

ВЛИЯНИЕ ГЕНОТИПА НА СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ И ИЗОФЕРМЕНТНОГО СПЕКТРА ЛАКТАТДЕГИДРОГЕНАЗЫ АМЕРИКАНСКИХ НОРОК (*MUSTELA VISON SCHREBER, 1777*)

Т.Н. Ильина¹, В.А. Илюха^{1,2}, С.Н. Калинина¹, Н.А. Горлякова², Л.А. Беличева²

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН, Россия; ² Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск, Россия, e-mail: ilyinant@karelia.ru; ilyukha@bio.krc.karelia.ru

При сравнении влияния двух факторов (сезон года и гены, затрагивающие окраску меха) на состояние антиоксидантной системы и изоферментный спектр лактатдегидрогеназы в органах и тканях американских норок промышленного разведения установлено, что влияние первого проявляется более сильно. В ряде случаев активность антиоксидантных ферментов (супероксиддисмутазы и каталазы) так же, как и уровень витаминов Е, зависит от генотипа норок. Влияние генотипа на эволюционно более древнюю ферментную систему (лактатдегидрогеназа) наименее значительно. Генетические различия максимально проявляются в весенний период, когда нагрузка на организм норок возрастает.

Введение

Разводимые на специализированных зверофермах пушные животные являются интересным модельным объектом domestikации. В результате более чем за 75 генераций разведения в условиях неволи от исходного предка – дикой американской норки – были получены окрасочные формы животных, обладающие не только специфичной цветовой гаммой меха, но и рядом физиологических и морфо-биохимических особенностей (Берестов, 1971; Ильина, 1975). Хотя пока (еще пока!) на сегодняшнем этапе domestikации американские норки все еще сохранили стереотип своих диких предков – строгую сезонность размножения, линьки, обмена веществ, по образному выражению исландского исследователя Эйнара Эйнарссона, первая норка, посаженная для разведения в клетку, так же отличается от современной, как древний викинг от современного скандинава (Einarsson, 1998). Так, у дирексисивных сапфировых норок (*a/a p/p*) доля зверей с domestikационным поведением выше, чем у стандартных (+/+ +/+). У них также, по сравнению со стандар-

тными, обнаружены значительные изменения в метаболизме серотонина – филогенетически древнего трансммиттера, регулирующего эмоционально-оборонительные реакции животного и программирующегося генами, отвечающими за поведение. У монорецисивных серебристо-голубых норок ген (*p/p*), обуславливающий в гомозиготном состоянии серебристо-голубую окраску меха, затрагивает обмен другого нейротрансммиттера – дофамина, играющего важную роль в работе особого отдела мозга, отвечающего за получение удовольствия от жизни. При нарушении процесса выработки нервными клетками этого физиологически активного вещества организм испытывает чувство дискомфорта. Такие нарушения зачастую обусловлены генотипом животного. Поэтому можно допустить, что многие физиологические характеристики мутантных цветных норок вполне могут быть связаны с особенностями обмена этих биогенных аминов (Трапезов и др., 2004).

Определенные особенности состава крови норок различных цветовых типов также отражают интерьерные характеристики, которые

присутствуют у них в связи с плейотропным действием мутаций, затрагивающих окраску меха. Так, показано, что у норок существует тесная зависимость гематологических показателей белкового, жирового и углеводного обменов от принадлежности зверей к определенному генотипу, связанному с окраской меха (Берестов, Тютюнник, 1969). Например, серебристо-голубые (*p/p*) и сапфировые норки (*a/a p/p*) имеют более низкое содержание общего белка в сыворотке крови и характеризуются более высоким уровнем гликемии по сравнению со стандартными (+/+) норками (Ильина, 1975).

Разнообразие приспособлений организма к условиям обитания в конечном счете сводится к главной его составляющей – энергетическому обмену. С ограничением двигательной активности и вынужденной гиподинамией у клеточных норок снизились энергетические траты на активную локомоцию, значительно изменилась нагрузка на сердечно-сосудистую систему. Можно предположить, что мутации, затрагивающие окраску меха, обладают системным действием и влияют на изменение сразу нескольких признаков и свойств организма. Считается (Шварц, 1980), что разнообразие в окрасках волосяного покрова у животных связано с определенными особенностями в поддержании теплового баланса, в том числе теплопродукции, в механизмах которой большее место занимают альтернативные пути выработки богатых энергией соединений.

На клеточном уровне изменения в уровне потребления кислорода отражаются в перестройке изоферментного спектра лактатдегидрогеназы (ЛДГ). В органах большинства млекопитающих присутствуют пять изоферментов, каждый из которых является тетрамером, образованным в результате комбинации двух разных типов полипептидных цепей – субъединиц А и В, кодируемых двумя структурными генами (Корочкин и др., 1977). Обладая общей субстратной специфичностью, изоферменты ЛДГ различаются способностью катализировать пируваткиназную (восстановление пирувата в лактат с помощью «анаэробных» изоферментов, содержащих субъединицы А) или лактатдегидрогеназную (окисление лактата в пируват с помощью «аэробных» изофермен-

тов, содержащих субъединицу В) реакцию. С уровнем потребления кислорода млекопитающими связано и состояние антиоксидантной системы (АОС), основной функцией которой является поддержание на физиологическом уровне концентрации активных форм кислорода, необходимых для перекисного окисления липидов (ПОЛ) и ряда других биохимических процессов в клетке (Владимиров, Арчаков, 1972; Барабой и др., 1992; Зенков и др., 2001). Супероксиддисмутаза (СОД) и каталаза являются ключевыми ферментами защиты клетки от активных форм кислорода (Aebi, Wyss, 1978; Fridovich, 1989; Дубинина, 1992; Зенков и др., 2001). Неферментативное звено АОС представлено низкомолекулярными антиоксидантами, среди которых наиболее значительная роль принадлежит витамину Е (токоферолу). Являясь основным естественным антиоксидантом и предотвращая окисление ненасыщенных жирных кислот – важнейшего компонента клеточных мембран и органелл, токоферол поддерживает структурную целостность клеток, а следовательно, и всего организма (Надилов, 1991; Зенков и др., 2001).

В природе варьирование признака в популяции, в данном случае окраски волосяного покрова животных, служит основой для микроэволюции и, возможно, для макроэволюции вида (Шмальгаузен, 1968; Шварц, 1980; Шилов, 1985). Представляло интерес изучить, насколько начальные процессы доместикации американской норки в условиях ее промышленного разведения изменяют норму реакции отдельных функциональных систем у этого вида, и сколь существенны в связи с этим различия между генотипами, различающимися по окраске волосяного покрова. Целью работы было сравнение состояния системы, регулирующей направленность энергетического обмена, и антиоксидантной системы норок разных генотипов по окраске меха в зависимости от сезона года. Учитывая, что на базальном уровне некоторые эффекты могут не проследиваться, изоферментные спектры ЛДГ, активность СОД, каталазы и концентрацию витамина Е в органах и тканях норок различных генотипов окраски изучали как в период относительного физиологического покоя, так и в период размножения.

Материал и методы

Для сравнительного анализа использовали норки следующих генотипов: стандартных (+/+), серебристо-голубых (*p/p*), сапфировых (*a/a p/p*), деми-бафф (*a/+ p/+*) и белых-хедлунд (*h/h*). Кровь для определения концентрации витамина Е в сыворотке получали из хвостовой вены. В период осеннего забоя зверей на шкурку (ноябрь) отбирали образцы печени, почек, сердца, легких, селезенки, скелетных мышц, замораживали и хранили при температуре -25°C до проведения анализов. Для исследования активности ферментов и содержания белка гомогенаты тканей готовили на 0,05 М фосфатном буфере (рН 7,0). После центрифугирования при 6000 g в течение 15 мин в супернатантах проводили определение активности СОД по модифицированной адриноксидной методике (Misra, Fridovich, 1972), каталазы – спектрофотометрически по количеству разложенной перекиси водорода (Bears, Sizes, 1952). Содержание белка измеряли по Лоури (Lowry *et al.*, 1951), используя в качестве стандарта бычий сывороточный альбумин. Активность ферментов рассчитывали на 1 г сырой ткани и 1 мг белка. Разделение изоферментов ЛДГ производили методом горизонтального энзимэлектрофореза на пластинках агарового геля с последующим окрашиванием и сканированием фореграмм (Кожевникова и др., 2000). Содержание каждого изофермента выражали в процентах от общей ферментативной активности. Концентрацию витамина Е (α -токоферол) определяли методом ВЭЖХ (Скурихин, Двинская, 1989). Полученные данные обрабатывали общепринятыми методами вариационной статистики, сравнение проводили с применением непараметрического критерия Вилкоксона–Манна–Уитни (Ивантер, Коросов, 2003). Для оценки влияния различных факторов на изучаемые показатели использовали многофакторный дисперсионный анализ.

Результаты исследований и обсуждение

Оценка с помощью дисперсионного анализа влияния двух факторов (генотип окраски волоса и сезон года) на изоферментные спектры ЛДГ, активность АОФ и содержание белка в различных тканях норки позволила установить ряд

интересных закономерностей. Генетические различия по окраске меха между животными оказывали значительно меньшее влияние на изучаемые показатели, нежели сезон (рис. 1). При этом для ЛДГ влияние генов, затрагивающих окраску, отмечалось только для печени, почек и скелетной мускулатуры. Не останавливаясь детально на направленности и причинах сдвигов в изоферментном спектре, отметим только, что независимо от генотипа сезонные изменения затрагивали в основном «анаэробные» фракции ЛДГ-4 и ЛДГ-5 (рис. 1а, рис. 2). Из двух изученных мутантных форм максимальные отклонения в изоферментном спектре ЛДГ в осенний период отмечались у дирексисивных сапфировых норки (*a/a p/p*). На АОС влияние генов окраски было выражено значительно сильнее (рис. 2б), чем на ЛДГ, однако и в этом случае их эффект был меньше, чем сезонные воздействия. Плейотропные влияния генов окраски меха определяли дисперсию лишь в пяти из 36 возможных случаев: для активности и удельной активности СОД в почках, для активности каталазы в скелетной мышце, а также ее удельной активности в сердце и селезенке. Сезонное воздействие на изученные показатели в сердце и легком было минимальным, а для остальных органов наблюдалось влияние этого фактора практически на все параметры. Сезонные изменения во всех органах отмечены для активности СОД, а также для всех показателей АОС в почках.

Как уже отмечалось, большинство изменений в активности АОФ было связано с сезоном года, а не с плейотропным влиянием генов, затрагивающих окраску меха. Но при этом следует отметить такую важную особенность – сезон года явился тем провокационным фоном, на котором значительно большее число сезонных различий наблюдалось именно у мутантных серебристо-голубых (*p/p*), а не у стандартных (+/+) норки (рис. 3). Так, достоверные различия в активности СОД у последних отмечались только в печени и селезенке, а у серебристо-голубых – в почках, сердце, селезенке и скелетных мышцах. У обоих генотипов весной отмечалась более высокая удельная активность СОД в почках, ее достоверное снижение – у стандартных (+/+) в печени и селезенке, у серебристо-голубых (*p/p*) – в сердце и селезенке. Изменения активности

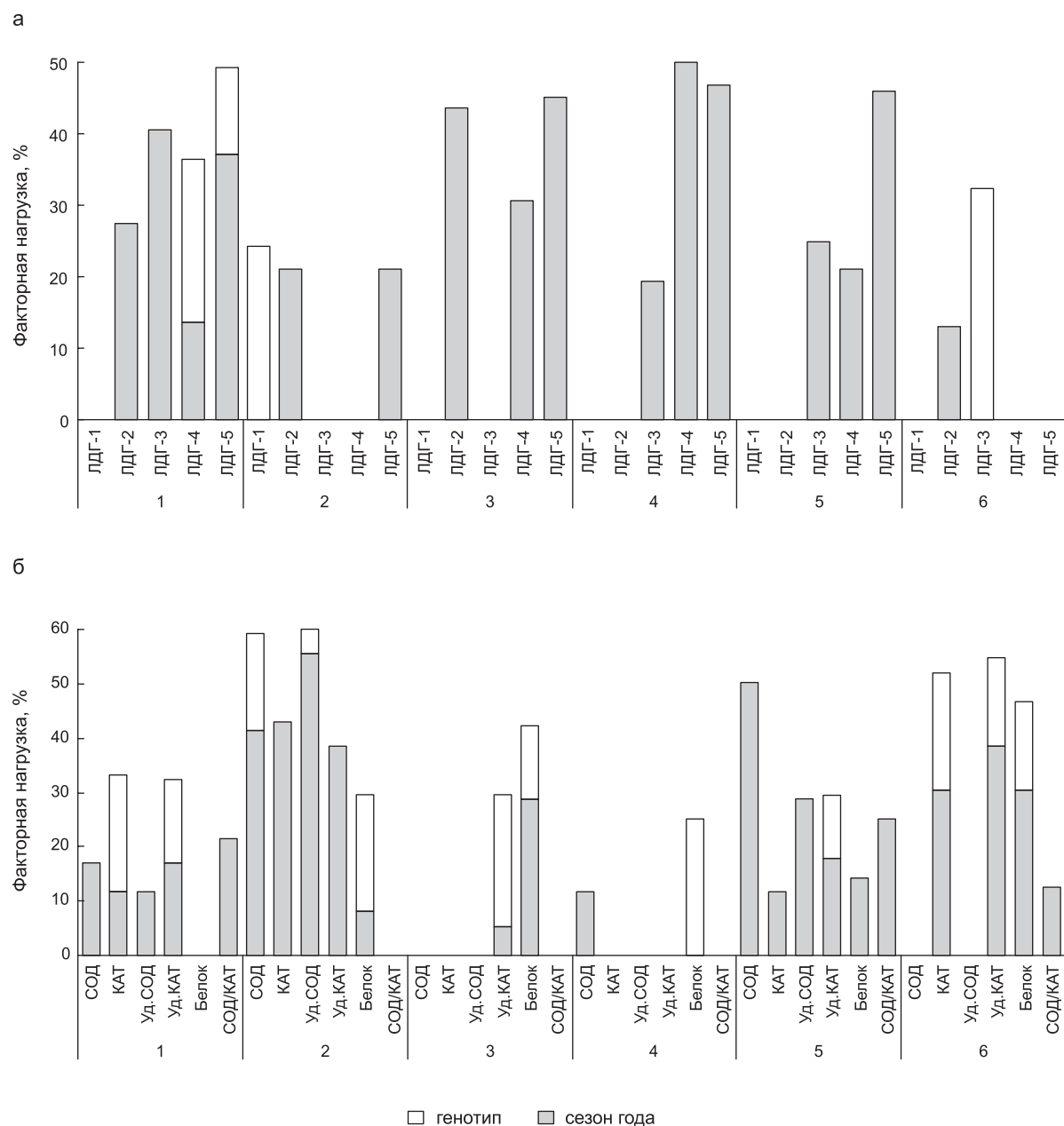


Рис. 1. Дисперсионный анализ влияния факторов сезона года и генотипа норок на изоферментный спектр ЛДГ (а) и активность антиоксидантных ферментов (б).

1 – печень, 2 – почки, 3 – сердце, 4 – легкие, 5 – селезенка, 6 – скелетная мышца.

каталазы были сходны у обоих генотипов. Так, активность и удельная активность каталазы были достоверно повышены весной в печени и почках обоих генотипов. Оба эти показателя у стандартных норок (+/+) были выше весной в сердце, скелетной мышце и селезенке, а у серебристо-голубых (p/p) только в скелетной мышце. Кроме того, последние имели более высокую удельную активность каталазы в сердце и легких.

Необходимо особо отметить отсутствие существенных сезонных колебаний данного фермента в селезенке серебристо-голубых норок (p/p). Сходные (в сторону достоверного снижения) изменения индекса СОД/каталаза отмечены в печени, скелетной мышце и селезенке у обоих генотипов, а также в почках у стандартных (+/+) и в сердце у серебристо-голубых (p/p) норок. При этом достоверное

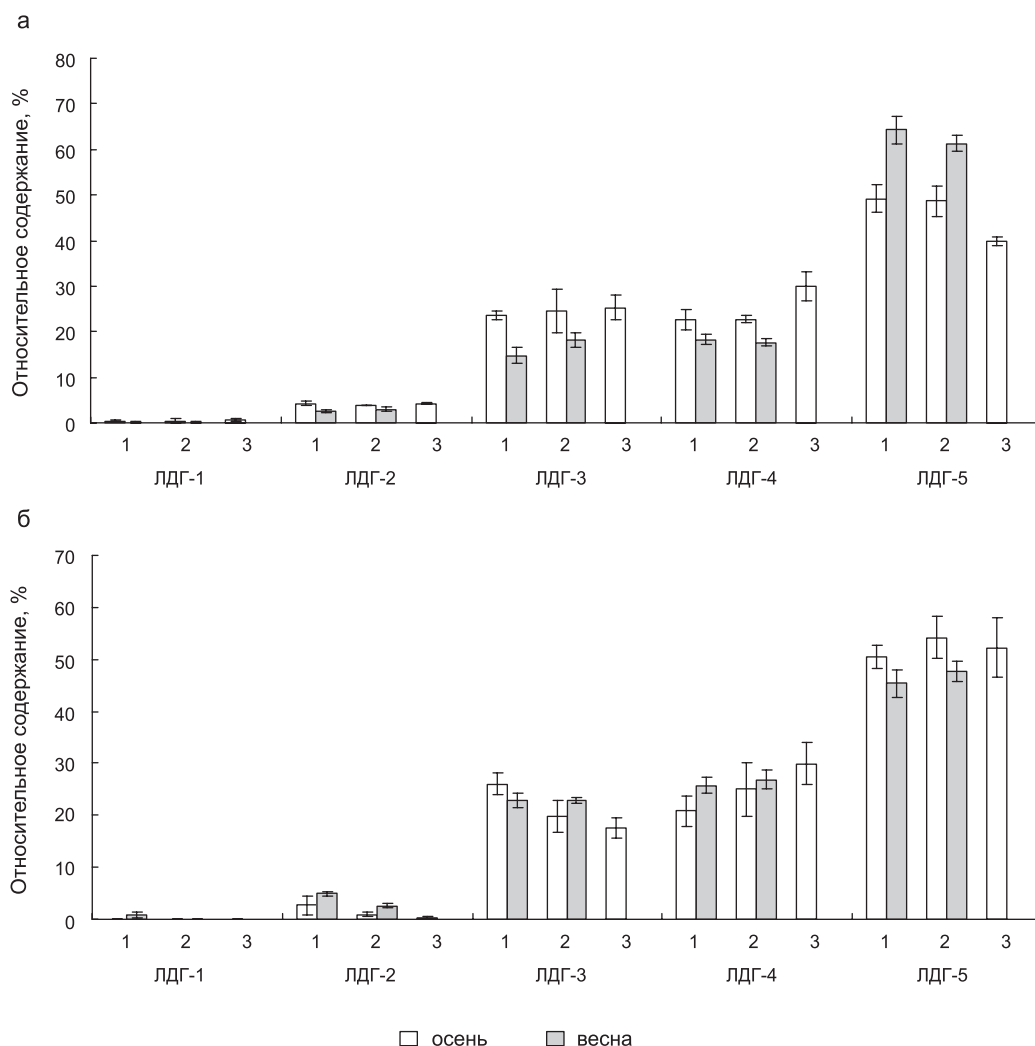


Рис. 2. Изменение изоферментных спектров ЛДГ в печени и скелетных мышцах норок разных генотипов в зависимости от сезона года.

1 – стандартные норки (+/+), 2 – серебристо-голубые норки (*p/p*), 3 – сапфировые норки (*a/a p/p*).

снижение содержания белка весной по сравнению с осенним периодом отмечено у обоих генотипов в почках, сердце и легких, а также в селезенке у стандартных и скелетной мышце у серебристо-голубых норок. В целом же наблюдаемые сезонные изменения характеризовались сходной направленностью у обоих генотипов и были связаны с теми функциональными сдвигами, которые наблюдаются в конкретный сезон: осенью – с формированием зимнего волосяного покрова и запасанием подкожного жира, весной – с функцией воспроизводства. Как известно, интенсивность метаболизма у норок так же, как и у других сезонно размножающихся млекопитающих,

значительно возрастает в период размножения и выкармливания потомства (Сегаль, 1975).

Анализ различий между стандартными (+/+) и серебристо-голубыми (*p/p*) норками в осенний период выявил лишь незначительные различия. Так, последние имели достоверно более низкий уровень СОД и более высокий уровень каталазы в почках, а также более высокую концентрацию белка в сердечной мышце. Остальные показатели во всех органах у двух генотипов не отличались, хотя варибельность большинства показателей («норма реакции») была выше у стандартных норок.

Есть мнение, что в отличие от других мутантных окрасочных форм американских норок,

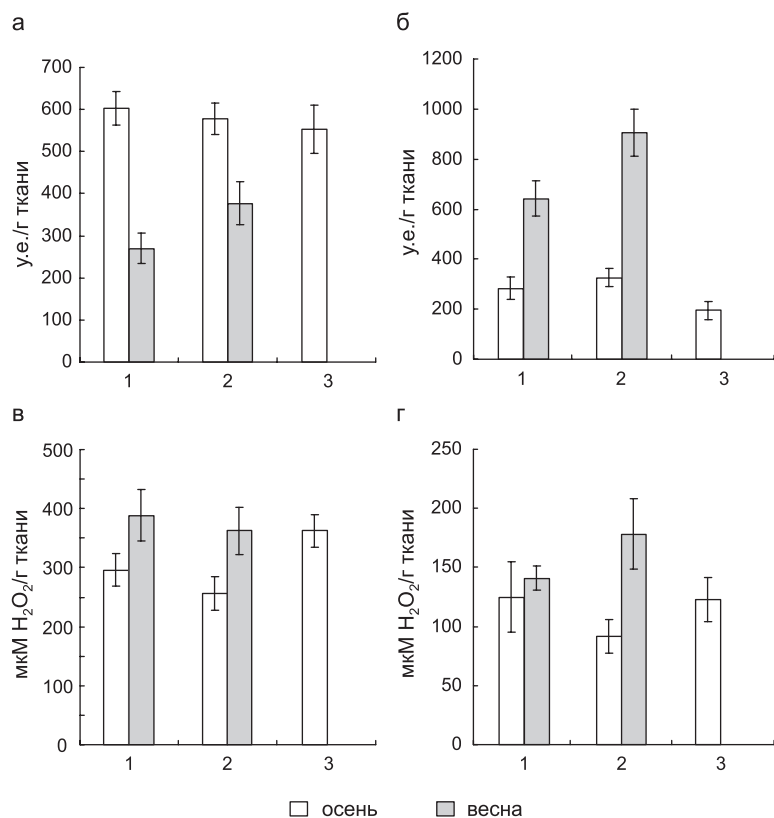


Рис. 3. Изменение активности СОД (а, б) и каталазы (в, г) в печени (а, в) и почках (б, г) у норок разных генотипов в зависимости от сезона года.

Условные обозначения такие же, как на рис. 2.

зафиксированных в ходе их исторической доместикации на промышленных зверофермах, серебристо-голубые (*p/p*) встречаются и в дикой природе (Dunstone, 1993), причем высокое количество животных такой окраски (от 3 % в Девоне до 9 % в юго-западной Шотландии) и отсутствие в окрестностях ферм с такими норками позволяют предположить, что данные животные обладают не меньшими приспособительными способностями, чем норки с обычной окраской меха (Birks, 1986).

В весенний период наблюдалось значительное увеличение variability показателей независимо от направленности изменений абсолютной величины (снижение или увеличение) показателя окраски или органа. У серебристо-голубых норок (*p/p*) по сравнению со стандартными (+/+) отмечалось повышение активности СОД в почках, а также активности и удельной активности каталазы в селезенке. Это повлекло за собой изменение соотношения СОД/каталаза в селезенке. Такая видоизмененная картина активности ферментов в селезенке серебристо-голубых норок (*p/p*) хорошо согласуется с данными по уровню лейкоцитов в крови и

лейкоформуле, а также фракционному составу сывороточного белка, гуморальным факторам неспецифического иммунитета (Берестов, Узенбаева, 1983). Для них по сравнению с другими генотипами характерен высокий уровень эозинофилии.

Особенностями изучаемых нами животных являются сезонность их жизненного цикла, четкая приуроченность периода размножения к определенному времени года и связанная с этим динамика изменений в ряде физиологических систем. При изучении основного обмена приходится сталкиваться со значительными индивидуальными колебаниями в его уровне. При одинаковых средовых условиях, стандартизированных при промышленном разведении (кормлении, витаминном обеспечении, ветеринарном уходе и общем содержании), у разных по размерам тела зверей упитанность может быть разной: при повышенном обмене потребность в корме оказывается больше, чем при пониженном. К тому же хорошо известно, что основной обмен у зверей в течение года не постоянен. При одинаковой температуре воздуха летом он бывает повышен, зимой – снижается

до минимума. Сезонные изменения основного обмена регулируются продолжительностью светового дня. Сообразно этой цикличности меняется и уровень метаболизма норок. Так, осенью у них наблюдается максимальное накопление жировых запасов, а к концу зимы—началу весны – усиление гормонального фона и метаболизма, связанные с периодом размножения (Сироткина, 1989). В то же время норки обладают сезонной цикличностью не только воспроизводительной функции, но и ряда других физиолого-биохимических показателей.

Общий сдвиг метаболизма у норок разных генотипов в зависимости от сезона сопровождается изменениями не только активности АОФ, но и содержания в тканях такого низкомолекулярного антиоксиданта, как витамин Е. Уровень витамина Е в сыворотке крови значительно увеличивался весной в сезон размножения по сравнению с осенним периодом относительного покоя (рис. 4). Это вызвано активацией обменных процессов в период репродукции, когда наблюдается наибольшая активность метаболических процессов, которая приводит к мобилизации эндогенного токоферола в кровь при интенсивном его использовании. Аналогичные результаты по значительному увеличению концентрации токоферола в весенний период

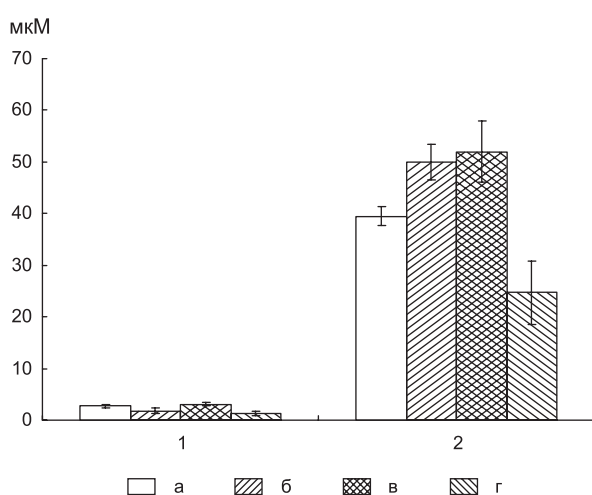


Рис. 4. Изменение концентрации витамина Е в сыворотке крови норок разных генотипов в зависимости от сезона года.

1 – осень, 2 – весна, а – стандартные норки (+/+), б – серебристо-голубые норки (p/p), в – норки белые-хедлунд (h/h), г – норки деми-бафф (a/+ p/+).

были обнаружены у лабораторных крыс и гребенчиковых песчанок (Теплый, 1979), причем у последних, как и у норок, сезонные сдвиги были значительно более выражены, чем у лабораторных животных.

В весенний период происходит активная утилизация жиров и белка в интенсивно идущих процессах синтеза и распада. При физиологической активации обменных процессов происходит усиление процессов ПОЛ, которому способствует в первую очередь снижение мощности АОС. В частности, увеличение концентрации токоферола происходило на фоне снижения активности АОФ в большинстве органов. С увеличением содержания витамина проявляется способность токоферола реагировать на энергетическую перегрузку организма, вызванную в данном случае генетически детерминированными потребностями организма в витамине Е в репродуктивный период.

В то же время содержание токоферола в сыворотке крови у норок исследуемых генотипов было различным. Самая высокая концентрация витамина Е как в осенний, так и в весенний период была у норок белых-хедлунд (h/h), что соответствует имеющимся сведениям о высоком уровне окислительного метаболизма у норок данного генотипа (Макридина, 1967). Концентрация токоферола весной у серебристо-голубых (p/p) норок по уровню приближалась к таковой у норок хедлунд (h/h). Самое низкое содержание витамина Е в сыворотке крови было у норок деми-бафф (a/+ p/+). Таким образом, у норок всех генотипов выявлены значительные сезонные колебания уровня витамина Е в сыворотке крови, однако их выраженность имела различный характер. Очевидно, что характер сезонных изменений концентрации токоферола в сыворотке крови связан с неодинаковой интенсивностью метаболизма у норок разных генотипов.

В осенний период в органах норок выявлены различия в распределении витамина Е (рис. 5), обусловленные разными потребностями отдельных тканей и систем организма и регулирующие факторами, контролирующими общий тканевой уровень токоферола и эффективность его действия, к которым относятся перекисное окисление липидов и различные факторы мобилизации. Однако, несмотря на общие для

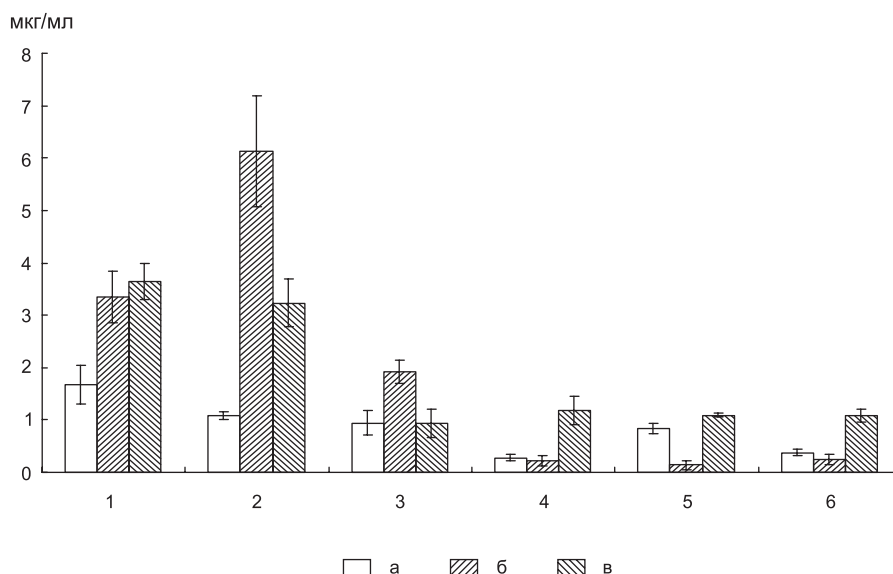


Рис. 5. Распределение витамина Е в органах норок разных генотипов в осенний период.

а – стандартные норки (+/+), б – серебристо-голубые норки (p/p), в – норки деми-бафф ($a/+ p/+$). Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

всех американских норок промышленного разведения закономерности в распределении токоферола в организме, степень изменений его содержания в органах связана не только с метаболизмом самих тканей, но и с генотипом животных. В печени и почках – органах, способных к резервированию значительного количества токоферола, наиболее высокое его содержание было у норок серебристо-голубых (p/p) и деми-бафф ($a/+ p/+$). Более высокая концентрация токоферола в сердечной мышце была у серебристо-голубых норок (p/p), в то время как у стандартных (+/+) и деми-бафф ($a/+ p/+$) она находилась на одном уровне. Известно, что концентрация токоферола зависит от потребности отдельной ткани в антиокислительной защите (Надилов, 1991). Анализ различий между стандартными и серебристо-голубыми норками в легких и скелетной мышце выявил между ними лишь незначительные колебания, в то время как концентрация токоферола у норок деми-бафф была значительно выше не только в этих органах, но и в селезенке. Очевидно, можно говорить о более высоком уровне окислительного метаболизма у серебристо-голубых норок (p/p) по сравнению со стандартными (+/+). Разная способность к резервированию витамина Е в органах обусловлена степенью

интенсивности метаболизма у норок различных генотипов.

Таким образом, сравнение влияния двух факторов – генотипа и сезона года – позволило выявить ведущую роль последнего, хотя в ряде случаев генотип также оказывает существенное влияние как на изоферментные спектры ЛДГ, так и на активность АОФ в некоторых органах. Генотипические различия отчетливее проявлялись в весенний период, когда функциональная нагрузка на организм в целом и на данные ферментные системы в частности, была повышенной. Снижение активности СОД в большинстве органов (за исключением почек) и повышение активности каталазы, а также увеличение концентрации витамина Е в сыворотке крови свидетельствуют о тех биохимических перестройках, которые наблюдаются в организме норок в период воспроизводства, в частности об усилении активности оксидаз и генерации за их счет дополнительных количеств перекиси водорода. Учитывая, что потребление кислорода и в результате этого генерации дополнительного количества супероксида весной возрастает, справедливо допустить, что большое количество перекиси могло оказывать тормозное влияние на СОД по типу отрицательной обратной связи (Liochev, Fridovich, 1994) и,

соответственно, увеличение в крови неферментативного антиоксиданта – витамина Е.

Работа выполнена в рамках гранта Президента РФ НШ–4310.2006.04.

Литература

- Барабой В.А., Брехман И.М., Голотин В.Г., Кудряшов Ю.Б. Перекисное окисление и стресс. СПб.: Наука, 1992. 152 с.
- Берестов В.А. Биохимия и морфология пушных зверей. Петрозаводск, 1971. 291 с.
- Берестов В.А. Узенбаева Л.Б. Фагоцитарная реакция крови у песцов и норок. Петрозаводск, 1983. 112 с.
- Берестов В.А., Тютюнник Н.Н. Уровень липидов, холестерина и липопротеидов в сыворотке крови пушных зверей // Уч. зап. Петрозавод. гос. ун-та, 1969 [изд. 1971]. Т. 17. Вып. 4. С. 21–29.
- Владимиров Ю.А., Арчаков А.И. Перекисное окисление липидов в биологических мембранах. М.: Наука, 1972. 252 с.
- Дубинина Е.Е. Биологическая роль супероксидного анион-радикала и супероксиддисмутазы в тканях организма // Усп. соврем. биологии. 1992. Т. 108. Вып. 1(4). С. 3–18.
- Зенков Н.К., Ланкин В.З., Меньшикова Е.Б. Окислительный стресс. М.: Наука, 2001. 344 с.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск, 2003. 304 с.
- Ильина Е.Д. Звероводство. М.: Колос, 1975. 288 с.
- Кожевникова Л.К., Тютюнник Н.Н., Унжаков А.Р., Мелдо Х.И. Изоферменты лактатдегидрогеназы при сезонных адаптациях хищных пушных зверей // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 2000. Т. 36. № 1. С. 24–29.
- Корочкин Л.И., Серов О.Л., Пудовкин А.И. Генетика изоферментов. М., 1977.
- Макридина К.В. Теплопродукция стандартных и цветных норок // Уч. зап. Петрозавод. ун-та. Петрозаводск, 1967. Т. 15. Вып. 4. С. 39–46.
- Надиров Н.К. Токоферолы и их использование в медицине и сельском хозяйстве. М.: Наука, 1991. 336 с.
- Сегаль А.Н. Очерки экологии и физиологии американской норки. Новосибирск: Наука, 1975. 260 с.
- Сироткина Л.Н. Гормональная функция половых желез норок и песцов в постнатальном онтогенезе и на разных стадиях репродуктивного цикла: Автореф. ... канд. биол. наук. Л., 1989. 17 с.
- Скурихин В.Н., Двинская Л.М. Определение α -токоферола и ретинола в плазме крови сельскохозяйственных животных методом микроколоночной высокоэффективной жидкостной хроматографии // С.-х. биология. 1989. № 4. С. 127–129.
- Теплый Д.Л. Влияние витамина Е на проницаемость гемато-энцефалического барьера // Физиол. журнал СССР. 1979. Т. 65. № 10. С. 1506–1512.
- Трапезов О.В., Войтенко Н.Н., Куликов А.В. и др. Можно ли считать пушных зверей клеточного содержания все еще дикими? (американская норка как модель одомашнивания) // Проблемы экологической физиологии пушных зверей. Петрозаводск, 2004. С. 114–152.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 280 с.
- Шилов И.А. Физиологическая экология животных. М.: Высш. шк., 1985. 328 с.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М., 1968. 452 с.
- Aebi H.E., Wyss S.R. Acatlasemia // The metabolic basis of metabolic disease. McGraw-Hill, N.Y., 1978. P. 1792–1807.
- Bears R.F., Sizes I.N. A spectral method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase // J. Biol. Chem. 1952. V. 195. № 1. P. 133–140.
- Birks J.D.S. Mink. Oswestry, UK: Anthony Nelson, 1986.
- Dunstone N. The Mink. London: T and AD Poyster Natural History, 1993. 232 p.
- Einarsson E.J. History, progress and challenges in the breeding and genetics of mink and foxes // Norwegian J. Agric. Sci. 1998. Suppl. № 9. P. 30–38.
- Fridovich I. Superoxide dismutases // J. Biol. Chem. 1989. V. 264. № 5. P. 7761–7764.
- Liochev S.I., Fridovich I. The role of superoxide in the production of hydroxyl radical in vitro and in vivo // Free Radic. Biol. Med. 1994. V. 16. № 1. P. 29–33.
- Lowry O.H., Rosenbrough N.J., Farr A.L., Randan R.J. Protein measurement with the Folin phenol reagent // J. Biol. Chem. 1951. V. 193. № 1. P. 265–275.
- Misra H.H., Fridovich I. The role of superoxide anion in the autoxidation of epinephrine and a simple assay for superoxide dismutase // J. Biol. Chem. 1972. V. 247. P. 3170–3175.

**THE INFLUENCES OF GENOTYPE ON SEASONAL CHANGES
OF ANTIOXIDANT SYSTEM AND LACTATE DEHYDROGENASE
ISOENZYMES SPECTRUM IN AMERICAN MINK
(*MUSTELA VISON* SCHREBER, 1777)**

T.N. Ilyina¹, V.A. Ilyukha^{1,2}, S.N. Kalinina¹, N.A. Gorlyakova², L.A. Belicheva²

¹ Institute of Biology, Karelian Research Centre RAS, Russia; ² Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russia, e-mail: ilyinant@karelia.ru, ilyukha@bio.krc.karelia.ru

Summary

Comparison of season and mink color type influences on antioxidant system status and lactate dehydrogenase isoenzymes spectrum in organ demonstrates that season play more important role than color type. In some cases antioxidant enzymes activity (superoxidedismutase and catalase) as well as level of vitamin E depend on color type of mink. The effect of genotype on evolutionary older enzymatic system (lactate dehydrogenase) was less significant. Genetic differences were largest in spring period when functional shift on organism was increased.