые антипортеры (осуществляют обмен АК на ион Na⁺) и Na⁺-независимые унипортеры (обменивают одну аминокислоту на другую), также делятся по специфичности субстрата переносимых АК. **Система L** переносит нейтральные аминокислоты с объёмными боковыми цепями (лейцин, изолейцин, валин, фенилаланин). Является антипортом. **Система А является Na⁺-зависимым** симпортером и осуществляет перенос малых нейтральных АК (аланин, серин, глицин, пролин). **Система ASC также является Na⁺-зависимой** системой, переносящей короткие нейтральные АК. **Система y⁺L** переносит основные и нейтральные АК одновременно в разных направлениях, однако для нейтральных аминокислот требуется Na⁺. Na⁺-зависимый симпорт осуществляется **системой X⁻** (или X-AG), переносящей кислые аминокислоты (глутамат и аспартат). **Система b^{0,+}** транспортирует все

нейтральные и основные АК. Система Т специфична для ароматических АК (триптофан, тирозин) и требует наличия Na^+ . Система N переносит глутамин, аспарагин и гистидин, с помощью ионов Na^+ .

Таблица 1. Некоторые белки, ассоциированные с транспортом аминокислот в организме кур [9]

Название гена	Название белка	Механизм переноса, направление движение и источник энергии	Переносимые аминокислоты	Место расположения
SLC7A9	b⁰+AT	Обмен внеклеточных катионных АК и цистина на нейтральные АК за счет градиента Na^+	Основные (лизин, аргинин, гистидин, цистеин)	Подвздошная кишка, печень, гипоталамус
SLC6A19	B⁰AT1	Транспорт нейтральных АК за счет градиента натрия	Все нейтральные аминокислоты	Подвздошная кишка, почка
SLC7A1	CAT1	Облегченная диффузия катионных аминокислот	Аргинин, лизин, орнитин	подвздошная кишка, почка большая грудная мышца
SLC1A1	EAAT3	Вторично-активный транспорт за счет электрохимический градиент ионов натрия, калия и ионов водорода	Кислые аминокислоты (глутамат, аспартат) и цистеин	Кишечник, печень, почка, нейроны
SLC7A5	LAT1	Антипортер крупных нейтральных АК	Лейцин, фенилаланин, тирозин	Подвздошная кишка, печень, большая грудная мышца, гипоталамус, почка
SLC43A2	LAT4	Унипортер разветвленных АК и ароматических АК	Фенилаланин, лейцин, изолейцин, метионин, валин	Подвздошная кишка, почка, гипоталамус
SLC38A1	SNAT1	Na^+ -зависимый импортер	Преимущественно глутамин и небольшие нейтральные АК	Большая грудная мышца, подвздошная кишка, гипоталамус
SLC38A2	SNAT2	Na^+ -зависимый импортер	Глутамин, глицин, аланин, пролин	Большая грудная мышца, подвздошная кишка, гипоталамус
SLC38A7	SNAT7	Na -зависимый симпортер	Глутамин, аспарагин	Большая грудная мышца, подвздошная кишка, гипоталамус
SLC16A10	TAT1	Унипортер	Ароматические аминокислоты – триптофан, тирозин, фенилаланин	Большая грудная мышца, подвздошная кишка, гипоталамус

Полнота усваивания аминокислот зависит от функционального состояния желудочно-кишечного тракта. Экспрессия генов-переносчиков аминокислот меняется с возрастом птицы и зависит от ее потребностей в АК на каждой из стадий роста, а также от породных качеств курицы. Известно, что после вылупления цыпленка расходуют аминокислоты из желточного мешка. Обширная работа была проделана по экспрессии

генов у быстрорастущих и медленнорастущих бройлеров (Aviagen commercial broilers), которая выявила различную экспрессию SLC в 1, 3, 7 и 14 дни после вылупления в двенадцатиперстном, тощем и тонком отделе кишечника. В период с 18-ого эмбрионального дня по 14-ый день постнатального развития наблюдалось резкое повышение экспрессии таких транспортеров аминокислот как *SLC3A1* (rBAT, транспортера тяжелой цепи основных и нейтральных аминокислот), *SLC6A19* (B⁰AT1, транспортера нейтральных аминокислот), *SLC7A6* (y⁺LAT-2, транспортера катионных аминокислот, система y⁺), *SLC7A9* (B⁰+AT, транспортер катионных аминокислот, система y⁺) и *SLC1A1* (EAAT3, транспортер аспартата/глутамата). Экспрессия ди- и трипептидного транспортера *SLC15A1* (PepT1) увеличивается в этот период в 17,2 раза. С ростом организма при этом наблюдалось снижение экспрессии катионных транспортеров аминокислот *SLC7A1* (CAT1), *SLC7A2* (CAT2) и *SLC7A5* (LAT1), а также нейтральных аминокислот *SLC38A1* (SNAT1) и *SLC38A2* (SNAT2) [10]. Различия в экспрессии генов транспортеров также возникают на уровне пола. Разница в весе по полу является же типичным проявлением диморфизма у кур. Kaminski N. A. и Wong E. A. изучали экспрессию генов в двенадцатиперстной и тощей кишках на нулевой, 7-ой и 14-ый день после вылупления у бройлеров. Было показано, что B⁰+AT, EAAT3, ASCT1, y⁺LAT2, PepT1 имеют выраженную экспрессию у самцов бройлерных цыплят в день вылупления. Значение экспрессии *LAT1* было одинаковым в обеих группах птиц. Различия в экспрессии генов стиралось к седьмому дню после вылупления [11]. Разные отделы кишечника имеют разную экспрессию в транспортерах аминокислот. Так, в диссертации Elizabeth R. Рассматривалась экспрессия SLC в двенадцатиперстной и тощей кишках бройлеров. Было выявлено, что пептидный транспортер PepT1 имел самую высокую экспрессию в двенадцатиперстной кишке, тогда как более активная экспрессия генов EAAT3, B⁰+AT, rBAT, B⁰AT, LAT1, CAT2 проявлялась в подвздошной кишке. Зависимость от возраста проявлялась в увеличении экспрессии PepT1, EAAT3, B⁰AT и уменьшении активности генов CAT1, CAT2, y⁺LAT1 и LAT1 [12]. Быстрая смена перехода с питания от желточного мешка на производственный корм, а также направленный отбор птицы на мясную продуктивность является объяснением того, что такие аминокислотные транспортеры как **B⁰AT1, rBAT и B⁰+AT, EAAT3** являются поставщиками аминокислот, которые запускают путь миогенеза mTOR, доставляют АК, отвечающие за синтез миофибрилл и требующие большого количества энергии соответственно. В результате чего идет быстрый набор массы цыпленка. Снижение количества таких аминокислотных переносчиков как **CAT-1, CAT-2 и LAT1** со временем объясняется переходом роста цыпленка от активного деления клеток к их гипертрофии. Увеличение потребления корма цыпленком и растущей всасывающей поверхности эпителия приводит к гиперсинтезу оксида азота NO и накоплению аммиака, поэтому чтобы не допустить осмотического шока [13] экспрессия таких генов переносчиков аминокислот как **SNAT1/2, LAT1 снижается, уступая место пептидному транспорту. Наличие различий в расположении определенных транспортеров в разных отделах кишечника можно объяснить следующим образом.** PepT1, ответственный за перенос пептидов, активнее экспрессируется в двенадцатиперстной кишке, в которую поступает химус с железистого желудка, тогда как экспрессия белков-переносчиков отдельных аминокислот увеличивается по мере продвижения содержимого по тощей кишке с последующим спадом в подвздошной кишке.

В энтероцитах кишечника происходит как транспорт аминокислот, так и их метаболические превращения. Метаболизм аминокислот у птицы представляет собой сложный, динамичный процесс, определяющий эффективность роста, скорость миогенеза и формирование перьевого покрова. В организме кур баланс между анаболизмом (синтезом) и катаболизмом (распадом) регулируется уровнем потребления корма, гормональным

статусом и температурой окружающей среды. Слизистая оболочка кишечника выступает первым метаболическим барьером, утилизируя до 70% некоторых поступивших с пищей аминокислот на собственные нужды [14].

Энтероциты активно используют глутамин и глутамат в качестве основного источника энергии. Глутамат интенсивно окисляется с участием глутаматдегидрогеназы и аминотрансфераз с образованием α -кетоглутарата, который вовлекается в цикл трикарбоновых кислот. Параллельно в клетках эпителия протекает окисление глутамина, аспартата и аланина [15]. В результате этого каскада реакций в тонком кишечнике образуется свободный аммиак, а также синтезируются заменимые аминокислоты из промежуточных метаболитов. Глутамат, транспортируемый из просвета кишечника в воротную вену, подвергается глубокому окислению до CO_2 [16]. Наряду с катаболизмом аминокислот в клетках эпителия идет непрерывный синтез белков, необходимых для быстрого обновления и регенерации ворсинок [17].

В то время как кишечник расходует значительную часть аминокислот на поддержание и обновление собственного эпителия, печень выполняет роль главного регулятора и балансирующего аминокислотного профиля крови перед его поступлением в системный кровоток и к скелетной мускулатуре. В гепатоцитах происходят процессы дезаминирования и трансаминирования [18]. При дезаминировании отщепляющаяся аминогруппа $-\text{NH}_2$ образует токсичный аммиак, который в печени птиц быстро обезвреживается путем синтеза мочевой кислоты, выводимой затем с пометом. Кетокислоты, остающиеся после дезаминирования, используются в качестве субстратов для глюконеогенеза, липогенеза, а также для выработки энергии в цикле Кребса.

Биологическое значение аминокислотного обмена сложно переоценить. В процессе жизнедеятельности аминокислоты обеспечивают организм строительным материалом для синтеза белков, гормонов, биологически активных веществ и антител. Строение мышечного каркаса, а также других клеточных структур начинается с привлечения аминокислот в синтез белка. В скелетной мускулатуре идет непрерывный анаболический процесс синтеза миофибриллярных белков, обеспечивающий обновление мышечных клеток. При этом естественная деградация и перестройка мышечных белков сопровождаются реакциями катаболизма, где ключевую роль в перераспределении азота и переаминировании аминокислот играют тканевые трансаминазы. Синтез и распад аминокислот является общим как для млекопитающих, так и для птиц и играет центральную роль в процессе миогенеза.

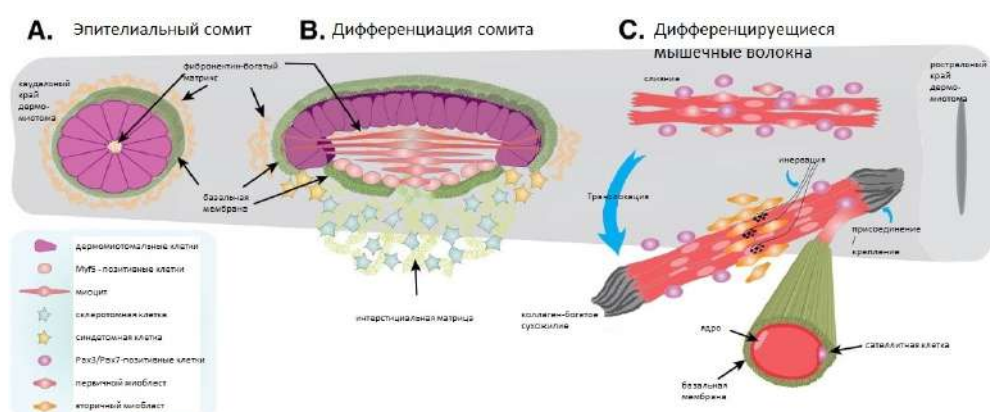
Миогенез – основа мясной продуктивности кур. Промышленное птицеводство стремится получить наибольший выход мясной продукции, основу которой составляют скелетные мышцы. Объем и структура мышечной массы напрямую зависят от миогенеза, понимание молекулярных и клеточных процессов которого позволяет управлять мясной продуктивностью птицы.

Миогенез у животных проходит по сходному принципу, изменяя со временем только источники различных сигнальных молекул. Рассмотрим сначала миогенез в эмбрионе (рисунок 1).

На начальном этапе миогенеза осуществляется работа премиогенных генов *PAX3* и *PAX7* (ген парной коробки 3 и 7 соответственно). *PAX3* включается в первую очередь и контролирует миграцию клеток к местам формирования мышц. *PAX7* поддерживает пролиферацию клеток и вместе с *PAX3* временно подавляет активность двух генов, кодирующих транскрипционные факторы (гены семейства MRF-факторов регуляции мышц) – *MYOD1* (белок детерминации миобластов 1) и *Myf5* (миогенный фактор 5) от активации. Активность *PAX7* резко увеличивается в 1-ый день эмбриогенеза и падает на 3-6 сутки развития [19]. Активация и поддержание экспрессии *PAX3* и *PAX7* происходит за счет

белков *Wnt-1*, *За*, *4* и *6*, синтезируемых в поверхностной эктодерме, латеральной пластинке и нервной трубке [20], а также *Shh* (белок *Sonic hedgehog*) – белка, поступающего из хорды и влияющего на активную экспрессию *PAX3* [21]. Накопление *Shh* способствует подавлению *PAX3* и *PAX7* [22] и активации *Myf5*. После активации *Myf5* и следующего за ним *MyoD* на 3-ий день эмбриогенеза сомиты вступают в миогенез, попутно по механизму обратной связи активируя миогенин (*MYOG*), выводящий клетки из стадии пролиферации в стадию дифференцировки. Этот этап сопровождается увеличением объема мышечных волокон с 1 по 6 сутки инкубации (с 2.91 мкм на 1-ые сутки до 8.72 мкм на 6-ые сутки) [23, 24]. Помимо данных генов совместная экспрессия с *MRF4* превращает немышечные клетки в мышечные [25]. Далее идет период активного нарастания мышечной массы эмбриона. Ранее одноядерные миобласты сливаются и приобретают многоядерность, формируются многоядерные миотубы. Процесс поддерживается *MYOG*, *MTN* (миостатин, *GDF-8*) и *IGF-1* (инсулиноподобный фактор роста 1). Общее взаимодействие таких генов как *MYOD* и *MYOG* способствуют слиянию миобластов за счет индукции синтеза мышечно-специфического трансмембранного белка 8с белка (*Tmem 8с* также называемого *Myomaker*), тогда как *miR-140-3p*, наоборот, ингибирует экспрессию данного белка [26]. Подавление экспрессии ключевого фактора регуляции роста миоцитов *MTN* выявило активацию таких белков как ангиотензин I, превращающий фермент (*ACE*), внеклеточный белок, связывающий жирные кислоты (*EXFABP*) и тропонин, медленный скелетный тип (*TNNT1*). Эти гены тесно связаны с дифференцировкой миобластов, ростом мышц и энергетическим обменом [27]. Параллельно инсулиноподобный фактор является стимулятором роста миобластов через сигнальный путь *PI3K/Akt* [28]. Экспрессия белка *Myomaker* является характерной для пород всех направлений продуктивности, что подтверждает его ключевую роль в слиянии миобластов [29]. Во время этапа накопления сократительных белков актина и миозина начинают работать гены тяжелых миозиновых цепей: *MYH1* (миозин тяжелой цепи, быстрый изотип) и *MYH7B* (миозин тяжелой цепи, медленный изотип). *MYH1* подавляет пролиферацию и дифференцировку сателлитных клеток скелетных мышц [30]. Такие гены как ***TNNT* (тропонин-Т)** и ***LCORL/NCAPG*** влияют на завершение натального развития мышечной ткани. Тропонин-Т отвечает за развитие медленной мускулатуры и полосатости мяса кур [31]. Экспрессия ***LCORL/NCAPG*** связывается с высокой живой массой, размерами мышц и костей [32].

Рисунок 1. Миогенез в процессе эмбрионального развития [33]



В отличие от млекопитающих, формирование мышечных волокон курицы завершается на стадии эмбриогенеза. К моменту вылупления набор массы птицы происходит только за счет гипертрофии миоцитов. В первую неделю жизни митотическая

активность сателлитных клеток достигает максимальных значений. Они отдают свои ядра существующим волокнам, обеспечивая их белками, необходимыми для роста. При этом экспрессия генов, отвечающих за слияние миобластов *MyoG*, *MyoD*, а также *MRF-4* (миогенный регуляторный фактор-4) поддерживается на протяжении первых семи дней жизни цыпленка [34]. Далее с 1 по 6 неделю жизни происходит увеличение диаметра мышечных волокон грудных мышц в 6,8 раз [35]. Объем мышечного волокна зависит от экспрессии генов *ACTA1* (альфа-актин скелетных мышц), *MYH1* (тяжелая цепь миозина) и гена легкой цепи миозина (*MYL4*), а также киназы легкой цепи миозина (*MYLK2*), управляющей организацией актомиозинового комплекса и правильной укладкой новых сократительных нитей [36]. После шестой недели миогенез выходит на плато и оставшиеся сателлитные клетки составляют запасной пул, участвующий в обновлении и регенерации мышечной ткани на случай повреждения [37]. Ген *Pax7* продолжает экспрессироваться на стабильном уровне, являясь маркером покоящихся сателлитных клеток и одновременно необходимым элементом в запуске регенерации ткани [38].

Активация миогенеза *de novo* во взрослом организме происходит лишь в ответ на повреждение мышечной ткани. Есть явные отличия в миогенезе эмбриона и взрослой птицы. Во взрослом организме регенерация поврежденной мышцы начинается с активации покоящейся популяции миогенных клеток в ответ на травму. В мышечной ткани птиц также присутствует несколько генераций миогенных клеток, однако, ключевую роль в регенерации зрелой мышцы играют сателлитные клетки [39]. При этом сам процесс миогенеза у птиц имеет определенные особенности. В процессе постэмбриональной регенерации восстановлению структуры мышц предшествуют клеточная пролиферация и выход сателлитных клеток из-под базальной мембраны мышечных волокон в ответ на активацию гепатоцитарного фактора роста (HGF), выброс ионов кальция в поврежденный миоцит и других факторов, сигнализирующих о разрыве мышечной ткани [40]. Поддержание экспрессии *PAX3* и *PAX7* в поврежденном месте также происходит за счет Wnt-сигналикации, однако их синтез осуществляется в клетках макрофагов [41]. Морфогенетический белок Shh теперь поступает из микроокружения [42], а инсулиноподобный фактор роста-1 – из макрофагов и моноцитов [43].

Генетические и негенетические факторы регулирующие процессы обмена аминокислот у птицы. Современное птицеводство направлено на интенсификацию производства мяса. Одним из вариантов достижения данной цели является изучение генетических аспектов активности генов, отвечающих за расщепление белков и транспорт аминокислот до мест их применения. На набор мышечной массы птицы также влияют негенетические факторы, такие как добавление кормовых аминокислот, регулировка температуры и влажности после вылупления, и др.

Аминокислотами, определяющими начало миогенеза, являются метионин, лизин и треонин. Данные аминокислоты не накапливаются в клетках кур и расходуются сразу после всасывания и распространения по кровотоку. В работе Chao Wen et.al. быстрорастущие бройлеры арбор крейс и медленнорастущие куры куропатчатые шанки имели различия в приросте веса и массе грудной мышцы при одинаковом кормлении. У быстрорастущих бройлеров при этом наблюдалась более высокая экспрессия *MRF4*, *Myf5*, *MEF2B* и *MEF2D* (специфического 2B и 2D соответственно), однако экспрессия *IGF-1* уменьшалась. При этом бройлеры имели потребность в большем количестве метионина, чем находилось в стандартном рационе с добавлением 0,15% кукурузной глютенковой муки в качестве источника метионина, что выражалось в большем количестве потребления корма птицей. Добавление источника метионина увеличивало экспрессию генов *MRF4*, *Myf5*, *MEF2A* и *MEF2B* и снижая уровень мРНК *MSTN* у кур куропатчатых шанк. Бройлеры также отличались более высоким уровнем фосфорилирования FoxO4 (транскрипционный фактор

Forkhead подкласса O), белка, при попадании в ядро которого начинается процесс распада мышечной ткани. Добавление метионина также повышает фосфорилирование белка *ERK*, участника сигнального пути MAPK, ответственного за пролиферацию, рост и развитие клеток [44]. Лизин контролирует путь mTORC1 за счет фосфорилирования белка Sestrin1 (p53-активируемый ген 26), который является ингибитором передачи данного сигнала [45]. Содержание 1,32% лизина в корме бройлеров значительно повышает экспрессию генов *mTOR*, *S6K1* (рибосомальная протеинкиназа S6 бета-1), *Eif4E* (фактор инициации трансляции 4E), *AMPK* (АМФ-зависимая протеинкиназа) и *PPARα* (α-рецептор активатора пероксисом) со снижением экспрессии генов *MuRF* и *Atrogin-1* [46]. Добавление треонина в смеси с маслом в корм в количестве 115% от контрольной группы способствует увеличению мышечной массы бройлеров за счет повышения экспрессии гена *POMC* (проопиомеланокортина), участвующего в регуляции аппетита и энергетического баланса [47].

Аминокислоты с разветвленными боковыми цепями называются группой ВСВАА. В нее входят лейцин, изолейцин и валин. Метаболизм аминокислот происходит непосредственно в мышцах и играет важную роль в достижении максимальной продуктивности. Особенностью ВСВАА-группы является то, что несбалансированное сочетание данных АК может привести к ингибированию аминокислот друг другом. В питании обычно придерживаются соотношения лейцин:изолейцин:валин как 2:1:1. Лейцин наравне с изолейцином и валином является активатором внутриклеточного сигнального пути **mTOR**, запускающего синтез белка и деление клеток [48]. Лейцин играет главную роль в запуске данного каскада реакций путем связывания с Sestrin2 – белка-блокировщика активации пути **mTOR**. Добавление 0,4% лейцина снижает коэффициент конверсии корма в течение первых 20 дней жизни с одновременным увеличением среднесуточного прироста массы тела в течение последующих 20 дней жизни. Лейцин способствует нарастанию мышечной массы груди на 40 суток за счет повышения экспрессии гена, участвующего в иммунных реакциях организма *TLR4* (толл-подобный рецептор 4) [49]. **Изолейцин влияет на дифференцировку и координацию движения миообластов.** Изолейцин увеличивает содержание мышечного белка с одновременным увеличением диаметра мышечных фибрилл. Экспрессия мРНК *IGF-1* и *IGF-2* (инсулиноподобных факторов роста 1, 2), *IGF-1R* (рецептора инсулиноподобного фактора роста 1), *PCNA* (пролиферирующего клеточного ядерного антигена), *Myf5*, *Myod*, *Myog*, *Mrf4* и *MyHC* при этом увеличивается с одновременным снижением экспрессии *MSTN*. Эффект сопровождался увеличением отложения мышечного белка через активацию сигнальных путей АКТ-TOR-S6K1 и АКТ-FOXO3a. [50]. **Валин выполняет структурную функцию, поддерживая мышечный и костный каркас. При этом установлено, что его дефицит негативно отражается на потреблении корма птицей, что, в свою очередь, приводит к потере мышечной и общей массы тканей, минеральной плотности костей, минерального состава костей, что негативно влияет на способность птицы к ходьбе [51].**

К стимуляторам мышечного роста за счет участия в энергетическом обмене относят аргинин, глицин и триптофан. Аргинин является незаменимой для кур аминокислотой ввиду отсутствия карбамилфосфатсинтетаз в организме птицы. Перенос его в кровь является критически важным для кур. Добавление его в корм может повышать экспрессию генов *mTOR*, *4E-BP1* (Фактор 4E-связывающий белок 1) и *S6K1* (рибосомальная протеинкиназа S6 β-1), участвующих в каскаде реакций mTOR [52]. Добавки глицина могут способствовать улучшению конверсии корма за счет увеличения площади всасывания путем влияния на процесс образования бокаловидных клеток эпителия тощей кишки [53]. Триптофан, при содержании в корме 0,198%, способен увеличивать прирост массы тела, усиливать конверсию корма, тогда как меньшие значения не влияют на птицу [54].

Цистеин – серосодержащая аминокислота, необходимая для трансляции мышечных белков и формирования их пространственной структуры. Он обеспечивает образование

дисульфидных связей, отвечающих за жесткость и стабильность миофибрилл, актина и миозина. Цистеин также является субстратом для синтеза антиоксидантного вещества глутатиона, способствующего защите миофибрилл от разрушения [55, 56]. Глутамин и аспарагин влияют на пролиферацию миобластов за счет ацетилирования гистонов H3 [57] и усиливает синтез белка в скелетных мышцах [58]. **Аланин выступает предшественником карнозина** белка, отвечающего за несколько функций: поддержание pH за счет связывания ионов водорода, защиту от окислительного стресса и функций, направленных на улучшение качества мяса за счет снижения процессов окисления [59, 60]. Серин – заменимая АК, выполняющая важную функцию в процессе синтеза белков. Передача сигналов mTOR и Akt проходит путем фосфорилирования серинов в рецепторе инсулиноподобного фактора роста IGF-1 [61].

Метионин является критически важной аминокислотой, недостаток которой сказывается на росте кур, перемещая белок mTOR к мембране лизосом, на поверхности которой происходит активация данного белка [62]. В организме кур попавший с пищей фенилаланин превращается в тирозин. Данная аминокислота не действует на миогенез напрямую, но через гормональную систему в виде синтезируемых из тирозина гормонов **трийодтиронина** (Т3) и тироксина Т4, ускоряющие деление миобластов, дифференцировку клетки накопление мышечного белка [62, 63]. Аргинин является незаменимой для кур аминокислотой из-за отсутствия карбамилфосфатсинтетаз. Регулярное поступление с кормом является критически важным для птицы. **Гистидин** необходим для роста и поддержания мышечного карнозина, белка, отвечающего за несколько функций: поддержание pH за счет связывания ионов водорода, защиту от окислительного стресса и проявление функций, направленных на улучшение качества мяса за счет снижения процессов окисления [64, 65]. Таким образом, поступление определенных аминокислот с кормом является важным регулятором миогенеза у кур.

На основе проведенного анализа можно сделать следующие **выводы**: в процессе эмбриогенеза и постнатального развития на миогенез влияют множество генетических и химических факторов. На мясную продуктивность оказывает сильное влияние экспрессия генов, ответственных за миогенез на стадии формирования эмбриона: *Pax3*, *Pax7*, *MyoD*, *Myf5*, *Myogenin*, *Mrf4* совместно с негативным регулятором *MSTN* формирует пул мышечных клеток. В отличие от млекопитающих, миогенез кур в постнатальный период продолжается. Во взрослом возрасте миогенез поддерживается на низком уровне и запускается активнее только при повреждении мышечной ткани. Скорость и полнота всасывания аминокислот клетками тонкого кишечника напрямую определяют их доступность для синтетических процессов в кишечнике, печени и мышечной ткани. Всасывание аминокислот зависит от таких факторов как возраст кур, их порода и отдел кишечника. Добавление различных как заменимых, так и незаменимых аминокислот ведет к повышению мясной продуктивности, однако необходимо помнить, что некоторые аминокислоты имеют свойство блокировать всасываемость друг друга. Поэтому изучение молекулярных и генетических основ миогенеза является важным для подбора кормления, способствующему росту выхода мясной продукции.

Литература

1. Wu G. Amino acids: metabolism, functions, and nutrition // Amino Acids. 2009. Vol. № 1. P. 1 – 17. DOI:10.1007/s00726-009-0269-0.
2. Sakomura N. Modeling energy utilization in broiler breeders, laying hens and broilers // Revista Brasileira de Ciência Avícola. 2004. Vol. 6, № 1. P. 1 – 11. DOI:10.1590/S1516-635X2004000100001.
3. Sakamoto N., Saiga H., Yasugi S. analysis of temporal expression pattern and cis-regulatory sequences of chicken pepsinogen A and C // Biochemical and Biophysical Research Communications. 1998. Vol. 250, № 2. P. 420 – 424. DOI:10.1006/bbrc.1998.9290.

4. Joni M. Rynsbarger Physiological and nutritional factors affecting protein digestion in broiler chickens : diss. Master of Science in the Department of Animal and Poultry Science, University of Saskatchewan. Saskatoon, 2009.
5. Simoyi M.F. et al. Effect of Dietary lactose on the productive performance of young turkeys // *J. of Applied Poultry Research*. 2006. Vol. 15, № 1. P. 20 – 27.
6. He W. et al. Oxidation of amino acids, glucose, and fatty acids as metabolic fuels in enterocytes of post-hatching developing chickens // *J. Anim. Sci.* 2022. Vol. 100, №. 4. DOI:10.1093/JAS/SKAC053.
7. Полина С.И. и др. Оценка трипсина в дуоденальном содержимом и крови кур биохимическим и молекулярно-генетическими методами // *Международ. вестн. ветеринарии*. 2025. №. 2. С. 275 – 281. DOI:10.52419/issn2072-2419.2025.2.275.
8. Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., Долгорукова А.М. Активность ферментов поджелудочной железы у цыплят-бройлеров на разных этапах пищеварения // *С.-х. биология*. 2016. Т. 51, №. 4. С. 509 – 515. DOI:10.15389/agrobiology.2016.4.509rus.
9. Fagundes N.S. et al. Dietary methionine level alters growth, digestibility, and gene expression of amino acid transporters in meat-type chickens // *Poultry science*. 2020. Vol. 99, №. 1. P. 67 – 75. DOI:10.3382/ps/pez588.
10. Li H., Gilbert E.R., Zhang Y. et al. Expression profiling of the solute carrier gene family in chicken intestine from the late embryonic to early post-hatch stages // *Animal genetics*. 2008. Vol. 39, №. 4. P. 407 – 424. DOI:10.1111/j.1365-2052.2008.01744.x.
11. Kaminski N.A., Wong E.A. Differential mRNA expression of nutrient transporters in male and female chickens // *Poultry science*. 2018. Vol. 97, №. 1. P. 313 – 318. DOI:10.3382/ps/pex262.
12. Gilbert E.R. Dietary and developmental regulation of nutrient transporter gene expression in the small intestine of two lines of broilers. Virginia, 2008.
13. Aryal B., Kwakye J., Ariyo O.W. et al. Major oxidative and antioxidant mechanisms during heat stress-induced oxidative stress in chickens // *Antioxidants*. 2025. Vol. 14, №. 4. P. 471. DOI: 10.3390/antiox14040471.
14. Bortoluzzi C., Rochell S.J., Applegate T.J. Threonine, arginine, and glutamine: Influences on intestinal physiology, immunology, and microbiology in broilers // *Poultry science*. 2018. Vol. 97. № 3. P. 937 – 945. DOI: 10.3382/ps/pex394.
15. He W., Furukawa K., Bailey C.A., Wu G. Oxidation of amino acids, glucose, and fatty acids as metabolic fuels in enterocytes of post-hatching developing chickens // *J. Anim. Sci.* 2022. Vol. 100, № 4. DOI: 10.1093/jas/skac053.
16. He W., Furukawa K., Toyomizu M. et al. Interorgan Metabolism, Nutritional Impacts, and Safety of Dietary L-Glutamate and L-Glutamine in Poultry // *Advances in Experimental Medicine and Biology*. 2021. P. 1332: 107 – 128. DOI: 10.1007/978-3-030-74180-8_7.
17. Macelline S.P., Liu S.Y., Selle P.H. Attrition of amino acids in the life span of broiler chickens // *Animal Nutrition*. 2025. Vol. 12, № 22. P. 201 – 213. DOI: 10.1016/j.aninu.2025.05.004.
18. Hou Y., Hu S, Li X., He W., Wu G. Amino Acid Metabolism in the Liver: Nutritional and Physiological Significance // *Advances in Experimental Medicine and Biology*. 2020. Vol. 1265. P. 21 – 37. DOI: 10.1007/978-3-030-45328-2_2.
19. Halevy O. et al. Pattern of Pax7 expression during myogenesis in the posthatch chicken establishes a model for satellite cell differentiation and renewal // *Developmental Dynamics*. 2004. Vol. 231. № 3. P. 489 – 502. DOI: 10.1002/dvdy.20151.
20. Otto A., Schmidt C., Patel K. Pax3 and Pax7 expression and regulation in the avian embryo // *Anatomy and Embryology*. 2006. Vol. 211, № 4. P. 293 – 310. DOI: 10.1007/s00429-006-0083-3.
21. Duprez D., Fournier-Thibault C., Le Douarin N. Sonic Hedgehog induces proliferation of committed skeletal muscle cells in the chick limb // *Development*. 1998. Vol. 125, № 3. P. 495 – 505. DOI: 10.1242/dev.125.3.495.
22. Buckingham M. Skeletal muscle progenitor cells and the role of Pax genes // *Comptes Rendus. Biologies*. 2007. Vol. 330, № 6-7. P. 530 – 533. DOI: 10.1016/j.crv.2007.03.015.
23. Penn B.H., Bergstrom D.A., Dilworth F.J. et al. A MyoD-generated feed-forward circuit temporally patterns gene expression during skeletal muscle differentiation // *Genes & Development*. 2004. Vol. 18, № 19. P. 2348 – 53. DOI: 10.1101/gad.1234304.
24. Halevy O., Piestun Y., Allouh M.Z. et al. Pattern of Pax7 expression during myogenesis in the posthatch chicken establishes a model for satellite cell differentiation and renewal // *Developmental Dynamics*. 2004. Vol. 231, № 3. P. 489 – 502. DOI: 10.1002/dvdy.20151.
25. Asakura A., Fujisawa-Sehara A., Komiya T. et al. MyoD and myogenin act on the chicken myosin light-chain 1 gene as distinct transcriptional factors // *Molecular and Cellular Biology*. 1993. Vol. 13, № 11. P. 7153 – 62. DOI: 10.1128/mcb.13.11.7153-7162.1993.

26. Luo W. et al. Myomaker, Regulated by MYOD, MYOG and miR-140-3p, Promotes Chicken Myoblast Fusion // *International J. of Molecular Sciences*. 2015. Vol. 16, № 11. P. 26186 – 26201. DOI: 10.3390/ijms161125946.
27. Xu K., Zhou H., Han C. et al. Transcriptomic Analysis of *MSTN* Knockout in the Early Differentiation of Chicken Fetal Myoblasts // *Genes*. 2022. Vol. 13, № 1. P. 58. DOI:10.3390/genes13010058.
28. Yu M., Wang H., Xu Y. et al. Insulin-like growth factor-1 (*IGF-1*) promotes myoblast proliferation and skeletal muscle growth of embryonic chickens via the PI3K/Akt signalling pathway // *Cell Biology International*. 2015. Vol. 39, № 8. P. 910 – 22. DOI: 10.1002/cbin.10466.
29. Gu S., Wen C., Li J., Liu H. et al. Temporal expression of myogenic regulatory genes in different chicken breeds during embryonic development // *International J. of Molecular Sciences*. 2022. Vol. 23, № 17. P. 10115. DOI: 10.3390/ijms231710115.
30. Ren P., Chen M., Li J. et al. *MYH1F* promotes the proliferation and differentiation of chicken skeletal muscle satellite cells into myotubes // *Animal Biotechnology*. 2023. Vol. 34, № 7. P. 3074 – 3084. DOI: 10.1080/10495398.2022.2132953.
31. Boonlaos A., Uddin M.J., Temyord K. et al. Muscle fiber characteristics and expression level of *Troponin T3*, *Toll-like receptor 2*, and *Toll-like receptor 4* genes in chicken meat with white striping // *Veterinary World*. 2023. Vol. 16, № 7. P. 1415 – 1420. DOI: 10.14202/vetworld.2023.1415-1420.
32. Ларкина Т.А. и др. Генетическая изменчивость локуса *NCAPG-LCORL* у кур локальных пород на основе данных SNP-генотипирования // Молекуляр.-генет. технологии анализа экспрессии генов продуктивности и устойчивости к заболеваниям животных : материалы конф. М., 2021. С. 133 – 146. DOI: 10.18720/SPBPU/2/z21-43.
33. Thorsteinsdóttir S., Deries M., Cachaço A.S., Bajanca F. The extracellular matrix dimension of skeletal muscle development // *Dev Biol*. 2011. Vol. 354, № 2. P. 191 – 207. DOI: 10.1016/j.ydbio.2011.03.015.
34. Gawel A. et al. Early post-hatch nutrition influences performance and muscle growth in broiler chickens // *Animals*. 2022. Vol. 12, № 23. P. 3281. DOI: 10.3390/ani12233281.
35. Rodionov V. D. et al. Effect of a multi-enzyme complex on morphometric and chemical parameters of carcasses of Ross 308 cross chickens // *RUDN. J. of Agronomy and Animal Industries*. 2025. Vol. 20, № 1. С. 49 – 60. DOI:10.22363/2312-797X-2025-20-1-49-60.
36. Achour A., Yehia M., Alfonso-Avila A.R. et al. Chronic cyclic mild heat stress downregulates genes encoding muscle structural components, contributing to reduced breast muscle mass in broiler chickens with minimal impact on meat quality // *J. Anim. Sci*. 2025. Vol. 103. DOI: 10.1093/jas/skaf310.
37. Allouh M.Z., Yablonka-Reuveni Z., Rosser B.W. Pax7 reveals a greater frequency and concentration of satellite cells at the ends of growing skeletal muscle fibers // *J. Histochem Cytochem*. 2008. Vol. 56, № 1. P. 77 – 87. DOI: 10.1369/jhc.7A7301.2007.
38. Lepper C., Partridge T.A., Fan C.M. An absolute requirement for Pax7-positive satellite cells in acute injury-induced skeletal muscle regeneration // *Development*. 2011. Vol. 138, № 17. P. 3639 – 46. DOI: 10.1242/dev.067595.
39. Velleman S.G. Why breast muscle satellite cell heterogeneity is an issue of importance for the poultry industry: An opinion paper // *Frontiers in Physiology*. 2022. Vol. 15. DOI: 10.3389/fphys.2022.987883.
40. Fu X., Wang H., Hu P. Stem cell activation in skeletal muscle regeneration // *Cellular and Molecular Life Sciences*. 2015. Vol. 72, № 9. P. 1663 – 77. DOI: 10.1007/s00018-014-1819-5.
41. Tusavitz S., Keonela S., Kalkstein M. et al. Macrophage-derived Wnt signaling increases endothelial permeability during skeletal muscle injury // *Inflammation Research*. 2020. Vol. 69, № 12. P. 1235 – 1244. DOI: 10.1007/s00011-020-01397-z.
42. Straface G., Aprahamian T., Flex A. et al. Sonic hedgehog regulates angiogenesis and myogenesis during post-natal skeletal muscle regeneration // *J. of Cellular and Molecular Medicine*. 2009. Vol. 13, № 8B. P. 2424 – 2435. DOI: 10.1111/j.1582-4934.2008.00440.x.
43. Tonkin J., Temmerman L., Sampson R.D. et al. Monocyte/Macrophage-derived IGF-1 Orchestrates Murine Skeletal Muscle Regeneration and Modulates Autocrine Polarization // *Molecular Therapy*. 2015. Vol. 23, № 7. P. 1189 – 1200. DOI: 10.1038/mt.2015.66.
44. Wen C., Jiang X., Ding L. et al. Effects of dietary methionine on breast muscle growth, myogenic gene expression and IGF-I signaling in fast- and slow-growing broilers // *Sci. Rep*. 2017. Vol. 7, № 1. P. 1924. DOI: 10.1038/s41598-017-02142-z.
45. Jin C.L., Ye J.L., Yang J. et al. mTORC1 Mediates lysine-induced satellite cell activation to promote skeletal muscle growth // *Cells*. 2019. Vol. 8, № 12. P. 1549. DOI: 10.3390/cells8121549.
46. Luo C., Chen Y., Yin, D., Yuan J. Effects of different dietary starch sources and digestible lysine levels on carcass traits, serum metabolites, liver lipid and breast muscle protein metabolism in broiler chickens // *Animals*. 2023. Vol. 13. P. 2104. DOI:10.3390/ani13132104.

47. El-Katcha M.I., Soltan M.A., Ghamry H.I. et al. Optimising growth, immunity, and gene expression in broiler chickens through dietary threonine levels and oil inclusion // *Veterinary Medicine Science*. 2024. Vol. 10, № 6. P. 70046. DOI: 10.1002/vms3.70046.
48. Deng H., Zheng A., Liu G. et al. Activation of mammalian target of rapamycin signaling in skeletal muscle of neonatal chicks: effects of dietary leucine and age // *Poultry Science*. 2014. Vol. 93, № 1. P. 114 – 21. DOI: 10.3382/ps.2013-03287.
49. Pan X., He J., Hamada O. et al. Effects of dietary Leucine supplementation on intestinal development and gene expression of pattern recognition receptors (PRRs) in broilers // *Poultry Science*. 2025. Vol. 104, № 8. P. 105266. DOI: 10.1016/j.psj.2025.105266.
50. Jiang Q., Yan M., Zhao Y. et al. Dietary isoleucine improved flesh quality, muscle antioxidant capacity, and muscle growth associated with AKT/TOR/S6K1 and AKT/FOXO3a signaling in hybrid bagrid catfish (*Pelteobagrus vachelli* ♀ × *Leiocassis longirostris* ♂) // *J. Anim. Sci. and Biotechnology*. 2021. Vol. 12, № 1. P. 53. doi: 10.1186/s40104-021-00572-4.
51. Goo D., Kim W.K. Valine deficiency has a greater impact on broiler growth and bone health than isoleucine deficiency // *Poultry Science*. 2025. Vol. 104, № 2. P. 104742. DOI: 10.1016/j.psj.2024.104742.
52. Yuan C., Ding Y., He Q. et al. L-arginine upregulates the gene expression of target of rapamycin signaling pathway and stimulates protein synthesis in chicken intestinal epithelial cells // *Poultry Science*. 2015. Vol. 94, № 5. P. 1043 – 51. DOI: 10.3382/ps/pev051.
53. Kwon S.H., Lee J.H., Kim H.W. et al. Effect of increasing supplementation of dietary glycine on growth performance, meat quality, liver characteristics, and intestinal health in broiler chickens raised under heat stress conditions // *Poultry Science*. 2024. Vol. 103, № 12. P. 104352. DOI: 10.1016/j.psj.2024.104352.
54. Hsia L.C., Hsu J.H., Liao C.T. Effect of increasing levels of dietary tryptophan on growth performance, meat yields and cost benefit of commercial broiler chickens // *Asian-Australasian J. of Anim. Sci.* 2005. Vol. 18, № 2. P. 230 – 234. DOI:10.5713/ajas.2005.230.
55. Iyakutye J.N., Hollinshead H.G. Cysteine in broiler poultry nutrition // *Biosynthesis*. DOI:10.5772/intechopen.97281.
56. Nakashima K., Masaki S., Yamazaki M., Abe H. Cysteine Suppresses Oxidative Stress-Induced Myofibrillar Proteolysis in Chick Myotubes // *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*. 2004. Vol. 68, № 11. P. 2326 – 2331. DOI: 10.1271/bbb.68.2326.
57. Takatoya M., Kasugai T., Arai D. et al. Glutamine promotes myogenesis in myoblasts through glutaminolysis-mediated histone H3 acetylation that enhances myogenin transcription // *Nutrients*. 2025. Vol. 17, № 23. P. 3673. DOI: 10.3390/nu17233673.
58. Kishawy A.T.Y., Abd El-Wahab R.A., Eldemery F. et al. Insights of early feeding regime supplemented with glutamine and various levels of omega-3 in broiler chickens: growth performance, muscle building, antioxidant capacity, intestinal barriers health and defense against mixed *Eimeria* spp infection // *Veterinary Quarterly*. 2024. Vol. 44, № 1. P. 1 – 20. DOI:10.1080/01652176.2024.2373287.
59. Khumpeerawat P., Duangjinda M., Phasuk Y. Carnosine Content and Its Association with Carnosine-Related Gene Expression in Breast Meat of Thai Native and Black-Bone Chicken // *Animals (Basel)*. 2021. Vol. 11, № 7. P. 1987. DOI: 10.3390/ani11071987.
60. Keshtkaran M., Hassanpour S., Asadollahi K.P., Zendehtel M. Effects of *in ovo* injection of the L-carnosine on physiological indexes of neonatal broiler chicken // *Poultry Science*. 2024. Vol. 103, № 3. P. 103380. DOI: 10.1016/j.psj.2023.103380.
61. Yoneyama Y., Inamitsu T., Chida K. et al. Serine Phosphorylation by mTORC1 Promotes IRS-1 Degradation through SCF β -TRCP E3 Ubiquitin Ligase // *iScience*. 2018. Vol. 27, № 5. P. 1 – 18. doi: 10.1016/j.isci.2018.06.006.
62. Wen C., Chen Y., Wu P. et al. MSTN, mTOR and FoxO4 are involved in the enhancement of breast muscle growth by methionine in broilers with lower hatching weight // *PLoS One*. 2014. Dec 1; 9 (12): e114236. DOI: 10.1371/journal.pone.0114236.
63. He J.H., Cao M.H., Gao F.X. et al. Dietary thyroid hormone improves growth and muscle protein accumulation of black-boned chickens // *Br Poultry Science*. 2006. Vol. 47, № 5. P. 567 – 71. DOI: 10.1080/00071660600953835.
64. Nakashima K., Ohtsuka A., Hayashi K. Comparison of the effects of thyroxine and triiodothyronine on protein turnover and apoptosis in primary chick muscle cell cultures // *Biochem Biophys Res Commun*. 1998. Oct 20; 251 (2): 442 – 8. doi: 10.1006/bbrc.1998.9483.
65. Khumpeerawat P., Duangjinda M., Phasuk Y. Carnosine Content and Its Association with Carnosine-Related Gene Expression in Breast Meat of Thai Native and Black-Bone Chicken // *Animals (Basel)*. 2021. Vol. 11, № 7. P. 1987. DOI: 10.3390/ani11071987.

УДК 639.2/.3

Налим как перспективный объект аквакультуры и его состояние в природных водоемах мира

Илюшина П.С., Белоус А.А.

ВНИИР — филиал ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста,
Московская обл., Россия

Аннотация. Налим — одна из древнейших промысловых рыб, документально подтвержденное использование которой человеком прослеживается на протяжении значительного исторического периода. Археологами, проводившими исследования, считается, что данный вид был объектом промысла еще во времена неолита. Это подтверждается находками в различных регионах Евразии. Налим распространен практически по всему миру и его ареал обитания охватывает обширные территории, однако в некоторых странах он истреблен или его виду угрожает опасность исчезновения. Основными причинами, которые негативно влияют на популяции вида, являются изменение климата, повышение температуры воды, человеческий фактор, негативно влияющий на основные места обитания и загрязнение водоемов. Налим является важным объектом для искусственного воспроизводства и сохранения его природного статуса, так как представляет высокую экономическую ценность. Эффективное управление промыслом, развитие аквакультуры и внедрение современных технологий позволят обеспечить устойчивое развитие отрасли и сохранение биоразнообразия водоемов.

Ключевые слова: налим, история происхождения, состояние популяций, антропогенное воздействие.

Для цитирования: Илюшина П.С., Белоус А.А. Налим как перспективный объект аквакультуры и его состояние в природных водоемах мира // Успехи наук о животных. 2026. № 2. С. 43—56. doi: 10.25687/3034-493X.2026.7.2.003

Burbot as a promising object of aquaculture and its condition in natural reservoirs of the world

P.S. Ilyushina, A.A. Belous

All-Russian Research Institute of Integrated Fish Farming,
Branch of L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry
Moscow Region, Russia

Abstract. Burbot is one of the oldest commercial fish, the documented use of which can be traced back over a significant historical period. Archaeologists who have conducted research believe that this species was an object of fishing in the Neolithic period. This is confirmed by findings in various regions of Eurasia. Burbot is distributed almost all over the world and its habitat covers vast territories, but in some countries it has been exterminated or its species is in danger of extinction. The main reasons that negatively affect the populations of the species are climate change, rising water temperatures, the human factor negatively affecting the main habitats and pollution of water bodies. Burbot is an important object for artificial reproduction and preservation of its natural status, as it represents a high economic value. Effective fishery management, the development of aquaculture and the introduction of modern technologies will ensure the sustainable development of the industry and the conservation of biodiversity in reservoirs.

Keywords: burbot, origin history, population status, anthropogenic impact

For citation: Ilyushina PS, Belous AA. Burbot as a promising object of aquaculture and its condition in natural reservoirs of the world. Ernst Journal of Animal Science. 2026. 2: 43—56. Russian. doi: 10.25687/3034-493X.2026.7.2.003

Введение. Налим *Lota lota* (L.) представляет собой перспективный объект аквакультуры в России благодаря своим уникальным биологическим характеристикам и высокому рыночному спросу [1]. В последние годы наблюдается растущий интерес к его искусственному разведению [2]. Систематическая классификация налима представлена в таблице 1.

Таблица 1. Классификация налима *Lota lota* L.

Царство	Животные (Animalia)
Тип	Хордовые (Chordata)
Класс	Лучеперые рыбы (Actinopterygii)
Отряд	Трескообразные (Gadiformes)
Семейство	Налимовые (Lotidae)
Род	<i>Lota</i>
Вид	<i>Lota lota</i>

Основными биологическими особенностями налима являются холодолюбивость и способность к низкотемпературному нересту (температура воды ниже +4°C), что делает его особенно ценным для северных регионов России, где традиционные виды аквакультуры менее эффективны, а воспроизводство теплолюбивых рыб затруднено [3, 4].

Согласно исследованиям, его успешно выращивают в различных условиях: установках замкнутого водоснабжения (УЗВ) и прудовых хозяйствах. Поликультура (выращивание налима с другими видами рыб) также показывает высокую экономическую эффективность. Так, его разведение с радужной форелью имеет высокие перспективы, поскольку выживаемость первого при этом достигает 88% и улучшается физиологическое состояние рыб [1]. Содержание необходимых полезных веществ также обуславливает ценность налима (табл. 2, 3) [5].

Таблица 2. Содержание аминокислот и пищевая ценность (БЖУ) мяса налима на 100 г

Наименование вещества	Содержание, г	Доля от суточной нормы, %
Триптофан	0,216	27,0
Треонин	0,847	35,3
Изолейцин	0,890	44,5
Лейцин	1,570	34,1
Лизин	1,774	43,3
Метионин	0,572	31,8
Цистин	0,207	11,5
Фенилаланин	0,754	17,1
Тирозин	0,652	14,8
Валин	0,995	39,8
Аргинин	1,156	19,0
Гистидин	0,569	27,1
Аланин	1,168	17,7
Аспарагиновая к-та	1,978	16,2
Глутаминовая к-та	2,883	21,2
Глицин	0,927	26,5
Пролин	0,683	15,2
Серин	0,788	9,5
Белки	19,31	25,7
Жиры	0,81	1,0
Углеводы	0,00	0,0

Особую востребованность как деликатесный продукт представляет печень налима. Ее масса составляет около 10% от общего веса рыбы, что примерно в шесть раз превышает массу печени других пресноводных рыб аналогичного размера, при этом по вкусовым качествам она не уступает лучшим образцам рыбной продукции..

Таблица 3. **Содержание витаминов и минеральных веществ в мясе налима на 100 г**

Наименование вещества	Содержание, мг	Доля от суточной нормы, %
Кальций	50,0	5,0
Железо	0,9	9,0
Магний	32,0	8,0
Фосфор	200,0	28,6
Калий	404,0	8,6
Натрий	97,0	7,5
Цинк	0,8	6,9
Медь	0,2	22,2
Марганец	0,7	30,4
Селен	12,6	22,9
Витамин А	0,0005	0,6
Витамин В1	0,4	31,0
Витамин В2	0,1	10,8
Витамин В3	1,6	10,1
Витамин В5	0,2	3,0
Витамин В6	0,3	23,1
Витамин В9	0,001	0,3
Витамин В12	0,0008	33,3

Цель обзора – обобщить данные о биологии, мировом распространении и состоянии популяций, а также перспективах выращивания налима как объекта аквакультуры и оценки его потенциала для рыбоводства и природоохранной значимости.

История происхождения налима. Налим *Lota lota* (L.) – единственный представитель отряда трескообразных, обитающий в пресных водоемах. Однако, в некоторых регионах, в том числе в Балтийском море, налим также приспособился к жизни в солоноватой воде и поэтому называется проходным [6] или полупроходным [7]. Ученые отмечают его происхождение из солоноватых вод и последующее приспособление к обитанию в пресных водах.

Все его представители относятся к одному голарктическому виду, а именно налиму или *Lota lota* (Linnaeus, 1758). Он также относится к единственным двум видам пресноводных рыб, имеющим циркумполярное распространение, то есть встречающимся в водах Северного полушария (78° с.ш. т – 40° с.ш., 180° з.д. – 180° в.д.). Второй такой рыбой является северная щука (*Esox lucius*, семейство Esocidae [8]. Генетические исследования предполагают неарктическое происхождение пресноводной формы налима [9]. Примечательно, что ближайшие морские родственники, роды *Molva* и *Brosme*, обитают в восточной части Атлантического океана, что указывает на европейское происхождение налима [10]. Кроме того, останки древнейшего ископаемого налима (*Lota hulai*) были найдены в Центральной Европе в отложениях пресных или солоноватых вод раннего плиоцена. Их возраст составляет 5,3–3,6 млн лет [11], в то время как в неогеновых отложениях Сибири не было обнаружено останков ископаемого налима. Возраст самого древнего ископаемого, обнаруженного в Северной Америке, составляет всего 60 000 – 100 000 лет [12].

Согласно научным данным, налим произошел от морской разновидности гадидов – отряда трескообразных (Gadiformes). Налим (*Lota lota*) отделился от других представителей подсемейства Lotinae (*Molva molva* и *Brosme brosme*) примерно 10 миллионов лет назад [9]. Самая древняя ископаемая окаменелость останков свидетельствует об обнаружении существования налима было на территории Австрии и относится к раннему плиоцену [13]. Получены дополнительные доказательства обитания представителей рассматриваемого рода в пресных водах Евразии и Северной Америки, датируемые 5 миллионами лет назад. [9, 11, 14]. Однако молекулярный обзор полиморфизма цитохрома b показал, что возраст современной генетической вариации составляет всего 1 млн. лет [9]. Генетический анализ выявил две основные эволюционные линии-эпохи (евразийская-берингийская (ЕВ) и североамериканская линия (НА)), существовавшие еще в раннем плиоцене. Среднее генетическое расстояние между этими двумя филогенетическими группами составляет 1,25%, а их географическое распространение соответствовало исторически описанному подвиду *L. lota lota* и *L. lota maculosa*, при этом с филогенетической группой НА связано распространение современной морфологической формы *L. lota maculosa*. Первый таксон обитает в Евразии и остальной части неарктического региона, а второй в Северной Америке, к югу от Большого Невольничьего озера. Восстановление налима в Европе началось после того, как вид сократился в период плейстоцена и затем вновь распространился по Евразийскому континенту. Согласно анализу распределения нуклеотидных несоответствий и филогеографической сети гаплотипов, эта демографическая экспансия, вероятно, совпала с окончанием III или IV ледникового периода (около 240 или 325 тыс. лет назад) [9, 15].

Однако налим и другие холодолюбивые рыбы не отмечены в пресноводных отложениях конца третичного – начала четвертичного периодов Европы и Сибири [16, 17]. Отсутствие в третичном периоде благоприятных климатических условий для жизни налима в континентальных водоемах предполагает, что его появление в пресных водах и расселение по бассейнам рек происходило в четвертичный период.

Главным фактором приспособления налима к существованию в пресных внутренних водоемах Евразийского континента предположительно является четвертичные трансгрессии арктических морей, во время которых огромные территории Западно-Сибирской низменности и севера Русской равнины неоднократно заливались опресненными морскими водами [18,19]. При этом первичным местом расселения пресноводных популяций налима предположительно был Центрально-Сибирский внутренний бассейн (Санчуговское море), откуда позднее произошло его расселение по рекам Сибири, Европы и Северной Америки [20]

В то время как неарктический налим пережил климатические колебания, евразийская форма сократилась до очень небольшой популяции. В позднем плейстоцене этот вид вновь заселил Палеарктический регион, установив свой нынешний ареал распространения. [9].

До конца XIX века все подвиды и даже виды налима были в целом признаны одним голарктическим видом [21], однако в XX веке начались работы по описанию и обозначению подвидов, основанные на морфологической изменчивости. В 1941 году Хаббс и Шульц впервые выдвинули идею о трех подвидах. Они выделили *Lota l. leptura*, *Lota l. lota* и *Lota l. maculosa* (*Lota l. Lacustris*) [22], основываясь на выраженном различии по форме хвостового стебля. *L.l. leptura* имеет длинный узкий и острый конец хвоста, в то время как у особей двух других подвидов это выражается не так отчетливо [23]. У *L.l. lota*, евразийской формы налима, основным таксономическим признаком, отличающим его от двух других подвидов, являются более длинные грудные плавники. В дальнейшем К. Pivnîka выполнил дополнительный морфологический анализ популяций европейского налима и заметила, что

он схож с формой *maculosa*, обитающей в Северной Америке [21? 24]. В следствие этого были сделаны выводы, что существуют только две различные формы налима: *L.l. lota* с длинным низким хвостовым стеблем и *L.l. maculosa* с коротким высоким хвостовым стеблем и низкими меристическими показателями.

L.l. lota встречались от системы реки Волги и по всей Сибири [25], а также на Аляске до системы реки Маккензи в Канаде, популяции Эльбы и Дуная жили на периферии ареала этого подвида. *L.l. maculosa* встречались на юге Канады, в США и Западной Европе.

Мировое состояние популяций налима. Налим является широко распространенным генетически древним видом, который способен расселяться на большие расстояния, а его ареал обитания тесно связан с регионами, подвергшимися плейстоценовым обледенениям [26]. Он имеет циркумарктическое или циркумполярное распространение, обитает в пресных и солоноватых водах медленно текущих рек и олиготрофных озерах по всей Европе (кроме Испании и Португалии), Северной части Азии и Северной Америки (Канада и США).

В настоящее время численность налима сокращается. Он был истреблен в Великобритании, вероятно, в результате негативного воздействия на места обитания [27, 28]. Вид встречался в реках Трент, Тейм, Дав, Дервент, Нене, Грейт-Уз, Литтл-Уз, Кам, Тет, Уэйвни, Скема, Эск и Фосс [27, 29]. Останки налима находили при археологических раскопках по всей территории Великобритании [30]. Последний подтвержденный отлов был проведен 14 сентября 1969 года в низовьях реки Грейт-Уз.

Аналогичным образом, налим считается уничтоженным с 1970 года в Бельгии [31, 32]. Вид был также подвержен истреблению в некоторых частях Германии, однако были найдены особи в реках Дунай, Рур, Эльба, Одер и Рейн, а также в Боденском озере [10, 33; 34].

Налим находится под угрозой исчезновения и охраняется в Нидерландах, но его численность все еще сокращается [35]. Хотя вид и является чрезвычайно редким, но сообщается о его наличии в реках Бисбош, Фолькерак, Краммер и Валлония, реках и озерах Эйсселмер и Кетельмер.

Во Франции и Австрии вид считается уязвимым. О популяции сообщается в реках Сена, Лаура, Рона, Маас и Мозель, а также в некоторых высокогорных районах Франции [36, 33] и реках и озерах Австрии [33, 37].

Встречается налим и в реках и озерах Швейцарии, в настоящее время популяциям ничего не угрожает [38].

Статус налима в Италии не установлен [39, 33], однако известно, что численность сокращается в связи с загрязнением окружающей среды. Например, в 1927-1986 годах в озеро Орта с фабрики по производству вискозы сбрасывались сточные воды, сильно загрязненные сульфатом аммония и медью. Вследствие этого популяция налима была уничтожена [40].

В прошлые годы в северной части Европы популяции налима не были подвержены риску исчезновения [41-43]. Вместе с тем в последние годы прослеживается устойчивое сокращение численности вида, что связано с антропогенными факторами и последствиями изменения климата [28]. Налим встречается в водах Балтийского моря, а также внутренних реках и озерах Литвы [44-46]. Хотя в некоторых районах сокращение численности налима связано с изменением климата. Так в Куршском заливе более высокая температура зимой негативно сказалась на размножении налима [47].

В Финляндии налим остается распространенным видом, хотя его популяция, вероятно, сокращается [48-50]. Сходная ситуация характерна для Швеции [51, 52] и Эстонии [53, 54]. Популяция налима в Финляндии сократилась или исчезла в 16% озер вследствие эвтрофикации [55, 49]. Так, в озере Хииденвеси, располагающемся в южной части

Финляндии, взрослые особи налима встречаются достаточно редко [56], хотя в четырех из пяти озерных бассейнов были обнаружены личинки налима [57]. По направлению к северу наблюдалось бесплодие половозрелых особей налима, которое было вызвано спуском сточных вод с целлюлозных фабрик [58]. Негативное влияние также оказывает закисление водоемов из-за выемки и осушения почвенных слоев. В южных и центральных регионах Финляндии кислотные осадки привели к исчезновению 180-380 популяций налима и имели негативное влияние еще на 110-220 популяций [59]. Однако в северной части страны не было обнаружено влияния закисления [60].

Морская акватория города Хельсинки была самой загрязненной на финском побережье из-за чего популяции налима также сократились [48]. С 1975 года качество воды улучшилось [59], но исследования показали, что восстановление местных сообществ рыб происходило очень медленно, а налим так и не вернулся в этот район [62].

Негативно сказалась на популяции налима зимняя осушка озера Койтерё [63]. В финских водохранилищах налим являлся самым многочисленным видом в течение 10 лет после их заполнения [64], но с течением времени популяция сократилась. Однако, на рыбное сообщество одновременно могли повлиять и другие факторы, такие как содержание питательных веществ, размер водоема и зимняя проточность [65].

Аналогично Финляндии, в Швеции популяции налима были подвержены негативному воздействию закисления, загрязнения водоемов и наличию инвазивных видов. С этими факторами связывают сокращение численности вида. Закисление негативно повлияло на вид в реках и озерах страны [51, 52, 66]. Сокращение налима в озере Ваттерн в 1957-1973 годах предположительно связано с высокой концентрацией полихлорированных бифенилов (ПХБ) [67]. Негативное влияние на популяции налима и других донных рыб также предположительно оказывают интродуцированные сигнальные раки [68].

В Дании и Норвегии нет достоверных сведений о численности налима, но известно, что он обитает в реках и озерах [43, 69-72]. По некоторым данным этому виду угрожает опасность вследствие загрязнения некоторых частей его ареала обитания. Так уровень содержания оловоорганических соединений в мышечной ткани налима, обитающего в городских и сельских районах на юге Норвегии имеет тенденцию к повышению, в отличие от изолированных и отдаленных вод на севере и в центральной части Норвегии [71]. Помимо этого был выявлен повышенный уровень полибромированных дифениловых эфиров [73].

В Восточной Европе популяции налима в большей степени подвержены негативному воздействию загрязнения воды и строительства плотин.

В Польше в реке Варта численность рыб сократилась как в верховье, так и в низовье [74]. Свою роль в этом играют последствия стройки плотин, такие как колебание уровня воды, обнажение дна реки, а также браконьерство [75].

Популяции налима встречаются в Словакии в реке Дунай [76] и также являются уязвимым видом из-за строительства плотин и загрязнения [77]. В Чешской Республике встречается в реках Морава и Огрже [78-80]. Однако, несмотря на негативное воздействие тех же факторов, строительство рыбыходов оказало положительное влияние на популяцию налима.

Сокращение налима в Словении предположительно вызвано регулированием русла рек в сочетании с загрязнением окружающей среды [81, 82]. Вид обитает в реке Дарва, озере Церкница, ручье Рак и нижнем течении ручья Церница. Ловля налима в Словении запрещена.

Редким или исчезающим видом налим является в Болгарии, где встречается в реке Дунай [83] и уязвимым видом в Венгрии [84].

Статус налима в Монголии и Китае неизвестен. Однако популяции были зарегистрированы в Монголии в озере Буир и реке Халхин в бассейне Амура; в бассейнах рек Селенга и Орхон, а также озерах Ховсгол, Угий, Терхийн-Цагаан [85, 86]. В западном Китае налим встречается в системе реки Эрциши, где производится его промышленный вылов. Также встречается в озере Улунгур [87].

Для Аляски и северной части Большого Невольничьего озера в Канаде налим является эндемиком [88]. Были зарегистрированы речные крупные популяции в ледниковых системах Аляски, таких как Юкон [89], Кускоквим [90], Суситна [91] и Медная река [92], а также во многих реках, впадающих в Северный Ледовитый океан [93]. Документально отмечено наличие озерных популяций на севере, в центре и на юге центральной части Аляски [93, 94].

В Канаде популяции распространены на континентальных территориях Северо-Запада и Юкона и, предположительно, отсутствуют на большей части северной территории и Канадском архипелаге [88]. Речные популяции были зарегистрированы от реки Маккензи на востоке и до реки Коппермайн.

Известно, что налим популяций, обитающих в прибрежных районах Аляски, заходит в солоноватые воды Северного Ледовитого океана [95]. При этом, он достаточно широко распространен и многочислен благодаря нетронутой антропогенным воздействием среде обитания. Кроме того, многие озерные и речные системы находятся в отдалённых местах и слабо подвержены рыболовству. На Аляске спортивное рыболовство привело к значительному сокращению численности вида в некоторых водоемах (озеро Луиза, озеро Паксон). В результате для многих озер был снижен суточный лимит вылова рыбы, а на большинстве озер центральной Аляски были запрещены рыболовные снасти с наживкой. Благодаря этим методам получилось поддержать озерные популяции. Одновременно с оценкой состояния озер Аляски, программа оценки речных популяций показала большую численность рыб, по сравнению с объемами вылова и смягчение воздействия промысла благодаря сезонным перемещениям налима. Таким образом, ограничительные меры, введенные для популяций озерных рыб, не распространялись на речные популяции [96].

Как упоминалось выше, для западной Канады налим является эндемиком [88]. В Британской Колумбии встречается в большинстве крупных водотоков, обычно текущих на юго-запад к Тихому океану и на север к Северному Ледовитому океану [97, 98]. Есть несколько упоминаний о налиме в нижнем течении реки Фрейзер к западу от прибрежного хребта, однако считается, что мигрировавшая туда популяция не достигла самоподдерживающегося уровня [97]. Налим также распространен в крупных водотоках Альберты, Саскачеваны и Манитобы [98]. Встречается вид и у подножия Скалистых гор, однако в самих горах практически не наблюдается [98].

Вероятно, некоторые популяции налима западной Канады стабильны [99], однако о состоянии большинства из них известно мало, а многие из тех, что были изучены, демонстрируют сокращение численности [100-102].

Налим встречается по всей восточной Канаде. Отсутствие популярности и пренебрежительное отношение рыболовов к этому виду положительно влияет на его численность. [103].

В Британской Колумбии наблюдается интерес к рекреационному рыболовству [104]. Однако, в Альберте и Саскачеване большинство уловов являются случайными при ловле других спортивных рыб. Такой случайный вылов может превышать 25000 кг в год [105]. Популяции Британской Колумбии в целом стабильны, за исключением популяции в озере и реке Кутеней, которая занесена в Красную книгу [106]. Вероятной причиной гибели популяций этого озера считают снижение плотности веслоногих рачков, которые являются важным источником пищи для личинок налима [107].

Налим подвержен чрезмерному вылову, часто происходящему во время нереста [104]. В качестве мер по снижению негативных последствий промысла обычно рассматривают полное закрытие рыболовства, введение сезонных ограничений на период нереста, когда налим наиболее уязвим, либо сокращение суточной квоты вылова [102, 104].

В северной части Соединенных штатов налим является распространенным видом, эндемиком для этой местности. Встречается от Тихого океана до Великих озер [9]. Состояние популяций по всей территории США разнится от стабильного до уязвимого или исчезающего. Так, в водосборном бассейне Торри-Крик в штате Вайоминг популяции налима характеризуются повышенной смертностью взрослых особей и повышением температуры воды в зимний период, что оказывает негативное влияние на естественное воспроизводство. На общую динамику популяций вида также негативно влияет наличие инвазивного вида – кумжи (*Salmo trutta*). Поскольку данный вид является хищником, в его естественный рацион входит и налим. Для обеспечения устойчивости популяций необходимо осуществлять постоянный мониторинг и контроль за ними [108].

Современное состояние налима в России. Налим распространен практически по всей территории Российской Федерации и во многих водоёмах является массовым промысловым видом [4]. Основные места обитания отражены в таблице 4. Налима можно встретить и в других водоемах регионов, особенно в крупных притоках больших рек.

Таблица 4. **Ареал обитания налима *Lota lota* на территории Российской Федерации**

Федеральные округа РФ	Субъекты РФ	Водоемы
Северо-Западный	Республика Карелия	Озера: Ладожское, Онежское, Выгозеро
	Ленинградская область	Река Нева, Ладожское озеро
	Вологодская область	Озера: Белое, Кубенское
	Новгородская область	Озера Ильмень, Волхов
Центральный	Тверская область	Озеро Селигер, река Волга
	Ярославская область	Река Волга, озеро Неро
	Костромская область	Река Волга, озеро Галичское
Приволжский	Удмуртская республика	Реки: Кама, Чепца
	Кировская область	Реки: Вятка, Кама
	Республика Татарстан	Реки: Волга, Кама
Сибирский	Ханты-Мансийский АО	Реки: Обь, Иртыш
	Ямало-Ненецкий АО	Реки: Таз, Пур
	Томская область	Реки: Обь, Томь
	Красноярский край	Реки: Енисей, Ангара
	Иркутская область	Озеро Байкал, река Ангара
	Республика Бурятия	Озеро Байкал, река Селенга
Дальневосточный	Амурская область	Реки: Амур, Зея
	Хабаровский край	Реки: Амур, Уссури
	Еврейская АО	Река Амур
	Приморский край	Реки: Уссури, Раздольная
	Сахалинская область	Реки острова Сахалин

В большей части России налим является распространенным видом, однако в некоторых местах популяции сократились в результате строительства плотин, эвтрофикации и конкуренции со стороны инвазивных видов, а также загрязнения окружающей среды [109, 110]. Обитает налим в реках Колыма, Анадырь и Пенжина, а также в реках вблизи Новосибирска и в Сибири; на Сахалине и Шантарских островах; в озере Байкал. В озере Гусиное в результате эвтрофикации и появления инвазивных видов, занявших ту же трофическую нишу, что и налим, последний был истреблен [111].

Аналогичным образом популяции налима сократились или исчезли в некоторых других российских водоемах [65, 109]. Например, в Шекснинском заливе Рыбинского водохранилища аварийный сброс сточных вод снизил репродуктивный потенциал налима примерно наполовину [112]. Напротив, несмотря на техногенную нагрузку, налимом и другие виды выжили в озере Костомукша [113].

В республике Карелия налим является одной из основных рыб в уловах Топозерского водохранилища и занимает наряду с щукой до 30% от общего вылова. В настоящее время целенаправленного промыслового вылова не осуществляется, однако он зачастую попадает в качестве прилова в период весенне-летнего и осеннего лова рыбы. Ранее налим являлся одним из основных ценных видов промысла. Наибольший улов был зафиксирован в 1939 г. и составлял 84 т. В период с 1950 по 1990 гг. вылов варьировался от 12,4 до 71,9 т и составлял 25% от общего допустимого улова в тот период. Снижение количества улова в настоящее время (2011-2020 гг.) связано с отсутствием организованного промысла и составляет около 0,9 т. [114].

К снижению численности налима в природных водоемах приводит антропогенное изменение гидродинамических условий (зарегулирование, канализирование и т.д.), изменение климата, загрязнение и изменение среды обитания [75]. В результате вид был включен в Красные книги некоторых регионов (Красные книги МСОП, Воронежской, Ростовской, Белгородской, Астраханской областей, Республики Калмыкии, Москвы). С 2002 года в Челябинской области проводится искусственное воспроизведение налима в различных водоемах на ООО «Кыштымском рыбноводном хозяйстве». Добиться высоких результатов получения икринок и выклева личинок позволяет высокая плодовитость этого вида.

В России практически нет программ по воспроизводству налима. Вид нуждается в восстановлении естественных популяций, а также одомашнивании данного вида, поскольку он является перспективным объектом аквакультуры России и обладает необычными биологическими характеристиками.

Заключение. На основании проведенного анализа литературных данных, можно сделать вывод, что основными причинами, негативно влияющими на естественные мировые популяции налима, являются фактор антропогенного воздействия и изменение климатических условий мест обитания и нереста. Главные негативные факторы воздействия человека – это эвтрофикация водоемов, закисление вод и загрязнение их тяжелыми металлами, строительство плотин и изменение гидрологического режима, а также появление инвазивных видов и чрезмерный вылов, особенно в нерестовый период. Природное воздействие обусловлено изменением климата, а именно повышением температуры воды.

Вышесказанное подтверждает необходимость обеспечения восстановления и развития популяций налима в естественных водоемах. Более того, необходимы исследования по искусственному выращиванию и разведению налима в России, так как на данный момент нет достаточной научной базы, которая позволит в полной мере реализовать разведение этого вида в промышленных масштабах, а сведения о количественном составе естественных популяций представлены преимущественно устаревающими данными десятилетней и более давности. Важным направлением в сохранении популяций налима является проведение природоохранных мероприятий и восстановление естественных условий обитания рыбы. Также необходимо проводить исследования по оценке доступности местообитаний, связанных с нерестовыми и гнездовыми стадиями налима.

Литература

1. Мельянцева В.Г. Налим, его образ жизни и промысел. Петрозаводск: Госиздат Карело-Финской ССР, 1946. 52 с.: ил.
2. Копориков А.Р., Богданов В.Д., Ялковская Л.Э. и др. Эколого-морфологическое и генетическое разнообразие налима (*Lota lota* L., 1758) крупных речных бассейнов Западной Сибири // *Экология*. 2017. Вып. 5. С. 365 – 376.
3. Копориков А.Р., Богданов В.Д. Оценка изменений протяженности нерестовых миграций производителей полупроходного налима (*Lota lota* L., 1758) по многолетним данным учета покатной молоди // *Экология*. 2020. № 6. С. 441 – 449.
4. Богданов В.Д., Копориков А.Р. Воспроизводство налима нижней Оби. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 156 с.
5. Hardy R., Paragamian V.L., Neufeld M.D. Zooplankton communities and burbot relative abundance of some oligotrophic lakes of Idaho, USA and British Columbia, Canada // *Burbot: Ecology, Management and Culture* / eds. V.L. Paragamian, D.H. Bennett. American Fisheries Society, Symposium 59, Bethesda, MD, 2008. P. 79 – 89.
6. Müller K., Berg E. Spring migration of some anadromous freshwater species in the northern Bothnian Sea // *Hydrobiologia*. 1982. № 96. P. 161 – 168.
7. Kaporikov A., Bogdanov V. Spatial and biotopic distribution patterns of semianadromous burbot, *Lota lota* L. (Lotidae), early larvae in the Lower Ob floodplain // *Russian Journal of Ecology*. 2011. № 42. P. 339 – 343.
8. McPhail J.D., Lindsey C.C. Freshwater fishes of northwestern Canada and Alaska // *Fish. Res. Board Can. Bull.* 1970. № 173. P. 381.
9. Van Houdt J.K., Helleman B., Volckaert F.A.M. Phylogenetic relationships among Palearctic and Nearctic burbot (*Lota lota*): Pleistocene extinctions and recolonization // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2003. № 29. P. 599 – 612.
10. Harsányi A., Aschenbrenner P. Die Rutte *Lota lota* (Linnaeus, 1758) – Biologie und Aufzucht // *Fischer und Teichwirt*. 1992. № 10. P. 372 – 376.
11. Pietschmann V. *Lota hulai*, eine neue Fischart aus dem Wiener Becken // *Palaeont. Z.* 1934. № 16. P. 48 – 52.
12. Cumbaa S.L., McAllister D.E., Morlan R.E. Late Pleistocene fish fossils of *Coregonus*, *Stenodas*, *Thymallus*, *Catostomus*, *Lota* and *Cottus* from the Old Crow Basin, Northern Yukon, Canada // *Can. J. Earth Sci.* 1981. № 18. P. 1740 – 1754.
13. Cavender T.M. Review of the fossil history of North American freshwater fish // *The zoogeography of North American freshwater fish* / eds. C.H. Hocutt, E.O. Wiley. New York: Wiley Interscience Publications, 1986. P. 699 – 724.
14. Stapanian M., Paragamian V., Jackson J. et al. Worldwide status of burbot and conservation measures // *Fish and Fisheries*. 2010. № 11. P. 34 – 56.
15. Mangerud J., Astakhov V., Jakobsson M., Svendsen J.I. Huge ice-age lakes in Russia // *J. of Quaternary Science*. 2001. № 16. P. 773 – 777.
16. Богачев В.В. Пресноводные плиоценовые фауны Западной Сибири. СПб: Типолит. К. Биркенфельда, 1908. С. 259 – 299.
17. Штылько Б.А. Неогеновая фауна пресноводных рыб Западной Сибири. Ленинград: Гос. науч.-техн. горно-геол.-нефт. изд-во, 1934. 93 с. (Труды Всесоюзного геолого-разведочного объединения НКТП СССР, Вып. 359).
18. Сакс В.Н., Антонов К.В. Четвертичные отложения и геоморфология района Усть-Енисейского порта // *Труды Горно-геологического управления Севморпути*. 1945. № 16. P. 65 – 117.
19. Линдберг Г.У. Четвертичный период в свете биогеографических данных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 335 с.
20. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. Москва: АН СССР, 1949. 925 с.
21. Snyder D.E. Burbot—larval evidence for more than one North American species // *Proc. 3rd Symp. Larval Fishes, Kentucky*. 1979. P. 204 – 21.
22. Speirs J.M. Nomenclature of the channel catfish and burbot in North America // *Copeia*. 1952. P. 99 – 103.
23. Walters V. Fishes of western arctic America and eastern arctic Siberia // *Bull. Amer. Nat. Hist.* 1955. № 106. P. 225 – 368.
24. Pivnicka K. Morphological variation in the burbot, *Lota lota* and recognition of the subspecies: a review // *J. Fish. Res. Board Can.* 1970. № 27. P. 1757 – 1765.
25. Болдырев С.В. Особенности биологии налима *Lota lota* (Gadidae) нижнего течения волги // *Вопр. Ихтиологии*. 2021. Т. 61, № 4. С. 423 – 431.
26. Сорокин В.Н. О нересте и нерестилищах налима // *Вопр. ихтиологии*. 1971. Т. 11, вып. 6. С. 1032 – 1041.

27. Pinnegar J.K., Engelhard G.H. The 'shifting baseline' phenomenon: a global perspective // *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 2008. № 18. P. 1 – 16.
28. Nunn A.D., Ainsworth R.F., Walton S. et al. Extinction risks and threats facing the freshwater fishes of Britain // *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 2023. Vol. 33, Iss. 12, Dec. P. 1460 – 1476.
29. Marlborough D. The status of the burbot *Lota lota* (L.) (Gadidae) in Britain // *J. of Fish Biology*. 1970. № 2. P. 217 – 222.
30. Barrett J.H., Locker A.M., Roberts C.M. The origins of intensive marine fishing in medieval Europe: the English evidence // *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*. 2004. № 271. P. 2417 – 2421.
31. Dillen A., Vught I., De Charleroy D. et al. A preliminary evaluation of reintroductions of burbot in Flanders, Belgium // *Burbot: Ecology, Management, and Culture* / eds. V.L. Paragamian, D.H. Bennett. American Fisheries Society, Symposium 59, Bethesda, MD, 2008. P. 179 – 183.
32. Vught I., Harzevili A.S., Auwerx J. et al. Aspects of reproduction and larviculture of burbot under hatchery conditions // *Burbot: Ecology, Management, and Culture* / eds. V.L. Paragamian, D.H. Bennett. American Fisheries Society, Symposium 59, Bethesda, MD, 2008. P. 167 – 178.
33. Dillen A., Martens S., Baeyens R., Coeck J. Onderzoek naar de biologie van de kwabaal (*Lota lota* L.), ter voorbereiding van het herstel van de soort in het Vlaamse Gewest // *Rapport van het Instituut voor Natuurbehoud IN.R.2005.04*, Brussel, 2005. 154 p.
34. Wolter C. Temperature influence on the fish assemblage structure in a large lowland river, the lower Oder River, Germany // *Ecology of Freshwater Fish*. 2007. № 16. P. 493 – 503.
35. De Nie H.W. Bedreigde en kwetsbare zoetwatervissen in Nederland - voorstel voor een rode lijst // *Documentatierapport, Stichting Atlas verspreiding Nederlandse Zoetwatervissen*, 1997. 74 p.
36. Keith P., Marion L. Methodology for drawing up a Red List of threatened freshwater fish in France // *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*. 2002. № 12. P. 169 – 179.
37. Zick D., Gassner H., Filzmoser P. et al. Changes in the fish species composition of all Austrian lakes > 50 ha during the last 150 years // *Fisheries Management and Ecology*. 2006. № 13. P. 103 – 111.
38. Kirchhofer A., Breitenstein M., Zaugg B. Rote Liste der Fische und Rundmauler der Schweiz // *Bundesamt für Umwelt, Bern, und Schweizer Zentrum für die Kartographie der Fauna, Neuenburg. Umwelt-Vollzug Nr. 0734*, 2007. 64 p.
39. Bianco P.G., Ketmaier V. Anthropogenic changes in the freshwater fish fauna of Italy, with reference to the central region and *Barbus graellsii*, a newly established alien species of Iberian origin // *J. of Fish Biology*. 2001. № 59 (Suppl. A). P. 190 – 208.
40. Bonacina C. Lake Orta: the undermining of an ecosystem // *J. of Limnology*. 2001. № 60. P. 53 – 59.
41. Red Data Book of the Baltic and Nordic Region. Red Lists of Fish.
42. Kullander S.O. Svenska fiskar: Forteckning över svenska fiskar // *Worldwide Web elektronisk publikation; Naturhistoriska riksmuseet*. 2002.
43. Tammi J., Appelberg M., Beier U. et al. Fish status survey of Nordic lakes: effects of acidification, eutrophication and stocking activity on present fish species composition // *Ambio*. 2003. № 32. P. 98 – 105.
44. Kesminas V., Virbickas T. Application of an adapted index of biotic integrity to rivers of Lithuania // *Hydrobiologia*. 2000. № 422/423. P. 257 – 270.
45. Balkuvienė G., Kesminas V., Virbickas T. Fish diversity and growth in lakes of Aukštaitija National Park // *Acta Zoologica Lituanica*. 2003. № 13. P. 355 – 371.
46. Repecka R. The species composition of the ichthyofauna in the Lithuanian economic zone of the Baltic Sea and the Curonian lagoon and its changes in recent years // *Acta Zoologica Lituanica*. 2003. № 13. P. 149 – 157.
47. Švagždys A. Growth and abundance of burbot in the Curonian lagoon and determinatives of burbot abundance // *Acta Zoologica Lituanica*. 2002. № 12. P. 58 – 64.
48. Anttila R. Effect of sewage on the fish fauna in the Helsinki area // *Oikos Supplement*. 1973. № 15. P. 226 – 229.
49. Tammi J., Lappalainen A., Mannio J. et al. Effects of eutrophication on fish and fisheries in Finnish lakes: a survey based on random sampling // *Fisheries Management and Ecology*. 1999. № 6. P. 173 – 186.
50. Commercial marine fishery 2007 / Anonymous // *Riista- ja Kalataloustilastoja*. 2008. № 3. 62 p.
51. Herrmann J. et al. Acid-stress effects on stream biology // *Ambio*. 1993. № 22. P. 298 – 307.
52. Olofsson E., Melin E., Degerman E. The decline of fauna in small streams in the Swedish mountain range // *Water, Air and Soil Pollution*. 1995. № 85. P. 419 – 424.
53. Pihu E., Turovski A. Burbot, *Lota lota* (L.) // *Fishes of Estonia* / eds. E. Ojaveer, E. Pihu, T. Saat. Estonian Academy Publishers. Tallinn, Estonia, 2003. P. 267 – 271.
54. Kangur K. et al. Patterning long-term changes of fish community in large shallow Lake Peipsi // *Ecological Modelling*. 2007. № 203. P. 34 – 44.

55. Anttila R. Helsingin edustan merialueen kalatalous selvitys 1969–1972. Helsinki, 1972. 233 p. and 14 appendices. (In Finnish).
56. Olin M., Ruuhijärvi J. Fish communities in the different basins of L. Hiidenvesi in 1997–2001: effects of trophic status and basin morphology // Lake Hiidenvesi – Studies on a Clay-Turbid and Eutrophic Multi-Basin Lake / eds. Repka. Archiv für Hydrobiologie Special Issues Advances Limnology 59, 2005. P. 125 – 140.
57. Kjellman J. et al. Occurrence of burbot larvae in a eutrophic lake // Burbot: Biology, Ecology, and Management / eds. V.L. Paragamian, D.W. Willis. American Fisheries Society, Fisheries Management Section, Publication 1, Bethesda, MD, 2000. P. 105 – 110.
58. Pulliainen E., Korhonen K., Huuskonen M. Developmental disorders in the gonads of burbot in the Bothnian Bay: extent of the problem and links with other reproductive disorders in fish // Ministry of the Environment, Lapland Regional Environmental Centre and North Ostrobothnia Regional Environment Centre. The Finnish Environment Report 322. Jyväskylä, Finland, 1999. 101 p. (In Finnish with English abstract).
59. Rask M., Mannio J., Forsius M. et al. How many fish populations in Finland are affected by acid precipitation? // Environmental Biology of Fishes. 1995. № 42. P. 51 – 63.
60. Erkinaro H., Erkinaro J., Rask M., Niemelä E. Status of zoobenthos and fish populations in subarctic rivers of the northernmost Finland: possible effects of acid emissions from Russian Kola Peninsula // Water, Air and Soil Pollution. 2001. № 130. P. 831 – 836.
61. Kauppila P. et al. Tracing pollution and recovery using sediments in an urban estuary, northern Baltic Sea: are we far from ecological reference conditions? // Marine Ecology-Progress Series. 2005. № 290. P. 35 – 53.
62. Lappalainen A., Pesonen L. Changes in fish community structure after cessation of waste water discharge in a coastal bay area west of Helsinki, northern Baltic Sea // Archive of Fishery and Marine Research. 2000. № 48. P. 226 – 241.
63. Tarvainen A. et al. Effects and the development opportunities of the regulation of Lake Koitere // Finnish Environment 37/2006. 2006. 116 p. (In Finnish).
64. Koivisto A.-M., Bonde A., Aroviita J. The status and development of the artificial lakes of the River Kyrjoki Part I: the status and development of the artificial lakes of the River Kyrjoki – based on physical–chemical parameters, mercury content in fish and the benthic fauna // Regional Environment Publications 406. 2005. P. 53 – 66. (In Finnish).
65. Avakyan A.B., Litvinov A.S., Riv'er I.K. Sixty years' experience in operating the Rybinsk Reservoir // Water Resources. 2002. № 29. P. 1 – 11.
66. Norberg M., Bigler C., Renberg I. Monitoring compared with paleolimnology: implications for the definition of reference condition in limed lakes in Sweden // Environmental Monitoring and Assessment. 2008. № 146. P. 295 – 308.
67. Svårdson G. Interspecific population dominance in fish communities of Scandinavian lakes // Report Institute of Freshwater Research, Drottningholm. 1976. № 55. P. 144 – 171.
68. Josefsson M., Andersson B. The environmental consequences of alien species in the Swedish lakes Mälaren, Hjälmaren, Vänern and Vättern // Ambio. 2001. № 30. P. 514 – 521.
69. Jensen J.W. Crustacean plankton and fish during the first decade of a subalpine, man-made reservoir // Nordic J. of Freshwater Research. 1988. № 64. P. 5 – 53.
70. Hesthagen T., Langeland A., Berger H.M. Effects of acidification due to emissions from the Kola Peninsula on fish populations in lakes near the Russian border in Northern Norway // Water, Air, and Soil Pollution. 1998. № 102. P. 17 – 36.
71. Følsvik N., Brevik E.M. Levels of organotin compounds in burbot (*Lota lota*) from Norwegian lakes // J. of High Resolution Chromatography. 1999. № 22. P. 177 – 180.
72. Carl H. et al. Status for Atlas over danske ferskvandsfisk. Version II // Zoologisk Museum og Danmarks Fiskeriundersøgelser. 2007.
73. Mariussen E. et al. Elevated levels of polybrominated diphenyl ethers (PBDEs) in fish from Lake Mjøsa, Norway // The Science of the Total Environment. 2008. № 390. P. 132 – 141.
74. Penczak T., Kruk A. Patternizing of impoundment impact (1985–2002) on fish assemblages in a lowland river using the Kohonen algorithm // J. of Applied Ichthyology. 2005. № 21. P. 169 – 177.
75. Kruk A., Penczak T. Impoundment impact on populations of facultative riverine fish // Annales de Limnologie – International J. of Limnology. 2003. № 39. P. 197 – 210.
76. Copp G.H., Guti G., Rovny B., Cern J. Hierarchical analysis of habitat use by 0 + juvenile fish in Hungarian/Slovak flood plain of the Danube River // Environmental Biology of Fishes. 1994. № 40. P. 329 – 340.
77. Holcik J. Changes in the fish fauna and fisheries in the Slovak section of the Danube River: a review // Annals of Limnology – International J. of Limnology. 2003. № 39. P. 177 – 195.

78. Slavík O., Bartoš L. Factors affecting migrations of burbot // *J. of Fish Biology*. 2002. № 60. P. 989 – 998.
79. Lusk S., Hanel L., Luskova V. Red List of the ichthyofauna of the Czech Republic: development and present status // *Folia Zoologica*. 2004. № 53. P. 215 – 226.
80. Jurajda P., Reichard M., Smith C. Immediate impact of an extensive summer flood on the adult fish assemblage of a channelized lowland river // *J. of Freshwater Ecology*. 2006. № 21. P. 493 – 501.
81. Veenvliet P. The ichthyofauna of Cerknica polje // *Biota (Slovenia)*. 2000. № 1. P. 93 – 100.
82. Štejkovec Z., Bajc Z., Doganoc D.Z. Arsenicspeciation patterns in freshwater fish // *Talanta*. 2004. № 62. P. 931 – 936.
83. Vassilev M.V., Pehlivanov L.Z. Checklist of Bulgarian freshwater fishes // *Acta Zoologica Bulgarica*. 2005. № 57. P. 161 – 190.
84. Biro' P., Specziar A., Keresztessy K. Diversity of fish species assemblages distributed in the drainage area of Lake Balaton (Hungary) // *Hydrobiologia*. 2003. № 506-509. P. 459 – 464.
85. Dulmaa A. Fish and fisheries in Mongolia // *Fish and Fisheries at Higher Altitudes: Asia*. 1999. P. 187 – 236.
86. Ocock J. et al. Mongolian Red List of Fishes // *Regional Red List Series*. 2006. Vol. 3.
87. Walker K.F., Yang H.Z. Fish and fisheries in Western China // *Fish and Fisheries at Higher Altitudes: Asia*. 1999.
88. Scott W.B., Crossman E.J. Freshwater fishes of Canada // *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*. 1973. № 184.
89. Evenson M.J. A Summary of Abundance, Catch per Unit Effort, and Mean Length Estimates of Burbot Sampled in Rivers of Interior Alaska, 1986–1992 // *Alaska Department of Fish and Game, Anchorage. Fishery Data Series 93-15*. 1993.
90. Andrews E.R., Peterson R. Wild resource use of the Tuluksak River drainage by residents of Tuluksak, 1980–1983 // *Alaska Department of Fish and Game, Division of Subsistence, Juneau. Technical Paper 87*. 1983. 47 p.
91. Sundet R.L., Wenger M.N. Resident fish distribution and population dynamics in the Susitna River below Devil Canyon // *Alaska Department of Fish and Game, Anchorage. Susitna Hydro Aquatic Studies Report Series 2*. 1984. 75 p.
92. Schwanke C.J., Bernard D.R. Copper River Burbot Stock Assessment, 2003 // *Alaska Department of Fish and Game, Anchorage, AK. Fishery Data Series 05-15*. 2005.
93. Bendock T.N. Inventory and cataloging of Arctic area waters // *Alaska Department of Fish and Game, Juneau. Federal Aid in Fish Restoration Project F-9-11. Annual Report of Progress 20*. 1979. 64 p.
94. Lafferty R., Parker J.F., Bernard D.R. Stock Assessment and Biological Characteristics of Burbot in Lakes of Interior Alaska during 1990 // *Alaska Department of Fish and Game, Anchorage. Fishery Data Series 91-57*. 1991.
95. Walters V. Fishes of western Arctic America and eastern Arctic Siberia // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 1955. № 106. P. 255 – 368.
96. Evenson M.J. Reproductive traits of burbot in the Tanana River, Alaska // *Burbot: Biology, Ecology, and Management* / eds. V.L. Paragamian, D.W. Willis. American Fisheries Society, Fisheries Management Section, Publication Number 1, Bethesda, MD. 2000. P. 61 – 70.
97. McPhail J.D., Carveth R. Field Key to the Freshwater Fishes of British Columbia // *Fish Museum, Department of Zoology, University of British Columbia, Vancouver, BC*. 1993.
98. Nelson J.S. Fishes of Alberta. University of Alberta Press, Edmonton, AB, 1992.
99. Arndt S., Baxter J. Status of burbot (*Lota lota*) in Arrow Lakes Reservoir // *Report prepared for Columbia Basin Fish and Wildlife Compensation Program, Nelson, British Columbia*, 2006. 35 p.
100. Paragamian V.L. Preface // *Burbot: Biology, Ecology, and Management* / eds. V.L. Paragamian, D.W. Willis. American Fisheries Society, Fisheries Management Section, Publication Number 1, Bethesda, Maryland, 2000. P. 7.
101. Prince A. Local knowledge of Columbia River fisheries in British Columbia, Canada // *Report prepared for the Columbia-Kootenay Fisheries Renewal Partnership, Cranbrook, British Columbia*, 2001. 50 p.
102. Prince A. East Kootenay burbot population assessment // *Report prepared for the British Columbia Ministry of Environment, Nelson, British Columbia*, 2007. 25 p.
103. MacKay H.H. Fishes of Ontario // *Ontario Department of Lands and Forests, The Bryant Press Limited, Toronto, ON*, 1963.
104. Prince A., Cope R.S. North Moyie Lake Creel survey (January–March 2008) // *Report prepared for the British Columbia Ministry of Environment, Nelson, British Columbia*, 2008. 22 p.
105. Anonymous. Rough fish removal // *Fishing. Fisheries Branch Province of Manitoba*, 1964. № 4. P. 8 – 10.
106. Ford B.S., Higgins P.S., Lewis A.F. et al. Literature reviews of the life history, habitat requirements and mitigation/compensation strategies for selected fish species in the Peace, Liard and

Columbia river drainages of British Columbia // Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences. 1995. № 2321. 342 p.

107. Hardy R., Paragamian V.L., Neufeld M.D. Zooplankton communities and burbot relative abundance of some oligotrophic lakes of Idaho, USA and British Columbia, Canada // *Burbot: Ecology, Management and Culture* / eds. V.L. Paragamian, D.H. Bennett. American Fisheries Society, Symposium 59, Bethesda, MD, 2008. P. 79 – 89.

108. Eckelbecker R.W. et al. Climatic and biotic challenges: Understanding Burbot resilience in a changing environment // *North American J. of Fisheries Management*. 2026. Vol. 46, Iss. 3, June. P. 606 – 620.

109. Andrianova A.V. et al. Assessment of the present-day state of cooling basin ecosystem at the Berezovskaya State Regional Power Plant, Krasnoyarsk Territory // *Water Resources*. 2006. № 33. P. 176 – 186.

110. Kotegov B.G. Special features of fish species composition and community structure in small rivers of the Udmurt Republic // *Russian J. of Ecology*. 2007. № 38. P. 253 – 261.

111. Pisarsky B.I., Hardina A.M., Naganawa H. Ecosystem evolution of Lake Gusinoe (Transbaikal region, Russia) // *Limnology*. 2005. № 6. P. 173 – 182.

112. Volodin V.M. Status of breeding stocks of burbot, *Lota lota*, in the Sheksninskii reach of Rybinskoe Reservoir before and after the emergency sewage disposal in 1987 // *J. of Ichthyology*. 1994. № 34. P. 353 – 358.

113. Sidorov V.S. et al. Variability of the integrated biochemical index in fish exposed to technogenic water of mining and ore-processing works // *Russian J. of Ecology*. 2003. № 34. P. 242 – 247.

114. Георгиев А.П. и др. Особенности условий среды обитания, режима рыболовства и состояния популяции налима *Lota lota* L. в озерах-водохранилищах бассейна Белого моря (Республика Карелия) // *Вестн. АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство*. 2022. № 4. С. 63 – 73.

115. Копориков А.Р. Особенности половой структуры популяции нижеобского налима (*Lota lota* L.) // *Науч. вестн. Ямало-Ненецкого автономного округа*. 2007. № 6 (50). Ч. 2. С. 16 – 22.

116. Cohen D.M. et al. FAO Species Catalogue. Gadiform fishes of the world // *FAO Fish. Synopsis*. 1990. № 125, vol. 10. P. 1 – 442.

117. McPhail J.D., Lindsey C.C. Freshwater fishes of northwestern Canada and Alaska // *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*. 1970. № 173. P. 295 – 300.

УДК 636.4:591.1:636.084

Стресс, оксидативный дисбаланс и адаптогены в свиноводстве: от механизмов к стратегиям коррекции

Кутын И. В., Остренко К.С.

ВНИИФБиП — филиал ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста,
Калужская обл., Россия

Аннотация. Обзор посвящён систематизации современных данных о механизмах стресса и оксидативного повреждения у свиней, а также анализу перспектив применения адаптогенов для повышения стрессоустойчивости в условиях промышленного свиноводства. В работе рассмотрена этиология стресс-факторов в свиноводстве, описаны стадии общего адаптационного синдрома и ключевые нейроэндокринные сдвиги. Показано, что хронический стресс приводит к иммуносупрессии, нарушению репродуктивной функции, снижению продуктивности и качества мяса. Отдельное внимание уделено оксидативному стрессу как универсальному механизму повреждения. Описаны критические периоды, когда оксидативный стресс наиболее выражен: послеотъёмный период у поросят и поздняя супоросность с лактацией у высокопродуктивных свиноматок. Проанализированы стратегии коррекции стресса: оптимизация микроклимата, снижение плотности посадки, использование высококачественных кормов, обогащённых витаминами Е и С, селеном, полифенолами, пробиотиками и адаптогенами. Представлена характеристика адаптогенов как класса соединений, повышающих неспецифическую резистентность организма. На примере органической соли лития — аскорбата лития — показаны нейропротекторные и антиоксидантные эффекты, низкая токсичность и широкий терапевтический коридор. Адаптогены являются перспективными стресс-протекторами для свиноводства, однако требуются дальнейшие исследования по оптимизации дозировок для различных технологических групп, изучению остаточных количеств в продукции и оценке экономической эффективности в условиях интенсивного производства.

Ключевые слова: стресс, оксидативный стресс, свиньи, адаптогены, аскорбат лития, продуктивность.

Для цитирования: Кутын И. В., Остренко К.С. Стресс, оксидативный дисбаланс и адаптогены в свиноводстве: от механизмов к стратегиям коррекции // Успехи наук о животных. 2026. № 2. С. 57—69. doi: 10.25687/3034-493X.2026.7.2.004

Stress, oxidative imbalance, and adaptogens in pig farming: from mechanisms to correction strategies

I.V. Kutin, K.S. Ostrenko

All-Russia Research Institute of Animal Physiology, Biochemistry,
and Nutrition, Branch of L.K. Ernst Federal Research Center
for Animal Husbandry
Kaluga Region, Russia

Abstract. The review is devoted to the systematization of current data on the mechanisms of stress and oxidative damage in pigs, as well as to the analysis of the prospects of using adaptogens for improving stress resistance in commercial pig farming. The review addresses the etiology of stress factors in pig farming. The stages of the general adaptation syndrome and key neuroendocrine shifts are described. Chronic stress is shown to result in immunosuppression, reproductive dysfunction, reduced performance, and decreased meat quality. Particular attention is given to oxidative stress as a universal damage mechanism: activation of lipid peroxidation, accumulation of malondialdehyde, initiation of NF kB dependent inflammation, and the formation of a vicious cycle of inflammation and oxidative stress. Critical periods when oxidative stress is most pronounced are outlined: the post weaning period in piglets and late gestation with lactation in high producing sows. Correction strategies are analyzed: microclimate optimization, reduced stocking density, use of high quality feeds enriched with vitamins E and C, selenium, polyphenols, probiotics, and adaptogens. Adaptogens as a class of compounds that increase nonspecific resistance of the organism are characterized. Using an organic salt of lithium, lithium ascorbate, as an example, neuroprotective and antioxidant effects, low toxicity, and a wide therapeutic window are demonstrated. Adaptogens are promising stress protective agents for pig farming; however, further studies are required to optimize dosages for different technological groups, to investigate residual amounts in products, and to assess economic efficiency under intensive production conditions.

Keywords: stress, oxidative stress, pigs, adaptogens, lithium ascorbate, productivity.

For citation: Kutin IV, Ostrenko KS. Stress, oxidative imbalance, and adaptogens in pig farming: from mechanisms to correction strategies. Ernst Journal of Animal Science. 2026. 2: 57—69. Russian. doi: 10.25687/3034-493X.2026.7.2.004

Введение. Современное промышленное свиноводство характеризуется высокой интенсивностью производства, направленной на достижение максимальной продуктивности в короткие сроки. Однако интенсификация сопровождается комплексом технологических нагрузок, которые нередко превышают физиологические возможности организма животных. В ответ на действие разнообразных стресс-факторов: транспортировка, смена рационов, ветеринарные манипуляции, нарушение микроклимата, высокая плотность содержания, у свиней развиваются генерализованные адаптационные реакции, затрагивающие нейроэндокринную, иммунную, метаболическую и репродуктивную системы [1-3]. Хроническое или чрезмерное воздействие стрессоров приводит к снижению продуктивности, ухудшению качества мяса, росту заболеваемости и экономическим потерям [4-6].

Особую роль в патогенезе стресс-индуцированных состояний играет оксидативный стресс, возникающий при дисбалансе между продукцией активных форм кислорода и активностью антиоксидантной системы [7]. Активация перекисного окисления липидов, повреждение клеточных мембран, митохондрий и ДНК лежат в основе иммуносупрессии, воспалительных процессов и нарушений репродуктивной функции [6, 8, 9]. Критические периоды: послеотъемный у поросят и поздняя супоросность с лактацией у свиноматок, характеризуются наибольшей уязвимостью к оксидативному стрессу [9, 10].

Для минимизации негативных последствий стресса в свиноводстве применяются различные стратегии: оптимизация условий содержания, балансирование рационов, использование антиоксидантов (витамины Е и С, селен, полифенолы), пробиотиков и адаптогенов [5, 11, 12]. Среди адаптогенов нового поколения особый интерес представляет аскорбат лития – органическая соль, объединяющая нейропротекторные свойства лития и антиоксидантные эффекты аскорбиновой кислоты. Данное соединение обладает низкой токсичностью (5 класс), широким терапевтическим коридором и перспективно для повышения стресс-резистентности свиней [13-16]. В отличие от традиционных антиоксидантов, действующих преимущественно на периферии, аскорбат лития способен влиять на центральные механизмы регуляции стресса, что делает его патогенетически обоснованным стресс-протектором.

Цель настоящего обзора – систематизация современных данных о механизмах стресса и оксидативного повреждения у свиней, а также анализ перспектив применения адаптогенов, в частности аскорбата лития, для повышения стрессоустойчивости в условиях интенсивного животноводства.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

1. Обобщить современные представления об этиологии и нейроэндокринных механизмах стресса у свиней.
2. Проанализировать роль оксидативного дисбаланса как универсального механизма повреждения при стрессе.
3. Систематизировать данные о критических периодах стрессовой уязвимости у свиней.
4. Охарактеризовать адаптогены как класс стресс-протекторов и обосновать перспективность аскорбата лития.
5. Определить направления дальнейших исследований для внедрения адаптогенов в практику свиноводства.

Материалы и методы. Настоящий обзор выполнен на основе анализа научной литературы, опубликованной в рецензируемых российских и зарубежных журналах. Поиск источников проводился в базах данных PubMed, Web of Science, Scopus, Google Scholar, eLibrary.ru и КиберЛенинка за период с 1973 по 2026 годы. Основной фокус был сделан на

публикации последних 10 лет (2014–2026 гг.), однако для описания фундаментальных концепций стресса (общий адаптационный синдром, нейроэндокринные основы) привлекались также классические работы предшествующего периода. Поисковые запросы включали комбинации ключевых слов: «стресс свиньи», «оксидативный стресс свиноводство», «адаптогены животноводство», «аскорбат лития», «кортизол свиньи», «перекисное окисление липидов свиньи», «stress pigs», «oxidative stress pig farming», «adaptogens livestock», «lithium ascorbate», «cortisol swine», «lipid peroxidation pigs». Отбор источников проводился по критериям релевантности, научной значимости и наличия оригинальных экспериментальных данных или качественных обобщений. Всего в обзор включено 46 источников, из которых 23 опубликованы в последние 7 лет (2019–2026 гг.), что составляет 50% от общего числа.

Теоретические основы стресс-реакции у сельскохозяйственных животных.

Фундаментальные основы учения о стрессе были заложены в середине XX века Г. Селье, который описал неспецифическую реакцию организма на повреждающие факторы как общий адаптационный синдром. На основании клинических наблюдений был идентифицирован устойчивый симптомокомплекс, проявляющийся гипертрофией коры надпочечников, тимико-лимфатической инволюцией и геморрагически-язвенными поражениями гастродуоденальной зоны [17]. Несмотря на накопленные знания и появление множества теорий, проблема стресса до сих пор остаётся актуальной [1]. Современный нейроэндокринный подход отводит нервной системе ключевую роль в запуске и координации стресс-реакции, которая регулируется механизмами обратной связи, учитывающими внешние воздействия, внутренние потребности и накопленный опыт. Таким образом, стресс-реакция является результатом сложного взаимодействия нервной и эндокринной систем, интегрирующих генетические, физиологические и психологические составляющие [2].

В условиях промышленного животноводства организм животного испытывает функциональные нагрузки сверх физиологической нормы, что отрицательно влияет на адаптивные реакции. Стрессоры подразделяются на физиологические, биологические, физические и психогенные [3]. Согласно современным представлениям, стресс — это комплекс неспецифических и специфических реакций организма, имеющих адаптационную направленность [2]. Неспецифические реакции представляют собой ответ на воздействие стресс-фактора в виде комплекса нейрогуморальных и морфологических изменений [4]. Стресс инициирует выброс в кровь кортизола и катехоламинов (адреналина и норадреналина) для адаптации к экстремальным условиям [2, 18]. Параллельно происходит комплекс морфологических изменений: увеличение надпочечников, инволюция тимуса и образование язв в желудке, что наглядно демонстрирует влияние стресс-факторов на различные системы и нарушение гомеостаза [19–21].

Стресс имеет адаптационную направленность, активируя защитные механизмы организма для предотвращения неблагоприятного воздействия стрессогенных факторов. Это врождённый защитный механизм, который может развиваться в процессе онтогенеза [22, 23]. Физиологический стресс рассматривается как защита от воздействия физических факторов, психологический — от воздействия психогенных факторов [24, 25]. При стрессе, независимо от его причины, наблюдается увеличение процессов липопероксидации и избыточное образование свободных радикалов, что крайне неблагоприятно влияет на обмен веществ, здоровье животных, их продуктивность и качество продукции [1, 4, 7]. Липопероксидация приводит к окислительным повреждениям липидов в клетках, дисбалансу окислительно-восстановительных реакций и повреждению клеточных мембран. Этот процесс сопровождается увеличенной продукцией свободных радикалов, которые могут вызывать повреждения ДНК, белков и других клеточных компонентов [4, 6, 26].

Технологический стресс подразумевает систематическое воздействие различных стресс-факторов: транспортировка, смена рационов, изменение компонентов корма, условия содержания, ветеринарные манипуляции, производственный шум [3, 24]. Это может приводить к стрессовой дезадаптации — нарушению регуляторных механизмов адаптации. Также следует учитывать, что в разные физиологические периоды индивидуальная стресс-резистентность меняется, и организм особенно уязвим в периоды созревания (влияет на дальнейшее развитие и продуктивность) и гестации (влияет на развитие и продуктивность потомства) [10]. Существование эустресса как положительного воздействия, при котором защитные реакции протекают без потерь для организма, важно для полноценной адаптации. Дистресс, являясь антагонистом эустресса, при длительном воздействии ведёт к мобилизации и расходу чрезмерного количества адаптационных резервов, ухудшению физиологических функций, срыву адаптации и развитию соматических и психологических расстройств [23, 27].

Адаптация — системный, развивающийся по стадиям процесс приспособления организма к стрессовым факторам, активация защитных приспособительных механизмов. Адаптация, протекающая на системном уровне с вовлечением всех или большинства систем организма, получила название общего адаптационного синдрома [2]. В его динамике выделяют три стадии. Первая стадия — реакция тревоги: это остропротекающая стадия, происходит активная мобилизация адаптационных процессов в организме в ответ на всякое смещение гомеостаза. Вторая стадия — резистентность: устанавливается повышенная сопротивляемость ко всем стресс-факторам, она носит неспецифический характер. При стрессе, слишком сильном или длительном, когда защитные механизмы не справляются, снижается резистентность не только к действующему, но и другим стрессорам, наступает стадия истощения [3, 5]. Для поддержания продуктивности и качества продукции без негативного воздействия на здоровье животных снижение стресса имеет важное значение для животноводства [28]. В настоящее время для этого используются различные стратегии: оптимизация условий содержания, балансировка рационов, использование биологически активных веществ, в том числе антиоксидантов и адаптогенов [14].

Системные изменения при стрессе: нейроэндокринные, метаболические и клинические маркеры. Стрессовые реакции у животных носят неспецифический характер и варьируются в зависимости от вида, однако выделяются общие паттерны, затрагивающие нейроэндокринную, метаболическую и физиологическую системы. У свиней, как высокочувствительных к стрессу животных, эти реакции выражены ярко, что требует детального анализа для оптимизации их содержания [1, 3, 29]. К неспецифическим поведенческим и физиологическим реакциям относят: снижение или потерю аппетита, психоэмоциональное возбуждение или апатию, мышечный тремор, тахикардию, учащение дыхания, повышение температуры тела, цианоз слизистых оболочек, усиление диуреза и дефекации [1]. Эти симптомы связаны с активацией симпатической нервной системы и гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой оси [30, 31].

Изменения в биохимическом профиле крови служат ключевым индикатором стрессовой нагрузки по следующим показателям: электролитному дисбалансу (снижение уровня калия, натрия, хлора и кальция при одновременном повышении неорганического фосфора) [32, 33]; нарушению липидного и белкового обмена (увеличение свободных жирных кислот, холестерина, пировиноградной кислоты, снижение уровня летучих жирных кислот и альбуминов) [34, 35]; окислительному стрессу (активация перекисного окисления липидов с накоплением малонового диальдегида) [20, 26]; гормональному сдвигу (повышение кортизола, катехоламинов, адренотропного гормона, а также снижение мелатонина, инсулина, лептина и вазопрессина) [36].

Физиологические реакции на стресс у животных охватывают изменения на уровне органов и систем. Со стороны сердечно-сосудистой системы повышается сердечный ритм и артериальное давление для обеспечения быстрого кровоснабжения мышц и органов [24, 37]. Дыхательная система стимулирует увеличение частоты дыхания и объёма вдоха для повышения поступления кислорода [29]. Замедление пищеварения в виде снижения перистальтики и аппетита вплоть до его полного отсутствия — это реакция со стороны пищеварительной системы [22, 34]. Активация симпатической нервной системы перераспределяет ресурсы организма на более важные в данный момент функции. Происходят различные метаболические изменения в липидном, белковом и других обменах, а также активация нейроэндокринной системы с выделением различных гормонов и медиаторов [22]. У животных наблюдаются различные поведенческие изменения, например агрессивность, апатия или изменение пищевого поведения [24, 28, 37]. Стресс оказывает влияние на репродуктивную функцию: у животных, находящихся в стрессовом состоянии, снижается репродуктивная активность, могут происходить задержки половой охоты, ухудшение качества ооцитов и увеличение количества абортотворений [31, 38, 39].

Молекулярные основы и клинические последствия оксидативного дисбаланса у свиней. Оксидативный стресс в организме развивается, когда продукция активных форм кислорода начинает превышать естественные возможности антиоксидантной системы [7, 6]. У свиней это состояние ассоциируется с воспалением, нарушением метаболизма, снижением продуктивности и качества продукции. Активация ядерного фактора транскрипции NF-κB как контролера экспрессии генов иммунного ответа и апоптоза происходит при воздействии активных форм кислорода [40, 41]. Стимулированная таким образом выработка провоспалительных цитокинов провоцирует продукцию новых свободных радикалов, замыкая порочный круг, где окислительный стресс запускает воспаление, а воспаление стимулирует окислительный стресс [41, 42]. Данный механизм лежит в основе целого ряда патологий, включая синдром «шелковичного сердца», повышение эпителиальной/кишечной проницаемости и каннибализм [43, 44].

Клинические проявления оксидативного стресса разнообразны. Под действием избыточного образования активных форм кислорода частично подавляется активность лимфоцитов и фагоцитов, что приводит к иммуносупрессии (снижению резистентности к бактериальным и вирусным агентам) [6, 8, 37]. Метаболические нарушения обусловлены перекисным окислением липидов и деградацией белков, что приводит к мышечной дистрофии и гепатопатиям [6, 9, 42]. Кроме того, избыток активных форм кислорода индуцирует апоптоз и некроз, повреждая ДНК и митохондриальные структуры.

Одним из периодов, характеризующихся высоким риском развития оксидативного стресса у свиней, является послеотъёмный период у поросят. Он представляет собой критическую фазу, сопровождающуюся социальным стрессом, резкой сменой рациона и неблагоприятными воздействиями различных стресс-факторов [8, 10]. Кормовой стресс является результатом перехода с легкоусвояемого молока свиноматки на твёрдый корм в основном из растительных компонентов. Непереваренный белок попадает в толстый кишечник и становится доступным для патогенных бактерий, способных вызвать воспаление и оксидативный стресс [9, 10]. Антиген бета-конглицинин сои способен индуцировать оксидативный стресс и воспалительные процессы как часть иммунного ответа на антиген [10, 45]. Другим критическим периодом является поздняя супоросность и лактация у высокопродуктивных свиноматок. В этот период происходит переход от анаболизма к катаболизму, резко возрастает потребность в энергии и антиоксидантной защите, что делает организм свиноматки особенно уязвимым к оксидативному повреждению [8, 9].

Нейроэндокринные механизмы стресс-индуцированных нарушений у свиней.

Стрессовое воздействие любой этиологии на организм вызывает ответную комплексную реакцию со стороны нейроэндокринной системы, направленную на регуляцию адаптации. Однако интенсивные или длительные воздействия стресс-факторов перегружают систему адаптации, приводя к дисфункции или истощению, что затрагивает гомеостаз организма и нарушает оптимальное функционирование его систем — метаболической, иммунной и репродуктивной [22, 27, 29]. При получении информации о воздействии стресс-фактора гипоталамус инициирует выработку кортикотропин-рилизинг-гормона, который стимулирует переднюю долю гипофиза к секреции адренотропного гормона. Последний, в свою очередь, индуцирует синтез кортизола в коре надпочечников. Кортизол играет ключевую роль в мобилизации энергетических ресурсов, усиливая глюконеогенез, липолиз и протеолиз [38]. Однако хроническая активность гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой оси приводит к нарушению системы отрицательной обратной связи, что может вызывать избыточное накопление кортизола и развитие патологических состояний [40, 46].

Кортизол как основной гормон стресса оказывает многовекторное воздействие на организм свиней. С одной стороны, он способствует адаптации, повышая уровень глюкозы в крови за счёт активации глюконеогенеза и мобилизации жирных кислот [38, 19]. С другой стороны, длительное повышение уровня кортизола приводит к иммуносупрессии, подавляя активность лимфоцитов, макрофагов и нейтрофилов, а также снижая синтез провоспалительных цитокинов [27, 30]. Стрессовые ситуации подавляют репродуктивную функцию через ингибирование гипоталамо-гипофизарно-гонадной оси. У лактирующих свиноматок стресс подавляет секрецию пролактина, что приводит к снижению молочной продуктивности и ухудшению выживаемости поросят.

Методы диагностики и оценки стресса у свиней. Эффективная коррекция стресс-индуцированных состояний невозможна без объективной и своевременной диагностики стресса. В промышленном свиноводстве оценка стрессовой нагрузки у животных традиционно осложняется отсутствием вербализованной обратной связи, стрессогенностью самих процедур отбора проб и необходимостью быстрого принятия решений. Наиболее доступным и не требующим специального оборудования подходом является регистрация поведенческих изменений. При остром стрессе у свиней наблюдаются двигательное возбуждение, вокализация (визг, хрюканье), попытки побега, тахипноэ, тремор мышц. При хроническом стрессе, напротив, развиваются апатия, снижение пищевой и исследовательской активности, лежачее положение, стереотипии (бордюрный грыз, «пустое жевание», маятникообразные движения головы) [24, 29, 30]. Поведенческие методы широко доступны для фермерского уровня, однако их недостатками являются субъективность, трудоёмкость и невозможность выявления субклинических форм стресса [21].

Основным биохимическим маркером стрессовой реакции у свиней считается концентрация кортизола [24, 28, 34]. Наиболее физиологично исследование кортизола в слюне, отражающее свободную, биологически активную фракцию гормона, тогда как в сыворотке крови определяется общий кортизол, включающий связанные с белками фракции. Важным методическим ограничением является циркадный ритм секреции кортизола с пиком в утренние часы и его быстрая реакция на стресс-факторы — рост через 5–15 минут после воздействия. Для ретроспективной оценки стресса перспективно определение кортизола в фекалиях, отражающего интегральный уровень за 12–24 часа [43, 46]. Параллельно с кортизолом целесообразно исследовать соотношение нейтрофилов к лимфоцитам (стресс-лейкограмму), которое при хроническом стрессе сдвигается в сторону нейтрофилии за счёт апоптоза лимфоцитов под действием глюкокортикоидов.

Ключевыми показателями оксидативного стресса, тесно связанного с общей стресс-реакцией, являются малоновый диальдегид (МДА) как конечный продукт перекисного окисления липидов, диеновые конъюгаты как ранние продукты липопероксидации, а также показатели антиоксидантной защиты — общая антиоксидантная активность, активность супероксиддисмутазы, каталазы и глутатионпероксидазы в эритроцитах [6, 8, 26]. Наиболее чувствительным показателем редокс-статуса клетки служит соотношение восстановленного глутатиона к окисленному (GSH/GSSG). Повышение МДА и снижение активности антиоксидантных ферментов свидетельствуют об истощении антиоксидантной системы и развитии оксидативного стресса.

Отдельного внимания заслуживают белки теплового шока семейства HSP70, которые рассматриваются как универсальный маркер клеточного стресса. При воздействии различных стресс-факторов (тепловой, оксидативный, технологический) происходит внутриклеточная аккумуляция HSP70, определяемая иммуноферментными методами. Преимуществом HSP70 является более медленная динамика по сравнению с кортизолом, что делает его удобным для диагностики хронического стресса [42, 39].

Среди инструментальных методов заслуживает внимания инфракрасная термография. Повышение температуры в области глазного яблока и века коррелирует с активацией симпатической нервной системы и увеличением уровня катехоламинов. Метод неинвазивен и позволяет проводить групповой скрининг за секунды, однако требует дорогостоящей тепловизионной аппаратуры и учёта внешних факторов (температура воздуха, влажность, сквозняки) [45]. Другим подходом является регистрация частоты сердечных сокращений и её вариабельности с помощью беспроводных датчиков, фиксируемых на ухе или груди свиньи. Тахикардия и снижение вариабельности сердечного ритма являются ранними и объективными признаками стресса [29, 30].

Для комплексной оценки соотношения про- и антиоксидантных систем используется коэффициент оксидативного стресса (отношение МДА к общей антиоксидантной активности), а в клинической практике свиноводства также применяется интегральный индекс стресс-чувствительности, сочетающий уровень кортизола, соотношение нейтрофилов/лимфоцитов и концентрацию глюкозы [4, 5, 9]. Углублённая оценка МДА, соотношения GSH/GSSG и HSP70 показана при возникновении вспышек заболеваний или в рамках научно-исследовательских работ. Таким образом, комплексное применение поведенческих, биохимических и инструментальных методов позволяет объективно оценить уровень стресса у свиней, выявить критические периоды оксидативной уязвимости и обосновать необходимость применения адаптогенов [4, 11].

Адаптогены как стресс-протекторы: общая характеристика и перспективы применения аскорбата лития. В современной научной литературе термин «адаптоген» прочно закрепился благодаря Н. В. Лазареву, который в середине XX века предложил его для обозначения веществ, повышающих неспецифическую резистентность организма к разнообразным стрессовым воздействиям [46]. Сегодня понимание механизмов действия этих соединений существенно расширилось: акцент делается на их мультифакторном влиянии. Адаптогены способны комплексно модулировать активность центральной нервной системы (в том числе через регуляцию нейротрансмиттеров), воздействовать на эндокринную регуляцию (прежде всего на гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковую ось и уровень кортизола), а также проявлять антиоксидантные свойства за счёт усиления эндогенной антиоксидантной защиты. При этом ключевыми критериями для отнесения вещества к адаптогенам по-прежнему остаются его способность защищать организм от широкого спектра негативных факторов, восстанавливать нарушенный физиологический гомеостаз и обладать приемлемым профилем безопасности [47, 48].

Особое практическое значение адаптогены приобретают в ветеринарии, в частности в интенсивном свиноводстве. В условиях современных производств животные регулярно сталкиваются с технологическими стрессами, что ведёт к нарушению гомеостаза, снижению продуктивности и повышению риска заболеваний. В этой связи применение адаптогенов рассматривается как рациональная стратегия для коррекции стресс-индуцированных нарушений [48].

Традиционно адаптогены классифицируют по происхождению, что напрямую отражает различия в их химическом составе, механизмах действия и спектре эффектов.

Растительные адаптогены (фитоадаптогены) – наиболее изученная группа. К числу значимых представителей относят женьшень (*Panax ginseng*), родиолу розовую (*Rhodiola rosea*), элеутерококк колючий (*Eleutherococcus senticosus*), лимонник китайский (*Schisandra chinensis*) и аралию маньчжурскую [46]. Их фармакологическая активность обусловлена двумя основными классами биологически активных соединений. Тритерпеновые сапонины (например, гинзенозиды в женьшене) оказывают выраженное влияние на гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковую систему: они способны модулировать чувствительность рецепторов к кортикотропин-рилизинг-гормону (CRH) и адренкортикотропному гормону (АКТГ), обеспечивая «нормализующий» эффект — сглаживая избыточный выброс кортизола при стрессе, но не подавляя его полностью в нормальных условиях [49]. Фенилпропаноиды и их производные (розавин, салидрозид, лигнаны лимонника) участвуют в регуляции стресс-ответа, повышают устойчивость тканей к гипоксии и способствуют поддержанию высокой работоспособности [50].

На практике это реализуется через целый комплекс эффектов: ингибирование моноаминоксидазы (что ведёт к повышению концентрации дофамина и серотонина в синаптической щели и улучшает когнитивные функции, снижает тревожность); активацию эндогенных антиоксидантных ферментов (супероксиддисмутаза, каталазы, глутатионпероксидазы) и прямое связывание свободных радикалов; оптимизацию митохондриальной функции (повышение синтеза АТФ, оптимизация дыхательной цепи); иммуномодулирующее и противовоспалительное действие (подавление провоспалительных сигнальных путей, таких как NF-κB и MAPK, и снижение продукции цитокинов, например IL-6 и TNF-α) [51].

Синергизм различных компонентов в составе растения усиливает общий адаптогенный эффект. Однако, несмотря на широкий спектр действия, большинство природных адаптогенов обладают умеренной антиоксидантной активностью и требуют длительного курсового применения для достижения устойчивого эффекта. Кроме того, стресс-протекторный эффект ограничен вариативностью химического состава в зависимости от условий произрастания и заготовки, что создает трудности при стандартизации [46, 49].

Адаптогены животного происхождения включают препараты на основе пантов марала и северного оленя, а также компоненты, выделенные из морских биоресурсов [52]. Особого внимания заслуживает направление, связанное с использованием вторичных продуктов переработки рыбной промышленности: в условиях Приморского края проводились исследования по применению таких отходов в качестве источника природных адаптогенных веществ для поросят-отъёмышей, что является перспективным изысканием с точки зрения ресурсосбережения и поиска средств поддержки молодняка в критические периоды выращивания [52]. Действие таких препаратов обусловлено богатым набором биологически активных молекул: пептидов, аминокислот, факторов роста (например, IGF-1, TGF-β), микро- и макроэлементов, липидов [46].

Синтетические адаптогены — это искусственно созданные соединения, которые разрабатываются для целенаправленного воздействия на конкретные звенья стресс-ответа

и метаболизма. Их преимущество заключается в более предсказуемом фармакологическом эффекте и возможности точной дозировки. Примерами служат протеинат селена («Селенопиран»), дигидрохверцетин и некоторые соединения лития [51].

Селен в форме протеината лучше усваивается и дольше циркулирует в крови, обеспечивая пролонгированную антиоксидантную поддержку; в сочетании с витамином Е наблюдается синергия. Витамин Е обрывает цепь перекисного окисления липидов в мембранах, а селенозависимые ферменты (глутатионпероксидаза) обезвреживают образующиеся гидроперекиси [53, 54].

Механизм действия дигидрохверцетина (флавоноид) обуславливает многоуровневую систему с разветвленной структурой отсроченного эффекта. Напрямую нейтрализует свободные радикалы и хелатирует ионы переходных металлов (Fe, Cu), катализирующих образование гидроксильных радикалов, с последующей модуляцией сигнальных путей (в частности, влияет на Nrf2-зависимую экспрессию антиоксидантных генов, усиливая эндогенную защиту), что оказывает метаболические эффекты (улучшает чувствительность к инсулину, регуляция липидного обмена и снижение продукции провоспалительных медиаторов). Отдельно стоит отметить сосудистый и реологический эффект (улучшает микроциркуляцию, снижает агрегацию тромбоцитов, что особенно важно при стрессорных нарушениях кровотока) [55, 56].

Аскорбат лития как перспективный адаптоген полимодального действия.

Среди синтетических адаптогенов нового поколения особый интерес представляет аскорбат лития — органическая соль, в которой катион лития соединены с анионом аскорбиновой кислоты, обеспечивая синергетический эффект [57]. Литий участвует в модуляции нейромедиаторов (серотонин, дофамин), стабилизирует мембраны клеток и уменьшает окислительный стресс [58]. Аскорбиновая кислота обеспечивает антиоксидантную защиту посредством нейтрализации свободных радикалов, участвует в синтезе коллагена, стимулирует активность иммунных клеток [59].

Основной механизм действия аскорбата лития направлен на воздействие на ферментативную систему обмена гамма-аминомасляной кислоты (ГАМК) — ключевого тормозного нейромедиатора. В отличие от седативных средств и транквилизаторов, при таком механизме действия не происходит блокировки нейрорецепторов мозга, что является более физиологичным для организма и позволяет избежать угнетения поведения и продуктивности животных, которое часто наблюдается при использовании классических седативных препаратов [59].

Согласно данным исследований на крысах, безопасная доза аскорбата лития составляет 10–20 мг/кг массы тела в сутки, предельно допустимая доза — 50 мг/кг массы тела в сутки. Аскорбат лития относится к соединениям 5 класса токсичности (практически нетоксичные вещества) [57, 59]. При соблюдении рекомендуемых дозировок аскорбат лития является безопасным соединением, обладающим широким стресс-протекторным и антиоксидантным потенциалом, что расширяет перспективы его применения в животноводстве. Исследования на свиниматках показали, что применение аскорбата лития в дозе 10 мг/кг корма способствовало классическому стресс-протекторному эффекту обеспечивая поддержания концентрации уровня кортизола в сыворотке крови на 15–20% на физиологическом уровне. Одновременно проявляется антиоксидантный эффект за счет уменьшения концентрации малонового диальдегида (МДА) — ключевого маркера перекисного окисления липидов, повышению активности глутатионпероксидазы, что свидетельствует о выраженном антиоксидантном эффекте [16].

Кроме того, отмечено увеличение молочной продуктивности и сохранности поросят в подсосный период, что подтверждает практическую значимость применения данного адаптогена в критический период лактации [59].

В отличие от природных адаптогенов, которые требуют стандартизации по активным веществам и часто демонстрируют вариабельность эффектов, аскорбат лития представляет собой химически чистое соединение с воспроизводимыми фармакологическими свойствами, что делает его более предсказуемым инструментом для коррекции стресса.

Сравнительный анализ показывает, что большинство природных адаптогенов обладают умеренной антиоксидантной активностью и оказывают преимущественно тонизирующее действие на центральную нервную систему, но их стресс-протекторный эффект часто ограничен из-за необходимости длительного курсового применения и недостаточно выраженного влияния на ключевые звенья оксидативного стресса [Хабибуллин]. В отличие от них, аскорбат лития сочетает в себе центральное нейромодулирующее действие (через ГАМК-ергическую систему) с мощным периферическим антиоксидантным эффектом (за счёт аскорбиновой кислоты), что позволяет воздействовать одновременно на два ключевых звена патогенеза стресса: нейроэндокринную дисрегуляцию и оксидативный дисбаланс.

Таким образом, разнообразие происхождения и механизмов действия адаптогенов открывает широкие возможности для их применения в ветеринарии, где они могут стать эффективным инструментом профилактики и коррекции стресс-индуцированных нарушений. При этом аскорбат лития, благодаря своему двойному механизму действия, высокой безопасности и воспроизводимости эффекта, представляет собой наиболее перспективный адаптоген для внедрения в практику промышленного свиноводства.

Заключение. Обобщение результатов исследований показывает, что технологические и кормовые стресс-факторы индуцируют каскад нейроэндокринных нарушений, включающий гиперпродукцию кортизола и катехоламинов, которые закономерно приводят к иммуносупрессии, оксидативному повреждению клеток и снижению репродуктивной функции [1, 4, 16]. Хронический стресс переводит адаптационные резервы организма в русло дистресса с формированием метаболического «порочного круга», что подчёркивает интегративную роль стресса в снижении продуктивности свиней [19].

Независимо от этиологии стрессора, ключевым звеном повреждения является дисбаланс в системе прооксиданты/антиоксиданты с активацией NF- κ B-зависимого воспаления, что делает оксидативный стресс универсальной мишенью для коррекции [40, 41, 42]. Критические периоды, такие как ранний постнатальный онтогенез поросят и лактационный период у свиноматок, характеризуются наиболее низкой антиоксидантной ёмкостью плазмы, что диктует необходимость обязательной фармакологической поддержки именно в эти фазы. Традиционно используемые антиоксиданты (витамины Е и С, селен, полифенолы) эффективны преимущественно на периферии, но не воздействуют на центральные механизмы регуляции стресса [11, 42]. Именно это ограничение открывает перспективу для применения адаптогенов как класса соединений, способных повышать неспецифическую резистентность организма к широкому спектру стрессовых факторов [41, 44].

Адаптогены, благодаря своему комплексному действию на нейроэндокринную и антиоксидантную системы, представляют собой патогенетически обоснованный подход к коррекции стресс-индуцированных состояний в свиноводстве. В отличие от седативных средств и транквилизаторов, адаптогены не блокируют нейрорецепторы, а физиологически модулируют нейромедиаторные системы, что исключает угнетение поведения и продуктивности животных. Среди адаптогенов нового поколения наиболее перспективным представляется аскорбат лития, который сочетает центральное нейромодулирующее действие с мощным периферическим антиоксидантным эффектом, что подтверждается

снижением уровня кортизола, малонового диальдегида и повышением активности антиоксидантных ферментов в экспериментальных исследованиях [16].

Важным аспектом применения адаптогенов в животноводстве является их благоприятный токсикологический профиль. Соединения, относимые к классу адаптогенов (как природного, так и синтетического происхождения), при соблюдении рекомендуемых дозировок характеризуются низкой токсичностью и отсутствием тератогенного действия, что делает их безопасными для длительного применения у продуктивных животных.

Таким образом, адаптогены представляют собой перспективный класс стресс-протекторов для свиноводства, сочетающий нейромодулирующее действие с антиоксидантной активностью и низкой токсичностью. Переход от эмпирического применения отдельных антиоксидантов к патогенетически обоснованному использованию адаптогенов двойного действия (центральная нервная система и периферические антиоксидантные системы) может стать стратегическим направлением повышения стрессоустойчивости и продуктивности свиней в условиях интенсивного животноводства.

Литература

1. Курдеко А.П., Богомольцева М.В., Богомольцев А.В. Стресс: диагностика, лечение, профилактика : учеб.-метод. пособие. Витебск: ВГАВМ, 2017. 24 с.
2. Гуцол Л.О., Гузовская Е.В., Серебренникова С.Н., Семинский И.Ж. Стресс (общий адаптационный синдром) // БМЖ. 2022. № 1. С. 70 – 80.
3. van der Staay F.J., Schuurman T., Hulst M. et al. Effects of chronic stress: a comparison between tethered and loose sows // Physiology & Behavior. 2010. Vol. 100, № 2. P. 154 – 164.
4. Остренко К.С., Галочкин В.А., Громова О.А. и др. Аскорбат анион – эффективный противострессовый лиганд нового поколения для лития / К. С. Остренко, // Фармакокинетика и фармакодинамика. 2017. № 2. С. 45 – 52.
5. Остренко К.С., Галочкина В.П. Влияние адаптогенов нового поколения на продуктивность свиней // Сб. науч. тр. СКНИИЖ. 2019. № 2. С. 59 – 62.
6. Lykkesfeldt J., Svendsen O. Oxidants and antioxidants in disease: oxidative stress in farm animals // The Veterinary Journal. 2007. Vol. 173, № 3. P. 502 – 511.
7. Droge W. Free radicals in the physiological control of cell function // Physiological Reviews. 2002. Vol. 82, № 1. P. 47 – 95.
8. Berchieri-Ronchi C.B., Kim S.W., Zhao Y. et al. Oxidative stress status of highly prolific sows during gestation and lactation // Animal. 2011. Vol. 5, № 11. P. 1774 – 1779.
9. Hao Y., Xing M., Gu X. Research progress on oxidative stress and its nutritional regulation strategies in pigs // Animals. 2021. Vol. 11, № 5. P. 1384.
10. Wang L., Li W., Xin S. et al. Soybean glycinin and β -conglycinin damage the intestinal barrier by triggering oxidative stress and inflammatory response in weaned piglets // European J. of Nutrition. 2023. Vol. 62, № 7. P. 2841 – 2854.
11. Шабанов П.Д. Адаптогены и антигипоксантаы // Обзоры по клинической фармакологии и лекарственной терапии. 2003. № 3. С. 50 – 81.
12. Nekrasov R., Ostrenko K., Ovcharova A. et al. Effect of dihydroquercetin and vitamins E, C on the biochemical status and productive qualities of pigs under stress // Agricultural Biology. 2023. Vol. 58, № 4. P. 56 – 70.
13. Беккер Р.А., Быков Ю.В. Препараты лития в психиатрии, наркологии и неврологии. Ч. II. Биохимическая // Acta Biomedica Scientifica. 2019. № 2. С. 80 – 100.
14. Rowe M.K., Chuang D.M. Lithium neuroprotection: molecular mechanisms and clinical implications // Expert Reviews in Molecular Medicine. 2004. Vol. 6, № 21. P. 1 – 18.
15. Остренко К.С., Сардарян И.С. Исследование аскорбата лития на эмбриотоксичность и тератогенность у крыс линии Вистар // Молодой ученый. 2016. № 1 (105). С. 57 – 59.
16. Ostrenko K., Nekrasov R., Ovcharova A. et al. The Effect of Lithium Salt with Ascorbic Acid on the Antioxidant Status and Productivity of Gestating Sows // Animals. 2022. Vol. 12, № 7. P. 915.
17. Салехов С.А. Патогенетический анализ достоверности критериев классической триады стресса Г. Селье // Вестн. НовГУ. 2019. № 3 (115). С. 28 – 30.
18. Абрамович С.Г. Неспецифическая адаптационная реактивность и её роль в физиотерапии // БМЖ. 2001. № 1. С. 5 – 9.
19. Chrousos G.P. Stress and disorders of the stress system // Nature Reviews Endocrinology. 2009. Vol. 5, № 7. P. 374 – 381.

20. Патологическая физиология экстремальных состояний / под ред.: П.Д. Горизонтова, Н.Н. Сиротинина. М.: Медицина, 1973. 383 с.
21. Панин Л.Е. Биохимические механизмы стресса / Л.Е. Панин; отв. ред. Д.Н. Маянский. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1983. 233 с.
22. Юкомзан Е.В. Адаптационные механизмы при различных видах стресса у животных // E-Scio. 2022. № 1 (64). С. 309 – 324.
23. Михайлис А.А. Эустресс, дистресс и суперстресс как варианты течения стресса: экспериментальные подходы, клинические параллели, патофизиологические основы // Здоровье и образование в XXI веке. 2008. — № 4. — С. 593–594.
24. Фёдорова А.О., Кухаренко Н.С. Стресс-фактор и реакция организма животных на его влияние : моногр. Благовещенск: Дальневосточный ГАУ, 2021. 216 с.
25. Иващенко В.В., Кирпатовский В.И., Чернышев И.В. и др. Гипохлорит натрия и общий адаптационный синдром Селье // ЭКУ. 2012. № 3. С. 15 – 18.
26. Аникин Д.А., Соловьева И.А., Демко И.В. и др. Свободнорадикальное окисление как патогенетическое звено метаболического синдрома // Ожирение и метаболизм. 2022. Т. 19, № 3. С. 306 – 316.
27. McEwen B.S. Physiology and neurobiology of stress and adaptation: central role of the brain // Physiological Reviews. 2007. Vol. 87, № 3. P. 873 – 904.
28. Moberg G.P., Mench J.A. Biology of animal stress. Wallingford: CABI Publishing, 2000. 388 p.
29. Ермакова И.В. Современные представления о механизмах регуляции функции гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы // Новые исследования. 2014. № 4 (41). С. 77-86.
30. Кубасов Р.В. Гормональные изменения в ответ на экстремальные факторы внешней среды // Вестн. РАМН. 2014. № 9-10. С. 102 – 109.
31. Литвицкий П.Ф. Нарушения ионного обмена // ВСП. 2015. № 3. С. 349 – 357.
32. Ковальчикова М., Ковальчик К. Адаптация и стресс при содержании и разведении сельскохозяйственных животных. М.: Колос, 1978. 271 с.
33. Ангиров А.В., Манжиев В.И., Мыева А.В. Стресс как физиологическая реакция: нейроэндокринные механизмы и его влияние на организм // Вестн. науки. 2024. № 12(81). С. 1420–1426.
34. Немец В.В., Виноградова Е.П. Стресс и стратегии поведения // Нац. психологический журн. 2017. № 2 (26). С. 59 – 72.
35. Беляева И.А. Стресс и его влияние на сердечно-сосудистую систему // Терапия. 2022. Т. 8, № 9. С. 119 – 128.
36. Лебедева Д.А., Игонина Т.Н., Брусенцев Е.Ю. и др. Влияние гонадотропной стимуляции яичников в условиях хронического психосоциального стресса на качество ооцитов мышей // Рос. физиологический журн. им. И. М. Сеченова. 2024. Т. 110, № 6. С. 930 – 944.
37. Gessner D.K., Fiesel A., Most E. et al. Supplementation of a grape seed and grape marc meal extract decreases activities of the oxidative stress-responsive transcription factors NF-κB and Nrf2 in the duodenal mucosa of pigs // Acta Veterinaria Scandinavica. 2013. Vol. 55, № 1. P. 18.
38. Corset A., Remot A., Graulet B. et al. Effects of parity and week after calving on the metabolic, redox, and immune status of dairy cows // J. Dairy Sci. 2024. Vol. 107, № 10. P. 8592 – 8608.
39. Клейменова Н.В., Смагина Т.В., Химичева С.Н. Терапия последствий каннибализма в промышленном свиноводстве // Вестн. ОрелГАУ. 2016. № 2. С. 84 – 88.
40. Кохан С.Т., Кривошеева Е.М. Экспериментальное исследование антиоксидантных свойств растительных адаптогенов // Вестн. фармации. 2010. № 4 (50). С. 29 – 33.
41. Трофимова Л.К., Сурова И.А., Маслова М.В. Влияние однократного иммобилизационного стресса на метаболизм ГАМК и поведение беременных и небеременных самок крыс в раннем постстрессорном периоде // Нейрохимия. 2009. Т. 26, № 3. С. 220 – 224.
42. McComb M.A. et al. Expression of stress proteins in porcine tissues: developmental changes and effect of immunological challenge // J. Anim. Sci. 1997. Vol. 75, № 1. P. 104 – 109.
43. Ostrenko K.S., Lemiasheuski V.O., Ovcharova A.N. et al. Effect of adaptogens on the quality of pig meat // Ukrainian J. of Ecology. 2020. Vol. 10, № 1. P. 344 – 348.
44. Cruz Neto G.A. et al. Infrared thermography as a non-invasive method to quantify the heat stress response in weaned piglets after road transport in a semi-arid region // International J. of Biometeorology. 2025. Vol. 69, № 3. P. 633 – 642.
45. Stewart M., Webster J.R., Schaefer A.L. et al. Infrared thermography as a non-invasive tool to assess stress in pigs // Animal Welfare. 2015. Vol. 24, № 2. P. 137 – 145.
46. Panossian A., Hambardzumyan M., Hovhanissyan A., Wikman G. The adaptogens rhodiola and schizandra modify the response to immobilization stress in rabbits by suppressing the increase of phosphorylated stress-activated protein kinase, nitric oxide and cortisol // Drug Target Insights. 2007. Vol. 2. P. 39 – 54.

47. Shantanova L.N., Olennikov D.N., Matkhanov I.E. et al. Rhaponticum uniflorum and Serratula centauroides Extracts Attenuate Emotional Injury in Acute and Chronic Emotional Stress // *Pharmaceuticals (Basel)*. 2021. Vol. 14, № 11. P. 1186.
48. Such S., Puchalski C., Kogut Ł., Zaguła G. System-Level, Molecular and Cellular Mechanisms of Selected Plant Adaptogens-A Review // *Nutrients*. 2026. Vol. 18, № 6. P. 931.
49. Кохан С.Т., Патеюк А.В., Кривошеева Е.М. Стресс-протекторное действие растительных адаптогенов в эксперименте // *Acta Biomedica Scientifica*. 2015. № 3 (103). С. 38 – 42.
50. Максимович Н.Е., Бонь Е.И. Белки теплового шока. Свойства. Роль в адаптации. Методические подходы к определению // *Биомедицина*. 2020. № 16 (2). С. 60 – 67.
51. Алексеева Э.А., Шантанова Л.Н. Молекулярные механизмы действия растительных адаптогенов // *Вестн. Бурятского гос. ун-та. Медицина и фармация*. 2021. № 2. С. 16 – 22.
52. Хабибуллин Р.М., Миронова И.В., Хабибуллин И.В. и др. Влияние адаптогенов растительного и животного происхождения и физических нагрузок на организм // *Наука и спорт: соврем. тенденции*. 2022. Т. 10, № 1. С. 49 – 54.
53. Kurkutow E.O., Shainyan B.A. Iodine-Mediated Alkoxyseleenylation of Alkenes and Dienes with Elemental Selenium // *Molecules*. 2022. Vol. 27, № 19. P. 6169.
54. Миних В.Б. Базовые аспекты метаболизма селена и биосинтеза селенопротеинов в организме человека // *Успехи биологической химии*. 2022. Т. 62. С. 369 – 390.
55. Миняйло Л.А., Корчина Т.Я., Корчин В.И. и др. Оценка антиоксидантного действия дигидрокверцетина у взрослых жителей Севера в условиях неблагоприятных воздействий среды обитания // *Здоровье населения и среда обитания*. 2023. Т. 31, № 4. С. 63 – 69.
56. Халилов Р.А., Джафарова А.М., Рабаданова З.Г., Джафаров М.Б. Влияние дигидрокверцетина на интенсивность оксидативного стресса в митохондриях печени крыс при гипотермии // *Рос. физиологический журн. им. И.М. Сеченова*. 2024. Т. 110, № 6. С. 945 – 958.
57. Пронин А.В., Громова О.А., Сардарян И.С. и др. Адаптогенные и нейрпротективные свойства аскорбата лития // *Журн. неврологии и психиатрии им. С.С. Корсакова*. 2016. Т. 116, № 12. С. 86 – 91.
58. Torshin I.Y., Gromova O.A., Ostrenko K.S. et al. Lithium Ascorbate as a Promising Neuroprotector: Fundamental and Experimental Studies of an Organic Lithium Salt // *Molecules*. 2022. Vol. 27, № 7 (30). P. 2253.
59. Gęgotek A., Skrzydlewska E. Antioxidative and Anti-Inflammatory Activity of Ascorbic Acid // *Antioxidants (Basel)*. 2022. Vol. 11, № 10. P. 1993.

Общие вопросы изучения катионно-анионного баланса в рационах молочных коров

Новгородова И.П., Логвинова Т.И.

ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста,
Московская обл., Россия

Аннотация. В обзоре представлен анализ литературных данных по изучению катионно-анионного баланса (КАБ) в рационах коров. Исследования, связанные с влиянием различных рационов на состояние и продуктивность коров является актуальной. Показатель КАБ определяет соотношение в кормах некоторых ионов, к основным из которых относятся натрий (Na^+), калий (K^+), хлориды (Cl^-) и сульфаты (SO_4^-). При составлении рационов необходимо проводить оценку содержания в них макро- и микроминералов. Очень важным критерием в животноводческих хозяйствах является проведение специалистами по кормлению лабораторного анализа рационов с целью отнесения их к щелочным или кислотным в определенный физиологический период животного (сухостойный период, отел, лактация). Многочисленные исследования, проведенные учеными, свидетельствуют о целесообразности использования рационов с разным составом в зависимости от физиологического состояния, времени года, климата и т.д. Рационы с более высоким катионно-анионным составом помогает устранять проблемы, возникающие в переходный период такие как смещение сычуга, сокращение жвачной активности, раздражение стенок рубца и снижение потребления корма, понижение показателей жира молока. В начале лактации коровам необходимо скармливать буферные вещества для оптимальной работы рубца и повышения КАБ. При скармливании этих веществ поднимается уровень КАБ, способствующий нейтрализации ацидоза и сопутствующих ему проблем. Отмечено положительное влияние КАБ на молочную продуктивность у коров. Таким образом, регулирование катионно-анионного баланса в зависимости от физиологического состояния животного необходимо учитывать для повышения эффективности животноводства и оптимизации процессов кормления.

Ключевые слова: крупный рогатый скот, коровы, рацион, катионно-анионный баланс (КАБ), ацидоз, гипокальциемия.

Для цитирования: Новгородова И.П., Логвинова Т.И. Общие вопросы изучения катионно-анионного баланса в рационах молочных коров // Успехи наук о животных. 2026. № 2. С. 70–81. doi: 10.25687/3034-493X.2026.7.2.005

General issues of studying the cation-anion balance in the diets of dairy cows

I.P. Novgorodova, T.I. Logvinova

L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry
Moscow Region, Russia

Abstract. The review presents an analysis of the literature data on the study of cation-anion balance (CAB) in the diets of cows. Research related to the influence of different diets on the condition and productivity of cows is relevant. The CAB indicator determines the ratio of certain ions in the feed, the main ones being sodium (Na^+), potassium (K^+), chlorides (Cl^-), and sulfates (SO_4^-). When compiling rations, it is necessary to assess the content of macro- and micronutrients in them. A very important criterion in livestock farms is the conduct of laboratory analysis of diets by feeding specialists in order to classify them as alkaline or acidic in a certain physiological period of the animal (dry period, calving, lactation). Numerous studies conducted by scientists indicate the advisability of using diets with different compositions depending on the physiological state, season, climate, etc. Diets with a higher cationic-anionic composition help to eliminate problems that arise during the transition period such as rennet displacement, reduction of ruminant activity, irritation of the scar walls and a decrease in feed consumption, and a decrease in milk fat indicators. At the beginning of lactation, cows need to be fed buffer substances for optimal rumen function and increased CAB. Feeding buffer substances increases the level of CAB, which helps to neutralize acidosis and related problems. CAB has been shown to have a positive effect on milk production in cows. Therefore, it is necessary to consider the regulation of the cation-anion balance depending on the physiological state of the animal in order to improve the efficiency of animal husbandry and optimize feeding processes.

Keywords: cattle, cows, dietary cation-anion balance (DCAB), acidosis, hypocalcemia.

For citation: Novgorodova IP, Logvinova TI. General issues of studying the cation-anion balance in the diets of dairy cows. Ernst Journal of Animal Science. 2026. 2: 70–81. Russian. doi: 10.25687/3034-493X.2026.7.2.005

Введение. В настоящее время генетический потенциал коров способствует повышению молочной продуктивности, поэтому необходимо обеспечивать поголовье высококачественными кормами с кормовыми добавками. Такие добавки позволяют повысить не только продуктивность животных, но и избежать многих метаболических заболеваний, улучшить показатели репродуктивности, а также состояние здоровья за счет того, что они содержат незаменимые ингредиенты, защищающие от распада в рубце, пробиотики и другие компоненты [1-3]. Необходимо учитывать тот факт, что рациональное использование кормовых добавок для кормления крупного рогатого скота также может способствовать долголетию [4-6].

Помимо энергетического, белкового, углеводного и жирового обмена минеральный баланс имеет большое значение для здоровья и продуктивности молочных коров. Особую роль в оценке минерального обмена играет отношение «положительных и отрицательных ионов». В переходный период молочные коровы испытывают ряд физиологических проблем таких как энергетический или минеральный дисбаланс, воспаление, окислительный стресс, а также эндокринную и метаболическую адаптацию [7, 8]. В предродовой период животное наиболее восприимчиво, так как именно в это время формируется продуктивность животных в последующий период лактации, происходят послеродовые физиологические изменения, зачастую сопровождающиеся ацидозом, кетозом, гипокальциемией, задержкой плаценты, смещением сычуга и метритами [9, 10].

Частота возникновения этих заболеваний может существенно повлиять на рентабельность молочного производства за счет снижения удоев, увеличение затрат на ветеринарные мероприятия, сокращение продолжительности жизни коров. Понимание метаболических изменений, происходящих у коров в этот период, имеет решающее значение для разработки стратегий питания и содержания с целью минимизации проблем со здоровьем и повышения рентабельности. Для оценки этих взаимосвязей очень важно изучать соотношение катионов и анионов в кормовом рационе, определяемом как диетический баланс катионов-анионов (ДБКА) или катионно-анионный баланс корма (КАБК) [11]. Сбалансированность рационов до отела и после отела по КАБ позволит снизить частоту встречаемости молочной лихорадки, улучшить последующую продуктивность коров, качество молока, которые напрямую зависят от здоровья и метаболических процессов в организме животных [12].

Целью обзора является анализ литературных данных об изучении катионно-анионного баланса (КАБ) рационов у коров.

Материалы и методы. Для работы был проведен поиск российской и зарубежной литературы за последние 15 лет. Были применены аналитические методы сбора информации, связанные с вопросами катионно-анионного баланса у крупного рогатого скота. Анализ был проведен с помощью базы данных электронных библиотек и ресурсов: Scopus, Web of Science, Elibrary, PubMed, ScienceDirect, Nation Library of Medicine, SpringerLink, Wiley online Library, ResearchGate, CyberLeninka, а также поисковых систем: Yandex и Google. Поиск осуществляли по ключевым словам: крупный рогатый скот, коровы, рацион, катионно-анионный баланс (КАБ), ацидоз, гипокальциемия. В ходе поисковой работы использовали 70 источников, в том числе 11 из отечественной литературы. Материалы были представлены научными коллективами из Российской Федерации, Беларуси, Нидерландов, Китая, Колумбии, Канады и других стран.

Результаты и обсуждение.

Катионно-анионный баланс в рационах коров. На связь минералов с кислотно-щелочным балансом впервые обратили внимание в 1922 г А.Т. Shohl и А. Sato (1922). Было выдвинуто предположение, что «потребление одних веществ в количествах, превышающих

содержание других, вызывает нарушение кислотно-щелочного баланса». Комплексный подход к кислотно-щелочному балансу был предложен в 1981 году канадским физиологом Р.А. Stewart [8]. Определение КАБ рациона помогает специалистам по кормлению и ветеринарным врачам оценивать влияние рациона на кислотно-щелочной статус организма животного [13]. Особое внимание отводится вопросам кормления коров на последней фазе в сухостойный период и расчету уровня потребления сухого вещества, а также контролю ввода анионных добавок. Перед отелом включение в рацион анионных солей может усугубить ситуацию за счет снижения потребления сухого вещества и нарушения обмена веществ в организме животных [14]. Изучение влияния КАБ на обмен веществ у коров является актуальной темой, несмотря на то, что на протяжении более чем 60 лет для кормления животных используют органические кислоты, интерес к этой теме в животноводстве не уменьшается. В последнее время на рынке кормов многие фирмы предлагают использовать различные соли, использование которых необходимо контролировать с учетом лабораторного анализа используемого рациона в хозяйстве и физиологического состояния коров.

При составлении рационов для сельскохозяйственных животных необходимо в первую очередь определить содержание микроэлементов в кормах и их питательность. КАБ является важным показателем при составлении рационов и зависит от возраста и продуктивности животных. Расчет рационов проводится в основном по содержанию таких катионов как натрий (Na^+) и калий (K^+), а анионов - хлоридов (Cl^-) и сульфатов (SO_4^-). В некоторых формулах для расчета КАБ используют в качестве катионов аммоний, кальций, магний, а анионов - нитраты и фосфаты. Недостаток или избыток катионов и анионов в кормах вызывает нарушение обмена веществ, развитие заболеваний и в конечном итоге приводит к потере продуктивности животных [9, 15].

Анализ кормов необходимо проводить для того, чтобы понимать к анионному или катионному он относится. Для этой цели используют формулы, позволяющие измерять кислотно-щелочной или катионно-анионный баланс, определяемый как разница между суммарными значениями катионов и анионов в рационе в миллиэквивалентах (мэкв) на 100 г корма и имеющий положительное или отрицательное значение. При расчете формул часто учитывают молекулярные массы элементов и их валентности [9].

Наиболее часто используемой для крупного рогатого скота является следующая:

$$\text{КАБ} = (\text{Na} + \text{K}) - (\text{Cl} + \text{S}) \text{ [8]}$$

Эти показатели указывают на то, что рацион щелочной (больше катионов) или кислый (больше анионов). При этом, необходимо учитывать, что за 3 недели до отелов правильным считается анионный рацион с отрицательным значением (от -1 до -6 мэкв на 100 г). Стоит отметить, что эта величина отражает баланс электрических зарядов ионов нормируемых веществ, не принимая во внимание биологическую роль каждого из элементов [16].

Стоит учитывать, что результаты подсчета рационов по различным формулам могут значительно отличаться. Например, В.С. Крюков с коллегами (2011, 2018) предположили, что «при расчёте КАБ трёх рационов по формуле: $\text{Na} + \text{K} - \text{Cl}$ получается 98,1, 185,8 и 270,2 мэкв/кг, тогда как для этих же рационов величины, рассчитанные по формуле $\text{Na} + \text{K} - \text{Cl} - \text{S}$, равнялись 6,5, 92,5 и 90,9 мэкв/кг, соответственно [17, 18]. Немаловажным является и тот факт, что расчет КАБ может проводиться из расчета на 100 г или 1 кг корма (в зарубежной литературе на 1 фунт). Необходимо учитывать, что расчет по некоторым формулам требует проведения дополнительных анализов кормов на содержание кальция, магния и фосфора.

Снижение катионно-анионного баланса кормов проявляется увеличением количества анионов в рационе и/или снижением количества катионов и влияет на общий

минеральный обмен животных и может вызвать у крупного рогатого скота нарушение ферментации рубца, ацидозы, алкалозы, родильный парез, остеопороз. Развитие этих патологий приводит к снижению продуктивности и ухудшению ее качества, уменьшению продолжительности хозяйственного использования [12, 19, 20].

В настоящее время, согласно литературным данным для определения катионно-анионного состава кормов ряд ученых применяют капиллярный электрофорез, позволяющий идентифицировать весь исследуемый состав в одной пробе за один анализ. Так, Т.В. Калюжная и Д.А. Орлова Д.А. (2022) провели исследования по количественному определению и анализу катионно-анионного состава кормов для продуктивных животных методом капиллярного электрофореза. В качестве материалов исследований авторы использовали образцы различных кормов для продуктивных животных (травяная мука, жмых, комбикорма для КРС). Было установлено, что во всех пробах кормов для продуктивных животных массовая доля катионов и анионов варьировала в зависимости от вида корма [15].

Рационы с отрицательным катионно-анионным балансом позволяют сохранить здоровье коров в сухостойный период, снизить количество случаев гипокальциемии, а также заболеваний воспроизводительной системы после отела и повысить их продуктивность [21, 22]. В ходе многочисленных исследований было выявлено, что добавление анионных солей в рацион перед отелом коров стабилизирует гомеостаз кальция и улучшает послеродовую продуктивность, но снижает его потребление до отела [23, 24]. Например, E. Charbonneau с коллегами (2006) показали, что снижение разницы между катионами и анионами в рационе на 300 мэкв/кг снижало потребление сухого вещества на 1,3 кг/сут у коров в предотельный период [25].

Использование анионных солей в кормлении коров в сухостойный период основывается на содержании в рационах меньшего количества натрия и калия относительно хлора и серы (отрицательный КАБ). Это позволяет повысить уровень кальция в крови перед отелом за счет увеличения его мобилизации из костей и/или усвоения в ответ на изменения в крови. В этот период очень важно оценивать количество потребленного корма, так как это может снизить уровень обменного кальция в организме, который очень важен в транзитный период [14].

Исследования многих авторов показали, что случаи возникновения послеродового пареза резко сокращаются или полностью исчезают, если сухостойные коровы получают рацион с отрицательным КАБ. Отрицательный КАБ способствует профилактике послеродовых парезов [14, 23, 24].

Хлорид является наиболее подкисляющим веществом по сравнению с сульфатами, при совместном применении их с кальцием и магнием наблюдается подщелачивающий эффект. Источники анионов от наименее к наиболее сильному распределяются следующим образом: соляная кислота, хлорид аммония, хлорид кальция, сульфат кальция, сульфат магния и сера. На поздней стадии стельности коров необходимо учитывать это свойство при использовании катионов и анионов в рационах [16]. Незащищенные соли зачастую имеют неприятный запах и вкус за счет хлора и скормливание таких солей требует использование ароматизаторов. Это в свою очередь увеличивает затраты на корма [14].

Анионно-катионный баланс очень важен для предотвращения или снижения риска молочной лихорадки после отела и, поэтому, учитывается при кормлении сухостойных коров, особенно за 14 дней до отела. При избытке катионов с увеличением КАБ рациона у животных возникает метаболический алкалоз и риск молочной лихорадки увеличивается. Низкие или отрицательные значения КАБ отражают избыток сильных анионов и это связано со сдвигом кислотно-щелочного баланса в сторону метаболического ацидоза.

Балансирование уровня КАБ позволяет предотвращать или снижать риск возникновения заболеваний коров в транзитный период у коров. За 3 недели до отела необходимо придерживаться отрицательного баланса катионов и анионов. При снижении КАБ наблюдается легкая степень ацидоза, закисление организма и проявляется положительный эффект на состояние животного перед отелом. Это в свою очередь позволяет мобилизовать кальций из костей, помогает предотвращать молочную лихорадку и улучшить иммунитет. В качестве рекомендаций в этот период предлагают использовать КАБ в рационе на уровне от -8 до -12 мэкв/100 г СВ на протяжении 14-21 дня. Для определения катионно-анионного состава корма необходимо проводить лабораторный анализ кормов и измерять pH мочи у коров. Мониторинг pH мочи является важным показателем кислотно-щелочного состояния организма, позволяющим проводить контроль эффективности добавления анионов в рационы до отела с целью предотвращения молочной лихорадки. При добавлении анионных солей закисление рациона наблюдается менее чем через 36 ч [26].

В сухостойный период у животных потребность в кальции является минимальной. В течение жизни коровы баланс кальция поддерживается посредством сложного взаимодействия витамина D и паратиреоидного гормона.

После отела необходимо восстанавливать положительный баланс катионов и анионов в рационе. При повышении уровня КАБ наблюдается накопление кальция в крови, так как при лактации происходит быстрый расход кальция на молоко. Положительный баланс увеличивает буферную емкость крови. Это необходимо для обеспечения высокой молочной продуктивности, мобилизации жира и т.д. Оптимальный КАБ после отела для молочных коров составляет от +35 до +45 мэкв/100 г СВ.

Необходимо учитывать время года и климат при составлении рационов, так как они влияют на КАБ и проводить корректировку с учетом физиологических стадий (перед отелом, после отела).

Анионные и катионные соли, используемые при кормлении крупного рогатого скота. В качестве анионов в кормлении сельскохозяйственных животных используют сернокислые соли кальция, магния, аммония, реже фосфорнокислые соли. Органические кислоты также как и анионогенные элементы (хлор, сульфат и фосфат) снижают pH корма и содержимого желудка. Их включение в рацион не приводит к изменению КАБ и ионы кислот не входят в формулы расчёта. Соли щелочных металлов органических кислот могут сдвигать КАБ в щелочную сторону, поскольку их катионы входят в формулы расчёта [27].

Анионные соли способствуют росту бактерий в рубце, поддержанию его функции, участвуют в обменных процессах, обеспечивающих животных незаменимыми аминокислотами, необходимыми для производства молока и других процессов. Эффективность анионных добавок оценивают перед отелом коров по pH мочи (от 5,5 до 6). [28, 29, 30, 31].

А. Razzaghi с другими исследователями (2012) изучали влияние КАБ на содержание минералов в плазме и моче, состояние здоровья и последующую лактацию у коров за 21 день до отела с концентрацией в рационе -100 КАБ или +100 КАБ. Было отмечено, что снижение КАБ в предродовой период снизило потребление сухого вещества, pH мочи и крови, концентрацию натрия и калия в моче и увеличило содержание кальция, магния, хлора и серы в плазме и моче. После отела в течение 60 дней использовали рацион с концентрацией КАБ +200 и +400. При кормлении +400 КАБ наблюдалось повышение жирности молока и общего содержания сухого вещества, pH мочи и крови, а также концентрации натрия и калия в моче, в то время как содержание кальция, фосфора, хлора и серы в моче снижалось [32]. Стоит отметить, что в исследовании не было отмечено случаев молочной лихорадки ни при одном типе кормления. При рационе с отрицательным

КАБ сокращалось время отделения последа. Таким образом, авторы пришли к выводу, что кормление коров с отрицательным КАБ рациона на поздней стадии стельности и положительным КАБ на ранней стадии лактации улучшают показатели продуктивности коров [33, 34].

Анализ рационов коров до и после родов в работе А.В. Сенько (2014) позволил выявить нарушение минерального питания, проявляющегося высоким положительным уровнем КАБ до родов в сухостойный период -368 мэкв/кг сухого вещества при рекомендуемом отрицательном уровне КАБ. По мнению автора, регуляция КАБ организма возможна только за счет действия сильных анионов хлора, серы и фосфора, при этом органические кислоты не влияют на анионную нагрузку организма [13].

Результаты исследований N. Martinez с коллегами (2018) позволили предположить, что улучшение уровня кальция в организме до отела может привести к снижению частоты эндометрита, тем самым уменьшая повреждение тканей, возникающих при этом заболевании [35].

J.E.P. Santos и соавторы (2019) при проведении метаанализа выявили, что при увеличении подкисления рационов в предотельный период у коров снижается частота развития метритов, задержка последов и других проблем. Авторы связали эти результаты с повышением концентрации общего кальция в сыворотке крови, соответственно, улучшением гомеостаза кальция в начале лактации [24].

K.T. Ryan с коллегами (2020) в своей работе определяли влияние предродового рациона с отрицательным КАБ при скормливании кальция в двух концентрациях на состояние матки коров в послеродовой период и динамику овуляции у многоплодных коров голштинской породы. Использование в кормлении более высокой концентрации кальция в рационе животных перед родами позволило улучшить репродуктивную функцию и иммунную функцию в послеродовом периоде за счет сокращения количества дней до первой овуляции. По данным исследователей у коров, получавших при кормлении рацион с отрицательным КАБ, наблюдалось улучшение эндометрия за счет снижения окислительного стресса, усиления иммунного ответа на родовую деятельность [30]. Полностью подкисленный рацион до родов, не обеспечивает достаточного содержания кальция в нем и может оказывать негативное влияние на репродуктивную функцию в послеродовом периоде. Результаты негативного влияния при использовании повышенного добавления кальция в рацион перед отелом и подавлением иммунитета было отмечено многими авторами [36], а также при кормлении с положительным КАБ рационом [37].

Использование анионных солей в кормлении крупного рогатого скота помогает стабилизировать метаболизм кальция за счет повышения его всасывания из корма в желудочно-кишечном тракте или повышения извлечения кальция из костей [28]. По данным Н.И. Астаховой и Н.В. Самбунова (2022) «у коров, получавших минеральную подкормку, наблюдалось более повышенное содержание кальция в плазме крови по сравнению с животными, не получавшими анионные соли, и, соответственно, была отмечена меньшая восприимчивость к молочной лихорадке». Авторы изучали целесообразность применения анионных солей в рационе коров в сухостойный период, провели анализ питательности рациона, молочной продуктивности и воспроизводительных показателей животных, а также проводили контроль pH мочи. Исследователи отмечали, что введение анионных солей в рацион коров в сухостойный период привело к увеличению удоя на 9,4% и повышение жира на 0,07%, а белка молока на 0,04%. Оплодотворение коров опытной группы наступало на 59 день после отела, в контрольной - на 73 день [38].

Наиболее важным периодом для стельных коров является неделя до и неделя после отела, так как в этот период происходят гормональные и энергетические изменения, которые приводят к значительному снижению потребления сухого вещества и затем к

отрицательному энергетическому балансу. Правильно подобранный рацион для кормления животных в этот период позволяет заложить основу продуктивности в предстоящую лактацию [29, 39, 40].

Отрицательный КАБ основывается на создании рациона с превышением количества анионов (хлора, серы) над катионами (натрий, калий). Рацион от -8 до -12 мэкв на 100 г или от -80 до -120 мэкв/кг позволяет мобилизовать перемещение кальция из костей в кровоток для создания более высокой концентрации кальция в крови и предотвратить клинические и субклинические нарушения при отеле.

Для профилактики субклинической гипокальциемии используют метод «метаболического ацидоза», который достигается кормлением рационом с отрицательным КАБ в течение 4 недель до отела [29, 41]. Это обеспечивается за счет подкисления рациона и эффективно снижает абсорбцию кальция в предродовой период и сопровождается поддержанием чувствительности к паратиреоидному гормону. При этом происходит мобилизация и абсорбция кальция в послеродовой период [29, 16, 42].

Снижение КАБ путем повышения кислотности рациона или использования анионных солей является эффективным и экономически выгодным способом профилактики гипокальциемии [43, 32]. Высокие концентрации анионных солей в рационе вызывают приток отрицательно заряженных ионов. Это приводит к повышению концентрации ионов водорода для поддержания электронейтральности. Повышенная концентрация ионов водорода вызывает лёгкий метаболический ацидоз [44, 45]. Предполагается, что кислотогенные рационы усиливают резорбцию костей, всасывание кальция в крови и кишечнике.

Распространенность субклинической гипокальциемии может поражать до 50-80% стада молочных коров [46, 47, 48, 49]. Достаточно часто субклиническая гипокальциемия проявляется на 2-й день после отела [50, 51] и ее распространенность на 7-8 день после родов может составлять 18,6% [49], а на пастбищах при более жарком климате даже доходить до 21,7-42,3% [52, 53]. Кроме того, субклиническая гипокальциемия является фактором риска развития других заболеваний [54, 51, 50], что приводит к значительным экономическим потерям в животноводстве [55].

Клиническую гипокальциемию определяют по концентрации общего кальция в сыворотке крови и признаками родового пареза [56, 57, 36, 44]. Это приводит к снижению надоев молока, низкой оплодотворяемости и экономическим потерям [58]. Рациональное использование рационов с учетом катионно-анионного баланса необходимо для умеренного метаболического ацидоза, о котором можно судить по pH мочи (от 6,0 до 6,8), который позволяет проводить контроль гипокальциемии у коров.

Исследования А.В. Сенько (2014), направленные на способы регулирования катионно-анионного баланса организма коров в предродовой и послеродовой период позволило установить механизмы его регуляции. При скармливании хлористого магния только третья часть магния абсорбируется в организме, а биодоступность хлора доходит до 95%. Это доказывает принцип электронейтральности, заключающийся в необходимости других катионов компенсировать ионы хлора, несущих отрицательный заряд. При корректировке рационов было выявлено, что наиболее часто встречались гипокальциемия и гипомagneмия и составляла до 60% случаев, кетозы 40%, а гиподистрофии около 23% [13].

К.М. Glosson с коллегами (2020) проводили кормление молочных коров в предродовой период ацидогенным рационом. Это позволило улучшить показатели ионизированного кальция через 24 ч, а общего кальция через 48 ч при сравнении с рационом с положительным КАБ и низким содержанием кальция [44]. Исследователи отметили, что

ацидогенный рацион перед отелом позволил улучшить кальциевый статус и состояние здоровья в послеродовой период [59, 60].

Период отела при этом является исключением, именно, поэтому, почти все коровы испытывают некоторую степень гипокальциемии в первые дни после отела. В послеродовой период снижение уровня кальция в крови проявляется за счет его выделения с молозивом. Было доказано, что общая потребность в кальции коров примерно в 12 раз превышает количество, содержащееся в плазме крови [61, 62, 63]. Кальций, поступающий из рациона во время отела, не покрывает его потребности и происходит его выведение из костей. При подкислении рациона происходит притяжение положительно заряженных ионов кальция (катионов) за счет отрицательно заряженных (анионов) и последующая их доставка в кровоток. У большинства коров наблюдается адаптация к повышенным потребностям в кальции за счёт увеличения абсорбции из рациона, мобилизации из костей и уменьшения экскреции с мочой [64, 65].

Нарушение катионно-анионного баланса в рационах коров перед отелами может пагубно влиять на их потомство. У телят, рожденных от коров с гипокальциемией, наблюдается более высокий риск развития диареи и респираторных инфекций [66, 8]. Можно предположить, что улучшение гомеостаза кальция у коров после отела путем снижения КАБ во время фазы раздоя может оказать положительное влияние на здоровье телят. Материнский метаболический ацидоз может повлиять на внутриутробное развитие телят, их здоровье и на показатели роста. Использование минеральных добавок в предродовой период приводит к повышению уровня иммуноглобулинов IgA и IgM в крови коров и у новорожденных телят [67].

Одним из методов профилактики гипокальциемии является использование анионных солей (хлоридов и сульфатов) в кормах животных, необходимых для профилактики гипокальциемии на молочных фермах и достижения успешного лактационного периода, а также снижения экономических потерь [16, 68, 69].

Согласно литературным данным, определение катионно-анионного состава кормов является необходимым условием формирования полноценного рациона, обеспечивающего потребность организма продуктивных животных в питательных веществах, что особенно важно в современных условиях интенсификации животноводства и развития сельского хозяйства [31, 70].

Заключение. Оптимизация процессов обмена веществ, регулирование процессов биохимических реакций в организме в зависимости от уровня продуктивности и физиологического состояния обеспечивает длительное использование продуктивных животных, а также повышает воспроизводительную способность, способствует рождению жизнеспособного молодняка, его хорошему росту и развитию. Таким образом, изучение катионно-анионного баланса открывает возможности для повышения эффективности животноводства и оптимизации процессов кормления. Анализ литературных данных показал, что изучение катионно-анионного баланса имеет значительные перспективы в области животноводства. Этот показатель отражает баланс электрических зарядов ионов в кормах и организме животных, влияя на кислотно-щелочной статус, обмен веществ, продуктивность и здоровье. В тоже время, необходимы дальнейшие исследования в этом направлении с учетом сложности взаимодействия между минералами и их влиянием на физиологические процессы у крупного рогатого скота.

Литература

1. Callaway T.R., Edrington T.S., Anderson R.C., Nisbet D.J. Efficiency of the use of pre and probiotics for dairy cows // 3rd International Symposium of Dairy Cattle. 2019. P. 33 – 54. <https://doi.org/10.21005/asp.2020.19.4.01>.

2. Mobeen A., Riaz M., Raza S.H. et al. Effect of bypass fat supplementation on milk yield in lactating cows and buffaloes // *Pak. J. Agr. Sci.* 2019. Vol. 56 (3). P. 743 – 746. <https://doi.org/10.21162/PAKJAS/19.6954>.
3. Panchasara H.H., Chaudhari A.B., Patel D.A. et al. Effect of Herbal Galactagogue (Sanjivani biokseera) on Milk Yield and Milk Constituents in Lactating Kankrej Cattle at Organised Farm // *Ind. J. Vet. Sci. Biotech.* 2019. Vol. 15 (2). P. 39 – 41. <https://doi.org/10.21887/ijvsbt.15.2.10>.
4. Radzikowski D., Milczarek A., Janocha A. et al. Feed additives in the diet of high-producing dairy cows // *Acta Sci. Pol. Zootechnica.* 2020. Vol. 19 (4). P. 5 – 16. <https://doi.org/10.21005/asp.2020.19.4.01>.
5. Serrenho R.C., Bruinje T.C., Morrison E.I. et al. Controlled trial of the effect of negative dietary cation-anion difference on postpartum health of dairy cows // *J. Dairy Sci.* 2021a. Vol. 104. P. 6929 – 6943. <https://doi.org/10.3168/jds.2020-19389>.
6. Serrenho C., Morrison E.I., Pascottini O.B. et al. The effect of prepartum negative dietary cation-anion difference and serum calcium concentration on blood neutrophil function in the transition period of healthy dairy cows // *J. Dairy Sci.* 2020. Vol. 103. P. 6200 – 6208. <https://doi.org/10.3168/jds.2019-18012>.
7. Bernabucci U., Ronchi B., Lacetera N., Nardone A. Markers of oxidative status in plasma and erythrocytes of transition dairy cows during hot season // *J. Dairy Sci.* 2002. Vol. 85. P. 2173 – 2179. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(02\)74296-3](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(02)74296-3).
8. Rajaeerad A., Ghorbani G.R., Khorvash M. et al. Low potassium diets with different levels of calcium in comparison with different anionic diets fed to prepartum dairy cows: Effects on sorting behaviour, total tract digestibility, energy metabolism, oxidative status and hormonal response // *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr.* 2020. P.1 – 12. <https://doi.org/10.1111/jpn.13438>.
9. Тюрин О.А. Рекомендации по обеспечению оптимального уровня анионно-катионного баланса рациона в сухостойный период : [Электрон. ресурс]. 2016. 11 с. URL: <https://opraniiko.pf/assets/files/articles/261/turin-o-rekomendacii-po-dcad-minus.pdf?ysclid=mnojdvgv636210202> / (дата обращения: 10.04.2025).
10. Stefanska B., Sroka J., Katzer F., Golinski P., Nowak W. The effect of probiotics, phytobiotics and their combination as feed additives in the diet of dairy calves on performance, rumen fermentation and blood metabolites during the preweaning period // *Anim. Feed Sci. Tech.* 2020. 114738. <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2020.114738>.
11. Концепция баланса катионов-анионов в кормлении коров : [Электрон. ресурс]. 27.06.22. URL: <https://www.agroplem.ru/base/kontseptsiya-balansa-kationov-anionov-v-kormlenii-molochnykh-korov/?ysclid=mnoexsjvlb328503204> / (дата обращения: 02.04.2025).
12. Боголюбова Н.В., Колесник Н.С. Изменение показателей биохимического и клинического статуса крови коров при некоторых метаболических и хозяйственно-значимых нарушениях // *Успехи наук о животных.* 2025. № 4. С. 59 – 70. <https://doi.org/10.25687/3034-493X.2025.5.4.005>.
13. Сенько А.В. Способы регулирования катионно-анионного баланса организма коров // *Международ. вестн. ветеринарии.* 2014. № 4. С. 25 – 28.
14. Попов К. АнимэйтР: контроль катионно-анионного баланса рационов в транзитный период // *Животноводство России.* 2020. № 2. С. 56 – 58.
15. Калюжная Т.В., Орлова Д.А. Анализ катионно-анионного состава кормов // *Международ. вестн. ветеринарии.* 2022. № 3. С. 106 – 110. <https://doi.org/10.52419/issn2072-2419.2022.3.106>.
16. Goff J.P., Ruiz R., Horst R.L. Relative acidifying activity of anionic salts commonly used to prevent milk fever // *J. Dairy Sci.* 2004. Vol. 87. P. 1245 – 1255. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(04\)73275-0](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(04)73275-0).
17. Крюков В.С., Зиновьев С.В. Взаимосвязь кислотосвязывающей способности и электролитного баланса кормов // *Перспективное свиноводство: Теория и практика.* 2011. № 5. С. 1 – 5.
18. Крюков В.С., Глебова И.В., Зиновьев С.В., Новикова О.Б. Управление кислотосвязывающей способностью и электролитным балансом в кормах для свиней // *Пробл. биологии продуктив. животных.* 2018. № 4. С. 87 – 97. <https://doi.org/10.25687/1996-6733.prodanimbiol.2018.3.87-97>.

19. Il Y. et al. Changes in blood biochemical parameters in highly productive cows with ketosis // *Veterinary World*. 2024. Vol. 17. № 5. P. 1130 – 1138. <https://doi.org/10.14202/vetworld.2024.1130-1138>.
20. Marutsova V., Lazarov L., Kavardzhiev P. Changes in lipid and mineral profiles in cows with subclinical and clinical ketosis // *Tradition & Modernity in Veterinary Medicine*. 2024. Vol. 9. № 1.
21. Макконохи Х., Мортенсен Т. DCAD рационы и микроминеральное кормление высокоудойных коров // *Животноводство России*. 2020. № 10. С. 40.
22. Hu W., Murphy M.R. Dietary cation-anion difference on performance and acid-base status of lactating dairy cows // *J. Dairy Sci.* 2004. Vol. 87. P. 2222 – 2229. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(04\)70042-9](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(04)70042-9).
23. Lean I.J., Santos J.E.P., Block E., Golder H.M. Effects of prepartum dietary cation-anion difference intake on production and health of dairy cows: A meta-analysis // *J. Dairy Sci.* 2019. Vol. 102 (3). P. 2103 – 2133. <https://doi.org/10.3168/jds.2018-14769>.
24. Santos J.E.P., Lean I.J., Golder H., Block E. Meta-analysis of the effects of prepartum dietary cation-anion difference on performance and health of dairy cows // *J. Dairy Sci.* 2019. Vol. 102 (3). P. 2134 – 2154. <https://doi.org/10.3168/jds.2018-14628>.
25. Charbonneau E., Pellerin D., Oetzel G.R. Impact of lowering dietary cation-anion difference in nonlactating dairy cows: A meta-analysis // *J. Dairy Sci.* 2006. Vol. 89 (2). P. 537 – 548. [https://doi.org/10.3168/jdsc.S0022-0302\(06\)72116-6](https://doi.org/10.3168/jdsc.S0022-0302(06)72116-6).
26. <https://feedconsult.ru/articles/5-voprosov-o-kationno-anionnom-balanse/?ysclid=mpfoip5x7o508165548>.
27. Kienzle E. Ernährung und Urolithiasis bei Haussuetieren // *Ubers. Tierernahrung*. 1991. Vol. 19. P. 157 – 200.
28. Блок Э. 5 вопросов о катионно-анионном балансе (КАБ) // *Аграр. наука*. 2020. № 10. С. 24. https://www.elibrary.ru/download/elibrary_44346664_64121072.pdf.
29. Попов К. Роль анионных солей в профилактике послеродовых заболеваний у коров // *Комбикорма*. 2020. № 9. С. 94 – 95.
30. Ryan K.T., Guadagnin A.R., Glosson K.M. et al. Increased dietary calcium inclusion in fully acidified prepartum diets improved postpartum uterine health and fertility when fed to Holstein cows // *Theriogenology*. 2020. P. 142. 338e347. <https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2019.10.014>.
31. Wang Z., Yang D.S., Li X.Y. et al. Modulation of rumen fermentation and microbial community through increasing dietary cation–anion difference in Chinese Holstein dairy cows under heat stress conditions // *J. of Applied Microbiology*. 2020. Vol. 130 (3). P. 722 – 735. <https://doi.org/10.1111/jam.14812>.
32. Razzaghi A., Aliarabi H., Tabatabaei M.M. et al. Effect of dietary cationanion difference during prepartum and postpartum periods on performance, blood and urine minerals status of Holstein dairy cow // *Asian. Austral. J. Anim.* 2012. Vol. 25 (4). P. 486 – 495. <https://doi.org/10.5713/ajas.2011.11325>.
33. Serrenho C., Bruinje T.C., Morrison E.I. et al. Controlled trial of the effect of negative dietary cation-anion difference prepartum diets on milk production, reproductive performance, and culling of dairy cows // *J. Dairy Sci.* 2021. Vol. 4. P. 6919 – 6928. <https://doi.org/10.3168/jds.2020-19390>.
34. Valdecabres A., Silva-del-Río N. Negative dietary cation–anion difference in prepartum dairy cow diets: a pragmatic study in two commercial dairy farms // *Animal*. 2023. P. 100731. <https://doi.org/10.1016/j.animal.2023.100731>.
35. Martinez N., Rodney R.M., Block E. et al. Effects of prepartum dietary cation-anion difference and source of vitamin D in dairy cows: health and reproductive responses // *J. Dairy. Sci.* 2018. Vol. 101. P. 2563e78. <https://doi.org/10.3168/JDS.2017-13740>.
36. Martinez N., Risco C.A., Lima F.S. et al. Evaluation of peripartur calcium status, energetic profile, and neutrophil function in dairy cows at low or high risk of developing uterine disease // *J. Dairy Sci.* 2012. Vol. 95. P. 7158 – 7172. <https://doi.org/10.3168/jds.2012-5812>.
37. Caixeta L.S., Ospina P.A., Capel M.B., Nydam D.V. Association between subclinical hypocalcemia in the first 3 days of lactation and reproductive performance of dairy cows // *Theriogenology*. 2017. Vol. 94. e7. <https://doi.org/10.1016/J.THERIOGENOLOGY.2017.01.039.39>.
38. Астахова Н.И., Самбуров Н.В. Эффективность введения анионных солей в рацион сухостойных коров // *Вестн. Курской ГСХА*. 2022. № 3. С. 96 – 101.

39. Wankhade P.R., Manimaran A., Kumaresan A. et al. Metabolic and immunological changes in transition dairy cows: a review // *Vet. World*. 2017. Vol. 10. P. 1367. <https://doi.org/10.14202/vetworld.2017.1367-1377>.
40. Zhang X., Glosson K.M., Bascom S.S. et al. Metabolic and blood acid-base responses to prepartum dietary cation-anion difference and calcium content in transition dairy cows // *J. Dairy Sci.* 2022. Vol. 105. P. 1199 – 1210. <https://doi.org/10.3168/jds.2021-21191>.
41. Melendez P., Poock S., Abuelo A., Digiacoimo K. A Dairy Herd Case Investigation with Very Low Dietary Cation-Anion Difference in Prepartum Dairy Cows // *Front. Nutr.* 2017. Vol. 4. e6. <https://doi.org/10.3389/fnut.2017.00026>.
42. Frost I.R., Seely C.R., McCray H.A. et al. Effect of postpartum calcium supplementation on serum calcium and parathyroid hormone concentrations in multiparous Holstein cows // *JDS Communications*. 2024. Vol. 5. P. 215 – 219. <https://doi.org/10.3168/jdsc.2023-0455>.
43. Chan P.S., West J.W., Bernard J.K. Effect of prepartum dietary calcium on intake and serum and urinary mineral concentrations of cows // *J. Dairy Sci.* 2006. Vol. 89. P. 704 – 713. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(06\)72133-6](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(06)72133-6).
44. Glosson K.M., Zhang X., Bascom S.S. et al. Negative dietary cation-anion difference and amount of calcium in prepartum diets: Effects on milk production, blood calcium, and health // *J. Dairy Sci.* 2020. Vol. 103. P. 7039 – 7054. <https://doi.org/10.3168/jdsc.2019-18068>.
45. Freitag J.R.B., Wilkens M.R., Muscher-Banse A.S. et al. Effects of diets differing in dietary cation-anion difference and calcium concentration on calcium homeostasis in neutered male sheep // *J. Dairy Sci.* 2021. Vol. 104. P. 11537 – 11552. <https://doi.org/10.3168/jds.2021-20334>.
46. Reinhardt T.A., Lippolis J.D., McCluskey B.J., Goff J.P., Horst R.L. Prevalence of subclinical hypocalcemia in dairy herds // *Veterinary Journal*. 2011. Vol. 188. P. 122 – 124. <https://doi.org/10.1016/j.tvjl.2010.03.025>.
47. Caixeta L.S., Weber W.J., Johnson D.M. et al. Effects of anionic supplement source in prepartum negative dietary cation-anion difference diets on serum calcium, feed intake, and lactation performance of multiparous dairy cows // *J. Dairy Sci.* 2015. Vol. 103. P. 4302 – 4314. <https://doi.org/10.3168/jds.2019-16991>.
48. Caixeta L.S., Weber W.J., Johnson D.M. et al. Effects of anionic supplement source in prepartum negative dietary cation-anion difference diets on serum calcium, feed intake, and lactational performance of multiparous dairy cows // *J. Dairy Sci.* 2020. Vol. 103. P. 4302 – 4314. <https://doi.org/10.3168/jds.2019-16991>.
49. Tsiamadis V., Panousis N., Siachos N. et al. Subclinical hypocalcaemia follows specific time-related and severity patterns in post-partum Holstein cows // *Animal*. 2021. Vol. 15. P. 1000172. <https://doi.org/10.1016/j.animal.2020.100017>.
50. McArt J.A.A., Neves R.C. Association of transient, persistent, or delayed subclinical hypocalcemia with early lactation disease, removal, and milk yield in Holstein cows // *J. Dairy Sci.* 2020. Vol. 103. P. 690 – 701. <https://doi.org/10.3168/jds.2019-17191>.
51. Neves R.C., Leno B.M., Bach K.D., McArt J.A.A. Epidemiology of subclinical hypocalcemia in early-lactation Holstein dairy cows: The temporal associations of plasma calcium concentration in the first 4 days in milk with disease and milk production // *J. Dairy Sci.* 2018. Vol. 101. P. 9321 – 9331. <https://doi.org/10.3168/jds.2018-14587>.
52. Melendez P., Bartolome J., Roeschmann C. et al. The association of prepartum urine pH, plasma total calcium concentration at calving and postpartum diseases in Holstein dairy cattle // *Animal*. 2021. Vol. 15. P. 100148. <https://doi.org/10.1016/j.animal.2020.100148>.
53. Melendez P., Chelikani P.K., Patel D., Garbarino E. Effect of a very low negative dietary cation-anion difference (DCAD) diet on plasma and urine metabolomics of prepartum Holstein cows // *J. Dairy Sci. Communications*. 2022. Vol. 3. P. 59 – 65. <https://doi.org/10.3168/jdsc.2021-0154>.
54. Overton T.R., McArt J.A.A., Nydam D.V. A 100-Year Review: Metabolic health indicators and management of dairy cattle // *J. Dairy Sci.* 2017. Vol. 100. P. 10398 – 10417. <https://doi.org/10.3168/jds.2017-13054>.
55. Liang D., Arnold L.M., Stowe C.J., Harmon R.J., Bewley J.M. Estimating US dairy clinical disease costs with a stochastic simulation model // *J. Dairy Sci.* 2017. Vol. 100. P. 1472 – 1486. <https://doi.org/10.3168/jds.2016-11565>.

56. Mulligan F.J., O'Grady L., Rice D.A., Doherty. M.L. A herd health approach to dairy cow nutrition and production diseases of the transition cow // *Anim. Reprod. Sci.* 2006. Vol. 96. P. 331 – 353. <https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2006.08.011>.
57. Ramos-Nieves J.M., Thering B.J., Waldron M.R. et al. Effects of anion supplementation to lowpotassium prepartum diets on macromineral status and performance of periparturient dairy cows // *J. Dairy Sci.* 2009. Vol. 92. P. 5677 – 5691. <https://doi.org/10.3168/jds.2009-2378>.
58. Venjakob P.L., Staufenbiel R., Heuwieser W., Borchardt S. Association between serum calcium dynamics around parturition and common postpartum diseases in dairy cows // *J. Dairy Sci.* 2021. Vol. 104. P. 2243 – 2253. <https://doi.org/10.3168/jds.2019-17821>.
59. Hassanien H.E., Galyean M.L., Ballou M.A. et al. Effects of altering prepartum and postpartum dietary cation-anion difference on calcium concentrations and blood metabolites of Holstein dairy cows // *Anim. Sci. J.* 2022. Vol. 93. e13715. <https://doi.org/10.1111/asj.13715>.
60. Fehlberg L.K., Cardoso F.C. Validation of 2 urine pH measuring techniques in a prepartum negative dietary cation-anion difference diet and the relationship with production performance // *JDS Communications*. 2022. Vol. 3. P. 13 – 18. <https://doi.org/10.3168/jdsc.2021-0130>.
61. Frick K.K., Krieger N.S., Nehrke K., Bushinsky D.A. Metabolic Acidosis Increases Intracellular Calcium in Bone Cells Through Activation of the Proton Receptor OGR1 // *J. of Bone and Mineral Research*. 2009. Vol. 24 (2). P. 305 – 313. <https://doi.org/10.1359/jbmr.081015>.
62. Koreyba L.V., Dude Yu.V. Osobennosti belkovogo obmena u vysokoproduktivnykh glubokostelnykh korov v raznyye sezony goda // *Scientific Horizons*. 2019. Vol. 6 (79). P. 43 – 47. <https://doi.org/10.33249/2663-2144-2019-79-6-43-47>.
63. Beck M.R., Zapalac D., Chapman J.D. et al. Effect of vitamin D source and dietary cation-anion difference in peripartum dairy cows on calcium homeostasis and milk production // *Translational Anim. Sci.* 2022. Vol. 6. P. 1 – 8. <https://doi.org/10.1093/tas/txac010>.
64. Wilhelm A.L., Maquivar M.G., Bas S. et al. Effect of serum calcium status at calving on survival, health, and performance of postpartum Holstein cows and calves under certified organic management // *J. Dairy Sci.* 2017. Vol. 100. P. 3059 – 3067. <https://doi.org/10.3168/JDS.2016-11743>.
65. Sachuk R.M. et al. Diahnostyka metabolichnykh porushen v orhanizmi koriv pid chas otelennia ta rozrobka preventyvnykh zakhodi // *Scientific Horizons*. 2019. Vol. 6 (79). P. 59 – 64. <https://doi.org/10.33249/2663-2144-2019-79-6-59-64>.
66. Roshanzamir H., Rezaei J., Fazaeli H. Colostrum and milk performance, and blood immunity indices and minerals of Holstein cows receiving organic Mn, Zn and Cu sources // *Anim. Nutr.* 2020. Vol. 6. P. 61 – 68. <https://doi.org/10.1016/j.aninu.2019.08.003>.
67. Goff J.P. Invited review: Mineral absorption mechanisms, mineral interactions that affect acid-base and antioxidant status, and diet considerations to improve mineral status // *J. Dairy Sci.* 2018. Vol. 101. P. 2763 – 2813. <https://doi.org/10.3168/jds.2017-13112>.
68. Wang K., Nan X., Zhao P. et al. Effects of low dietary cation-anion difference induced by ruminal ammonium chloride infusion on performance, serum, and urine metabolites of lactating dairy cows // *Asian-Australas J. Anim. Sci.* 2018. Vol. 31 (5). P. 677 – 685. <https://doi.org/10.5713/ajas.17.0530>.
69. van Gastelen S., Dijkstra J., Nichols K, Bannink A. Abomasal infusion of ground corn and ammonium chloride in early-lactating Holstein-Friesian dairy cows to induce hindgut and metabolic acidosis // *J. Dairy Sci.* 2021. Vol. 104. P. 4174 – 4191. <https://doi.org/10.3168/jds.2020-19300>.
70. Glosson K.M., X. Zhang X., Zanzalari K.P. et al. Negative dietary cation-anion difference and amount of calcium in prepartum diets: Effects on urine and serum minerals // *JDS Communications*. 2023. Vol. 4. P. 449 – 453. <https://doi.org/10.3168/jdsc.2023-0391>.

№2
2026 г.

УСПЕХИ НАУК О ЖИВОТНЫХ

Сетевое научное издание

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ



КОНТАКТЫ

Ершова Анастасия Игоревна

Email: ernst_journal@vij.ru

Телефон: +7(4967)-65-11-44

Адрес редакции: 142132, Московская обл.,
г.о. Подольск, пос. Дубровицы, д. 60