УДК 636.4.636.082.11
Код ВАК 4.2.4
https://doi.org/10.32417/1997-4868-2026-26-10-1979-1992

Генетические основы стрессочувствительности свиней

М. А. Колосова✉, **Д. Г. Шичкин, Н. В. Башмакова, И. С. Антипова**
Всероссийский научно-исследовательский институт племенного дела, п. Лесные Поляны, Московская область, Россия
✉*E-mail: m.kolosova@vniiplem.ru*

Аннотация. Современное промышленное свиноводство сопряжено с воздействием на организм животных множества стресс-факторов: технологических, физических и психологических. Длительная селекция на повышение мясности привела к накоплению в популяциях генетических вариантов, повышающих чувствительность к стрессу. **Цель** настоящего обзора – на основе анализа отечественных и зарубежных публикаций идентифицировать и обобщить генетические детерминанты стрессочувствительности свиней, включая как мажорные гены, так и новые локусы-кандидаты. **Методы.** Исследование представляет собой систематический обзор отечественных и зарубежных публикаций по генетическим основам стрессочувствительности свиней. Использовали следующие базы данных электронных библиотек: eLibrary, PubMed, Google Scholar, ScienceDirect. **Научная новизна** состоит в расширении традиционных представлений о стресс-синдроме свиней (Porcine Stress Syndrome, PSS) как о моногенном заболевании, обусловленном мутацией в рианодиновом рецепторе 1 (RYR1). Впервые на основе анализа отечественных и зарубежных публикаций проведена систематизация генетических детерминант стрессочувствительности по функциональным кластерам: гены мышечного метаболизма, терморегуляции, нейромедиаторных систем. **Результаты.** В результате множества исследований установлено, что причиной большинства потерь свиней из-за стрессочувствительности является мутация HAL-1843 в RYR1. Однако с помощью ДНК-тестирования эту мутацию удалось практически полностью исключить из коммерческих стад. В данном обзоре сделан акцент на анализе классической мутации в гене RYR1 (c.1843C>T), ее роли в формировании фенотипа (злокачественная гипертермия, PSE-мясо) и особенностях распространения среди свиней различных пород. Особое внимание уделено стресс-синдрому, ассоциированному с мутацией R1958W (c.5860C>T) в гене дистрофина (DMD), его распространению и селекционному значению. Показан плейотропный эффект мутантной аллели, который, несмотря на риск стресс-реакций, может поддерживаться в популяции благодаря положительному влиянию на некоторые продуктивные признаки. Рассмотрены гены мышечного метаболизма (*PRKAG3*, *PHKG1*, *IGF2*), определяющие энергетический обмен и гликолитический потенциал мышц, терморегуляции (семейство HSP), нейромедиаторных систем (*SLC6A4*, *MAOA*, *ADRA2A*, *DRD2*), влияющие на поведение, тревожность и агрессивность, некоторые новые локусы (например, *TMCO1*, *LRATD1*, *SLCO3A1*), ассоциированные с качеством мяса и поведенческими реакциями. Проведенный обзор показывает необходимость перехода от контроля единичных мутаций к комплексной геномной оценке для дальнейшего повышения эффективности свиноводства.

Ключевые слова: свиньи, стресс-синдром, PSE, DFD, гены, мутации

Благодарности. Работа выполнена в рамках Государственного задания № 082-00066-26-00 на 2026 год от 26.01.2026. Рег. № НИОКТР 126022417922-8.

Для цитирования: Колосова М. А., Шичкин Д. Г., Башмакова Н. В., Антипова И. С. Генетические основы стрессочувствительности свиней // Аграрный вестник Урала. 2026. Т. 26, № 10. С. 1979–1992. https://doi.org/10.32417/1997-4868-2026-26-10-1979-1992.

Дата поступления статьи: 13.06.2026, ***дата рецензирования:*** 12.08.2026, ***дата принятия:*** 11.09.2026.

© Kolosova M. A., Shichkin D. G., Bashmakova N. V., Antipova I. S., 2026

Genetic basis of stress sensitivity in pigs

M. A. Kolosova✉, **D. G. Shichkin, N. V. Bashmakova, I. S. Antipova**
All-Russian Research Institute of Breeding, Lesnye Polyany settlement, Moscow region, Russia
✉*E-mail: m.kolosova@vniiplem.ru*

Abstract. Modern industrial pig farming is associated with the impact of multiple stress factors on the animal organism: technological, physical and psychological. Long-term selection for increasing meat yield has led to the accumulation of genetic variants in populations that increase sensitivity to stress. **The purpose** of this review is to identify and summarize the genetic determinants of stress sensitivity in pigs, including both major genes and new candidate loci, based on the analysis of domestic and international publications. **Methods.** The study is a systematic review of domestic and international publications on the genetic basis of stress sensitivity in pigs. The following electronic library databases were used: eLibrary, PubMed, Google Scholar, ScienceDirect. **The scientific novelty** lies in expanding the traditional understanding of porcine stress syndrome (PSS) as a monogenic disease caused by a mutation in ryanodine receptor 1 (*RYR1*). For the first time, based on an analysis of domestic and international publications, the genetic determinants of stress sensitivity were systematized into functional clusters: genes involved in muscle metabolism, thermoregulation, and neurotransmitter systems. **Results.** Numerous studies have established that the HAL-1843 mutation in *RYR1* is the cause of most pig losses due to stress sensitivity. However, DNA testing has made it possible to almost completely eliminate this mutation from commercial herds. This review focuses on the analysis of the classic mutation in the *RYR1* gene (c.1843C>T), its role in phenotype formation (malignant hyperthermia, PSE meat), and the characteristics of its distribution among pigs of various breeds. Particular attention is paid to the stress syndrome associated with the R1958W mutation (c.5860C>T) in the dystrophin gene (*DMD*), its distribution, and selection significance. The pleiotropic effect of the mutant allele is demonstrated; despite the risk of stress reactions, it can be maintained in the population due to its positive effect on some productive traits. The following genes are considered: muscle metabolism genes (*PRKAG3, PHKG1, IGF2*), which determine energy metabolism and glycolytic potential of muscles; thermoregulation (HSP family); neurotransmitter systems (*SLC6A4, MAOA, ADRA2A, DRD2*), which affect behavior, anxiety, and aggression; and some new loci (*TMCO1, LRATD1, SLCO3A1*), associated with meat quality and behavioral responses. This review shows the need to move from monitoring single mutations to comprehensive genomic assessment to further improve pig production efficiency.

Keywords: pigs, stress syndrome, PSE, DFD, genes, mutations

Acknowledgements. The study was carried out within the framework of State Assignment No. 082-00066-26-00 for 2026, dated 26.01.2026. R&D Registration No. 126022417922-8.

For citation: Kolosova M. A., Shichkin D. G., Bashmakova N. V., Antipova I. S. Genetic basis of stress sensitivity in pigs. *Agrarian Bulletin of the Urals*. 2026; 26 (10): 1979–1992. https://doi.org/10.32417/1997-4868-2026-26-10-1979-1992. (In Russ.)

Date of paper submission: 13.06.2026, ***date of review:*** 12.08.2026, ***date of acceptance:*** 11.09.2026.

Постановка проблемы (Introduction)

Современная технология содержания свиней в крупных промышленных комплексах значительно отличается от естественных условий обитания. Комплексные зоотехнические и ветеринарные мероприятия, шум, скученность, замкнутое пространство, перевозки и перегруппировки становятся источниками сильного стресса [1]. Длительная односторонняя селекция на улучшение постности мяса привела к тому, что ряд высокопродуктивных мясных пород (ландрас, пьетрен, дюрок, йоркшир) приобрел повышенную чувствительность к стрессовым факторам [2].

Стресс у свиней – это комплексная биологическая реакция организма на угрозу или сильное раздражение.

Различают физический стресс: сильная мышечная нагрузка, высокая температура, ограниченное пространство при перевозках, перегрев на откормочном комплексе.

Психологический стресс: страх, шум, резкое движение, смена обстановки, агрессия других животных, отъем от матери, работа с человеком, перегон, сортировка.

Технический (производственный) стресс: перевозка, загрузка или выгрузка на мясокомбинате, высокая плотность посадки.

© Колосова М. А., Шичкин Д. Г., Башмакова Н. В., Антипова И. С., 2026

У всех свиней стресс повышает частоту сердцебиения, температуру тела и активность мышц – это нормальная реакция. Но при стресс-синдроме свиней эта реакция становится опасной и может привести к гибели. Под влиянием стресса у свиней снижаются масса тела, воспроизводительные качества, увеличивается восприимчивость к инфекциям. Такие животные более требовательны к содержанию и кормлению. Поведенческая и физиологическая реакция организма на стресс получила название стресс-синдрома (PSS, Porcine Stress Syndrome). Характерные особенности свиней, подверженных PSS: повышенная возбудимость, нарушения в сердечно-сосудистой системе и сбои терморегуляции, что приводит к развитию синдрома злокачественной гипертермии (Malignant Hyperthermia Syndrome, MHS). Ускоренный метаболизм и анаэробный гликолиз в скелетных мышцах ведут к избыточному накоплению молочной кислоты. Высокая концентрация лактата в сочетании с гипертермией не только становится причиной гибели животных, но и вызывает биохимические изменения в мускулатуре, приводящие после убоя к формированию свинины с пороками PSE (pale, soft, exudative – бледная, мягкая, водянистая) или DFD (dark, firm, dry – темная, жесткая, сухая) [3].

Интенсификация селекции на увеличение выхода постного мяса зачастую приводит к повышению стрессочувствительности поголовья. Следствием этого являются потери качества мясной продукции, снижение энергии роста поросят, ухудшение репродуктивных качеств и иммунного статуса животных.

Зачастую фенотипическое изменение признака вызвано мутацией одного-единственного нуклеотида в последовательности ДНК (точечные мутации), приводящей к изменению или обрыву аминокислотной последовательности белка. При оценке точечных мутаций с рецессивным типом наследования по фенотипу невозможно разделение гомозиготных носителей и гетерозиготных скрытых носителей наследственных изменений. Это приводит к тому, что даже при выбраковке всех явных носителей неблагоприятная рецессивная аллель сохраняется в популяции и, хотя и с меньшей частотой, но все же проявляется в последующих поколениях. Использование молекулярно-генетических методов не только позволяет разделить популяцию на носителей и не носителей, но и делает возможной диагностику, а следовательно, и выбраковку скрытых носителей.

Частота мутантных аллелей, включая рецессивные летальные, увеличивается в популяциях в результате как дрейфа генов из-за небольшого эффективного размера популяции, так и направленного отбора. Наследственные дефекты обычно возникают в популяции вследствие распространения уникальных мутаций от «основателя», которые можно проследить до выдающихся быков-производителей, интенсивно использовавшихся для искусственного осеменения по всему миру. Описано множество летальных аллелей с высокой частотой встречаемости у крупного рогатого скота, что обусловлено высоким генетическим вкладом отдельных быков, от которых получены сотни тысяч дочерей. Однако в свиноводстве предположительно такой эффект дрейфа будет менее значимым из-за меньшей интенсивности селекции самцов.

Для ПЦР-генотипирования генов стресса были разработаны различные тесты, основанные на выявлении полиморфизма длин рестрикционных фрагментов, возникающего в результате замены оснований. За несколько лет с помощью этих тестов удалось избавиться от вредоносной аллели в большинстве популяций свиней по всему миру. Однако, несмотря на успешную селекцию против *RYR1*, проблемы стрессочувствительности и ухудшения качества мяса сохранились. У животных с нормальным генотипом по *RYR1* по-прежнему регистрируются случаи острых стресс-реакций при транспортировке, падеж, а также высокий процент туш с признаками PSE и DFD.

Это свидетельствует о полигенной природе стрессочувствительности и существовании иных генетических факторов, влияющих на устойчивость свиней к стрессу.

Цель настоящего обзора – на основе анализа отечественных и зарубежных публикаций идентифицировать и обобщить генетические детерминанты стрессочувствительности свиней, включая как мажорные гены (*RYR1*, *DMD*), так и новые локусы-кандидаты, для обоснования перехода от контроля единичных мутаций к комплексной геномной оценке в селекционных программах.

Методология и методы исследования (Methods)

Поиск литературы осуществляли с использованием следующих ключевых слов и их комбинаций: «стресс-чувствительность свиней», «PSS», «PSE», «DFD», «ген *RYR1*», «ген *DMD*», «рианодиновый рецептор», «злокачественная гипертермия свиней», «гены качества мяса свиней», «*PRKAG3*», «*PHKG1*», «геномная селекция свиней», а также «porcine stress syndrome», «pork quality», «*RYR1* gene», «dystrophin gene pigs», «malignant hyperthermia pigs», «candidate genes stress pigs», «genomic selection pigs», «GWAS meat quality pigs».

Использовали следующие базы данных электронных библиотек: eLibrary (https://www.elibrary.ru/), PubMed (https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/), Google Scholar (https://scholar.google.com/), ScienceDirect (https://www.sciencedirect.com/).

Критерии включения публикаций: исследования, посвященные генетическим основам стресс-синдрома свиней (PSS) и ассоциированным с ним дефектам качества мяса (PSE, DFD); публикации в

рецензируемых научных журналах; работы, содержащие результаты молекулярно-генетического тестирования (ПЦР-ПДРФ, KASP, секвенирование), полногеномных исследований (GWAS), анализа генов-кандидатов (*RYR1*, *DMD*, *PRKAG3*, *PHKG1*, *IGF2*, *HSP*, *SLC6A4*, *MAOA*, *DRD2*), а также обзорные статьи по селекции свиней на стрессоустойчивость; исследования по частоте встречаемости мутантных аллелей в различных породах и популяциях (ландрас, крупная белая, дюрок, йоркшир, пьетрен, миргородская и др.).

Критерии исключения: статьи без полного текста; тезисы конференций без рецензирования; исследования, не связанные с генетикой стресса или качеством свинины; публикации по другим видам животных (крупный рогатый скот, птица), если они не содержат сравнительных данных со свиньями; работы, рассматривающие только физиологические (без генетического анализа) аспекты стресса.

Географический охват исследований включал работы ученых из России, Беларуси, Украины, США, Италии, Румынии, Словении, Болгарии, Китая и других стран. Особое внимание уделялось анализу частот мутантных аллелей в породах ландрас, пьетрен, крупная белая, дюрок, йоркшир, а также оценке эффективности программ элиминации мутации *RYR1* из коммерческих стад.

Всего было проанализировано 40 научных публикаций.

Результаты (Results)

Классический стресс-синдром: роль гена *RYR1*

Прорывом в понимании природы PSS стало определение однонуклеотидного полиморфизма (SNP) 1843C>T (rs344435545) в 17-м экзоне гена рианодинового рецептора (*RYR1*). Этот ген, локализованный на хромосоме SSC6 (NC_010448.4:47,339,759-47,458,457), кодирует белок кальциевого канала саркоплазматического ретикулума в скелетных мышцах. Замена цитозина тимином приводит к миссенс-мутации – замене аргинина цистеином в кодоне 615 (R615C). В результате нарушается структура кальциевого канала, что ведет к неконтролируемому выбросу ионов кальция в миоплазму в ответ на стресс-стимулы. Этот процесс является причиной возникновения гиперметаболизма и создает избыточное количество тепла в организме животного. Ускоренный метаболизм богатых энергией фосфатов и анаэробный гликолиз в скелетных мышцах с образованием избыточного количества молочной кислоты, с утилизацией которой организму животного трудно справиться, приводят к наблюдаемым клиническим признакам MHS и появлению животных с плохим качеством мяса.

Эта мутация наследуется по аутосомно-рецессивному типу. Гомозиготные животные (T/T) обладают ярко выраженным синдромом злокачественной гипертермии (MHS). Согласно ранним исследованиям, до 12 % таких животных погибают от PSS, а до 50 % их туш имеют порок PSE.

В исследованиях румынских ученых на выборке из 195 животных четырех пород (ландрас, дюрок, пьетрен, крупная белая) частота аллели *n* гена *RYR1*, связанного с восприимчивостью к синдрому стресса свиней (PSS), составила 7 %. Аллель N (устойчивая) доминировала у 93 % особей. Генотипы распределились следующим образом: *NN* – 86 %, *Nn* – 14 %, *nn* не выявлено. Эти данные свидетельствуют о наличии потенциального влияния аллели *n* на восприимчивость к стресс-синдрому у румынской популяции свиней [4].

Исследования, проведенные в Словении по гену *RYR1* у гибридных свиней (ландрас × крупная белая порода и пьетрен × ландрас, пьетрен × гемпшир) в условиях товарного поголовья показали низкую частоту мутантной аллели. Генотипы были распределены следующим образом: *NN* – 91.8 %, *Nn* – 8.2 %, *nn* – 0 % с частотами аллелей *N* = 0,959 и *n* = 0,041 [5].

E. A. Snegin с соавторами провели скрининг аллельного пула популяций свиней различных пород в Белгородской и Воронежской областях России по гену *RYR1*, используя метод PCR-RFLP. В выборке из 400 хряков (крупная белая, ландрас, йоркшир, дюрок) гомозигот по мутантной аллели T/T не выявлено, а носители мутации C/T составили всего 0,75 % (3 особи: 1 ландрас, 2 крупные белые). Низкая частота мутантной аллели отражает эффективность систематической работы по ее выявлению и элиминации из племенных хозяйств РФ [6].

В недавних исследованиях были изучены 26 свиней помесной породы йона × пьетрен болгарского происхождения. В этой популяции локус *RYR1* также показал низкий уровень полиморфизма. Частоты аллелей составили 0,98 для аллели *N* и 0,02 для аллели *n*. Частоты генотипов составили 0,96 для гомозиготного доминантного генотипа *NN* и 0,04 для гетерозиготного генотипа *Nn*. Гомозиготный рецессивный генотип *nn* не был обнаружен [7].

В недавних исследованиях белорусских ученых частота встречаемости животных – носителей злокачественной гипертермии у крупной белой породы составила 6 %, дюрока – 4 %, белорусской мясной – 20,5 %, черно-пестрой – 26,0 %, и 0,5 % поголовья белорусской мясной породы оказалось предрасположенным к стрессам с генотипом *nn* [8; 9].

Исследование Т. В. Карпушкиной показало, что носителем стрессочувствительной аллели *n* (ген *RYR1*) среди промышленных пород свиней чаще всего является пьетрен (средняя частота аллели – 0,190). Для сравнения: у пород ландрас, дюрок и крупная белая эта аллель встречается в популяциях гораздо реже, с частотами 0,011, 0,015 и 0,011 соответственно [10].

Результаты более поздних исследований подтвердили устойчивую тенденцию к отсутствию мутантной аллели. Анализ белорусской популяции свиней пород йоркшир и ландрас показал высокую концентрацию стресс-устойчивых генотипов. Доля особей *RYR1*/NN составляла 0,78–0,91, а доля скрытых носителей (*Nn*) – 0,09–0,22. При этом чувствительные к стрессу животные (генотип *nn*) выявлены не были. Полученные данные свидетельствуют об отсутствии необходимости в тотальном молекулярно-генетическом скрининге маточного поголовья данных пород. Для предотвращения появления стрессочувствительного потомства достаточно диагностировать используемых и ремонтных хряков [11–13].

В этом же году другой коллектив белорусских ученых, используя метод конкурентной аллель-специфической ПЦР (KASP) для анализа полиморфизма 1843C>T в гене *RYR1* (rs344435545), также не выявил мутантных аллелей *n* в исследованной выборке. И. П. Шейко в 2025 году по ДНК-тестированию свиней породы ландрас показали стопроцентную частоту встречаемости предпочтительного генотипа NN [14]. Таким образом, внедрение обязательного генотипирования племенных животных по гену *RYR1* в Беларуси позволило выявить и элиминировать из популяции скрытых носителей злокачественной гипертермии.

Систематическая работа по элиминации мутантного аллеля дает свои плоды, однако исследования демонстрируют выраженную породную специфичность и необходимость постоянного мониторинга.

В миргородской породе украинского происхождения частота рецессивной аллели Т в маркере *RYR1* (SNP g.1843C>T) составляла всего 4 %, а оставшаяся популяция по состоянию на 2023 год полностью свободна от мутантной аллели Т. Однако в породе пьетрен 100 % животных являются носителями аллели Т *RYR1* [15]. Для улучшения критического состояния эффективной популяции миргородской породы после вспышки африканской чумы свиней было проведено однократное скрещивание с хряками породы пьетрен. Тот факт, что после применения этого скрещивания удалось восстановить 100-процентную частоту аллели С в миргородской породе, которая была присуща оригинальной миргородской породе, объясняется регулярным тестированием и строгим отбором полученных помесей по этому конкретному гену. Большое внимание этой работе было уделено именно потому, что одной из особенностей миргородской породы была ее устойчивость к стрессу, обусловленная почти 100-процентной частотой аллели С [16].

Недавние исследования итальянских ученых при изучении автохтонной породы неро-сицилиано в выборке из 87 голов, представляющих 5 субпопуляций, выявлено 7 гетерозиготных животных – носителей аллели Т (общая частота q = 0,04). Примечательно, что в одном из хозяйств частота достигала 0,29, что подчеркивает необходимость постоянного мониторинга даже в локальных популяциях, разводимых in situ, для сохранения высокого качества мяса, характерного для этой породы [17].

Эти данные подтверждают общемировой тренд на снижение частоты мутантной аллели *RYR1* в коммерческих стадах, но указывают на ее сохранение в специализированных мясных линиях и локальных породах, что требует дифференцированного подхода к селекции.

Однако объяснить все случаи PSS с помощью только одного полиморфизма в гене *RYR1* не удалось, и сегодня мы понимаем, что PSS связан не только с *RYR1*. Поэтому поиск других полиморфизмов в геноме свиней остается актуальной задачей.

Новый стресс-синдром: мутация в гене дистрофина (DMD)

Даже после двух десятилетий интенсивной селекции, направленной на исключение аллелей стрессочувствительности, в странах с развитым свиноводством при контрольных убоях регистрируют только 16 % свиных туш с мясом «идеального» качества, а около 30 % животных проявляют черты синдромов PSE и DFD, что свидетельствует о возможном влиянии технологических факторов предубойного содержания, способа убоя животных и, вероятно, о полигенном характере детерминации признаков качества мяса [18].

Даже у NN-животных (норма по *RYR1*) все равно встречаются случаи резкой стрессовой реакции, ухудшенного качества мяса, падежа при транспортировке, мышечной слабости, нарушения терморегуляции. Это связано с тем, что механизм реакции на стресс многофакторный.

Современные исследования выявили еще один важный генетический маркер стрессочувствительности у свиней – ген *DMD* (дистрофин). Мутации в этом гене приводят к развитию иного по механизму, но сходного по внешним проявлениям стресс-синдрома, что требует отдельного и детального рассмотрения.

Молекулярно-клеточные механизмы действия дистрофина и патогенез DMD-ассоциированного стресс-синдрома

Миссенс-мутация R1958W (c.5860C>T) в 41-м экзоне гена *DMD*, локализованного на Х-хромосоме у свиней, приводит к аминокислотной замене аргинина триптофаном, нарушая пространственную конформацию С-концевого домена дистрофина и его взаимодействие с белками ДАГ-комплекса [19].

Дистрофин представляет крупный цитоскелетный белок (427 кДа), локализованный на цитоплазматической поверхности сарколеммы. Он является компонентом дистрофин-ассоциированного гликопротеинового комплекса (ДАГ-комплекса), вы-

полняющего как структурную, так и сигнальную функции в мышечных волокнах. Ген *DMD* у свиней (Sus scrofa, SSCX: 51,4–53,6 Мб) – один из крупнейших в геноме (~ 2,3 Мб, 79 экзонов), кодирует дистрофин.

Физиологическая роль дистрофина заключается в стабилизации сарколеммы при мышечных сокращениях и расслаблениях. Выступая в роли молекулярного амортизатора, дистрофин поглощает механическое напряжение, предотвращая разрывы мембраны и обеспечивая целостность мышечных волокон при интенсивных нагрузках. Помимо механической защиты, ДАГ-комплекс участвует в компартментализации сигнальных молекул, включая нейрональную синтазу оксида азота (nNOS), что связывает дистрофин с регуляцией мышечного кровотока и метаболизма.

Согласно базе OMIA, данная мутация классифицируется как потенциально повреждающая с оценкой SIFT 0,01. В отличие от нонсенс-мутаций, вызывающих полное отсутствие белка при дистрофии Дюшенна, вариант R1958W относится к гипоморфным аллелям, что соответствует фенотипу более легкой дистрофинопатии Беккера как у человека, так и у свиней. При исследовании фенотипа скелетных мышц у свиней с этим вариантом его классифицируют как соответствующий фенотипу Беккера [20]. Исследования туш свиней с мутациями в гене *DMD* выявили специфические патологии. Например, при ветеринарно-санитарной экспертизе в Австрии и Японии находили мясо с признаками жировой дистрофии мышц, где до 20–40 % мышечной ткани было замещено жиром [21]. Это состояние связывают с дистрофинопатией Беккера – более легкой формой мышечной дистрофии у свиней. Такое мясо, очевидно, будет иметь низкую пищевую ценность и нестандартный товарный вид [22].

Патогенез *DMD*-ассоциированного стресс-синдрома реализуется через несколько взаимосвязанных механизмов. Во-первых, ослабление механической связи между цитоскелетом и внеклеточным матриксом снижает порог повреждения сарколеммы при физической нагрузке. Во-вторых, нарушение компартментализации сигнальных комплексов может влиять на кальциевый гомеостаз и стресс-ответ. При воздействии стресс-факторов у животных – носителей мутантной аллели развиваются микроразрывы мембран, выход внутриклеточных ферментов (креатинфосфокиназы) в кровоток, неконтролируемый вход ионов кальция и, как следствие, некроз мышечных волокон (рабдомиолиз) [23].

Клинически это проявляется одышкой, мышечной слабостью, потерей подвижности и внезапной смертью вследствие сердечных аритмий, ассоциированных с поражением кардиомиоцитов. Патоморфологические исследования выявляют миофибриллярную дегенерацию, некроз тканей левого желудочка сердца и потерю поперечной исчерченности кардиомиоцитов. У части животных хроническое повреждение мышц приводит к замещению мышечной ткани жировой (до 20–40 %), образуется фиброз, что значительно снижает качество мясной продукции [24].

Описанный патогенез отличается от классического PSS, однако клинические проявления могут быть внешне сходны. Сегодня DMD считается новым важным маркером стрессочувствительности, особенно у мясных линий.

В исследовательском центре мясных животных США (USMARC) обнаружили новый стресс-синдром у свиней, независимый от классической мутации *RYR1*. Поводом послужила внезапная гибель двух поросят во время транспортировки. Генотипирование с использованием чипа Illumina PorcineSNP60 BeadChip выявило единственную значимую область на SSCX (25,1–27,7 Мб) в гене дистрофина *DMD*. Наиболее ассоциированные SNP (ALGA0099513, ALGA0099514) расположены в интроне 44 *DMD*. Скрининг показал носительство мутантной аллели T у хряков пород ландрас и гемпшир, тогда как у дюрока и йоркшира особей с этой аллелью не выявлено [25].

Исследования из разных стран продолжают указывать на преимущественное распространение мутантной аллели T у породы ландрас, а также ее наличие у гемпширов и следовые количества у дюроков и йоркширов [26].

Исследование, проведенное не только на хряках, но и на свиноматках, показывает наличие мутантной аллели с наибольшей частотой встречаемости в выборке животных породы ландрас (14,2 %) и дюрок (1,3 %), наименьшей – у йоркширов (0,8 %). Частота мутантных аллелей, включая рецессивные летальные аллели, увеличивается в популяциях как в результате дрейфа генов из-за небольшого эффективного размера численности популяции, так и в результате направления отбора [27].

В исследовании О. С. Романенковой полиморфизм гена *DMD* изучали в популяциях свиней пород крупная белая и йоркшир (1346 и 498 голов соответственно), ландрас (1131 и 1248 голов соответственно), дюрок (408 и 178 голов) и пьетрен (155 и 80 голов соответственно). Носители аллели T, ассоциированной со стрессом, были зафиксированы только у свиней породы ландрас. Частота встречаемости составила в среднем по выборке 0,118 [28].

В Республике Беларусь в 2021 году с помощью метода конкурентной аллель-специфической ПЦР (KASP) установлено, что частота животных – носителей стресс-синдрома, связанного с полиморфизмом гена DMD (генотипы TO/TT), в породе ландрас составила 2,8 %. Мутантная аллель T выявлена в выборке животных породы ландрас с частотой 14,2 %, дюрок – 1,3 %, йоркшир – 0,8 % [13].

В исследовании A. A. Sychev с соавторами с помощью метода ACRS-ПЦР был проведен анализ мутации в гене *DMD* у 215 хряков пород дюрок, крупная белая, ландрас и йоркшир из Белгородской области. Мутантная аллель T была обнаружена исключительно у представителей породы ландрас, причем с частотой 0,405, что оказалось выше показателей для данной породы в других регионах. У свиней с аллелью T наблюдались снижение среднесуточного прироста, итоговой живой массы, а также уменьшение толщины шпика и глубины мышечного слоя [26].

Как и в случае с *RYR1*, мутация *DMD* имеет плейотропный эффект. Исследования О. С. Романенковой показали, что носители мутантной аллели T демонстрируют селекционные преимущества: повышенное многоплодие, большую массу гнезда при рождении, а также более высокую живую массу и среднесуточный прирост у потомков. Эти эффекты указывают на балансирующий отбор, поддерживающий сохранение нежелательной аллели в популяции за счет улучшения продуктивности. Селекционное давление на мясные формы продолжает поддерживать в популяциях аллели, повышающие стрессочувствительность, но дающие при этом выигрыш в продуктивности [28].

Исследования, проведенные ВНИИплем в 2026 году, подтвердили наличие дефектной аллели A гена *DMD* только у свиней породы ландрас, что согласуется с данными других авторов. В ходе работы были проанализированы выборки хряков и свиноматок ландрас ($n = 41$ и $n = 121$), а также хряков пород дюрок ($n = 40$) и крупная белая ($n = 80$). Генотипирование на чипах GeneSeek® GGP SNP80x1_XT выявило у дюроков и крупной белой только референсную аллель G. В популяции ландрас частота аллели A составила 11 % у хряков (генотип X^AY) и 28 % у свиноматок, что свидетельствует о ее устойчивой передаче и накоплении в стаде [29]. Применение геномного тестирования в данном случае открывает возможность для целенаправленной выбраковки носителей и оптимизации подбора пар с целью снижения стрессочувствительности поголовья.

Расширение спектра генов-кандидатов стрессочувствительности и качества мяса

Накопленные к настоящему времени данные убедительно свидетельствуют о том, что генетическая архитектура стрессочувствительности свиней и ассоциированных с ней признаков качества мяса не может быть сведена к двум мажорным генам – *RYR1* и *DMD*. Исследования последних лет, выполненные с использованием полногеномных подходов (GWAS) и анализа генов-кандидатов, позволили идентифицировать широкий спектр генетических локусов, вовлеченных в регуляцию метаболических процессов в мышечной ткани, терморегуляции и поведенческих реакций. Систематизация этих данных позволяет выделить три основные функциональные группы генов, определяющих интегральную стрессоустойчивость организма:

1. Гены мышечного метаболизма и энергетического обмена

Данная группа включает гены, контролирующие ключевые звенья энергетического обмена в скелетной мускулатуре, связанные с регуляцией гликолиза и запасов гликогена, кальциевого гомеостаза и чувствительности мышечных волокон к нагрузкам.

Наибольшее внимание в контексте качества мяса традиционно уделяется гену *PRKAG3*, кодирующему γ3-субъединицу AMP-активируемой протеинкиназы (AMPK) – ключевого энергетического сенсора клетки, регулирующего метаболизм гликогена и глюкозы в мышцах. Данный ген локализован на хромосоме SSC15 и характеризуется наличием нескольких функционально значимых полиморфизмов. Четыре миссенс-замены (T30N, G52S, V199I и R200Q) в гене *PRKAG3* рассматриваются как вероятные локусы, влияющие на качество мяса. Наиболее изучена мутация R200Q, ассоциированная с RN-фенотипом (Rendement Napole – «мясо Наполеона»). Данная мутация, распространенная преимущественно у свиней породы гемпшир и ее кроссов, приводит к конститутивной активации AMP-активируемой протеинкиназы (AMPK), что вызывает сверхэкспрессию гликогена в мышцах (так называемый «гликогеновый галоп»). Высокое содержание гликогена в постмортальный период служит субстратом для интенсивного гликолиза, следствием чего являются резкое падение pH после убоя и формирование тяжелого PSE-порока. Кодоны 199 (V199I, валин-изолейцин) и 200 играют ключевую роль в регуляции гликогена в мышцах и, соответственно, влияют на цвет мяса у свиней. Вариант Ile199Val и связанные с ним мутации ассоциированы с более высоким конечным pH, повышенным содержанием гликогена и улучшенными параметрами цвета мяса (L, a, b*), что снижает риск PSE-дефекта. Напротив, генотип Ile/Ile по кодону 199 коррелирует с худшими цветовыми характеристиками и более низким значением pH24, тогда как генотип Val/Val улучшает качественные показатели. Установлено, что для породы дюрок особое значение имеют варианты rs45432517 и rs45432518, связанные с изменением реакции на нагрузку и стрессовую устойчивость [30].

Другим значимым регулятором постмортального гликолиза выступает ген *PHKG1*, локализованный на хромосоме SSC3 и кодирующий каталитическую γ1-субъединицу фосфорилазы b-киназы – фермента, активирующего фосфорилазу, ключевой фермент распада гликогена (гликогенолиза) [30]. Мутация g.8283C>A (rs330928088) в данном гене нарушает процесс сплайсинга, что ведет к снижению активности фосфорилазы киназы. Следствием этого являются повышение гликолитического потенциала мышц, ускоренное падение pH и увеличе-

ние потери влаги в мясе. Как показывают исследования M. Zappaterra с соавторами, рассматриваемый полиморфизм играет значительную роль в развитии PSE-дефектов мяса. Распространение мутантной аллели A характеризуется ярко выраженной породной спецификой – от полного отсутствия у многих пород до 50 % в популяции итальянской крупной белой и 70 % у белого дюрока [31].

Важную роль в регуляции мышечного роста и метаболизма играет ген *IGF2* (инсулиноподобный фактор роста 2), локализованный на хромосоме SSC2. Мутация G3072A в интроне 3 данного гена, наследуемая по типу отцовского импринтинга, приводит к усилению экспрессии гена и, как следствие, гипертрофии мышечных волокон. Повышение гликолитического метаболизма и снижение жировых отложений, обусловленные данной мутацией, являются селекционно ценными признаками, однако они косвенно повышают чувствительность организма к стрессовым факторам за счет изменения энергетического баланса мышц. Мутация *IGF2* G3072A широко закрепилась в коммерческих мясных линиях в результате длительной селекции на мясность [32].

Ген *MC4R* (меланокортиновый рецептор 4), локализованный на хромосоме SSC1, кодирует рецептор в гипоталамусе, являющийся ключевым регулятором аппетита и энергетического баланса. Полиморфизм Asp298Asn (замена аспарагиновой кислоты аспарагином) ассоциирован с энергоэффективностью, толщиной шпика и скоростью набора мышечной массы. Косвенно, через регуляцию общего метаболизма, данный ген влияет на устойчивость к стрессовым нагрузкам.

Ген *LEP* (лептин), локализованный на хромосоме SSC18, кодирует гормон жировой ткани, участвующий в регуляции аппетита и энергетического обмена, а также в модуляции иммунного ответа и стресс-реакции через гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковую ось. Различные SNP в промоторной области гена, влияющие на уровень экспрессии, выявлены у многих пород и ассоциированы с особенностями жироотложения и потребления корма [32].

Помимо указанных генов-кандидатов, исследования на основе GWAS позволили идентифицировать новые локусы, вовлеченные в регуляцию качества мяса. Y. Liu с соавторами выявили два новых кандидата: *LRATD1* на хромосоме SSC3 и *TMCO1* на хромосоме SSC4. Ген *TMCO1* кодирует трансмембранный белок эндоплазматического ретикулума, формирующий Ca^{2+}-селективный канал и регулирующий внутриклеточные запасы кальция [33]. SNP rs319599168 (g.84976996C>T), локализованный в интроне данного гена, ассоциирован с уровнем остаточного гликогена в мышцах и конечным pH мяса, что позволяет рассматривать *TMCO1* как потенциально новый регулятор мышечного метаболизма. Функция гена *LRATD1* окончательно не установлена, однако предполагается его связь с метаболизмом ретиноевой кислоты, выявленный в нем SNP ассоциирован с конечным pH мяса у коммерческих гибридов [34; 35].

2. Гены терморегуляции и клеточного стресс-ответа

Способность организма поддерживать температурный гомеостаз в условиях теплового стресса является критически важной для свиней ввиду ограниченного количества функциональных потовых желез и, как следствие, низкой эффективности испарительного охлаждения. Как отмечают J. L. Gourdine с соавторами, механизмы терморегуляции свиней часто не справляются с поддержанием температуры тела в условиях теплового стресса, что делает генетические различия в термотолерантности предметом пристального изучения [36].

Ключевая роль в защите клеток от повреждающего действия гипертермии и других стрессоров принадлежит белкам теплового шока (heat shock proteins, HSP). Семейство HSP включает четыре основных класса, выделяемых по молекулярной массе: малые HSP, Hsp60, Hsp70 и Hsp90. Наиболее изученным является белок Hsp70, представляющий собой молекулярный шаперон, участвующий в сворачивании вновь синтезированных и неправильно конфигурированных белков в физиологических условиях и обеспечивающий защиту клеток при различных видах стресса. Полиморфизмы в генах HSP70 и HSP90, снижающие уровень экспрессии или функциональную активность соответствующих белков, ведут к ухудшению переносимости теплового стресса и более выраженному повреждению тканей при транспортировке [37].

Существуют убедительные данные о наличии породных различий в термотолерантности. В исследованиях, сравнивавших свиней крупной белой породы и креольских свиней (адаптированная тропическая порода), было показано, что влияние теплового стресса на терморегуляторные реакции выражено сильнее у животных крупной белой породы. Это справедливо как для хронического теплового стресса (сезонные эффекты в помещении и на открытом воздухе), так и для краткосрочного воздействия высоких температур. Данные наблюдения свидетельствуют о существовании пород с более высокими значениями критических температур. Например, в тропических условиях Гваделупы верхний критический индекс температуры и влажности (THI) для свиноматок крупной белой породы составляет около 24,5 °C, тогда как для свиноматок креольской породы этот показатель превышает 24,5 °C [38].

3. Гены нейромедиаторных систем и поведения

Реакция организма на стресс неразрывно связана с функционированием центральной нервной систе-

мы, в частности с активностью нейромедиаторных систем, регулирующих поведенческие реакции, тревожность и агрессивность. Как показано в обзоре A. Kazantseva с соавторами, агрессивное поведение свиней подразделяется на социальную, материнскую, вызванную страхом, игровую и перенаправленную агрессию, при этом решающую роль в его реализации играют формирование ранней иерархии и стрессовые факторы окружающей среды. Физиологические маркеры, такие как повышенный уровень кортизола и пониженный уровень серотонина, тесно коррелируют с агрессивным поведением [39].

Полногеномный анализ позволил выявить специфические полиморфизмы в генах нейромедиаторных систем, выступающих значимыми предикторами агрессивного поведения и стрессочувствительности. К числу таких генов относятся *SLC6A4* (локализован на SSC2) – ген серотонинового транспортера (5-HTT), обеспечивающего обратный захват серотонина из синаптической щели. Полиморфизмы в промоторной области данного гена (аналогичные 5-HTTLPR у человека) ассоциированы с уровнем тревожности, реакцией на стресс-факторы (транспортировка, обработка, социальные конфликты) и уровнем кортизола в ответ на стресс.

MAOA (локализован на Х-хромосоме) – ген моноаминоксидазы А, фермента, осуществляющего деградацию нейромедиаторов (серотонина, норадреналина, дофамина). Полиморфизмы, влияющие на активность фермента (в том числе в промоторной области), связаны с агрессивным поведением и импульсивностью. Низкая активность *MAOA* может коррелировать с повышенной агрессивностью.

ADRA2A (локализован на SSC4) – ген α2А-адренорецептора, участвующего в регуляции симпатической нервной системы по механизму отрицательной обратной связи (ингибирование высвобождения норадреналина). Данный рецептор играет ключевую роль в реализации реакции «бей или беги», влияя на уровень возбудимости и страха. Полиморфизмы *ADRA2A*, такие как rs1800544 (–1291C>G) в промоторной области и rs553668 (427C>G), изученные преимущественно в моделях человека, имеют ортологи у свиней [36]. Данные варианты модулируют экспрессию рецептора, влияя на симпатическую регуляцию, уровень глюкозы и липидный обмен. В контексте свиноводства полиморфизмы *ADRA2A* могут ассоциироваться с вариабельностью мышечной утомляемости и мясных качеств, поскольку α2А-адренорецепторы тормозят нейротрансмиттерный выброс при высокой стимуляции, влияя на адаптацию мышц к нагрузке и потенциально на стресс-индуцированные изменения pH и потери влаги в мясе.

DRD2 – ген дофаминового рецептора 2, вовлеченный в регуляцию поведенческих реакций и упоминаемый в контексте полногеномных исследований агрессивности [38].

Кроме того, исследования C. Zhang с соавторами с использованием комплексного геномного и транскриптомного анализа позволили идентифицировать ген *SLCO3A1*, ассоциированный с агрессивным поведением у свиней, что расширяет список потенциальных кандидатов для маркер-связанной селекции на снижение агрессивности [40].

Таким образом, представленные данные демонстрируют, что стрессочувствительность свиней и ассоциированные с ней признаки качества мяса детерминируются сложным взаимодействием множества генов, контролирующих различные уровни адаптации организма. Переход от контроля единичных мутаций к комплексной оценке полигенной архитектуры этих признаков является необходимым условием дальнейшего прогресса в селекции на стрессоустойчивость и высокое качество продукции.

Обсуждение и выводы (Discussion and Conclusion)

История изучения гена *RYR1* показала, как мутация, дающая преимущество в мясности, может одновременно нести серьезные риски. Благодаря систематической работе частота этой аллели в большинстве коммерческих стад сведена к минимуму, однако она продолжает циркулировать в специализированных мясных линиях и локальных породах, где требуется постоянный мониторинг.

Современная стратегия повышения стрессоустойчивости и качества мяса должна основываться на комплексной геномной оценке. Обязательное тестирование племенного поголовья по генам *RYR1* и *DMD* является важным, но лишь первым шагом. Следующим этапом должно быть внедрение полногеномного анализа (GWAS) для выявления новых локусов и уточнения генетической архитектуры количественных признаков. Целесообразным является расширение панели генов-кандидатов для включения маркеров, влияющих на метаболизм (*PRKAG3*, *PHKG1*, *LEP*), аппетит и рост (*MC4R*), а также на поведение и нейромедиаторные системы (*DRD2*, *SLC6A4*, *MAOA*).

Кроме того, важен учет породных и популяционных особенностей, поскольку частоты аллелей могут кардинально различаться не только между породами, но и между линиями внутри породы и даже под влиянием недавних событий (восстановление после эпизоотий, импорт генетики).

Сегодня мы можем оценивать эти риски комплексно, используя геномную селекцию. Это позволяет вести отбор не по одному признаку, а по интегральному индексу, включающему стрессоустойчивость и качество мяса. Такой подход позволит вести селекцию на устойчивость к стрессу, качество мяса и улучшенное благополучие животных, не теряя при этом высокого генетического потенциала продуктивности современных пород свиней.

Библиографический список

1. Романенкова О. С., Волкова В. В., Белоус А. А., Решетникова А. А. Ассоциация полиморфизма генов TNFAIP3 и CDS1 с толщиной шпика у свиней // Свиноводство. 2024. № 5. С. 32–34. DOI: 10.37925/0039-713X-2024-5-32-34

2. Molinero E., Pena R. N., Estany J., Ros-Freixedes R. A novel QTL region for pH and meat color in Duroc pigs // Animal Genetics. 2024. Vol. 55, No. 3. Pp. 465–470. DOI: 10.1111/age.13426.

3. Nicholas F. W., Tammen I. OMIA:000822-9823: Online Mendelian Inheritance in Animals (OMIA) [Электронный ресурс]. Sydney: Sydney Informatics Hub, The University of Sydney, 2024. URL: https://omia.org/ (дата обращения: 13.03.2026).

4. Ilie D. E., Băcilă V., Cean A., Cziszter L. T., Neo S. Screening of RYR1 genotypes in swine population by a rapid and sensitive method // Romanian Biotechnological Letters. 2014. Vol. 19, No. 2. Pp. 9170–9178.

5. Škrlep M., Kavar T., Čandek-Potokar M. Comparison of PRKAG3 and RYR1 gene effect on carcass traits and meat quality in Slovenian commercial pigs // Czech Journal of Animal Science. 2010. Vol. 55, No. 4. Pp. 159–171. DOI: 10.17221/51/2009-CJAS.

6. Snegin E. A., Snegina E. A., Barkhatov A. S., Artemchuk O. Yu., Yusupov S. R. Screening of the allele pool of the pig populations of various breeds in the Belgorod and Voronezh regions of Russia by the gene of the estrogen receptor gene ESR1 // EurAsian Journal of BioSciences. 2019. Vol. 13, No. 2. Pp. 2023–2026.

7. Stoykova-Grigorova R., Stefanova K., Bozhilova-Sakova M. Genetic variability in myostatin (MSTN) and ryanodine (RYR1) receptor genes in crossbred pigs Youna × Pietrain // Bulgarian Journal of Agricultural Science. 2023. Vol. 29, No. 2. Pp. 378–383.

8. Шейко И. П., Шейко Р. А., Казаровец И. А. ДНК-технологии в селекции // Животноводство России. 2025. № 12. С. 25–27. DOI: 10.25701/ZZR.2025.12.004.

9. Шейко И. П., Приступа Н. В., Янович Е. А., Тимошенко Т. Н. Генетическая структура стад животных в породе ландрас по маркерным генам RYR1, ECR F18/FUT1, MUC4 в племенных предприятиях // Научное обеспечение животноводства Сибири: материалы VI международной научно-практической конференции. Красноярск, 2022. С. 355–359.

10. Карпушкина Т. В., Свеженцева Н. А., Форнара М. С., Бардуков Н. В., Бакоев Н. Ф., Костюнина О. В. Оценка влияния ДНК-маркера ESR1 на репродуктивные качества свиней пород крупная белая и ландрас // Биотехнология в растениеводстве, животноводстве и сельскохозяйственной микробиологии: сборник тезисов докладов 21-й Всероссийской молодежной научной конференции. Москва, 2021. С. 43–44.

11. Бальников А. А., Гридюшко И. Ф., Казутова Ю. С., Михайлова М. Е., Романишко Е. Л. Оценка продуктивных качеств свиней пород йоркшир и ландрас по генам PRKAG3, MC4R и MYOD1 // Генетика и разведение животных. 2021. № 2. С. 28–35. DOI: 10.31043/2410-2733-2021-2-28-35.

12. Шейко Р. А., Казаровец И. А. Гены RYR1, ESR и H-FABP в селекции свиней // Животноводство России. 2021. № 2. С. 35–37. DOI: 10.25701/ZZR.2020.61.63.018.

13. Романишко Е. Л., Михайлова М. Е., Шейко Р. И. Выявление полиморфизмов 1843C>T в гене RYR1 и 5860C>T в гене DMD, ассоциированных со стрессочувствительностью свиней, с использованием технологии KASP // Молекулярная и прикладная генетика. 2021. Т. 30. С. 61–67. DOI: 10.47612/1999-9127-2021-30-61-67.

14. Шейко И. П., Шейко Р. И., Приступа Н. В., Янович Е. А., Портная Т. В., Бурнос А. Ч., Каскасиан М. А. Селекционно-генетические параметры свиней породы ландрас в племенных предприятиях Республики Беларусь // Доклады Национальной академии наук Беларуси. 2025. Т. 69, № 4. С. 342–352. DOI: 10.29235/1561-8323-2025-69-4-342-352.

15. Balatsky V. N., Saienko A. M., Pena R. N., Buslyk T. V., Gibolenko O. S. Genetic diversity of pig breeds on ten production quantitative traits loci // Cytology and Genetics. 2015. Vol. 49, No. 5. Pp. 299–307. DOI: 10.3103/S0095452715050023.

16. Tsereniuk O. M., Vashchenko P. A., Khokhlov A. M., Tsybenko V. H., Shostia G. M., Saenko A. M., Peka M. Y., Zhukorskyi O. M. Comparative characteristics of polymorphisms of melanocortin 4 and ryanodine 1 receptor genes of Myrhorod pigs before and after the African swine fever outbreak // Agricultural Science and Practice. 2023. Vol. 6, No. 2. Pp. 47–57. DOI: 10.15421/022387.

17. Tumino S., Carlentini M., Chessari G., Criscione A., Antoci A., Marletta D., Bordonaro S. Genetic variability of loci affecting meat quality and production in Nero Siciliano pig breed // Animals. 2025. Vol. 15, No. 14. Article number 2143. DOI: 10.3390/ani15142143.

18. Xu J., Jiang A., Zhang C., Zheng Y., Zhang T., Zhou L. Potential of eight mutations for marker-assisted breeding in Chinese Lulai black pigs // Canadian Journal of Animal Science. 2022. Vol. 102, No. 3. Pp. 431–439. DOI: 10.1139/cjas-2021-0108.

19. Xie X., Huang C., Huang Y., Zou X., Zhou R., Ai H., Huang L., Ma J. Genetic architecture for skeletal muscle glycolytic potential in Chinese Erhualian pigs revealed by a genome-wide association study using 1.4M SNP array // Frontiers in Genetics. 2023. Vol. 14. Article number 1141411. DOI: 10.3389/fgene.2023.1141411.

20. Čobanović N., Stanković S.D., Dimitrijević M., Suvajdžić B., Grković N., Vasilev D., Karabašić N. Identifying physiological stress biomarkers for prediction of pork quality variation // Animals. 2020. Vol. 10, No. 4. Article number 614. DOI: 10.3390/ani10040614.

21. Corrigan J., Mares J., Hutzler J., Nonneman D., Burmeister D.M. The incidence of volatile anesthesia porcine stress syndrome in pigs (Sus scrofa domesticus) gives implications for physiology during anesthesia // Journal of the American Association for Laboratory Animal Science. 2025. Vol. 64, No. 1. Pp. 179–188. DOI: 10.30802/AALAS-JAALAS-24-077.

22. Хайруллина О. И. Тенденции производства и потребления основных видов мяса в России // Креативная экономика. 2021. Т. 15, № 5. С. 2245–2260. DOI: 10.18334/ce.15.5.112098.

23. Сыса Л. В., Сыса С. А. Основные факторы, негативно влияющие на состояние животных в условиях ряда свиноводческих хозяйств // Животноводство и ветеринарная медицина. 2022. № 3 (46). С. 26–29.

24. Успешный А. В., Гладких Л. П., Семенов В. Г., Никитин Д. А. Профилактика транспортного стресса свиней комплексными иммунотропными препаратами серии PigStim // Актуальные вопросы совершенствования технологии производства и переработки продукции сельского хозяйства. 2021. № 23. С. 488–492.

25. Derks M. F. L., Megens H.-J., Frentiu F. D., Schraiber J. G., Evans Z. P., Megens M.-H., Crooijmans R. P. M. A., Groenen M. A. M. Balancing selection on a recessive lethal deletion with pleiotropic effects on two neighboring genes in the porcine genome // PLoS Genetics. 2018. Vol. 14, No. 9. Article number e1007662. DOI: 10.1371/journal.pgen.1007662.

26. Sychev A. A., Snegin E. A., Artemchuk O. Yu., Barkhatov A. S., Yusupov S. R., Snegina E. A., Kazmin A. V., Yashkov A. A., Abramov A. P., Zavgorodniy V. V., Solovjov A. A., Kovalchuk I. V. The polymorphism in the dystrophin gene (DMD) of pigs belonging to commercial breeds in Russia and its impact on meat quality and carcass characteristics // International Journal of Experimental and Environmental Science (IJEEES). 2021. Vol. 11, No. 4. DOI: 10.31407/ijees11.4.49.

27. Wu Q., Han Y., Wu X., Wang Y., Su Q., Shen Y., Guan K., Michal J. J., Jiang Z., Liu B., Zhou X. Integrated time-series transcriptomic and metabolomic analyses reveal different inflammatory and adaptive immune responses contributing to host resistance to PRRSV // Frontiers in Immunology. 2022. Vol. 13. Article number 960709. DOI: 10.3389/fimmu.2022.960709.

28. Романенкова О. С., Костюнина О. В. Распространение LOF-мутаций у сельскохозяйственных животных на примере HH6 и BBS9 // Современные тенденции развития аграрной науки: сборник научных трудов международной научно-практической конференции. Брянск, 2022. С. 527–529.

29. Бакоева Г. М., Луконин Н. В. Полиморфизм гена DMD у свиней как потенциальный маркер стресс-чувствительности и объект геномного контроля в селекции // Тезисы докладов 38-й студенческой научной школы. Москва, 2026. С. 31.

30. Романенкова О. С., Костюнина О. В. Диагностика мутации в гене PHKG1, детерминирующей PSE-синдром у свиней // Животноводство и кормопроизводство. 2023. Т. 106, № 4. С. 68–79. DOI: 10.33284/2658-3135-106-4-68.

31. Zappaterra M., Dalal Sami D., Davoli R. Association between the splice mutation g.8283C>A of the PHKG1 gene and meat quality traits in Large White pigs // Meat Science. 2019. Vol. 148. Pp. 38–40. DOI: 10.1016/j.meatsci.2018.10.003.

32. Karpushkina T. V., Svezhentseva N. A., Fornara M. S., Bardukov N. V., Kostyunina O. V. Assessment of the influence of IGF2 gene polymorphism in boars on economically significant traits // Journal of Animal Science. 2021. Vol. 99, No. S3. Article number 499. DOI: 10.1093/jas/skab235.879.

33. Liu Y., Li H., Wang Y., Zhang Y., Li X., Wang J., Zhang Q. Heat shock protein 90 and prolyl hydroxylase 2 co-regulate hypoxia-inducible factor-1α expression in porcine small intestinal epithelial cells under heat stress // Journal of Thermal Biology. 2024. Vol. 122. Article number 103881. DOI: 10.1016/j.jtherbio.2024.103881.

34. Виноградова И. В., Романенкова О. С., Костюнина О. В. LOF-мутации свиней (обзор) // Вестник Курганской ГСХА. 2022. № 3 (43). С. 39–44. DOI: 10.52463/22274227_2022_43_39.

35. Быкова А. А., Швагер О. В. Влияние антистрессового препарата Фоспасим на ветеринарно-санитарные характеристики свинины // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2021. № 6 (92). С. 269–273. DOI: 10.37670/2073-0853-2021-92-6-269-273.

36. Gourdine J. L., Rauw W. M., Gilbert H., Poullet N. The genetics of thermoregulation in pigs: a review // Frontiers in Veterinary Science. 2021. Vol. 8. Article number 770480. DOI: 10.3389/fvets.2021.770480.

37. Yong Y., Wang X., He J., Liu Y., Zhang Q. Overexpression of heat shock protein 70 induces apoptosis of intestinal epithelial cells in heat-stressed pigs: a proteomics approach // Journal of Thermal Biology. 2022. Vol. 101. Article number 103103. DOI: 10.1016/j.jtherbio.2021.103103.

38. Kazantseva A., Bilyalov A., Filatov N., Perepechenov S., Gusev O. Genetic contributions to aggressive behaviour in pigs: a comprehensive review // Genes. 2025. Vol. 16, No. 5. Article number 534. DOI: 10.3390/genes16050534.

39. Eken B. F., Savci A. A., Polat T., Yilmaz O. O., Aslan Tacal B., Oktay S., Ulucan K. Preliminary findings of the distribution of alpha-2-adrenergic receptor (ADRA2A) rs1800544 polymorphisms in kickboxing players // Clinical and Experimental Health Sciences. 2021. Vol. 11, No. 4. Pp. 742–745. DOI: 10.33808/clinexphealthsci.863591.

40. Zhang C., Yang H., Xu Q., Wang Y., Li X., Liu Y. Comprehensive genome and transcriptome analysis identifies SLCO3A1 associated with aggressive behavior in pigs // Biomolecules. 2023. Vol. 13, No. 9. Article number 1381. DOI: 10.3390/biom13091381.

Об авторах:

Мария Анатольевна Колосова, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник отдела разведения и селекции свиней, Всероссийский научно-исследовательский институт племенного дела, п. Лесные Поляны, Московская область, Россия; ORCID 0000-0003-2979-7108, AuthorID 695089. *E-mail: m.leonovaa@mail.ru*

Дмитрий Геннадьевич Шичкин, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник отдела разведения и селекции свиней, Всероссийский научно-исследовательский институт племенного дела, п. Лесные Поляны, Московская область, Россия; ORCID 0009-0007-6223-4135, AuthorID 1207957. *E-mail: vnplem.dshichkin@mail.ru*

Наталия Владимировна Башмакова, научный сотрудник отдела разведения и селекции свиней, Всероссийский научно-исследовательский институт племенного дела, п. Лесные Поляны, Московская область, Россия; ORCID 0009-0001-4475-4205, AuthorID 1018559. *E-mail: n.bashmakova@vniiplem.ru*

Ирина Сергеевна Антипова, инженер-программист отдела разведения и селекции свиней, Всероссийский научно-исследовательский институт племенного дела, п. Лесные Поляны, Московская область, Россия; ORCID 0009-0002-3604-1237, AuthorID 1258246. *E-mail: antipovais@mail.ru*

References

1. Romanenkova O. S., Volkova V. V., Belous A. A., Reshetnikova A. A. Association of TNFAIP3 and CDS1 gene polymorphism with backfat thickness in pigs. *Swine Production*. 2024; 5: 32–34. DOI: 10.37925/0039-713X-2024-5-32-34. (In Russ.)

2. Molinero E., Pena R. N., Estany J., Ros-Freixedes R. A novel QTL region for pH and meat color in Duroc pigs. *Animal Genetics*. 2024; 55 (3): 465–470. DOI: 10.1111/age.13426.

3. Nicholas F. W., Tammen I. *OMIA:001685-9823: Online Mendelian Inheritance in Animals (OMIA)* [Internet] [cited 2026 Mar 13]. Sydney: Sydney Informatics Hub, The University of Sydney, 2024. Available from: https://omia.org/.

4. Ilie D. E., Băcilă V., Cean A., Cziszter L. T., Neo S. Screening of RYR1 genotypes in swine population by a rapid and sensitive method. *Romanian Biotechnological Letters*. 2014; 19 (2): 9170–9178.

5. Škrlep M., Kavar T., Čandek-Potokar M. Comparison of PRKAG3 and RYR1 gene effect on carcass traits and meat quality in Slovenian commercial pigs. *Czech Journal of Animal Science*. 2010; 55 (4): 159–171. DOI: 10.17221/51/2009-CJAS.

6. Snegin E. A., Snegina E. A., Barkhatov A. S., Artemchuk O. Yu., Yusupov S. R. Screening of the allele pool of the pig populations of various breeds in the Belgorod and Voronezh regions of Russia by the gene of the estrogen receptor gene ESR1. *EurAsian Journal of BioSciences*. 2019; 13 (2): 2023–2026.

7. Stoykova-Grigorova R., Stefanova K., Bozhilova-Sakova M. Genetic variability in myostatin (MSTN) and ryanodine (RYR1) receptor genes in crossbred pigs Youna × Pietrain. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*. 2023; 29 (2): 378–383.

8. Sheiko I. P., Sheiko R. A., Kazarovets I. A. DNA technologies in breeding. *Animal Husbandry of Russia*. 2025; 12: 25–27. DOI: 10.25701/ZZR.2025.12.004. (In Russ.)

9. Sheyko I. P., Pristupa N. V., Yanovich E. A., Timoshenko T. N. Genetic structure of animal herds in Landrace breed by marker genes RYR1, ECR F18/FUT1, MUC4 in breeding enterprises. *Scientific support of animal husbandry in Siberia: Proceedings of the VI International Scientific and Practical Conference*. Krasnoyarsk, 2022. Pp. 355–359. (In Russ.)

10. Karpushkina T. V., Svezhentseva N. A., Fornara M. S., Bardukov N. V., Bakoev N. F., Kostyunina O. V. Assessment of the influence of ESR1 DNA marker on reproductive traits of Large White and Landrace pigs.

Biotechnology in plant growing, animal husbandry and agricultural microbiology: collection of abstracts of the 21st All-Russian Youth Scientific Conference. Moscow, 2021. Pp. 43–44. (In Russ.)

11. Balnikov A. A., Gridyushko I. F., Kazutova Yu. S., Mikhaylova M. E., Romanishko E. L. Evaluation Yorkshire and Landrace breeds of pigs according to PRKAG3, MC4R and MYOD1 marker genes. *Genetics and Breeding of Animals.* 2021; 2: 28–35. DOI: 10.31043/2410-2733-2021-2-28-35. (In Russ.)

12. Sheyko R. A., Kazarovets I. A. RYR1, ESR and H-FABP genes in pig breeding. *Animal Husbandry of Russia*. 2021; 2: 35–37. DOI: 10.25701/ZZR.2020.61.63.018. (In Russ.)

13. Romanishko E. L., Mikhaylova M. E., Sheyko R. I. Identification of 1843C>T polymorphism in RYR1 gene and 5860C>T polymorphism in DMD gene associated with stress sensitivity in pigs using KASP technology. *Molecular and Applied Genetics*. 2021; 30: 61–67. DOI: 10.47612/1999-9127-2021-30-61-67. (In Russ.)

14. Sheyko I. P., Sheyko R. I., Pristupa N. V., Yanovich E. A., Portnaya T. V., Burnos A. Ch., Kaskasian M. A. Breeding and genetic parameters of Landrace pigs in breeding enterprises of the Republic of Belarus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus*. 2025; 69 (4): 342–352. DOI: 10.29235/1561-8323-2025-69-4-342-352. (In Russ.)

15. Balatsky V. N., Saienko A. M., Pena R. N., Buslyk T. V., Gibolenko O. S. Genetic diversity of pig breeds on ten production quantitative traits Loci. *Cytology and Genetics.* 2015; 49 (5): 299–307. DOI: 10.3103/S0095452715050023.

16. Tsereniuk O. M., Vashchenko P. A., Khokhlov A. M., Tsybenko V. H., Shostia G. M., Saenko A. M., Peka M. Y., Zhukorskyi O. M. Comparative characteristics of polymorphisms of melanocortin 4 and ryanodine 1 receptor genes of Myrhorod pigs before and after the African swine fever outbreak. *Agricultural Science and Practice*. 2023; 6 (2): 47–57. DOI: 10.15421/022387.

17. Tumino S., Carlentini M., Chessari G., Criscione A., Antoci A., Marletta D., Bordonaro S. Genetic variability of loci affecting meat quality and production in Nero Siciliano pig breed. *Animals*. 2025; 15 (14): 2143. DOI: 10.3390/ani15142143.

18. Xu J., Jiang A., Zhang C., Zheng Y., Zhang T., Zhou L. Potential of eight mutations for marker-assisted breeding in Chinese Lulai black pigs. *Canadian Journal of Animal Science*. 2022; 102 (3): 431–439. DOI: 10.1139/cjas-2021-0108.

19. Xie X., Huang C., Huang Y., Zou X., Zhou R., Ai H., Huang L., Ma J. Genetic architecture for skeletal muscle glycolytic potential in Chinese Erhualian pigs revealed by a genome-wide association study using 1.4M SNP array. *Frontiers in Genetics*. 2023; 14: 1141411. DOI: 10.3389/fgene.2023.1141411.

20. Čobanović N., Stanković S. D., Dimitrijević M., Suvajdžić B., Grković N., Vasilev D., Karabašić N. Identifying physiological stress biomarkers for prediction of pork quality variation. *Animals*. 2020; 10 (4): 614. DOI: 10.3390/ani10040614.

21. Corrigan J., Mares J., Hutzler J., Nonneman D., Burmeister D.M. The incidence of volatile anesthesia porcine stress syndrome in pigs (Sus scrofa domesticus) gives implications for physiology during anesthesia. *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science*. 2025; 64 (1): 179–188. DOI: 10.30802/AALAS-JAALAS-24-077.

22. Khayrullina O. I. Trends in production and consumption of major meat types in Russia. *Creative Economy*. 2021; 15 (5): 2245–2260. DOI: 10.18334/ce.15.5.112098. (In Russ.)

23. Sysa L. V., Sysa S. A. Main factors negatively affecting the condition of animals in a number of pig farms. *Animal Husbandry and Veterinary Medicine*. 2022; 3: 26–29. (In Russ.)

24. Uspeshnyy A. V., Gladkikh L. P., Semenov V. G., Nikitin D. A. Prevention of transport stress in pigs with PigStim complex immunotropic drugs. *Current Issues of Improving the Technology of Production and Processing of Agricultural Products*. 2021; 23: 488–492. (In Russ.)

25. Derks M. F. L., Megens H.-J., Frentiu F. D., Schraiber J. G., Evans Z. P., Megens M.-H., Crooijmans R. P. M. A., Groenen M. A. M. Balancing selection on a recessive lethal deletion with pleiotropic effects on two neighboring genes in the porcine genome. *PLoS Genetics*. 2018; 14 (9): e1007662. DOI: 10.1371/journal.pgen.1007662.

26. Sychev A. A., Snegin E. A., Artemchuk O.Yu., Barkhatov A. S., Yusupov S. R., Snegina E. A., Kazmin A. V., Yashkov A. A., Abramov A. P., Zavgorodniy V. V., Solovjov A. A., Kovalchuk I. V. The polymorphism in the dystrophin gene (DMD) of pigs belonging to commercial breeds in Russia and its impact on meat quality and carcass characteristics. *International Journal of Experimental and Environmental Science (IJEEES)*. 2021; 11 (4). DOI: 10.31407/ijees11.4.49.

27. Wu Q., Han Y., Wu X., Wang Y., Su Q., Shen Y., Guan K., Michal J. J., Jiang Z., Liu B., Zhou X. Integrated time-series transcriptomic and metabolomic analyses reveal different inflammatory and adaptive immune responses contributing to host resistance to PRRSV. *Frontiers in Immunology*. 2022; 13: 960709. DOI: 10.3389/fimmu.2022.960709.

28. Romanenkova O. S., Kostyunina O. V. Distribution of LOF mutations in farm animals on the example of HH6 and BBS9. *Current trends in the development of agricultural science: collection of scientific papers of the International Scientific and Practical Conference*. Bryansk, 2022. Pp. 527–529. (In Russ.)

29. Bakoeva G. M., Lukonin N. V. Polymorphism of the DMD gene in pigs as a potential marker of stress sensitivity and an object of genomic control in breeding. *Abstracts of the 38th Student Scientific School*. Moscow, 2026. P. 30. (In Russ.)

30. Romanenkova O. S., Kostyunina O. V. Diagnostics of mutation in PHKG1 gene determining PSE syndrome in pigs. *Animal Husbandry and Feed Production*. 2023; 106 (4): 68–79. DOI: 10.33284/2658-3135-106-4-68. (In Russ.)

31. Zappaterra M., Dalal Sami D., Davoli R. Association between the splice mutation g.8283C>A of the PHKG1 gene and meat quality traits in Large White pigs. *Meat Science*. 2019; 148: 38–40. DOI: 10.1016/j.meatsci.2018.10.003.

32. Karpushkina T. V., Svezhentseva N. A., Fornara M. S., Bardukov N. V., Kostyunina O. V. Assessment of the influence of IGF2 gene polymorphism in boars on economically significant traits. *Journal of Animal Science*. 2021; 99 (S3): 499. DOI: 10.1093/jas/skab235.879.

33. Liu Y., Li H., Wang Y., Zhang Y., Li X., Wang J., Zhang Q. Heat shock protein 90 and prolyl hydroxylase 2 co-regulate hypoxia-inducible factor-1α expression in porcine small intestinal epithelial cells under heat stress. *Journal of Thermal Biology*. 2024; 122: 103881. DOI: 10.1016/j.jtherbio.2024.103881.

34. Vinogradova I. V., Romanenkova O. S., Kostyunina O. V. LOF mutations in pigs (review). *Bulletin of Kurgan State Agricultural Academy*. 2022; 3: 39–44. DOI: 10.52463/22274227_2022_43_39. (In Russ.)

35. Bykova A. A., Shvager O. V. Effect of the anti-stress drug Phospasim on veterinary and sanitary characteristics of pork. *Izvestia of Orenburg State Agrarian University*. 2021; 6: 269–273. DOI: 10.37670/2073-0853-2021-92-6-269-273. (In Russ.)

36. Gourdine J. L., Rauw W. M., Gilbert H., Poullet N. The genetics of thermoregulation in pigs: a review. *Frontiers in Veterinary Science*. 2021; 8: 770480. DOI: 10.3389/fvets.2021.770480.

37. Yong Y., Wang X., He J., Liu Y., Zhang Q. Overexpression of heat shock protein 70 induces apoptosis of intestinal epithelial cells in heat-stressed pigs: a proteomics approach. *Journal of Thermal Biology*. 2022; 101: 103103. DOI: 10.1016/j.jtherbio.2021.103103.

38. Kazantseva A., Bilyalov A., Filatov N., Perepechenov S., Gusev O. Genetic contributions to aggressive behaviour in pigs: a comprehensive review. *Genes*. 2025; 16 (5): 534. DOI: 10.3390/genes16050534.

39. Eken B. F., Savci A. A., Polat T., Yilmaz O. O., Aslan Tacal B., Oktay S., Ulucan K. Preliminary findings of the distribution of alpha-2-adrenergic receptor (ADRA2A) rs1800544 polymorphisms in kickboxing players. *Clinical and Experimental Health Sciences*. 2021; 11 (4): 742–745. DOI: 10.33808/clinexphealthsci.863591.

40. Zhang C., Yang H., Xu Q., Wang Y., Li X., Liu Y. Comprehensive genome and transcriptome analysis identifies SLCO3A1 associated with aggressive behavior in pigs. *Biomolecules*. 2023; 13 (9): 1381. DOI: 10.3390/biom13091381.

Authors information:

Mariya A. Kolosova, candidate of agricultural sciences, leading researcher at the pig breeding and selection department, All-Russian Research Institute for Breeding, Lesnye Polyany settlement, Moscow region, Russia; ORCID 0000-0003-2979-7108, AuthorID 695089. *E-mail: m.leonovaa@mail.ru*

Dmitry G. Shichkin, candidate of agricultural sciences, leading researcher at the pig breeding and selection department, All-Russian Research Institute for Breeding, Lesnye Polyany settlement, Moscow region, Russia; ORCID 0009-0007-6223-4135, AuthorID 1207957. *E-mail: vnplem.dshichkin@mail.ru*

Nataliya V. Bashmakova, researcher at the pig breeding and selection department, All-Russian Research Institute for Breeding, Lesnye Polyany settlement, Moscow region, Russia; ORCID 0009-0001-4475-4205, AuthorID 1018559. *E-mail: n.bashmakova@vniiplem.ru*

Irina S. Antipova, software engineer at the pig breeding and selection department, All-Russian Research Institute for Breeding, Lesnye Polyany settlement, Moscow region, Russia; ORCID 0009-0002-3604-1237, AuthorID 1258246. *E-mail: antipovais@mail.ru*