

---

**ОБЩИЕ ПРОБЛЕМЫ, ОБЗОРЫ**

---

УДК 636.4.082.265:612.12.128

DOI: 10.25687/1996-6733.prodanimbiol.2022.2.5-19

**ОСНОВНЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ  
ФОРМИРОВАНИЯ МЯСНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ У СВИНЕЙ (обзор)**<sup>1</sup>Обвинцева О.В., <sup>2</sup>Еримбетов К.Т., <sup>3</sup>Михайлов В.В.<sup>1</sup>*ВНИИ физиологии, биохимии и питания животных - филиал ФИЦ животноводства - ВИЖ им. Л.К. Эрнста, Боровск Калужской области,*<sup>2</sup>*НИТИЦ превентивной информационной медицины, Обнинск Калужской области;*<sup>3</sup>*Тамбовский государственный университет им. Г.Р. Державина, Российская Федерация*

Генетический потенциал свиней позволяет получать среднесуточный прирост массы тела на откорме свыше 1 кг при высоких показателях качества продукции (соотношение костной ткани и мышечной, содержание белка и жира в теле). Ограниченность знаний в области регуляции синтеза и отложения в организме липидов и белков сдерживает разработку технологий, способствующих максимальному проявлению генетического потенциала мясной продуктивности свиней. Основные разделы обзора: возрастные особенности метаболизма и формирования мышечной и жировой ткани; процессы роста мышечной и жировой ткани у свиней разных генотипов; особенности жирнокислотного состава липидов у свиней разных генотипов. Возрастное торможение роста поперечно - полосатых мышц можно объяснить без привлечения гипотезы о зависящем от возраста угнетении экспрессии активных участков генома мышечных волокон. По мере увеличения общего пула миофибрилл на фоне неизменной удельной активности макромолекулярного синтеза увеличиваются суммарные потери белка в процессе внутриклеточного протеолиза, и темп отложения белка в ткани постепенно снижается до нуля к моменту достижения стадии зрелости. Молекулярные механизмы, ответственные за различия между мясными фенотипами современных пород свиней и сальными фенотипами местных пород ещё недостаточно выяснены. Жировая ткань в организме депонируется в виде висцерального, подкожного, межмышечного и внутримышечного жира с увеличением интенсивности аккреции в процессе развития; каждое депо секретирует адипоцитокнины и регуляторные белки, которые влияют на ряд процессов, таких как потребление пищи, воспалительная реакция или чувствительность к инсулину. Применение межпородного скрещивания, в принципе, позволяет эффективно использовать желательные качества животных, однако эффекты скрещивания проявляются по-разному, в зависимости от генетической обусловленности признаков, их сочетаемости, условий кормления, содержания животных и других факторов. Особенности свиней разных генотипов проявляются в различии жирнокислотного и аминокислотного состава мышечной и жировой ткани, содержания витаминов и минеральных элементов, активности липогенных ферментов, в формировании депо липидов в организме, параметров качества мяса и его вкусовых качеств.

*Ключевые слова: свиньи, генотипы, мышечная ткань, жировая ткань, рост и развитие.*

*Проблемы биологии продуктивных животных, 2022, 2: 5-19.*

**Введение**

Интенсивность и направленность процессов метаболизма белков и липидов в организме растущих свиней во многом зависят от условий питания, содержания, интенсивности их выращивания и других факторов. Особый интерес представляют исследования по изучению особенностей обмена белков и липидов в связи с возрастом, генотипом животных и интенсивностью их выращивания. Генетический потенциал свиней позволяет получать среднесуточный прирост массы тела на откорме свыше 1 кг, при этом определяющее значение имеют показатели качества

продукции (соотношение костной ткани и мышечной, содержание белка и жира в теле). Ограниченность знаний в области механизмов регуляции синтеза и отложения в организме липидов и белков сдерживает разработку методов, средств и технологий, способствующих максимальному проявлению генетического потенциала мясной продуктивности свиней, в том числе в плане получения высококачественной свинины с определённым соотношением жира и белка в мясе (Robina et al., 2013; Fuentes et al., 2014; Liu et al., 2015; Ayuso et al., 2015; Ayuso et al., 2016; Еримбетов и др., 2018; Veloso et al., 2018; Montenegro et al., 2019; Villaplana-Velasco et al., 2021).

На практике важно уметь отбирать генотипы животных с высокой наследуемостью признаков роста и развития. Одним из приёмов такого отбора является использование биохимических критериев оценки генетического потенциала свиней – скорости роста, способности к формированию мышечной и жировой тканей, эффективности использования корма (Song et al., 2022). Генотипические различия проявляются на уровне регуляторных систем организма, от которых зависят интенсивность и направленность метаболических процессов, влияющих на скорость наращивания мышечной и жировой ткани и на степе использования питательных веществ корма на прирост живой массы. Актуальность научных поисков в этом направлении определяется недостаточной изученностью механизмов, регулирующих процессы биосинтеза белка и липогенеза в тканях при формировании мясных качеств помесных свиней. Среди сельскохозяйственных животных, свиньи генетически наиболее предрасположены к ожирению. Интенсивное развитие жировой ткани в раннем возрасте, как показывают исследования (Lee et al., 1973; Манухина, Брускова, 2001; Ayuso et al., 2016; Liu et al., 2019), ведёт к метаболическим сдвигам в организме, сопровождающимся снижением белкового синтеза и торможением роста животных (Еримбетов и др., 2018; Poklugar et al., 2020). В этой связи возникает вопрос, в какой период постнатального развития наиболее целесообразно воздействовать на метаболизм с целью управления ростом и развитием животного.

Результаты исследования по выявлению метаболических изменений в организме свиней разного генотипа представляют определённый интерес и в медицине человека для понимания межэтнических различий в ожирении и связанных с ним нарушений обмена липидов (Ibanez-Escriche et al., 2016).

Цель данной работы – систематизация современных представлений об основных физиологических факторах формирования мясной продуктивности у свиней разного возраста и генотипа.

### **Возрастные особенности метаболизма и формирования мышечной и жировой ткани**

На протяжении последних 30 лет прогресс в повышении мясной продуктивности млекопитающих и птицы, в том числе связанный с селекцией, направленной в основном на увеличение скорости роста мышечной ткани и уменьшение жировой, позволил к настоящему моменту только частично достичь желаемых результатов. Изучение закономерностей формирования мясной продуктивности в онтогенезе имеет важное теоретическое и практическое значение, в том числе для моделирования и оптимизации этих процессов в связи с породой, полом, возрастом, факторами питания (Bridges et al., 1986; Черепанов, 1994; Никитченко, Никитченко, 2008; (Benítez et al., 2017); Еримбетов и др., 2018; Еримбетов и др., 2020).

Одной из особенностей свиней является высокие темпы роста и развития, синтеза и отложение в теле белка и жира в постнатальный период их жизни. В течение первых 10-ти суток жизни живая масса новорожденных поросят увеличивается в 2,5-3 раза, к 30-сут. возрасту – в 5-6 раз, а к 60-сут. – в 15-20 раз. В периоды дорастивания и начала откорма до 70 кг живой массы идет быстрое увеличение отложения белка, затем наступает некоторая стабилизация до достижения живой массы 70-80 кг и последующее его снижение. Количество жира с увеличением живой массы до 80-90 кг возрастает постепенно, а затем его отложения резко возрастают (Махаев, 2005; Бреславец, 2015).

При оценке ростовых качеств в постнатальном онтогенезе установлено, что масса тела у хрячков и борзков в течение фаз новорожденности, молочного кормления, половой и

физиологической зрелости увеличивалась соответственно на 50, 63, 90 и 23%. Следовательно, наивысшее увеличение живой массы отмечено в период половой зрелости, наименьшее – в период физиологической зрелости (Лежнина и др., 2013).

В мясной промышленности большую роль играет не только предубойная живая масса животных и получаемые от них туши, но и соотношение тканей в туше, а также распределение тканей в пределах туши (Никитченко, Никитченко, 2008). У 90-кг датских ландрасов изучали состав тела, масса которого без содержания пищеварительного тракта составила 80,5 кг. Из них 42% составляло сухое вещество. Сухое вещество имело 41% протеина, 51% жира, 8% золы, что соответствовало 14 кг протеина, 17 кг химического жира и 2,6 кг золы. Туша весила 68 кг и содержала 59% мышц, 17% подкожного жира, 7% кожи и 17% костей (Никитченко, Никитченко, 2008).

Рост тканей в постнатальный период происходит неравномерно. В первые 2 месяца жизни поросят наивысшей скоростью роста обладает мышечная ткань, за ней следуют жировая и костная. В последующие возрастные периоды первое место по скорости роста занимает жировая ткань, за ней мышечная и костная. Повышение уровня кормления свиней ускоряет отложение жировой ткани. Разная скорость роста тканей обуславливает изменение их соотношения в туше. С увеличением живой массы в период от новорожденности до 120 кг относительная масса мышечной ткани в туше уменьшается с 70 до 60%; костей – с 30 до 10%, а доля жировой ткани повышается с 2 до 30% соответственно (Никитченко, Никитченко, 2008).

Мышечная ткань является главной составной частью туши и от ее развития зависит мясная продуктивность свиней. Рост этой ткани продолжается с постепенным падением его интенсивности в течение 0,5-1 и более лет. На интенсивность роста мышц влияют многие факторы, однако основными являются породная принадлежность, пол животного и прирост живой массы в различные периоды жизни. Морфометрические исследования мышечной и жировой ткани у свиней с 15- до 220-сут. возраста показали, что диаметр мышечных волокон увеличивался за этот период в 2, а размеры адипоцитов – в 3 раза (Манухина, Брускова, 2001, 2002).

Эмбриональная мышечная ткань по химическому составу значительно отличается от скелетной мускулатуры взрослых особей. В мышцах эмбрионов содержится больше воды, чем в функционально зрелой мускулатуре. Соответственно, общее содержание белка в мышечной ткани эмбрионов, считая на сырую ткань, оказывается более низким, чем в мышцах животных того же вида в постнатальном периоде развития. По сравнению с мышцами взрослого организма, в функционально незрелой мышце ниже содержание миофибриллярных белков (миозина и актомиозина) и выше – белков стромы, миоальбумина, а также глобулинов. По мере развития плода количество миофибриллярных белков увеличивается и возрастает АТФазная активность в мышечных экстрактах. Показано, что содержание белка в скелетных мышцах у 5-мес. плодов чёрно-пёстрого скота не достигает 10%, тогда как у новорожденных телят и 8-мес. бычков – 18 и 21% соответственно (Березовой, 1980). То есть, плодный и ранний постнатальный период развития животных характеризуются наивысшей скоростью формирования фонда белка в скелетных мышцах.

Содержание сухого вещества, общего белка и актомиозина в скелетных мышцах свиней возрастает в процессе пре- и постнатального развития (Karlubik, 1987). Так, на 58-й день развития эмбриона содержание сухого вещества в мышечной ткани свиней оставляет 61%, при рождении – 18, на 30-й день жизни – 22, на 240-й день – 27%; содержание белка, соответственно, – 6, 12, 21, 23%, содержание актомиозина – 16, 25, 24, 36 мг на 1 г сырой мышечной ткани.

Содержание белка и золы в скелетных мышцах у свиней разных генотипов колеблется в незначительных пределах, т.е. не зависит ни от возраста, ни от пола. Содержание жира в мышцах значительно варьирует и зависит от породы, возраста и пола животных. Количество жира возрастает с возрастом, при этом содержание жира в скелетных мышцах животных одного возраста выше у кастратов (Еримбетов, 2007).

Жировая ткань является крупнейшим и метаболически динамичным резервуаром энергии; большая часть запасов энергии хранится в виде триглицеридов, которые включены в жировые клетки (адипоциты). Жировая ткань в организме может депонироваться в виде висцеральных,

подкожных, межмышечных (между мышцами) или внутримышечных (внутри мышцы) депо с уменьшением интенсивности аккреции в процессе развития. Каждое жировое депо проявляет специфические метаболические свойства (Poklugar et al., 2020), которые воздействуют на метаболизм всего организма за счёт секреции гормонов, адипоцитокинов и регуляторных белков. Гормоны жировой ткани влияют на потребление пищи, воспалительные реакции, чувствительность к инсулину (Coelho et al., 2013). Эти гормональные влияния зависят от породы и связана с синтезом жира (липогенез) и расщеплением (липолиз и окисление жирных кислот) (Kersten, 2001). Молекулярные механизмы, ответственные за различия между сальными фенотипами местных пород свиней и мясными фенотипами современных пород свиней, выяснены недостаточно.

Рост жировой ткани является следствием гипертрофии (увеличение размеров адипоцитов) и гиперплазии (увеличение количества адипоцитов); рост массы жира в теле ткани в значительной степени индуцируется повышенным поступлением свободных жирных кислот в жировую ткань (Saponaro et al., 2015). Количество и размеры адипоцитов увеличиваются с увеличением массы и возраста животных, что влияет на толщину подкожного жира и содержание внутримышечного жира (ВМЖ) (Alfonso et al., 2005; Nakajima et al., 2011). На ранних этапах жизни жировая ткань свиньи растёт в основном за счёт гиперплазии – процесса, характеризующегося пролиферацией и дифференцировкой мультипотентных мезенхимальных стволовых клеток в зрелые адипоциты (Mersmann, Smith, 2005; Urrutia et al., 2018). После значительного увеличения числа клеток адипоциты начинают увеличиваться (гипертрофироваться) за счёт накопления триглицеролов. Увеличение размеров адипоцитов ограничено, и скорость гиперплазии увеличивается, когда их размер достигает максимума. Адипоциты изначально представляют собой мелкие клетки сферической формы, обладающие высокой активностью в плане синтеза липидов (Mersmann, Smith, 2005). После дифференцировки большая часть их роста обусловлена накоплением липидов за счёт липогенеза *de novo*.

Свинина является отличным источником витаминов и микроэлементов и может обеспечить рекомендуемые суточные дозы для поддержания здоровья человека. Однако содержание витаминов и минералов в мясе свиней сильно варьирует в зависимости от возраста и рациона питания, а также от условий окружающей среды, таких как температура, влажность воздуха и воздействие стрессорных факторов. Показано, что концентрация витамина С в свинине увеличивается с 6- до 13-недельного возраста и через два месяца значительно снижается (Tian et al., 2001). В периоды стресса витамин С играет важную роль в качестве антиоксиданта, который передаёт электроны в дегидроаскорбиновую кислоту, которая у животных неактивна. Недавние исследования показали, что уровень аскорбиновой кислоты в мясе значительно выше у свиней беркшир по сравнению с трехпородными помесью ландрас×йоркшир×дюрок, что положительно влияет на пищеварение, стимуляцию нервов и мышц, а также на образование эритроцитов (Subramaniyan et al., 2016).

Возраст животных и рацион могут изменить включение в кости кальция и фосфора у свиней. Показано, что уровень кальция был выше у 21-недельных свиней, чем у 6 и 13-недельных, тогда как уровень фосфора был выше в 6 и 13-недельном возрасте (Armocida et al., 2001). Кормовые добавки с монтмориллонитом приводили к снижению содержания калия, фосфора, магния, железа и марганца в мышечной ткани у свиней ландрас×йоркшир×дюрок (Duan et al., 2013). Мясные продукты содержат макро- и микроэлементы, которые необходимы для различных биохимических функций в организме (Horita et al., 2011; Bilandzic et al., 2012), а низкий уровень минеральных элементов в рационе приводит к различным расстройствам (Melo et al., 2008). В частности, селен, магний и калий, поступающие с пищей, необходимы при физических нагрузках, и эти элементы участвуют в окислительно-восстановительных реакциях (Choi et al., 2009).

На кастратах дюрок × ландрас × йоркшир показано, что увеличение возраста убоя с 180 до 240 дней приводит к более высокому содержанию n-3 полиненасыщенных жирных кислот, белка, незаменимых аминокислот, к повышению отношения незаменимых к заменимым аминокислотам, а также к низкому уровню n-6/n-3 полиненасыщенных жирных кислот и антиоксидантной способности. Таким образом, увеличение возраста убоя улучшает характеристики туши и пищевую

ценность свинины, но приводит к значительному снижению органолептических качеств свинины у свиной на откорме (Guo et al., 2021).

По структуре скелетных мышц разные виды животных (крысы, КРС, свиньи и др.) и механизмам их роста не имеют существенных различий. Высокие темпы отложения мышечного белка в организме животных в ранний постнатальный период обусловлены быстрым увеличением длины скелетных мышц (за счёт удлинения трубчатых костей) и количества нуклеиновых кислот (ДНК ядер и рибосом) на единицу длины мышечного волокна на фоне относительно постоянной эффективности процесса трансляции («активности» РНК, (г белка/сутки)/г РНК). Поэтому возрастное торможение роста поперечно-полосатых мышц можно объяснить без привлечения гипотезы о зависящем от возраста угнетении экспрессии активных участков генома мышечных волокон. По мере увеличения общегоповышению пула миофибрилл на фоне неизменной удельной активности макромолекулярных синтезов увеличиваются суммарные потери белка в процессе внутриклеточного протеолиза, и темп отложения белка в ткани постепенно снижается до нуля к моменту достижения стадии зрелости (Черепанов, 1994). В мышечной ткани гиперплазия мышечных волокон происходит в пренатальный период, а гипертрофия возникает в основном после рождения на уровне трансляции. Кроме того, процессы метаболизма липидов могут способствовать раннему развитию и росту мышц (Liu et al., 2019).

Питание стимулирует синтез мышечного белка, при этом зависимость темпов синтеза от уровня потребления обменной энергии имеет характер насыщения при высокой энергетической обеспеченности (Muramatsu, 1990), и с возрастом эта реакция снижается. Индуцированная кормлением стимуляция синтеза мышечного белка модулируется повышением чувствительности к постпрандиальному увеличению уровня в крови инсулина и аминокислот. Снижение реакции на инсулин и аминокислоты вследствие роста и развития происходит параллельно с заметным снижением индуцированной кормлением активации факторов инициации трансляции, регулирующего связывание мРНК с рибосомным комплексом 40S.

Уровень активизации многих известных положительных регуляторов сигнальных путей, связанных с питанием и инсулином, участвующих в инициации трансляции у молодняка свиней, наибольший, тогда как влияние негативных регуляторов на рост скелетных мышц у них наименьшее. Например, активация и (или) избыток позитивных регуляторов (инсулиновый рецептор, фосфоинозитид-3 киназа, фосфоинозитид-зависимая киназа-1, протеинкиназа В, мишень рапамицина млекопитающих, рибосомный протеин S6 киназа-1, эукариотический фактор инициации) выше у 7-сут. по сравнению с 26-сут. поросятами. Активация негативных регуляторов (протеин тирозинфосфатазы-1В, фосфатаза и гомолог тензина, делетированного на хромосоме 10, протеинфосфатаза 2А и комплекс туберозного склероза), ниже у 7-суточных по сравнению с 26-суточными поросятами (Davis et al., 2008; Anthony, 2016; Liu et al., 2019; Еримбетов и др., 2020; Wang et al., 2021).

Таким образом, возрастное снижение роста и развития, связанное с влиянием инсулина и аминокислот на синтез белков скелетных мышц, отчасти обусловлено уменьшением активации сигнальных путей, координирующих их метаболизм на стадии инициации трансляции.

### **Процессы роста мышечной и жировой ткани у свиней разных генотипов**

Один из путей увеличения количественных и качественных параметров формирования мясной продуктивности – широкое применение межпородного скрещивания. Этот метод разведения позволяет эффективно и быстро использовать желательные качества животных, накопленные в результате длительной селекции. Кроме того, комбинация различных генов обеспечивает гетерозис, повышение жизнеспособности и продуктивности животных по сравнению с исходными родительскими формами. Однако эффекты скрещивания проявляются по-разному, в зависимости от генетической обусловленности признаков, их сочетаемости, условий кормления, содержания животных и других факторов (Васильева, Ситникова, 1997; Иващук, 1997; Ibanez-Escriche et al., 2014; Ibanez-Escriche et al., 2016; Еримбетов и др., 2018; Noguera et al., 2019; Srihi et al., 2021).

В сравнительных исследованиях на поросятах иберийской породы и их помесях с хряками породы дюркок выявлены фенотипические различия в процессах роста и развития (Olivo et al., 2014).

Проведена оценка профиля мышечного транскриптома у поросят обоих генотипов с целью выявления генов и регуляторных факторов, ответственных за их фенотипические различия. Различия в транскриптомах сравниваемых генотипов были связаны, в основном, с развитием и функцией внеклеточного матрикса, клеточной адгезией, а также с некоторыми метаболическими процессами, такими как протеолиз и метаболизм липидов. По химическому составу поясничной мышцы были установлены значительные различия между генотипами, в частности, по содержанию внутримышечного жира у чистопородных особей и их помесей с дюрком и по доле насыщенных и мононенасыщенных жирных кислот

В другом эксперименте на свиньях иберийской породы и их помесях с крупной белой×ландрас (живая масса при убое 160 кг), были выявлены различия по характеристикам туши и качеству мяса, в том числе по органолептическим свойствам. От свиной иберийской породы получали туши с большим содержанием липидов по сравнению с их помесями. У чистопородных свиной по сравнению с помесями в туше выше уровень абдоминального, подкожного, межмышечного и внутримышечного жира, соответственно на 25, 94, 72 и 300%. Мясо свиной иберийской породы отличалось более высоким показателем мраморности и меньшим усилием на срез; при этом органолептические свойства (нежность, сочность, вкус) были более выраженными по сравнению с помесями. В этом исследовании были идентифицированы генные маркеры, ассоциированные с массой сердца, индексом активности десатуразы и элонгазы, содержанием цис-вакценовой кислоты во внутримышечном и лауриновой кислоты в подкожном жире (Bressan et al., 2020).

В исследованиях на свиньях породы дюрк и их помесях ландрас×йоркшир×дюрк показаны различия по химическому составу и качественным показателям мяса. По характеристикам туши между сравниваемыми генотипами свиной различий не обнаружено, при этом у помесных свиной наблюдалось более высокое содержание влаги, белка, миоглобина, ненасыщенных жирных кислот и низкий уровень липидов по сравнению с дюрками. В то же время чистопородные свиньи по сравнению с помесями имели лучшие характеристики качества мяса при большем содержании внутримышечного жира и более высоким конечным значением pH, влагоудерживающей способности, меньшей потерей влаги при варке, и мясо отличалось повышенной сочностью и вкусом (Choi et al., 2014).

В сравнительных исследованиях на чистопородных свиньях беркшир и трёхпородных помесях ландрас×йоркшир×дюрк выявлены различия по характеристикам качества мяса, включая pH, цвет, влагоудерживающую способность, потерю влаги при варке и содержание свободных аминокислот, жирных кислот, витаминов и минеральных веществ в длиннейшей мышце спины. Мясо свиной породы беркшир по сравнению с помесями имело интенсивно красный цвет, более высокие значения pH, влагоудерживающей способности и низкие потери влаги при приготовлении пищи. Кроме того, в мышечной ткани этих свиной было более высокое содержание фосфосерина, аспарагиновой кислоты, треонина, серина, аспарагина,  $\alpha$ -аминоадипиновой кислоты, валина, метионина, изолейцина, лейцина, тирозина, гистидина, триптофана и карнозина и более низкое содержание глутаминовой кислоты, глицина, аланина и аммиака. Такие жирные кислоты, как олеиновая, докозагексаеновая и мононенасыщенные присутствовали в значительно более высоких концентрациях в мышцах свиной породы беркшир по сравнению с помесями. У чистопородных свиной по сравнению с помесями в мышечной ткани были выявлены значительные уровни нуклеотидных компонентов (инозина), магния, калия и аскорбиновой кислоты (Subramaniyan et al., 2016).

Как известно, лизин, изолейцин, лейцин, фенилаланин, валин, гистидин, треонин и метионин являются незаменимыми аминокислотами, тогда как серин, аспарагиновая кислота, аргинин, тирозин, глутаминовая кислота, глицин и аланин относятся к заменимым аминокислотам. В мышечной ткани помесных свиной йоркшир×беркшир по сравнению со сверстниками йоркшир×ландрас и йоркшир×честер выявлены более высокие уровни аланина, глутаминовой кислоты, лейцина, лизина, метионина, фенилаланина, глицина, гистидина, изолейцина, серина, треонина, тирозина, валина и пролина (Lim et al., 2013). Помимо этого, в мышцах помесей йоркшир×беркшир выявлены более низкие уровни аргинина и тирозина. В другом

эксперименте у свиней беркшир в мышечной ткани уровни аминокислот были выше, чем у трехпородных помесей ландрас×йоркшир×дюрок. Мышечная ткань чистопородных свиней беркшир было обогащено всеми необходимыми свободными аминокислотами, которые имеют большое значение для качества питания и имеют многочисленные преимущества для здоровья потребителей (Subramaniyan et al., 2016).

Глутаминовая кислота, фенилаланин, тирозин, аденозинмонофосфат, инозин-5'-монофосфат и гуанозинмонофосфат способствуют восприятию вкуса мяса, и вместе они определяют аромат мяса (Lioe et al., 2005; Subramaniyan et al., 2016). Примечательно, что инозин-5'-монофосфат косвенно способствует аромату мяса через расщепление инозина с образованием гипоксантина, а вместе со свободными аминокислотами, такими как аргинин, фенилаланин, валин, лейцин, изолейцин, метионин и гистидин, он способствует горькому вкусу (Tikk et al., 2006). Напротив, глицин, аланин, лизин и пролин придают сладкий вкус, а другие аминокислоты производят кислый или соленый. Накопление аминокислот в мясе ранее связывалось со снижением показателя нежности (Cornet, Bousset, 1999), однако из-за их специфического вкуса свободные аминокислоты играют важную роль для пищевой ценности мяса (Nishimura, Kato, 1988).

У двухпородных помесей йоркшир×крупная белая в мышцах выявлено более высокое содержание магния, железа и цинка, чем у чистопородных свиней крупная белая (Subramaniyan et al., 2016). В другом исследовании уровни кальция и фосфора у помесей крупная белая×ландрас были выше, чем у коренных свиней Южной Африки (Kanengoni et al., 2014). Авторы предположили, что повышенная доступность минеральных элементов улучшает переваримость мяса. Магний и калий являются критическими внутриклеточными катионами, и их дефицит может вызывать различные расстройства, включая гипокалиемию, неврологические осложнения, мышечную слабость, подергивания, раздражительность и низкое кровяное давление (Huang et al., 2007).

В эксперименте на растущих свиньях иберийской породы и дюрок оценивали влияние генотипа, 24-часового голодания и диетического источника на экспрессию генов-кандидатов, участвующих в адипогенезе, липогенезе и липолизе в жировой ткани растущих животных (Benítez et al., 2017). У иберийских свиней наблюдалось большее потребление корма, более высокие значения толщины шпига, содержания насыщенных жирных кислот в подкожном жире, тогда как свиньи дюрок имели большую мышечную массу и более высокое содержание полиненасыщенных жирных кислот. В целом, встречаемость генов адипогенного и липогенного действия была повышенной у иберийских свиней. Эти данные согласуются с фенотипическими различиями между сравниваемыми генотипами и с ингибированием липогенеза натошак. Наблюдались количественные взаимовлияния между эффектами породы и статуса кормления, что указывает на различную реакцию двух пород на голодание, причем у свиней иберийской породы выявлена более интенсивная экспрессия липогенных генов. Эти результаты подчеркивают сложность регуляции липидного обмена, особенно в отношении процессов липолиза (Benítez et al., 2017).

По сравнению с современными породами, местные породы свиней накапливают большее количество жира, который обычно содержит больше мононенасыщенных и насыщенных жирных кислот. Для этих пород характерны более высокий размер адипоцитов и более высокая активность липогенных ферментов. Исследования с использованием транскриптомных и протеомных подходов выявили несколько процессов, таких как иммунный ответ, обмен жирных кислот, активность оксидоредуктазы, митохондриальная функция и т.д., которые различаются между местными и современными породами свиней (Poklukar et al., 2020).

В эксперименте на свиньях разных помесей выявлено, что для увеличения производства свинины и улучшения её качества в промышленных условиях целесообразно использовать хряков канадского и датского ландраса на заключительном этапе скрещивания в трехпородном сочетании крупная белая × йоркшир × ландрас (Krasnova et al., 2020).

Процессы липогенеза и липолиза в адипоцитах контролируются гормонами, такими как инсулин, глюкагон и катехоламины (Saponaro et al., 2015; Cignarelli et al., 2019). Адипоциты сами продуцируют и высвобождают лептин, участвующий в регуляции потребления корма с ингибированием синтеза липидов и стимулированием мобилизации липидов (Barb et al., 2001). Повышенные уровни лептина наблюдаются у животных с повышенным отложением жира и

большими размерами адипоцитов (Harris, 2014). Отсутствие лептиновой сигнализации из-за мутации в гене рецептора лептина или вследствие изменений в транспорте лептина влияет на нейроэндокринную и иммунную систему, что приводит к стимулированию потребления корма и к снижению энергетических затрат (Myers et al., 2008; Spurlock, Gabler, 2008). Более того, из-за состояния, называемого лептинорезистентностью, даже высокие уровни циркулирующего лептина не всегда эффективны (Harris, 2014). Эти явления проявляются у некоторых сальных особей, а также у иберийских свиней (Fernández-Fígares et al., 2007; Torres-Rovira et al., 2012).

Как правило, у местных сальных пород при одинаковой живой массе более крупные адипоциты и более раннее созревание жировой ткани, чем у современных пород свиней. У свиней сальной мейшанской породы адипоциты и во внутреннем, и в подкожном жире крупнее, чем у сверстников породы ландрас (Nakajima et al., 2011). У сальных пород наблюдается более раннее развитие подкожной жировой ткани (Poklukar et al., 2020). У свиней сального типа (Wujin) диаметр втримышечных адипоцитов больше, чем у особей породы ландрас (Zhao et al., 2009).

### **Особенности жирнокислотного состава липидов у свиней разных генотипов**

Содержание мононенасыщенных и полиненасыщенных жирных кислот в мясе зависит от рациона, пола, возраста и генотипа свиней. Установлено, что в мышцах у свиней беркшир и ландрас×беркшир, по сравнению с особями дюрок и их помесями с ландрасом, более высокий уровень насыщенных жирных кислот, таких как пальмитиновая (C16:0) и стеариновая кислоты (C18:0) и более низкое содержание ненасыщенных жирных кислот, таких как олеиновая (C18:1), линолевая (C18:2) и линоленовая (C18:3) (Suzuki et al., 2003). У свиней иберийской породы, по сравнению с помесями ландрас×крупная белая, повышенное содержание C18:0 и насыщенных жирных кислот и сниженный уровень C16:1, C18:2, C18:3 и полиненасыщенных жирных кислот (Varea et al., 2013). Содержание C18:1, C18:7, C18:6, C18:3, полиненасыщенных и мононенасыщенных жирных кислот значительно выше у помесей йоркшир×беркшир, чем у свиней йоркшир×ландрас и йоркшир×честер (Lim et al., 2013). В длиннейшей мышце спины у свиней дюрок более высокое содержание пальмитиновой кислоты (C16:0) и насыщенных жирных кислот, чем у помесей ландрас×йоркшир×дюрок, при одинаковом содержании эйкозеновой кислоты (C20:1), насыщенных и ненасыщенных жирных кислот (Choi et al., 2014).

В сравнительных исследованиях на свиньях местной корейской породы и помесях ландрас×йоркшир×дюрок были изучены качественные показатели мяса, в том числе вкусовые качества. По сравнению с помесями, в мышечной ткани местной корейской породы было существенно выше содержание влаги, ненасыщенных жирных кислот, в том числе линолевой, линоленовой и арахидоновой, лучшие вкусовые качества и низкий уровень сырого жира, золы и показателя нежности (Kim, Kim, 2018).

Уровень насыщенных жирных кислот положительно коррелирует с содержанием внутримышечного жира (ВМЖ), которое в свою очередь отрицательно коррелирует с концентрацией полиненасыщенных жирных кислот; т.е. различия между генотипами свиней в профилях жирных кислот могут свидетельствовать о разном уровне ВМЖ и синтеза жирных кислот (Ramirez, Cava, 2007). Вариации содержания ВМЖ влияют на нежность, сочность, профили жирных кислот и вкус свинины (Wood et al., 1999). При этом профили жирных кислот обычно варьируют у разных мышц; например, в свиной грудинке содержится больше мононенасыщенных (47%), насыщенных (36%) и полиненасыщенных кислот (Subramaniyan et al., 2016).

Некоторые специфические для разных диет жирные кислоты ассоциированы у человека с ишемической болезнью сердца (ИБС) в качестве причинных и защитных факторов (Flock et al., 2013). В частности, замена насыщенных на мононенасыщенные или полиненасыщенные жирные кислоты снижает риск ИБС. В исследованиях на свиньях породы показано, что их мясо имело более высокое содержание мононенасыщенных жирных кислот, что потенциально повышает риск сердечных заболеваний (Subramaniyan et al., 2016). Таким образом, профили жирных кислот влияют на перерабатываемость и пищевую ценность свинины.

При использовании нецелевой липидомики для анализа профилей липидов и метаболизма у свиней были выявлены особенности их отложения в липидных депо. В общей сложности, 1146 и 1134 индивидуальных липидов, принадлежащих к 18 подклассам, были идентифицированы во ВМЖ и висцеральной жировой ткани (ВЖТ) соответственно. При этом в депо мышечной ткани было более высокое содержание глицерофосфолипидов (ГФ) и более низкое содержание глицеролипидов (ГЛ). Полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) располагались преимущественно в положениях sn-1 в триглицеролах (ТГ) и в положениях sn-2 в фосфатидилхолине (ФХ) и фосфатидилэтаноламине (ФЭ). Процентное содержание ПНЖК в ТГ было значительно ниже в мышечной ткани, чем в висцеральной жировой ткани, тогда как для ПНЖК в ФХ и ФЭ наблюдалась обратная тенденция. Расширенный анализ дифференциально экспрессируемых генов в основном включал сигнальные пути сфинголипидов, а также метаболизм ГФ и ГЛ. В целом, липидомика и транскриптомика выявили различия в профилях липидов и метаболизме висцеральной жировой ткани и внутримышечного жира, открывая новые перспективы для изучения гетерогенности ВМЖ и ВЖТ (Li et al., 2021).

Внутримышечный жир состоит из фосфолипидов, триглицеролов и холестерина; баланс между синтезом и распадом триглицеролов отражается в содержании ВМЖ. Внутримышечные триглицеролы в основном хранятся в адипоцитах и в виде капель в цитоплазме миофибрилл (Nocquette et al., 2010). Содержание ВМЖ существенно коррелирует с вкусовыми показателями свинины (DeVol et al., 1988; Fernandez et al., 1999; Fortin et al., 2005), а также с рядом других признаков, таких как водоудерживающая способность (Renaudeau, Mourgot, 2007) и нежность (Fortin et al., 2005). Вкус и сочность свинины повышены при содержании ВМЖ выше 2,5% (Fernandez et al., 1999). Разведение современных пород свиней привело к снижению отложения липидов (Li et al., 2008), повышению процента постного мяса туши и уменьшению толщины жира на спине (Ciobanu et al., 2011). Содержание ВМЖ связано со структурой и составом мышц (Listrat et al., 2016). Кроме того, оно положительно связано с окислительным типом метаболизма (Klont et al., 1998) и толщиной подкожного жира (Warris et al., 1990; Jacyno et al., 2015). Местные породы свиней обычно имеют более окислительный тип метаболизма мышечной ткани и более высокое содержание ВМЖ. Например, в *longissimus dorsi* при преимущественно гликолитическом типе мышц у местной пулавской свиньи было выявлено более высокое содержание ВМЖ и более высокий процент окислительных мышечных волокон, чем у современных польских крупных белых свиней (Wojtysiak, Połtowicz, 2014), а также более высокое содержание ВМЖ при более высокой экспрессии изоформ *longissimus dorsi* MyHC I у корейской местной чёрной свиньи, по сравнению с породой ландрас (Poklugar et al., 2020).

### **Заключение**

Таким образом, к основным физиологическим факторам формирования мясной продуктивности в процессе постнатального онтогенеза у свиней можно отнести возрастные тренды соотношения липогенез/липолиз, возрастание роли белокдеградирующей системы по отношению к белоксинтезирующей, увеличение диаметра мышечных волокон и размеров клеток жировой ткани. Особенности свиней разных генотипов проявляются в различии жирнокислотного и аминокислотного состава мышечной и жировой ткани, содержании витаминов и минеральных элементов, активности липогенных ферментов, в формировании депо липидов, показателей биохимического состава мяса и его вкусовых качеств.

Молекулярные механизмы, ответственные за различия между мясными фенотипами современных пород свиней и сальными фенотипами местных пород ещё недостаточно выяснены, что сдерживает разработку технологий, способствующих максимальному проявлению генетического потенциала мясной продуктивности свиней.

### Список литературы

1. Бреславец Ю.П. Рост, развитие и мясные качества свиней при скармливании им суспензии хлореллы: автореф. дисс...к.с-х.н. Белгород, 2015. 24 с.
2. Березовой А.С. Некоторые закономерности роста и химического состава мышечной ткани в онтогенезе крупного рогатого скота. // Научные труды Украинской с.-х. академии. 1980. Т. 241. С. 19-21.
3. Васильева Э.Г., Ситникова Н.Ф. Селекция свиней при создании гибридов. // Зоотехния. 1997. №10. С. 8-11.
4. Еримбетов К.Т., Обвинцева О.В., Михайлов В.В. Особенности метаболизма и формирования мясной продуктивности у свиней разного генотипа. // Проблемы биологии продуктивных животных. 2018. № 1. С. 51-63. DOI: 10.25687/1996-6733.prodanimbiol.2018.1.51-63
5. Еримбетов К.Т., Обвинцева О.В. Исследование метаболизма белков мышц *in vitro* и *in vivo*. // Сборник докладов международной научно-практической конференции «Ядерно-физические исследования и технологии в сельском хозяйстве». Обнинск: ВНИИ радиологии и агроэкологии. 2020. С. 63-67.
6. Еримбетов К.Т. Метаболизм белков у растущих бычков и свиней и факторы его регуляции: автореф. дисс...д.б.н. Боровск. 2007. 26 с.
7. Еримбетов К.Т., Обвинцева О.В., Соловьева А.Г., Федорова А.В., Земляной Р.А. Сигнальные пути и факторы регуляции синтеза и распада белков в скелетных мышцах (обзор). // Проблемы биологии продуктивных животных. 2020. № 1. С. 24-33.
8. Ивашук И.С. Эффективность скрещивания в свиноводстве. // Зоотехния. 1997. № 10. С. 12-13.
9. Лежнина М.Н., Блинова А. Д., Шуканов А. А. Особенности метаболизма, иммуногенеза и продуктивности у свиней в разные периоды постнатального онтогенеза. // Вестник Чувашского Госуд. Педагог. Университета им. И. Я. Яковлева. 2013. Т. 78. № 2. С. 72-75.
10. Манухина А.И. Брускова О.Б. Цитологические аспекты роста и развития эндокринных желез, органов иммунной системы, мышечной и жировой ткани свиней в зависимости от условий питания. // Современные проблемы биотехнологии и биологии продуктивных животных. // Сб. трудов ВНИИФБиП: Боровск. 2001. Т. 40. С. 49-54.
11. Манухина А.И., Брускова О.Б. Морфометрическая характеристика органов и тканей сельскохозяйственных животных. // Сельскохозяйственные животные. Физиологические и биохимические параметры организма. Боровск: ВНИИФБиП, 2002. 354 с.
12. Махаев Е.А. Система полноценного кормления растущих и откармливаемых свиней мясного типа. Рекомендации. М.: ВИЖ, 2005. 48 с.
13. Никитченко В.Е., Никитченко Д.В. Закономерности роста тканей у свиней. // Вестник Российского университета Дружбы народов. 2008. № 4. С. 19-28.
14. Черепанов Г.Г. Системная морфофизиологическая теория роста животных. Боровск: ВНИИФБиП (издание при поддержке РФФИ), 1994. 104 с.
15. Anthony T.G. Mechanisms of protein balance in skeletal muscle. // *Domest. Anim. Endocrinol.* 2016. Vol. 56. P. 23-32. DOI: 10.1016/j.domaniend.2016.02.012.
16. Armocida A., Beskow P., Amcoff P., Kallner A., Ekman S. Vitamin C plasma concentrations and leg weakness in the forelegs of growing pigs. // *J. Vet. Med. Clin. Med.* 2001. Vol. 48. P. 165-178. DOI: 10.1046/j.1439-0442.2001.00340.x.
17. Alfonso L., Mourot J., Insausti K., Mendizabal J.A., Arana A. Comparative description of growth, fat deposition, carcass and meat quality characteristics of Basque and Large White pigs. // *Anim. Res.* 2005. Vol. 54. P. 33-42. DOI: 10.1051/animals: 2005001.
18. Ayuso M., Fernández A., Núñez Y., Benítez R., Isabel B., Barragán C., Fernández A.I., Rey A.I., Medrano J.F., Cánovas Á., González-Bulnes A., López-Bote C., Óvilo C. Comparative analysis of muscle transcriptome between pig genotypes identifies genes and regulatory mechanisms associated to growth, fatness and metabolism. // *PLoS One.* 2015. Vol. 10, nr 12. P. e0145162. DOI: 10.1371/journal.pone.0145162.
19. Ayuso M., Fernández A., Núñez Y., Benítez R., Isabel B., Fernández A.I., Rey A.I., González-Bulnes A., Medrano J.F., Cánovas Á., López-Bote C.J., Óvilo C. Developmental Stage, muscle and genetic type modify muscle transcriptome in pigs: effects on gene expression and regulatory factors involved in growth and metabolism. // *PLoS One.* 2016. Vol. 11. nr 12. :e0167858. DOI: 10.1371/journal.pone.0167858.
20. Barea R., Isabel B., Nieto R., Lopez-Bote C., Aguilera J.F. Evolution of the fatty acid profile of subcutaneous back-fat adipose tissue in growing Iberian and Landrace × Large White pigs. *Animal.* 2013. Vol. 7. P. 688-698. DOI: 10.1017/S175173111200184X.
21. Barb C.R., Hausman G.J., Houseknecht K.L. Biology of leptin in the pig. // *Domest. Anim. Endocrinol.* 2001. Vol. 21. P. 297-317. DOI: 10.1016/S0739-7240(01)00123-0.

22. Bilandzic N., Dokic M., Sedak M., Varenina I., Solomun Kolanovic B., Oraic D., Zrcic S. Determination of copper in food of animal origin and fish in Croatia. // *Food control*. 2012. Vol. 27. P. 284-288. DOI: 10.1016/j.foodcont.2012.03.020.
23. Bridges T.C., Turner L.W., Smith E.M. A mathematical procedure for estimating animal growth and body composition. // *Trans. Am. Soc. Agr. Eng.* 1986. Vol. 29. P. 1342-1347.
24. Benítez R., Fernández A., Isabel B., Núñez Y., De Mercado E., Gómez-Izquierdo E., García-Casco J., López-Bote C., Óvilo C. Modulatory effects of breed, feeding status, and diet on adipogenic, lipogenic, and lipolytic gene expression in growing Iberian and Duroc pigs. // *Int. J. Mol. Sci.* 2017. Vol. 19. nr 1. P. 22. DOI: 10.3390/ijms19010022.
25. Bressan M.C., Almeida J., Amaral A., Bettencourt C., Santos-Silva J., Moreira O., Bessa R., Gam L.T. Genetics of carcass and meat quality traits in Iberian pigs. // *Advances in Animal Health, Medicine and Production* (Freitas Duarte A., Lopes da Costa L., eds). 2020. Springer, Cham. P. 69-86 [https://doi.org/10.1007/978-3-030-61981-7\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-030-61981-7_4).
26. Choi J.S., Lee H.J., Jin S.K., Choi Y.I., Lee J.J. Comparison of carcass characteristics and meat quality between Duroc and crossbred pigs // *Korean J. Food Sci. Anim. Resour.* 2014. Vol. 34. nr 2. P. 238-244. DOI: 10.5851/kosfa.2014.34.2.238.
27. Cignarelli A., Genchi V.A., Perrini S., Natalicchio A., Laviola L., Giorgino F. Insulin and insulin receptors in adipose tissue development. // *Int. J. Mol. Sci.* 2019. Vol. 20. P. 759. DOI: 10.3390/ijms20030759.
28. Ciobanu D.C., Lonergan S.M., Huff-Lonergan J. Genetics of meat quality. // In: *The Genetics of the Pig*. (Rothschild M.F., Ruvinsky A., eds). Wallingford, UK: CAB Intern., 2011. P. 355-389.
29. Choi M.K., Kang M.H., Kim M.H. The analysis of copper, selenium, and molybdenum contents in frequently consumed foods and an estimation of their daily intake in Korean adults. // *Biol. Trace Elem. Res.* 2009. Vol. 128. nr 2. P. 104-117. DOI: 10.1007 / s12011-008-8260-2.
30. Coelho M., Oliveira T., Fernandes R. Biochemistry of adipose tissue: an endocrine organ. // *Arch. Med. Sci.* 2013. Vol. 9. P. 191-200. DOI: 10.5114/aoms.2013.33181.
31. Cornet M., Bousset J. Free amino acid and dipeptides in porcine muscles: Differences between 'red' and 'white' muscles. // *Meat Sci.* 1999. Vol. 51. P. 215-219. DOI: 10.1016/S0309-1740(98)00104-1.
32. Duan Q. W., Li J. T, Gong L. M., Wu H., Zhang L. Y. Effects of graded levels of montmorillonite on performance, hematological parameters and bone mineralization in weaned pigs. // *Asian-Austral. J. Anim. Sci.* 2013. Vol. 26. P. 1614-1621. DOI: 10.5713/ajas.2012.12698.
33. Davis T.A., Suryawan A., Orellana R.A., Nguyen H.V., Fiorotto M.L. Postnatal ontogeny of skeletal muscle protein synthesis in pigs. // *J. Anim. Sci.* 2008. Vol. 86. (14 Suppl) P. E13-E18. DOI: 10.2527/jas.2007-0419.
34. DeVol D.K., McKeith F.K., Bechtel P.J., Novakofski J., Shanks R.D., Carr T.R. Variation in composition and palatability traits and relationships between muscle characteristics and palatability in a random sample of pork carcasses. // *J. Anim. Sci.* 1988. Vol. 66. P. 385-395. DOI: 10.2527/jas1988.662385x.
35. Flock M. R., Kris-Etherton P. M. Diverse physiological effects of long-chain saturated fatty acids: Implications for cardiovascular disease. // *Curr. Opin. Clin. Nutr. Metab. Care.* 2013. Vol. 16. P. 133-140. DOI: 10.1097/MCO.0b013e328359e6ac.
36. Fernandez X., Monin G., Talmant A., Mourot J., Lebret B. Influence of intramuscular fat content on the quality of pig meat-2. Consumer acceptability of m. longissimus lumborum. // *Meat Sci.* 1999. Vol. 53. P. 67-72. DOI: 10.1016/S0309-1740(99)00038-8.
37. Fernández-Figares I., Lachica M., Nieto R., Rivera-Ferre M.G., Aguilera J.F. Serum profile of metabolites and hormones in obese (Iberian) and lean (Landrace) growing gilts fed balanced or lysine deficient diets. // *Livest. Sci.* 2007. Vol. 110. P. 73-81. DOI: 10.1016/j.livsci.2006.10.002.
38. Fortin A., Robertson W.M., Tong A.K. The eating quality of Canadian pork and its relationship with intramuscular fat. // *Meat Sci.* 2005. Vol. 69. P. 297-305. DOI: 10.1016/j.meatsci.2004.07.011.
39. Fuentes V., Ventanas S., Ventanas J., Estevez M. The genetic background affects composition, oxidative stability and quality traits of Iberian dry-cured hams: Purebred Iberian versus reciprocal Iberian x Duroc crossbred pigs. // *Meat Science.* 2014. Vol. 96. nr 2. P. 737-743.
40. Guo Z., Chen X., Chen D., Li M., Yin J., Yu B., He J., Huang Z. Effects of slaughter age on carcass traits and meat quality of crossbred (Duroc × Landrace × Yorkshire) finishing pigs. // *Anim. Biotechnol.* 2021 Vol. 30. P. 1-7. DOI: 10.1080/10495398.2021.1916512.
41. Horita C.N., Morgano M.A., Celeghini R.M., Pollonio M.A. Physicochemical and sensory properties of reduced-fat mortadella prepared with blends of calcium, magnesium and potassium chloride as partial substitutes for sodium chloride. // *Meat Sci.* 2011. Vol. 89. P. 426-433. DOI: 10.1016/j.meatsci.2011.05.010.
42. Huang C. L., Kuo E. Mechanism of hypokalemia in magnesium deficiency. // *J. Am. Soc. Nephrol.* 2007. Vol. 18. P. 2649-2652. DOI: 10.1681/ASN.2007070792.

43. Harris R.B. Direct and indirect effects of leptin on adipocyte metabolism. // *Biochim. Biophys. Acta.* 2014. Vol. 1842. P. 414-423. DOI:10.1016/j.bbadis.2013.05.009.
44. Hocquette J.F., Gondret F., Baéza E., Médale F., Jurie C., Pethick D.W. Intramuscular fat content in meat-producing animals: Development, genetic and nutritional control, and identification of putative markers. // *Animal.* 2010. Vol. 4. P. 303-319. DOI: 10.1017/S1751731109991091.
45. Ibanez-Escriche N., Magallón E., Gonzalez E., Tejada J.F., Noguera J. L. Genetic parameters and crossbreeding effects of fat deposition and fatty acid profiles in Iberian pig lines. // *J. Anim. Sci.* 2016. Vol. 94. nr 1. P. 28-37.
46. Ibáñez-Escriche N., Varona L., Magallón E., Noguera J.L. Crossbreeding effects on pig growth and carcass traits from two Iberian strains. // *Animal.* 2014. Vol. 8. nr 10. P. 1569-1576. DOI: 10.1017/S1751731114001712.
47. Jacyno E., Pietruszka A., Kawęcka M., Biel W., Kołodziej-Skalska A. Phenotypic correlations of backfat thickness with meatiness traits, intramuscular fat, longissimus muscle cholesterol and fatty acid composition in pigs. *S. // Afr. J. Anim. Sci.* 2015. Vol. 45. P. 122-128. DOI: 10.4314/sajas.v45i2.2.
48. Karlubik M. Obsah susiny, bielkovin a aktomyozinu v svaloch osipanych v prenatalnom a postnatalnom vyvoji. // *Polnohospodarstvo.* 1987. Vol. 33. P. 1115-1119.
49. Klont R.E., Brocks L.M., Eikelenboom G. Muscle fibre type and meat quality. // *Meat Sci.* 1998. Vol. 49. P. 219-229. DOI: 10.1016/S0309-1740(98)90050-X.
50. Kanengoni A. T., Chimonyo M., Erlwanger K. H., Ndimba B. K., Dzama K. Growth performance, blood metabolic responses, and carcass characteristics of grower and finisher South African Windsnyer-type indigenous and Large White × Landrace crossbred pigs fed diets containing ensiled corncobs. // *J. Anim. Sci.* 2014. Vol. 92. P. 5739-5748. DOI: 10.2527/jas.2014-8067.
51. Kim G.W., Kim H.Y. Physicochemical properties of M. longissimus dorsi of Korean native pigs. // *J Anim. Sci. Technol.* 2018. Vol. 29. P. 60-66. DOI: 10.1186/s40781-018-0163-y.
52. Kersten S. Mechanisms of nutritional and hormonal regulation of lipogenesis. // *EMBO Rep.* 2001. Vol. 2. P. 282-286. DOI: 10.1093/embo-reports/kve071.
53. Krasnova O.A., Kazantseva N.P., Kudrin M.R., Khardina E.V., Vasilieva M.I., Pushkaryov M.G., Sannikova N.A. Productive qualities of hybrid pigs. // *Intern. Transac. J. Engin., Manag. Appl. Sci. Technol.* 2020. Vol. 11. nr 14. P. 11A-14G. 1-10. <http://doi.org/10.14456/ITJEMAST.2020.274>.
54. Liu Y., Kong X., Jiang G., Tan B., Deng J., Yang X., Li F., Xiong X., Yin Y. Effects of dietary protein/energy ratio on growth performance, carcass trait, meat quality, and plasma metabolites in pigs of different genotypes. // *J. Anim. Sci. Biotechn.* 2015. Vol. 6. nr 36. P. 234-244.
55. Liu J, Lei Q, Li F, Zhou Y, Gao J, Liu W. et al. Dynamic transcriptomic analysis of breast muscle development from the embryonic to post-hatching periods in chickens. // *Front Genet.* 2019. Vol. 10. P. 1308-1315. <https://doi.org/10.3389/fgene.2019.01308>.
56. Listrat A., Lebret B., Louveau I., Astruc T., Bonnet M., Lefaucheur L., Picard B., Bugeon J. How muscle structure and composition influence meat and flesh quality. // *Sci. World J.* 2016. Vol. 31. P. 827-846. DOI: 10.1155/2016/3182746.
57. Li M., Li X., Zhu L., Teng X., Xiao H., Shuai S., Chen L., Li Q., Guo Y. Differential expression analysis and regulatory network reconstruction for genes associated with muscle growth and adipose deposition in obese and lean pigs. // *Prog. Nat. Sci.* 2008. Vol. 18. P. 387-399. DOI: 10.1016/j.pnsc.2007.10.011.
58. Lee V.B., Kauffman R.G., Grummer R.H. Effect of early nutrition on the development of adipose tissue in the pig. I. Age constant basis. // *J. Anim. Sci.* 1973. Vol. 6. nr 37. P. 1312-1325.
59. Li M., Zhu M., Chai W., Wang Y., Song Y., Liu B., Cai C., Song Y., Sun X., Xue P., Wang C. Determination of the heterogeneity of intramuscular fat and visceral adipose tissue from Dezhou Donkey by lipidomics and transcriptomics profiling. // *Front. Nutr.* 2021. Vol. 8. nr 74. P. 66-84. DOI: 10.3389/fnut.2021.746684.
60. Lim D.G., Kim K.T., Lee K.H., Seo K.S., Nam K.C. Physicochemical traits, fatty acid and free amino acid compositions of two-way crossbred pork belly. // *Korean J. Food Sci.* 2013. Vol. 33. P. 189-197. DOI: 10.5851/kosfa.2013.33.2.189.
61. Lioe H. N., Apriyantono A., Takara K., Wada K., Yasuda M. Umami taste enhancement of MSG/NaCl mixtures by subthreshold L-a-aromatic amino acids. // *J. Food Sci.* 2005. Vol. 70. P. 401-405. DOI: 10.1111/j.1365-2621.2005.tb11483.x.
62. Montenegro M.C., Peraza P., Balemian N., Carballo C., Barlocco N., Barrios P.G., Mernies B., Saadoun A., Castro G., Guimarães S.F., Llambí S. Gene expression analysis by RNA-sequencing of Longissimus dorsi muscle of pigs fed diets with differing lipid contents. // *Genet. Mol. Res.* 2019. Vol. 18. nr 4. GMR18307. <https://doi.org/10.4238/gmr18307>.
63. Muramatsu T. Nutrition and whole body protein turnover in the chicken in relation to mammalian species. // *Nutr. Res. Rev.* 1990. Vol. 3. P. 211-228.

64. Myers M.G., Cowley M.A., Münzberg H. Mechanisms of leptin action and leptin resistance. // *Annu. Rev. Physiol.* 2019. Vol. 70. P. 537-556. DOI: 10.1146/annurev.physiol.70.113006.100707.
65. Melo R., Gellein K., Evje L., Syversen T. Minerals and trace elements in commercial infant food. // *Food Chem. Toxicol.* 2008. Vol. 46. P. 3339-3342. DOI: 10.1016/j.fct.2008.08.007.
66. Mersmann H.J., Smith S.B. Chapter 11: Development of white adipose tissue metabolism. // In: *Biology of Metabolism in Growing Animals* (Burrin D., Mersmann H.J., eds). Amsterdam: Elsevier, 2005. P. 275-303.
67. Nakajima I.O.M., Ojima K., Muroya S., Shibata M., Chikuni K. Cellularity of developing subcutaneous adipose tissue in Landrace and Meishan pigs: Adipocyte size differences between two breeds. // *J. Anim. Sci.* 2011. Vol. 82. P. 144-149. DOI: 10.1111/j.1740-0929.2010.00810.x.
68. Nishimura T., Kato H. Taste of free amino acids and peptides. // *Food Rev. Int.* 1988. Vol. 4. P. 175-194. DOI: 10.1080/87559128809540828.
69. Noguera J.L., Ibáñez-Escriche N., Casellas J., Rosas J.P., Varona L. Genetic parameters and direct, maternal and heterosis effects on litter size in a diallel cross among three commercial varieties of Iberian pig. // *Animal.* 2019. Vol. 13. nr 12. P. 2765-2772. DOI: 10.1017/S1751731119001125.
70. Poklukar K., Čandek-Potokar M., Batorek Lukač N., Tomažin U., Škrlep M. Lipid deposition and metabolism in local and modern pig breeds: a review. // *Animals (Basel).* 2020. Vol. 10. nr 3. P. 424. DOI: 10.3390/ani10030424.
71. Robina A., Viguera J., Perez-Palacios T., Mayoral A.I., Vivo J.M., Guillen M.T. Carcass and meat quality traits of Iberian pigs as affected by sex and crossbreeding with different Duroc genetic lines. // *Span. J. Agric. Res.* 2013. Vol. 11. nr 4. P. 1057-1067.
72. Ramirez R., Cava R. Carcass composition and meat quality of three different Iberian x Duroc genotype pigs. // *Meat Sci.* 2007. Vol. 75. P. 388-396. DOI: 10.1016/j.meatsci.2006.08.003.
73. Renaudeau D., Mourot J. A comparison of carcass and meat quality characteristics of Creole and Large White pigs slaughtered at 90 kg BW. // *Meat Sci.* 2007. Vol. 76. P. 165-171. DOI: 10.1016/j.meatsci.2006.10.024.
74. Song B., Zheng C., Zheng J., Zhang S., Zhong Y., Guo Q., Li F., Long C., Xu K., Duan Y., Yin Y. Comparisons of carcass traits, meat quality, and serum metabolome between Shaziling and Yorkshire pigs. // *Anim. Nutr.* 2022. Vol. 8. nr 1. P. 125-134. DOI: 10.1016/j.aninu.2021.06.011.
75. Subramaniyan S.A., Kang D.R., Belal S.A., Cho E.S., Jung J.H., Jung Y.C., Choi Y.I., Shim K.S. Meat quality and physicochemical trait assessments of Berkshire and commercial 3-way crossbred pigs // *Korean J. Food Sci. Anim. Resour.* 2016. Vol. 36. nr 5. P. 641-649. DOI:10.5851/kosfa.2016.36.5.641.
76. Saponaro C., Gaggini M., Carli F., Gastaldelli A. The subtle balance between lipolysis and lipogenesis: A critical point in metabolic homeostasis. // *Nutrients.* 2015. Vol. 7. P. 9453-9474. DOI:10.3390/nu7115475.
77. Spurlock M.E., Gabler N.K. The development of porcine models of obesity and the metabolic syndrome. // *J. Nutr.* 2008. Vol. 138. P. 397-402. DOI: 10.1093/jn/138.2.397.
78. Srihi H., Noguera J.L., Topayan V., Martín de Hijas M., Ibáñez-Escriche N., Casellas J., Vázquez-Gómez M., Martínez-Castillero M., Rosas J.P., Varona L. Additive and dominance genomic analysis for litter size in purebred and crossbred Iberian pigs. // *Genes (Basel).* 2021. Vol. 13. nr 1. P. 12-25. DOI: 10.3390/genes13010012.
79. Suzuki K., Shibata T., Kadowaki H., Abe H., Toyoshima T. Meat quality comparison of Berkshire, Duroc and crossbred pigs sired by Berkshire and Duroc. // *Meat Sci.* 2003. Vol. 64. P. 35-42. DOI: 10.1016/S0309-1740(02)00134-1
80. Tian J.Z., Lee J.H., Kim J.D., Han Y.K., Park K.M., Han In K. Effects of different levels of vitamin-mineral premixes on growth performance, nutrient digestibility, carcass characteristics and meat quality of growing-finishing pigs. // *Asian-Austral. J. Anim. Sci.* 2001. Vol. 14. P. 515-524. DOI: 10.5713/ajas.2001.515.
81. Torres-Rovira L., Astiz S., Caro A., Lopez-Bote C., Ovilo C., Pallares P., Perez-Solana M.L., Sanchez-Sanchez R., Gonzalez-Bulnes A. Diet-induced swine model with obesity/leptin resistance for the study of metabolic syndrome and type 2 diabetes. // *Sci. World J.* 2012. Vol. 5. P. 101-149. DOI:10.1100/2012/510149.
82. Tikk M., Tikk K., Tørngrén M.A., Meinert L., Aaslyng M.D., Karlsson A.H., Andersen H.J. Development of inosine monophosphate and its degradation products during aging of pork of different qualities in relation to basic taste and retronasal flavor perception of the meat. // *J. Agric. Food Chem.* 2006. Vol. 54. P. 7769-7777. DOI: 10.1021/jf060145a.
83. Urrutia O., Alfonso L., Mendizabal J.A. Cellularity description of adipose depots in domesticated animals. // In: *EBook: Adipose Tissue.* London: Intech Open Publ., 2018. P. 73-90. DOI:10.5772/intechopen.74109.
84. Veloso R.C., Lopes P.S., Duarte M.S., Silva F.F., Saraiva A., Chizzotti M.L., Silva W., Guimarães S.E.F. Expression of lipid metabolism and myosin heavy chain genes in pigs is affected by genotype and dietary lysine. // *Genet. Molec. Res.* 2018. Vol. 17. nr 2. P. 1-12. DOI: gmr16039904.doi.org/10.4238/gmr16039904.
85. Villaplana-Velasco A., Noguera J.L., Pena R.N., Ballester M., Muñoz L., González E., Tejeda J.F., Ibáñez-Escriche N. Comparative transcriptome profile between iberian pig varieties provides new insights into their

- distinct fat deposition and fatty acids content. // *Animals (Basel)*. 2021. Vol. 11. nr 3. P. 627. DOI: 10.3390/ani11030627.
86. Wood J.D., Enser M., Fisher A.V., Nute G.R., Richardson R.I., Sheard P.R. Manipulating meat quality and composition. // *Proc. Nutr. Soc.* 1999. P. 363-370.
87. Wang Y., Wang J., Hu H., Wang H., Wang C., Lin H., Zhao X. Dynamic transcriptome profiles of postnatal porcine skeletal muscle growth and development. // *BMC Genom. Data*. 2021. Vol. 22. nr 1. P. 32-41. DOI: 10.1186/s12863-021-00984-1.
88. Warris P.D., Brown S.N., Franklin J.G., Kestin S.C. The thickness and quality of backfat in various pig breeds and their relationship to intramuscular fat and the setting of joints from carcasses. // *Meat Sci*. 1990. Vol. 28. P. 21-29. DOI: 10.1016/0309-1740 (90) 90017-Z.
89. Wojtysiak D., Połtowicz K. Carcass quality, physico-chemical parameters, muscle fibre traits and myosin heavy chain composition of m. longissimus lumborum from Puławska and Polish Large White pigs. // *Meat Sci*. 2014. Vol. 97. P. 395-403. DOI: 10.1016/j.meatsci.2014.03.006.
90. Zhao S.M., Ren L.J., Chen L., Zhang X., Cheng M.L., Li W.Z., Zhang Y.Y., Gao S.Z. Differential expression of lipid metabolism related genes in porcine muscle tissue leading to different intramuscular fat deposition. // *Lipids*. 2009. Vol. 44. P. 1029-1037. DOI: 10.1007/s11745-009-3356-9.

### References (for publications in Russian)

1. Berezovoi A.S. [Some patterns of growth and chemical composition of muscle tissue in the ontogenesis of cattle]. *Nauchnye trudy Ukrainskoi SKhA - Scientific works of the Ukrainian Agrarian Academie*. 1980. 241: 19-21.
2. Breslavets Yu.P. [Growth, development and meat qualities of pigs when fed with chlorella suspension]. Extended Abstr. Diss. Cand, Agr. Sci. Belgorod, 2015. 24 p.
3. Cherepanov G.G. *Sistemnaya morfofiziologicheskaya teoriya rosta zhivotnykh* (Systemic morphophysiological theory of animal growth). Borovsk: VNIIFBiP, Russian Foundation for Basic Research Publ., 1994. 104 p.
4. Erimbetov K.T., Obvintseva O.V., Mikhailov V.V. [Features of metabolism and the formation of meat productivity in pigs of different genotypes]. *Problemy biologii produktivnykh zhivotnykh - Problems of productive animal biology*. 2018. 1: 51-63. DOI: 10.25687/1996-6733.prodanimbior.2018.1.51-63
5. Erimbetov K.T., Obvintseva O.V. [Study of muscle protein metabolism *in vitro* and *in vivo*]. *Proc. Intern. Conf.: Nuclear physics research and technology in agriculture*. Obninsk: Institute of Radiology and Agroecology. 2020. P. 63-67.
6. Erimbetov K.T. *Metabolizm belkov u rastushchikh bychkov i svinei i faktory ego regulyatsii* (Protein metabolism in growing bulls and pigs and factors of its regulation). Extended Abstr. Diss. Dr. Sci. Biol. Borovsk, 2007. 26 p.
7. Erimbetov K.T., Obvintseva O.V., Solov'eva A.G., Fedorova A.V., Zemlyanoi R.A. [Signaling pathways and factors regulating the synthesis and breakdown of proteins in skeletal muscles: a review]. *Problemy biologii produktivnykh zhivotnykh - Problems of productive animal biology*. 2020. 1: 24-33.
8. Ivashchuk I.S. [The effectiveness of crossbreeding in pig breeding]. *Zootekhnika - Zootechnics*. 1997. 10: 12-13.
9. Lezhnina M.N., Blinova A.D., Shukanov A.A. [Features of metabolism, immunogenesis and productivity in pigs in different periods of postnatal ontogenesis]. *Vestnik Chuvashskogo Gosud. Pedagog. Universiteta - Bulletin of the Chuvash State. Teach. University*. 2013. 78(2): 72-75.
10. Makhaev E.A. *Sistema polnotsennogo kormleniya rastushchikh i otkarmlivaemykh svinei myasnogo tipa. Rekomendatsii*. (Complete feeding system for growing and fattening meat-type pigs. Recommendations). Moscow: VIZH Publ., 2005. 48.
11. Manukhina A.I., Brusikova O.B. [Cytological aspects of the growth and development of the endocrine glands, organs of the immune system, muscle and adipose tissue of pigs, depending on nutritional conditions]. In: *Sovremennye problemy biotekhnologii i biologii produktivnykh zhivotnykh*. (Modern problems of biotechnology and biology of productive animals). Borovsk: VNIIFBiP Publ., 2001. 40. P. 49-54.
12. Manukhina A.I., Brusikova O.B. [Morphometric characteristics of organs and tissues of agricultural animals]. *Sel'skokhozyaistvennyye zhivotnye. Fiziologicheskie i biokhimicheskie parametry organizma* (Farm animals. Physiological and biochemical parameters of the body). Borovsk: VNIIFBiP Publ., 2002. 354 p.
13. Nikitchenko V.E., Nikitchenko D.V. [Patterns of tissue growth in pigs]. *Vestnik Rossiiskogo univerteta druzhby narodov - Bulletin of the Russian University of Friendship of Peoples*. 2008. 4: 19-28.

UDC 636.4.082.265:612.12.128

## **Main physiological factors of meat productivity formation in pigs: a review**

<sup>1</sup>Obvintseva O.V., <sup>2</sup>Erimbetov K.T., <sup>3</sup>Mikhailov V.V.

<sup>1</sup>*Institute of Animal Physiology, Biochemistry and Nutrition - Branch of Federal Research Center of Animal Husbandry - Ernst VIZh, Borovsk, Kaluga oblast;* <sup>2</sup>*Research and Technology Center for Preventive Information Medicine, Obninsk, Kaluga oblast;* <sup>3</sup>*Derzhavin Tambov State University, Tambov, Russian Federation*

**ABSTRACT.** The genetic potential of pigs makes it possible to obtain an average daily weight gain for fattening over 1 kg, with high product quality indicators (ratio of bone tissue and muscle tissue, protein and fat content in the body). The limited knowledge in the field of regulation of the synthesis and deposition of lipids and proteins in the body hinders the development of technologies that contribute to the maximum manifestation of the genetic potential of the meat productivity of pigs. The main sections of the review: age-specific features of metabolism and the formation of muscle and adipose tissue; growth processes of muscle and adipose tissue in pigs of different genotypes; features of the fatty acid composition of lipids in pigs of different genotypes. Age-related inhibition of striated muscle growth can be explained without invoking the hypothesis of age-dependent inhibition of the expression of active regions of the muscle fiber genome. As the total pool of myofibrils increases against the background of a constant specific activity of macromolecular syntheses, the total protein losses increase in the process of intracellular proteolysis, and the rate of protein deposition in the tissue gradually decreases to zero by the time the maturity stage is reached. The molecular mechanisms responsible for the differences between the meat phenotypes of modern pig breeds and the greasy phenotypes of local pig breeds are not yet well understood. Adipose tissue in the body is deposited in the form of visceral, subcutaneous, intermuscular and intramuscular fat with a decrease in the intensity of accretion during development; each depot secretes adipocytokines and regulatory proteins that influence a number of processes such as food intake, the inflammatory response, or insulin sensitivity. The method of interbreeding, in principle, makes it possible to effectively use the desirable qualities of animals, however, the effects of crossing are manifested in different ways, depending on the genetic conditionality of the traits, their compatibility, feeding conditions, keeping animals and other factors. The peculiarities of pigs of different genotypes are manifested in the difference in the fatty acid and amino acid composition of muscle and adipose tissue, the content of vitamins and minerals, the activity of lipogenic enzymes, in the formation of a lipid depot in the body, parameters of meat quality and its palatability.

*Keywords: pigs, genotypes, metabolism, muscle tissue, adipose tissue, growth and development.*

**Problemy biologii produktivnykh zhivotnykh - Problems of Productive Animal Biology, 2022, 2: 5-19.**

Поступило в редакцию: 07.06.2022. Получено после доработки: 16.06.2022

**Обвинцева Ольга Витальевна**, к.б.н., м.н.с., тел. 8(903)814-79-76; obvintseva.olga@yandex.ru;

**Еримбетов Кенес Тагаевич**, д.б.н., рук. отд., тел. 8(919)031-50-34; erimbetovkt@mail.ru;

**Михайлов Виталий Васильевич**, д.б.н., проф. тел. 8(962)231-55-13; zzz068@mail.ru