

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ/HUMAN AND ANIMAL PHYSIOLOGY

DOI: <https://doi.org/10.60797/IRJ.2026.172.72> EDN: XWKYJL

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ХИМУСА И ЭНТЕРАЛЬНЫЙ МЕТАБОЛИЗМ КАЛЬЦИЯ У ПЕСЦОВ

Научная статья

Ксенофонтов Д.А.^{1,*}¹ORCID : 0000-0003-2926-3085;¹ Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева, Москва, Российская Федерация

* Корреспондирующий автор (smu[at]rgau-msha.ru)

Предложена: 28.07.2026; Принята: 01.10.2026; Опубликовано: 16.10.2026

Аннотация

В эксперименте изучали структурно-функциональные особенности химуса и энтеральный метаболизм кальция у песцов для физиологического обоснования минерального обмена у псовых с коротким кишечником и высокой реабсорбцией воды и электролитов, поскольку существующие модели абсорбции кальция недостаточно учитывают физико-химические свойства энтеральной среды и роль кишечной слизи. У трех песцов, выращенных на рационе из субпродуктов и злаков, после эвтаназии проводили послойное разделение стенки и фракционирование химуса тонкого и толстого отделов кишечника. Содержание кальция определяли методом атомно-абсорбционной спектrophотометрии. Установлено, что химус является гетерогенной динамической системой с выраженным проксимально-дистальным градиентом в соотношении сухого вещества фракций.

Коэффициенты отношений фракций указывают на высокую секреторно-защитную функцию муцинов в проксимальном отделе и снижение усвоения нутриентов в толстом. В стенке кишечника максимальное содержание кальция выявлено в слизистой оболочке ободочной кишки, что свидетельствует о доминировании трансцеллюлярного витамин D-зависимого транспорта, тогда как в тонком отделе преобладает параклеточный перенос. Слой слизистых наложений, аккумулируя кальций, выполняет роль его пристеночного резерва. В химусе основная доля кальция связана с непереваренным остатком корма, однако в толстом отделе за счёт микробной ферментации резко возрастает уровень растворимых форм, что способствует его абсорбции. Плотная эндогенная фракция, аккумулируя кальций, выступает буферным резервом и создает концентрационный градиент для всасывания. Полученные результаты расширяют фундаментальные представления о полостном пищеварении у хищных млекопитающих и демонстрируют, что энтеральный метаболизм кальция у песцов определяется не только классическими механизмами трансмембранного переноса, но и структурной организацией химуса и муциновым барьером.

Ключевые слова: кишечник, химус, кальций, песцы, слизистая оболочка, метаболизм.

STRUCTURAL SPECIFICS OF CHYME AND ENTERAL CALCIUM METABOLISM IN ARCTIC FOXES

Research article

Ksenofontov D.A.^{1,*}¹ORCID : 0000-0003-2926-3085;¹Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russian Federation

* Corresponding author (smu[at]rgau-msha.ru)

Suggested: 28.07.2026; Accepted: 01.10.2026; Published: 16.10.2026

Abstract

The experiment studied the structural and functional traits of chyme and enteral calcium metabolism in arctic foxes to provide a physiological basis for mineral metabolism in canids with short intestines and high reabsorption of water and electrolytes, as existing models of calcium absorption do not sufficiently account for the physicochemical properties of the enteral environment and the role of intestinal mucus. In three arctic foxes reared on a diet of offal and cereals, following euthanasia, a layer-by-layer separation of the intestinal wall and fractionation of the chyme from the small and large intestines were carried out. Calcium content was determined using atomic absorption spectrophotometry. It was established that chyme is a heterogeneous dynamic system with a significant proximal-distal gradient in the dry matter ratio of the fractions.

The fraction ratio coefficients indicate a high secretory and protective function of mucins in the proximal intestine and reduced nutrient absorption in the large intestine. In the intestinal wall, the highest calcium content was found in the mucosa of the colon, indicating the predominance of transcellular vitamin D-dependent transport, whereas paracellular transport predominates in the small intestine. The layer of mucous coatings, by accumulating calcium, acts as a parietal reserve for it. In the chyme, the majority of calcium is associated with undigested feed residues; however, in the large intestine, microbial fermentation causes a sharp increase in the level of soluble forms, which contributes to its absorption. The dense endogenous fraction, by accumulating calcium, acts as a buffer reserve and creates a concentration gradient for absorption. The obtained results expand the fundamental understanding of cavitary digestion in carnivorous mammals and demonstrate that enteric calcium metabolism in arctic foxes is determined not only by classical mechanisms of transmembrane transport, but also by the structural organisation of the chyme and the mucin barrier.

Keywords: intestine, chyme, calcium, arctic foxes, mucous membrane, metabolism.

Введение

Обмен минеральных элементов у пушных зверей и, в частности, у песцов является важной частью всего метаболизма, обеспечивающего качество меха, продуктивность и здоровье животных. В промышленном звероводстве у песцов, являющихся плотоядными животными с хищной направленностью, основу рационов составляют животные субпродукты и злаки, поэтому физиологическое обоснование обмена минеральных веществ на уровне пищеварительного тракта имеет прикладное значение, так как именно здесь происходят ключевые процессы их высвобождения и абсорбции.

Среди эссенциальных элементов особый интерес представляет обмен кальция. Однако в настоящее время большинство работ по его обмену у плотоядных затрагивают общие системные показатели костной минерализации, концентрацию в сыворотке крови или клинические аспекты гипокальциемии [1], [2], [3]. При этом у песцов, как хищных млекопитающих с относительно коротким тонким кишечником и высокой реабсорбцией минералов и воды в толстом отделе, имеются структурные особенности организации химуса как динамической среды, а обмен кальция определяется доступностью и соотношением растворимых ионизированных форм, ассоциированных с эндогенными компонентами и связанных с непереваренным кормом.

Современные представления о кишечном гомеостазе кальция, базирующиеся на процессах трансклеточного, витамин D-зависимого, параклеточного, пассивного и концентрационно-зависимого всасывания, не учитывают физико-химические особенности химуса в разных отделах, соотношение эндогенного и экзогенного пулов кальция в энтеральной среде [4], [5]. Однако в ряде фундаментальных работ установлено, что муциновый слой кишечника выступает не только как барьер, но и как ионообменная матрица, способная связывать двухвалентные катионы, включая Ca^{2+} , за счёт карбоксильных и сульфатных групп сиаломуцинов и сульфомуцинов [6]. У хищников доля эндогенного кальция в химусе может достигать 50% от общего содержания в дистальных отделах. Эта кумуляция носит обратимый характер и зависит от pH, ионной силы и осмотического градиента [7]. Таким образом, связывая до 30–40% поступившего из корма кальция у плотоядных, кишечная слизь является не просто инертным секретом, а участвует в формировании и ионном гомеостазировании энтеральной среды [8].

Установлено, что у хищных млекопитающих, к которым относятся песцы, всасывание воды и электролитов происходит неравномерно с максимальной секрецией пищеварительных соков в дуоденуме и максимальной абсорбцией в дистальных отделах тонкой кишки [9]. Именно эта регионарность определяет концентрационные градиенты сухого вещества, что напрямую влияет на растворимость кальциевых солей и их доступность для трансмембранного переноса. Также стоит отметить, что у псовых значительная часть кальция связывается с непереваренными волокнами и бактериальной биомассой, образуя так называемый «кишечный резервуар», замедляющий абсорбцию и выполняющий буферную функцию [10]. В исследованиях на песцах показано, что диета с высоким содержанием соединительной ткани приводит к увеличению непереваренных частиц в химусе, которые, в свою очередь, служат адсорбентами для кальция [11].

Рационы пушных зверей традиционно содержат большое количество животных белков, жиров и злаковых компонентов, что создаёт специфический субстрат для микробной ферментации. Микробиота толстого отдела кишечника у песцовых в основном представлена бактериями родов *Bacteroides*, *Clostridium* и *Lactobacillus*, способными продуцировать фитазы и уреазы, расщепляющие кальцийсодержащие комплексы. Их активность обеспечивает до 20% высвобождения связанного кальция при гидролизе полисахаридов и снижении pH с резким ростом его растворимых форм в просвете слепой и ободочной кишки [12], [13].

На основании вышеуказанных сведений целью настоящего исследования стало изучение структурно-функциональных особенностей химуса и энтерального метаболизма кальция у песцов с акцентом на региональные различия в тонком и толстом кишечнике. Полученные данные позволят расширить фундаментальные знания о полостном пищеварении и метаболизме кальция у плотоядных млекопитающих семейства псовых в эволюционно-адаптивной стратегии всеядного типа питания.

Методы и принципы исследования

Исследования проводились на кафедре физиологии, этологии и биохимии животных РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева с соблюдением биоэтических норм и правил. Эксперимент проводили на песцах в количестве 3 голов, отобранных из Пушкинского зверосовхоза ФГПУ «Русский соболь». Животные содержались одиночно в клетках с соблюдением зоогигиенических, зоотехнических и ветеринарных требований. Кормление осуществлялось в виде жидкой мешанки из смеси злаков и субпродуктов животного происхождения без включения дополнительных добавок, состав которой варьировался в соответствии с рационом. Убой производился в конце периода выращивания в соответствии с биоэтическими нормами методом эвтаназии путем внутримышечной инъекции дитилина 2% по 0,4 мл на одну голову животного.

После убоя у всех животных производили извлечение пищеварительного тракта с разделением на желудок, двенадцатиперстную, тощую, подвздошную, слепую и ободочную кишку. Из каждого отдела извлекали образцы химуса и стенки кишечника. Образцы химуса фракционировали на эндогенные и экзогенные компоненты по методике, разработанной на кафедре физиологии и биохимии животных РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева [14]. В результате разведения химуса элюентом с последующим декантированием и центрифугированием получали пищевые частицы, или непереваренный остаток корма (НОК), супернатант, или надосадочную жидкость — растворимую фракцию химуса (РФ), и центрифугат, или плотную эндогенную фракцию (ПЭФ), которая представлена муцинами полостной кишечной слизи, слущенными энтероцитами, пищеварительными ферментами на факультативной основе и симбиотической бактериальной массой. После высушивания всех анализируемых проб при температуре 105 °С расчетным методом вычисляли долю каждой фракции в сухом веществе химуса. Стенку кишечника разделяли на слизистый слой (СС) и серозно-мышечный слой (СМС). По методике Б.В. Питрана за счет механической вибрации

вывернутого участка кишечника в элюенте смывали поверхностный и относительно рыхло связанный слой слизистых наложений без отслоения самого эпителиального пласта, а полученный супернатант центрифугировали, получая слой слизистых наложений (ССН).

Во всех образцах методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии определяли содержание кальция. Статистическую обработку проводили на основе средних арифметических и стандартных ошибок с применением двухфакторного дисперсионного анализа.

Основные результаты

Анализ сухого вещества химуса песцов показал, что минимальная концентрация сухого вещества отмечена в химусе двенадцатиперстной и тощей кишке — 14,2–15,8%, которая затем постепенно увеличивалась до 19% в подвздошной кишке, достигая максимальных значений в слепой и ободочной кишке — 27,7–31% — вследствие преобладания абсорбции воды и растворенных нутриентов над секрецией пищеварительных соков. Количественная фракционная оценка сухого вещества химуса кишечника песцов показывает, что это гетерогенная структурированная система с набором эндогенных и экзогенных компонентов, образующих специфическую энтеральную среду, которая трансформируется в виде проксимально-дистального градиента по мере продвижения по кишечнику. Доля растворимой фракции в сухом веществе химуса двенадцатиперстной кишки является максимальной, составляя 67,5%, что коррелирует с интенсивной секрецией пищеварительных соков для ферментативного гидролиза и обеспечения низкой вязкости для улучшения всасывания нутриентов (табл. 1). В конце тонкого и в толстом отделах кишечника её доля закономерно снижается до 41% и 12%, что, несомненно, обусловлено активным всасыванием низкомолекулярных продуктов гидролиза. Напротив, количество непереваренных частиц корма в сухом веществе химуса закономерно возрастает с минимальных значений (9,5%) в двенадцатиперстной кишке до максимальных в ободочной кишке (70,9%), где начинается накопление непереваренных пищевых волокон для последующей их обработки симбиотической микрофлорой толстого отдела кишечника. Скопление НОК в дистальных отделах обусловлено наличием в рационе песцов костных остатков. Доля плотной эндогенной фракции остается относительно стабильной в диапазоне 14–23%. Таким образом, начиная с тонкого отдела кишечника, начинается последовательная «очистка» химуса от растворимых компонентов, что делает его более грубым и плотным к илеоцекальному переходу за счет частиц корма и плотной эндогенной полостной кишечной слизи.

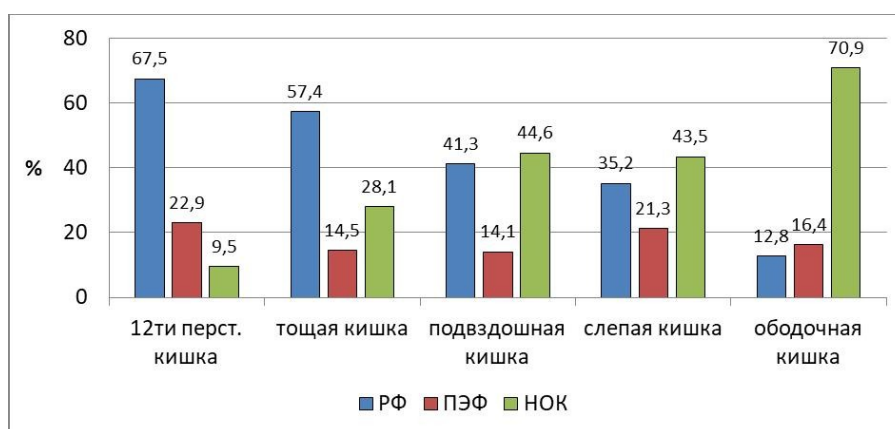


Рисунок 1 - Соотношение фракций в сухом веществе химуса

DOI: <https://doi.org/10.60797/IRJ.2026.172.72.1>

Коэффициент отношения РФ/ПЭФ в химусе песцов отражает баланс между пищеварительной ёмкостью и барьерной функцией. Значение от 2,9 до 4 в тонком отделе кишечника интерпретируется как адекватная ферментативная нагрузка с преобладанием ферментативного переваривания над слизиобразованием. Максимальное это отношение — 4,0 — у песцов отмечается в тощем кишечнике. Коэффициент РФ/НОК — это прямой показатель эффективности переваривания твёрдой фазы. Чем выше это отношение, тем полнее использован кормовой субстрат. Снижение этого отношения в толстом отделе кишечника у песцов до 0,2–0,8 указывает на снижение скорости усвоения нутриентов. Высокий коэффициент ПЭФ/НОК в химусе двенадцатиперстной кишки у песцов может служить индексом «слизисто-механической защиты» и показывать активность секреции слизи для формирования структуры химуса и удаления абразивных и грубых частиц корма. В целом на протяжении тонкого и толстого кишечника это отношение составляет 0,2–0,5, являясь физиологически оптимальным для полостного пищеварения.

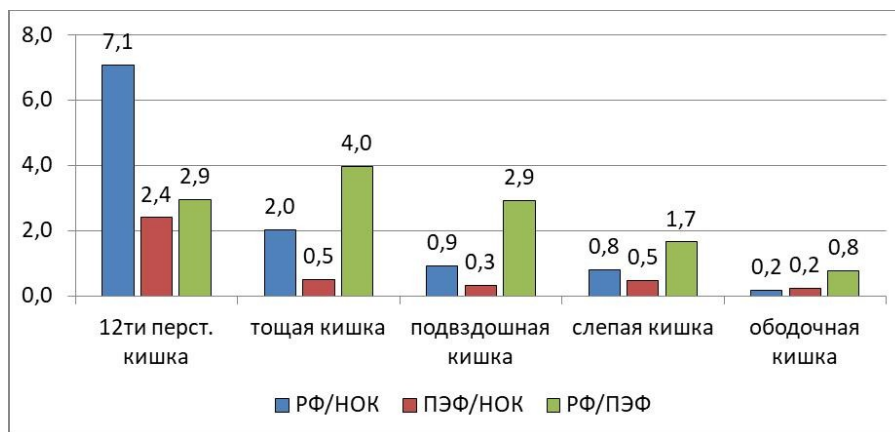


Рисунок 2 - Коэффициенты отношений фракций
DOI: <https://doi.org/10.60797/IRJ.2026.172.72.2>

Распределение кальция в стенке кишечника у песцов выявило ярко выраженную сегментарную специфику. Максимальная концентрация кальция на протяжении всего кишечника песцов фиксируется в слизистой оболочке. Пик его содержания в слизистой оболочке ободочной кишки (10,58 г% в сухом веществе) указывает на транслюточный перенос в этом отделе, где максимальна экспрессия TRPV6-каналов и кальбиндина-D9k, обеспечивающих насыщаемый витамин D-зависимый транспорт. Относительно низкие значения уровня кальция в слизистой оболочке двенадцатиперстной и тощей кишки — 4,39 и 3,88 г% в сухом веществе — связаны с доминированием параклеточного переноса в этих зонах, где кальций движется по концентрационному градиенту через межклеточные промежутки. Увеличение уровня кальция в слизистой подвздошной кишки до 5,47 г% в сухом веществе показывает, что параклеточная абсорбция сопряжена с образованием молекулярных комплексов части кальция с неперевариваемыми жирными кислотами и образованием кальциевых мыл, а также с более низкой активностью витамин D-рецепторов.

Слой слизистых наложений, как промежуточный компартмент между полостью кишки и апикальной мембраной энтероцитов, также содержит высокие концентрации кальция — от 4,15 до 5,93 г% в сухом веществе. Муциновый гель адсорбирует двухвалентные катионы, создавая пристеночный резерв, доступный для последующего захвата энтероцитами. Отсутствие слоя слизистых наложений в ободочной кишке, вероятно, связано с различной архитектурой муцинового слоя, где он является рыхлым и прерывистым. В серозно-мышечном слое содержание кальция динамично возрастает с 1,92 г% в сухом веществе в двенадцатиперстной кишке до 3,78 г% в сухом веществе в подвздошной кишке. Этот уровень отражает не только функциональную насыщенность слоя из-за внутриклеточного кальция с базальным уровнем для поддержания постоянного тонуса кишечной стенки и для запуска перистальтики гладкой мускулатуры, но и создает концентрационный градиент для абсорбции элемента.

Таблица 1 - Содержание кальция в стенке кишечника

DOI: <https://doi.org/10.60797/IRJ.2026.172.72.3>

Отдел ЖКТ	Серозно-мышечный слой	Слизистая оболочка	Слой слизистых наложений
12-ти перстная кишка	1,92 ± 0,31	3,88 ± 0,60	4,51 ± 0,19
Тощая кишка	2,82 ± 0,19	4,39 ± 0,47	4,15 ± 0,09
Подвздошная кишка	3,78 ± 0,13	5,47 ± 0,14	5,93 ± 0,03
Ободочная кишка	3,22 ± 0,12	10,58 ± 0,31	-

Примечание: г% в сухом веществе

Энтеральный метаболизм кальция характеризуется динамикой роста концентрации в химусе с 16 до 22,6 г% в сухом веществе по мере его продвижения по кишечнику в проксимально-дистальном направлении (табл. 2). Анализ содержания кальция во фракциях химуса показал, что основная его часть на всём протяжении кишечника ассоциирована с непереваренным остатком корма. При этом концентрация возрастает с минимума в тощей — 68 г% в сухом веществе — до максимума в слепой кишке — 152 г% в сухом веществе, что образует экзогенный пул на уровне энтеральной среды и обусловлено скоплением НОК в виде костных субпродуктов в дистальных отделах. Кальций, экскретированный из корма или секретированный с пищеварительными соками, частично остается в растворимом виде, что обеспечивает параклеточный механизм его абсорбции. Его концентрация в РФ химуса тонкого отдела кишечника имеет минимальные показатели — 2,5–5 г% в сухом веществе, сопоставимые с уровнем в слизистой

оболочке и слое слизистых наложений, и резко возрастает в толстом отделе кишечника до 21 г% в сухом веществе, что связано с высвобождением элемента из комплексов под действием бактериальных ферментов и снижением pH при образовании лактата и короткоцепочечных кислот, повышающих растворимость.

Плотная эндогенная фракция химуса кумулирует экзогенный и эндогенный кальций с динамикой увеличения концентрации по направлению к дистальным отделам — с 10 до 83 г% в сухом веществе в ободочной кишке. С одной стороны, это сдерживает абсорбцию элемента и, вероятно, регулирует гомеостатическое равновесие в его метаболизме; с другой стороны, обеспечивает наличие направленного концентрационного градиента из энтеральной среды во внутреннюю среду организма, а также создает его резервное депо для последующей трансцелочной абсорбции.

Таблица 2 - Содержание кальция во фракциях химуса

DOI: <https://doi.org/10.60797/IRJ.2026.172.72.4>

Отдел ЖКТ	Химус	Непереваренный остаток корма	Растворимая фракция	Плотная эндогенная фракция
12-ти перстная кишка	15,8 ± 0,81	76,5 ± 3,4	3,12 ± 0,09	10,03 ± 0,43
Тощая кишка	18,4 ± 0,96	67,9 ± 5,5	2,47 ± 0,24	25,7 ± 1,67
Подвздошная кишка	15,2 ± 0,79	129,1 ± 7,7	4,95 ± 0,61	34,0 ± 1,14
Слепая кишка	22,6 ± 1,25	151,9 ± 13,2	16,23 ± 1,08	65,9 ± 2,56
Ободочная кишка	19,6 ± 1,22	141,3 ± 6,9	21,63 ± 2,27	82,9 ± 1,64

Примечание: г% в сухом веществе

Обсуждение

Таким образом, структурная организация химуса песцов представляет собой гетерогенную систему, в которой по мере продвижения по кишечнику происходит закономерное достоверное ($p < 0,001$) накопление непереваренных частиц корма до 71% в сухом веществе. При этом нативный химус содержит 70–85% воды, которая, удерживаясь мукополисахаридами, образует гидратированную полостную слизь. Также при защелачивании поступающего в кишечник желудочного содержимого образуются флоккулярные гелевые структуры, иммобилизирующие значительную часть панкреатических и собственных кишечных ферментов. Секреция муцинов с пищеварительными соками, кишечная слизь, постоянно десквамируемые эпителиоциты с гликокаликсом дополняют эндогенные компоненты химуса, которые изначально составляют значительный его объем по сравнению с экзогенным пищевым субстратом. В итоге в кишечной полости образуется специфическая энтероплазма, которая факультативно фиксирует ферменты и организует сопряжение процессов полостного и пристеночного гидролиза нутриентов. Коэффициентные отношения сухого вещества фракций химуса показали, что в тонком кишечнике доминируют ферментативные процессы при максимальном коэффициенте РФ/НОК в тощей кишке, тогда как в толстом отделе эффективность переваривания падает со снижением РФ/НОК до 0,2–0,8, а слизисто-механическая защита активнее проявляется в двенадцатиперстной кишке.

Распределение кальция в стенке кишечника характеризуется сегментарностью, при этом различия между отделами и слоями стенки кишечника по его содержанию высокодостоверны ($p < 0,001$). Наибольший вклад в вариативность вносит слизистая оболочка ободочной кишки, которая статистически значимо отличается от всех остальных значений. Максимальная концентрация элемента зафиксирована в слизистой оболочке ободочной кишки (10,58 г% на сухое вещество), что может указывать на активный витамин D-зависимый трансцелочный транспорт в этом отделе. В тонкой кишке уровень кальция в слизи в среднем в 2–3 раза ниже, что согласуется с преобладанием параклеточного пассивного переноса.

Распределение кальция по фракциям химуса имеет общую закономерность роста концентрации элемента по мере продвижения в дистальном направлении. Резкое и достоверное ($p < 0,001$) повышение концентрации растворимого кальция в толстой кишке в сочетании с высоким содержанием в ПЭФ и одновременным снижением в НОК свидетельствует о вероятно высокой микробной активности в деградации кальцийсодержащих субстратов, что усиливает потенциал для его абсорбции. Плотная эндогенная фракция, включающая кишечную слизь, слущенные клетки и бактерии, аккумулирует кальций с нарастанием концентрации к ободочной кишке и выполняет двойственную функцию: с одной стороны, она сдерживает быструю абсорбцию, с другой — может служить резервным депо и поддерживать концентрационный градиент, необходимый для направленного всасывания.

Анализируя уровень кальция в полостной и пристеночной слизи, можно предположить образование хелатных комплексов, играющих определенную роль в «созревании» мукополисахаридов и дальнейшей пространственной агрегации энтероплазмы химуса при физиологической регенерации не только пристеночной, но и полостной слизи кишечника.



Являясь основной составной частью ПЭФ химуса, мукополисахариды имеют отрицательные заряды OH^- и, следовательно, могут проявлять сродство к кальцию, который сам, являясь активным комплексообразователем, может образовывать хелатные соединения. Такое взаимодействие кальция с ПЭФ может иметь важное физиологическое значение, ингибируя или стимулируя абсорбцию. Также протеогликановые системы полостной слизи как полидентантные лиганды, образуя хелатные комплексы с кальцием, формируют нанопорядоченный каркас энтероциты, что в целом структурирует химус и способствует образованию около энтероцитов специфической коллоидной среды с громадной фрактальной поверхностью, чувствительной к различным физико-химическим факторам экзогенного и эндогенного характера.

Заключение

Таким образом, энтеральный метаболизм кальция у песцов не сводится лишь к трансклеточному или параклеточному переносу, а, вероятно, является многофакторным процессом, интегрирующим физико-химические свойства химуса, регенерацию муцинового геля, бактериальную активность и региональные морфо-функциональные особенности отделов кишечника. Плотная эндогенная фракция химуса кишечника благодаря сорбционным механизмам и гетероионному обмену заслуживает особого внимания как потенциальный резервуар свободных ионов кальция, участвуя в регуляции его метаболизма на уровне энтеральной и внутренней среды организма. Полученные экспериментальные данные могут служить практической основой для оптимизации рационов пушных зверей с учётом биодоступности кальция, а также открывают направление для сравнительных исследований на других представителях семейства песцовых и, возможно, на животных с иным строением желудочно-кишечного тракта в контексте эволюционно-адаптивных стратегий питания.

Конфликт интересов

Не указан.

Рецензия

Сообщество рецензентов Международного научно-исследовательского журнала

DOI: <https://doi.org/10.60797/IRJ.2026.172.72.5>

Conflict of Interest

None declared.

Review

Community of Reviewers of the International Research Journal

DOI: <https://doi.org/10.60797/IRJ.2026.172.72.5>

Список литературы / References

1. Skrzypczak W. Effectiveness of blood electrolyte homeostasis regulation in polar foxes (*Alopex lagopus*, Linnaeus 1758) / W. Skrzypczak, R. Szymeczko, K. Wiśniewska-Kwaśnik [et al.] // *Acta Scientiarum Polonorum. Zootechnica*. — 2023. — Vol. 22, № 2. — P. 31–36. — DOI: 10.21005/asp.2023.22.2.03.
2. Tataru M.R. Serum Concentration of Macro-, Micro-, and Trace Elements in Silver Fox (*Vulpes vulpes*) and Their Interrelationships with Morphometric, Densitometric, and Mechanical Properties of the Mandible / M.R. Tataru, I. Łuszczewska-Sierakowska, W. Krupski // *Biological Trace Element Research*. — 2018. — Vol. 185. — P. 98–105. — DOI: 10.1007/s12011-017-1221-x.
3. Li T. Requirements and Metabolism for Calcium, Phosphorus and Vitamin D3 in the Growing-Furring Blue Foxes / T. Li, Z. Du, Y. Xu [et al.] // *Animals*. — 2022. — Vol. 12, № 20. — P. 2776. — DOI: 10.3390/ani12202776.
4. Hoenderop J.G. Calcium absorption across epithelia / J.G. Hoenderop, B. Nilius, R.J. Bindels // *Physiological Reviews*. — 2005. — Vol. 85, № 1. — P. 373–422. — DOI: 10.1152/physrev.00003.2004.
5. Bronner F. Mechanisms of intestinal calcium absorption / F. Bronner // *Journal of Cellular Biochemistry*. — 2003. — Vol. 88, № 2. — P. 387–393. — DOI: 10.1002/jcb.10330.
6. Atuma C. The adherent gastrointestinal mucus gel layer: thickness and physical state in vivo / C. Atuma, V. Strugala, A. Allen [et al.] // *American Journal of Physiology — Gastrointestinal and Liver Physiology*. — 2001. — Vol. 280, № 5. — P. 922–929. — DOI: 10.1152/ajpgi.2001.280.5.G922.
7. Martens E.S. Interactions of commensal and pathogenic microorganisms with the intestinal mucosal barrier / E.S. Martens, M. Neumann, M.S. Desai // *Nature Reviews Microbiology*. — 2018. — Vol. 16, № 8. — P. 457–470. — DOI: 10.1038/s41579-018-0036-x.
8. Allen A. Gastrointestinal mucus bicarbonate barrier: protection against acid and pepsin / A. Allen, G. Flemstrom // *American Journal of Physiology — Cell Physiology*. — 2005. — Vol. 288, № 1. — P. C1–C19. — DOI: 10.1152/ajpcell.00102.2004.
9. Debnam E.S. Methods for assessing intestinal absorptive function in relation to enteral nutrition / E.S. Debnam, G.K. Grimble // *Current Opinion in Clinical Nutrition & Metabolic Care*. — 2001. — Vol. 4, № 5. — P. 355–367. — DOI: 10.1097/00075197-200109000-00005.
10. Simpson J. Characterization of Fecal Bacterial Populations in Canines: Effects of Age, Breed and Dietary Fiber / J. Simpson, B. Martineau, W. Jones // *Microbial Ecology*. — 2002. — Vol. 44, № 2. — P. 186–197. — DOI: 10.1007/s00248-002-0001-z.
11. Ahlstrom O. Comparative nutrient digestibility of arctic foxes (*Alopex lagopus*) on Svalbard and farm-raised blue foxes (*Alopex lagopus*) / O. Ahlstrom, E. Fuglei, L.T. Mydland // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. — 2003. — Vol. 134, № 1. — P. 63–68. — DOI: 10.1016/s1095-6433(02)00184-8.
12. Kiela P.R. Physiology of Intestinal Absorption and Secretion / P.R. Kiela, F.K. Ghishan // *Best Practice & Research Clinical Gastroenterology*. — 2016. — Vol. 30, № 2. — P. 145–159. — DOI: 10.1016/j.bpg.2016.02.007.
13. Kim H. Understanding the diversity and roles of the canine gut microbiome / H. Kim, Y. Chae, J.H. Cho // *Journal of Animal Science and Biotechnology*. — 2025. — Vol. 16, № 1. — P. 95.



14. Полякова Е.П. Метод изучения полостного пищеварения / Е.П. Полякова, Д.А. Ксенофонов, А.А. Иванов // Экспериментальная и клиническая гастроэнтерология. — 2016. — № 12(136). — С. 110–114.

Список литературы на английском языке / References in English

1. Skrzypczak W. Effectiveness of blood electrolyte homeostasis regulation in polar foxes (*Alopex lagopus*, Linnaeus 1758) / W. Skrzypczak, R. Szymeczko, K. Wiśniewska-Kwaśnik [et al.] // *Acta Scientiarum Polonorum. Zootechnica*. — 2023. — Vol. 22, № 2. — P. 31–36. — DOI: 10.21005/asp.2023.22.2.03.
2. Tataru M.R. Serum Concentration of Macro-, Micro-, and Trace Elements in Silver Fox (*Vulpes vulpes*) and Their Interrelationships with Morphometric, Densitometric, and Mechanical Properties of the Mandible / M.R. Tataru, I. Łuszczewska-Sierakowska, W. Krupski // *Biological Trace Element Research*. — 2018. — Vol. 185. — P. 98–105. — DOI: 10.1007/s12011-017-1221-x.
3. Li T. Requirements and Metabolism for Calcium, Phosphorus and Vitamin D3 in the Growing-Furring Blue Foxes / T. Li, Z. Du, Y. Xu [et al.] // *Animals*. — 2022. — Vol. 12, № 20. — P. 2776. — DOI: 10.3390/ani12202776.
4. Hoenderop J.G. Calcium absorption across epithelia / J.G. Hoenderop, B. Nilius, R.J. Bindels // *Physiological Reviews*. — 2005. — Vol. 85, № 1. — P. 373–422. — DOI: 10.1152/physrev.00003.2004.
5. Bronner F. Mechanisms of intestinal calcium absorption / F. Bronner // *Journal of Cellular Biochemistry*. — 2003. — Vol. 88, № 2. — P. 387–393. — DOI: 10.1002/jcb.10330.
6. Atuma C. The adherent gastrointestinal mucus gel layer: thickness and physical state in vivo / C. Atuma, V. Strugala, A. Allen [et al.] // *American Journal of Physiology — Gastrointestinal and Liver Physiology*. — 2001. — Vol. 280, № 5. — P. 922–929. — DOI: 10.1152/ajpgi.2001.280.5.G922.
7. Martens E.S. Interactions of commensal and pathogenic microorganisms with the intestinal mucosal barrier / E.S. Martens, M. Neumann, M.S. Desai // *Nature Reviews Microbiology*. — 2018. — Vol. 16, № 8. — P. 457–470. — DOI: 10.1038/s41579-018-0036-x.
8. Allen A. Gastroduodenal mucus bicarbonate barrier: protection against acid and pepsin / A. Allen, G. Flemstrom // *American Journal of Physiology — Cell Physiology*. — 2005. — Vol. 288, № 1. — P. C1–C19. — DOI: 10.1152/ajpcell.00102.2004.
9. Debnam E.S. Methods for assessing intestinal absorptive function in relation to enteral nutrition / E.S. Debnam, G.K. Grimble // *Current Opinion in Clinical Nutrition & Metabolic Care*. — 2001. — Vol. 4, № 5. — P. 355–367. — DOI: 10.1097/00075197-200109000-00005.
10. Simpson J. Characterization of Fecal Bacterial Populations in Canines: Effects of Age, Breed and Dietary Fiber / J. Simpson, B. Martineau, W. Jones // *Microbial Ecology*. — 2002. — Vol. 44, № 2. — P. 186–197. — DOI: 10.1007/s00248-002-0001-z.
11. Ahlstrom O. Comparative nutrient digestibility of arctic foxes (*Alopex lagopus*) on Svalbard and farm-raised blue foxes (*Alopex lagopus*) / O. Ahlstrom, E. Fuglei, L.T. Mydland // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. — 2003. — Vol. 134, № 1. — P. 63–68. — DOI: 10.1016/s1095-6433(02)00184-8.
12. Kiela P.R. Physiology of Intestinal Absorption and Secretion / P.R. Kiela, F.K. Ghishan // *Best Practice & Research Clinical Gastroenterology*. — 2016. — Vol. 30, № 2. — P. 145–159. — DOI: 10.1016/j.bpg.2016.02.007.
13. Kim H. Understanding the diversity and roles of the canine gut microbiome / H. Kim, Y. Chae, J.H. Cho // *Journal of Animal Science and Biotechnology*. — 2025. — Vol. 16, № 1. — P. 95.
14. Polyakova E.P. Metod izucheniya polostnogo pishchevareniya [A method for studying cavity digestion] / E.P. Polyakova, D.A. Ksenofontov, A.A. Ivanov // *Eksperimental'naya i klinicheskaya gastroenterologiya* [Experimental and Clinical Gastroenterology]. — 2016. — № 12(136). — P. 110–114. [in Russian]