

## СОДЕРЖАНИЕ ТИРЕОИДНЫХ ГОРМОНОВ И АКТИВНОСТЬ ЛИЗОСОМАЛЬНЫХ ПРОТЕИНАЗ У ВУАЛЕВЫХ ПЕСЦОВ (*ALOPEX LAGOPUS LINNAEUS, 1758*) В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОЙ ДОМЕСТИКАЦИИ

Н.Л. Рендаков, Н.Н. Тютюнник, Л.Н. Сироткина, М.Ю. Крупнова, Н.Н. Немова

Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия,  
e-mail: nrend@mail.ru

Исследована возрастная динамика содержания тиреоидных гормонов в сыворотке крови и активности лизосомальных протеиназ (катепсинов В и D) в органах вуалевых песцов в постнатальном онтогенезе. Показано наличие отрицательной корреляции между возрастной динамикой содержания тироксина в сыворотке крови и активностью лизосомальных протеиназ в некоторых органах этих животных. Получены результаты, свидетельствующие о преобладании анаболической функции гормонов щитовидной железы у растущего молодняка вуалевых песцов. Высказывается предположение о роли тиреоидных гормонов в процессе доместикации.

**Ключевые слова:** *Alopec lagopus*, вуалевый песец, тиреоидные гормоны, лизосомальные протеиназы, щитовидная железа, доместикация.

### Введение

Животные в условиях неволи неизбежно подвержены антропогенным стрессам. Поэтому на начальных этапах доместикации происходит не только искусственный отбор на хозяйственно полезные признаки, но действует и естественный отбор на снижение стресс-реактивности и агрессивности животных (Трапезов, 2007; Оськина и др., 2008). У изначально диких зверей в ряду поколений интенсивно осуществляется перестройка нервной системы, происходит закрепление в генофонде тех генов, которые определяют менее агрессивную реакцию по отношению к человеку (Трапезов, 2007; Шульгина, 2007). Изменению функции эндокринных желез при доместикации животных посвящено значительное количество публикаций (Науменко и др., 1987; Шульгина, 2007; Katz, 2007). Сообщается об изменении эндокринной активности при доместикации у птиц (Paster, 1991).

Установлено, что тиреоидные гормоны – тироксин и трийодтиронин – неперемные участники стрессовых реакций организма (Dewhurst *et al.*, 1968; Робы, 1982; Delitala *et al.*, 1987). Их

влияние проявляется главным образом лишь на фазе адаптации и опосредовано изменением экспрессии генов.

Тиреоидные гормоны участвуют в процессах адаптации организма, влияя на соотношение анаболических и катаболических процессов в органах и тканях (Crie *et al.*, 1983). Скорость деградации белков может зависеть от тиреоидного статуса организма, поскольку при гипотиреозе наблюдается замедление распада белков, а последующее введение трийодтиронина приводит к его усилению (Millward *et al.*, 1979). Известно, что тиреоидные гормоны (йодтиронины) оказывают непосредственное влияние на синтез и регуляцию активности многих ферментов, в том числе лизосомальных протеиназ, активных при кислых значениях рН (катепсинов) (Протасова, 1975). Имеющиеся в литературе данные о взаимодействии йодтиронинов и катепсинов в основном посвящены изучению гидролиза тиреоглобулина в щитовидной железе. Исследования по влиянию тиреоидных гормонов на активность катепсинов в других органах животных и человека немногочисленны (Satav, Katyare, 1981; Yoshikawa, Terayama, 1984;

Строев, Рязанова, 1992). Влияние тироксина и трийодтиронина на катепсины в конечном итоге приводит к изменению скорости распада внутриклеточных белков и является одним из механизмов регуляции метаболизма белка в организме. При этом тиреоидные гормоны могут оказывать как анаболическое, так и катаболическое действие. Однако вопрос о конкретных путях гормональной регуляции синтеза и распада белка является недостаточно изученным, особенно в сравнительно-видовом аспекте.

Учитывая вышесказанное, мы исследовали возрастную динамику содержания тиреоидных гормонов и активности лизосомальных протеиназ в раннем постнатальном онтогенезе у *вуалевых* песцов в условиях промышленной domestikации.

### Экотипы песцов

Песец (*Vulpes lagopus*) относится к семейству Собачьих (*Canidae*). Название вида – *lagopus* – в переводе с греч. означает «заячья лапа», поскольку подошвы лап у песцов покрыты жесткими волосами. Ранее песцы выделялись в особый род песцов (*Alopex*). Анализ изменчивости хромосом, митохондриальной ДНК и аллозимов позволил установить принадлежность песцов к роду *Vulpes*. Поэтому в настоящее время этот род объединен с родом лисиц и волков. Соответственно в последних таксономических сводках часто используется название *Vulpes lagopus* Linnaeus, 1758. В нашей работе, не связанной с анализом таксономической структуры рода, мы оставляем традиционное латинское название – *Alopex lagopus* Linnaeus, 1758.

Песец был широко представлен в позднелайстоценовых сообществах Евразии и входил в состав перигляциальных тундростепных, а в голоцене – тундровых экологических группировок (Маркова и др., 2001). В настоящий геологический период песец – типичное полярное животное. Его ареал – тундры Евразии и Северной Америки, а также острова Ледовитого и северной части Тихого океанов. Несмотря на циркумполярный ареал песца и на потенциальную возможность свободного генетического обмена между популяциями, исследователи отмечают вполне четкие различия между отдельными географическими расами. Это различие воз-

никло вследствие их географической изоляции (Шиляева, 1974) или пищевой специализации с подразделением на «материковый» («тундровый», «лемминговый») и «прибрежный» экотипы (Dalén *et al.*, 2005). Популяции песца, населяющие прибрежные и внутренние области тундры и имеющие разные источники пищи, сильно отличаются друг от друга по стратегии размножения (Аксенович, Бородин, 2008). Береговые песцы питаются в основном яйцами чаек, выброшенной на берег рыбой и падалью. Эти пищевые ресурсы относительно постоянны из года в год. Во внутренних областях тундры звери питаются в основном полевками и леммингами, для которых характерны регулярные циклы колебаний численности. К примеру один раз в четыре года их численность может возрастать в несколько сот раз. В такие пиковые годы самки континентальных песцов выращивают до 16–18 щенков, а в голодные годы выживает лишь малая часть рожденного потомства.

На сегодня систематиками выделено 10 подвидов песца: 1) гренландский песец – *Alopex lagopus groenlandicus* Bechstein, 1799; 2) исландский песец – *Alopex lagopus fuliginosus* Bechstein, 1799; 3) свальбардский песец – *Alopex lagopus spitzbergensis* Barret-Hamilton and Vanhote, 1898 (о. Свальбард в Норвежском море); 4) сибирский песец – *Alopex lagopus sibiricus*; 5) берингский песец – *Alopex lagopus beringensis* Merriam, 1902 (о. Беринга Командорского архипелага); 6) командорский голубой песец – *Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931 (о. Медный Командорского архипелага); 7) песец о-ва Холл – *Alopex lagopus hallensis* Merriam, 1903 (о. Холл в Беринговом море); 8) песец Пойнт-Барроу (или Нувук) – *Alopex lagopus innuitus* Merriam, 1903 (р. Карогар, мыс Барроу, Аляска); 9) песец о-ов Прибылова – *Alopex lagopus pribilovensis* Merriam, 1903 (о. Сен-Джордж); 10) унговийский песец – *Alopex lagopus ungava* Merriam, 1903 (север Канады).

В представленном перечне наибольшие таксономические различия установлены между самым мелким подвидом *A. l. ungava* из канадской тундры и самыми крупными песцами Командорского архипелага: *A. l. beringensis* (о. Беринга) и *A. l. semenovi* (о. Медный) (Пузаченко, Загребельный, 2008).

Популяции «материкового» экотипа песца на всем огромном пространстве от Скандинавии до

Чукотки достаточно однородны – не выделено ни одного подвида (Огнев, 1931). В работе Л. Далена на основе анализа изменчивости митохондриальной ДНК у материкового песка из российской части ареала также не выявились какие-либо выделяющиеся морфы, поэтому все проанализированные им 24 генетические пробы были объединены в «сибирскую» группу (Dalén, 2005). Такая однородность, возможно, связана с необычайной склонностью песка к миграциям, с последующим перемешиванием особей, составляющих его стадо (Бойцов, 1937; Ромашов, Ильина, 1943; Гептнер и др., 1967; Шиляева, 1967, 1974). Допускается и другое предположение, основанное на изменчивости митохондриальной ДНК: мировая популяция песка примерно 118 тыс. лет назад прошла через фазу «бутылочного горлышка» в конце микулинского межледниковья, одного из наиболее теплых этапов позднего плейстоцена (цит. по: Пузаченко, Загрельный, 2008).

Ко второму, «прибрежному», экотипу отнесли песцов из Исландии, западной, северо-западной, южной части Гренландии, Шпицбергена, – т. е. подвиды *A. l. fuliginosus*, *A. l. groenlandicus*, *A. l. spitzbergensis* (Dalén et al., 2005).

В целом островной песец более крупный, чем материковый. По окраске меха различают обыкновенного *белого* песка и гораздо более редкого и ценного *голубого*. В полосе тундры на материке Старого и Нового Света и на всех островах, соединенных зимой с материком, преобладает белая форма песка. На изолированных островах, наоборот, преобладает голубая форма, которая местами полностью замещает белую. По Миддендорфу (1869), Парамонову (1929), Огневу (1931), в сибирской тундре на 100 *белых* песцов приходилось 3–5 *голубых*. Так, по данным Лаврова (1932), в 1921–1922 гг. в Турханском крае процент голубой формы песка был равен 0,06. В 1940 г. на Чукотке, Колыме, Хатанге, Северном Ямале было заготовлено всего лишь 0,1 % *голубого* песка (Цецевинский, 1940). Для островной Новой Земли в 1940 г. эта цифра составляла чуть выше – 0,3 %. В Северной Америке, на материке и прилегающих островах, количество *голубого* песка также очень невелико (Ромашов, Ильина, 1943).

На изолированных островах картина совершенно иная. На Шпицбергене и в Исландии

численность *голубого* песка резко возрастает до 30–80 % (Парамонов, 1929). На небольшом о-ве Кильдин (Мурманское побережье), который отделен от материка незамерзающим проливом шириной 2–3 км, численность *голубого* песка поднимается до 50–80 % (при общей численности популяции в 35–40 пар) (Формозов, 1927).

На о-вах Прибылова количество *голубых* песцов достигает 80–90 %. Особенно интересен тот факт, что на соседних Алеутских о-вах голубая форма почти отсутствует, возможно, это связано с тем, что Алеутские о-ва зимой соединяются льдами с американским материком (Ромашов, Ильина, 1943).

На Командорских о-вах голубая форма также господствует; при этом существует разница между двумя островами – Беринга и Медным. На о. Медном *белый* песец чрезвычайно редок, на о. Беринга доля *белого* песка не поднимается выше 1–2 %. Наличие *белых* песцов на о. Беринга связывают с заносами этой окрасочной формы песка с материка на льдинах, тогда как на о. Медном, где заносы исключительно редки, *белый* песец практически элиминирован. Так, по данным Суворова (1912) и Ильиной (1940), на о. Медном начиная с 1868 г. *белый* песец наблюдался всего лишь два раза.

Командорский архипелаг, в состав которого входят: крупные острова (о. Беринга и о. Медный); малые острова (о. Топорков, о. Арий камень); скалы (Сивучий камень, Бобровые скалы), представляет своего рода природную лабораторию по формообразованию песка. *Голубые* песцы, обитающие на о-вах Беринга и Медном, подобно дарвиновским вьюркам Галапагосских островов, настолько сильно отличаются друг от друга по размерам тела, конституции и оттенкам окраски, что американский зоолог Clinton Hart Merriam (1855–1942) и наш известный зоолог С.И. Огнев (1886–1951) выделили их в отдельные подвиды – *Alopex lagopus beringensis* Merriam, 1902 (о. Беринга) и *Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931 (о. Медный) (Загрельный, 2000).

Как образовались две совершенно изолированные популяции песцов на о. Беринга и о. Медном, которые достигли статуса различных подвидов, остается до настоящего времени загадкой. Возможно, животные проникли сюда в отдаленном прошлом в условиях более сурового

климата, когда льды соединяли острова с азиатским или американским материком (Мараков, 1972; Загребельный, 2000). Допускается, что песцы появились здесь гораздо раньше в «сухой» берингийский период, до того как сформировался современный облик Командорского архипелага. По мнению Черского, занос песцов плавающими льдами маловероятен, он на основе просмотра шкур белых особей склоняется к их островному происхождению. И все же не исключено появление песцов с паковыми льдами, так как еще в начале XX в. отмечался занос животных на льдинах (Ильина, 1940).

Преобладание *белого* песца на материке, а *голубого* на изолированных островах можно объяснить тем, что белая форма дает какие-то селективные эколого-генетические преимущества на материке, а голубая форма – на островах (при этом имеется в виду, что гены, контролирующие белую или голубую окраску меха, имеют широкое плейтропное действие, обеспечивающее преимущество в той или иной экологической обстановке). При этом на больших островах, где условия жизни разнообразны (Шпицберген, Исландия), или на неполно изолированных островах *белый* песец в небольшой концентрации сохраняется. На мелких же и сильно изолированных островах (Командорские, Прибыловы) он исчезает почти полностью. Таким образом, можно предполагать, что разная концентрация голубой формы на материке и на островах объясняется разным вектором отбора в разных экологических условиях на разные генетические формы песца, несущие разные гены, затрагивающие окраску (Ромашов, Ильина, 1943).

Летнее опушение *белого* песца не представляет какой-либо ценности: буроватая спина и ноги, белесые бока и брюшко, образующие в области лопаток крестообразный узор, по которому в отдельных местностях песца в летнем опушении называют «крестоватик». В Норвегии его еще называют «melrakke», что представляет собой комбинацию из двух слов: *mel* – песок и *rakke* – собака, из которых первое связано с привычкой селиться в песчаных дюнах и грядах.

Во время осенней линьки дефектное летнее опушение у *белого* песца заменяется на несравненно более ценное белое зимнее. Щенки у *белых* песцов при рождении темно-серые, но

уже к месячному возрасту начинается посветление брюшка.

*Голубой* песец – это не подвид и не географическая раса, а лишь мутантная цветовая вариация. К тому же под термином «раса» в таксономии обычно понимают сорт, т. е. плохо определенный подвид, который быстро исчезает в ходе миграции и свободного скрещивания (Huxley, 1941. P. 125). Следует оговориться, что название «*голубой* песец» условное, в действительности окраска меха у него буровато-серого цвета, причем в отличие от *белого* песца *голубой* песец не меняет окраску на зиму.

По Е.Д. Ильиной и Г.А. Кузнецову, отличие *белой* окраски меха песца от *голубой* определяется одной парой аллелей. *Голубая* окраска (+/+) доминирует над *белой* (h/h). Ранее среди *голубых* песцов, разводимых в зверосовхозах, было значительное количество гетерозиготных зверей (h/+), что обуславливало относительно частое выщепление *белых* особей. Путем жесткой выбраковки в настоящее время *белые* окрасочные формы в звероводческих хозяйствах почти не появляются (Ильина, Кузнецов, 1983).

### Начало промышленной доместикации песцов

В 1912 г. северо-американские звероводы завезли с Аляски на восточное побережье Канады диких песцов и стали их разводить в сетчатых вольерах, подобно лисицам. В те же годы в России песцы для клеточного разведения из природы поступали на звероферму князя П.П. Путятина в Тверской губернии и на звероферму в пос. Ширша под Архангельском. Автор первого отечественного иллюстрированного учебника по звероводству профессор ленинградской Лесотехнической академии В.Я. Генерозов (1882–1963) указывал, что русские люди имеют уже по крайней мере 50-летний опыт доразивания отловленных в дикой природе щенков песцов. Он полагал, что этот вид животных с учетом их миролюбивого характера может стать в нашей стране «крестьянским зверем». В своем экспедиционном отчете по обследованию побережья Чешской губы и всего полуострова Канин он пишет, что у многих крестьян существуют звериные питомники. Щенят песца выкапывают из нор,



выращивают в питомниках, затем забивают, а шкурки продают. Доход от этого занятия имеет не последнее значение в бюджете крестьянина (Генерозов, 1916). Он писал: «Русские пионеры не отстают от канадцев, и я позволю себе предсказать, что русские питомники по своему плану, конструкции домиков и изгородей и в особенности по топографии местности под лисьими фермами будут в среднем стоять выше канадских, уступая им лишь по качеству производителей» (цит. по: Милованов, 2005. С. 11–12). В чем-то этот прогноз оправдался: с 1960-х гг. песец, несмотря на существовавшие в ту пору административные запреты, был наиболее распространенным клеточным пушным зверем в личных подсобных хозяйствах населения, а ныне в фермерских (крестьянских) хозяйствах (Милованов, 2001).

В условиях клеточного разведения на основе дикого *голубого* песца в результате дизруптивного отбора были созданы отличающиеся по окраске волосяного покрова *серебристые* песцы (в России) и *вуалевые* песцы (в Норвегии). Различия в окраске песцов этих двух форм были достигнуты селекцией на цвет верхнего яруса пухового волоса – у *серебристых* он темный (одного тона с окрашенными частями кроющих волос), у *вуалевых* – светлый (от светло-серого до белого) (рис. 1, 2) (Колдаева, 2004).

### Происхождение породы *вуалевых* песцов

Норвежские звероводы для создания породы *вуалевых* песцов использовали зверей с арктических островов: норвежских о-вов Ян-

Майен и Свальбард, а также со Шпицбергена и Гренландии. Для увеличения размеров тела и показателей воспроизводства в начале 1920-х гг. использовались скрещивания с аляскинскими (командорскими по происхождению) песцами. Причем завозимые аляскинские песцы имели темно-серую окраску меха с буризной, без серебристости и платинового волоса. Звери с о-ва Ян-Майен и других арктических островов были светло-серые с выраженной серебристостью и, кроме того, по сравнению с аляскинскими песцами имели более плотное, упругое и шелковистое опушение. Но, с другой стороны, они были мельче по размеру и менее плодовитые, чем аляскинские.

Эти различающиеся между собой два типа *голубых* песцов и были использованы в скрещивании с целью получения нового песца, выдающегося по структуре опушения и окраске. В 1966 г. в «Вестнике норвежских звероводов» (Norges Pelsdyrslag, 1966) R. Rochman напишет, что за 10–15 поколений селекции норвежским звероводам удалось создать консолидированную линию *вуалевых* песцов. Эти животные имели выдающуюся структуру опушения (густой и упругий волос без признаков свалыности). До сих пор на норвежских зверофермах преобладают коротковолосые (длина остевого волоса не более 50 мм) и средневолосые (длина остевого волоса 55–60 мм) особи. Окраска меха у них варьирует от очень темной до очень светлой, причем во всех случаях имеется выраженная вуаль графитного цвета. Пуховой волос значительно светлее ости, голубого оттенка и зонально окрашен. Некоторые фермеры разводят

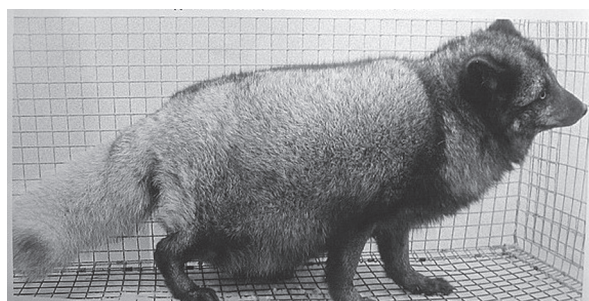


Рис. 1. *Серебристый* песец клеточного разведения в зимнем опушении (Колдаева, 2004).

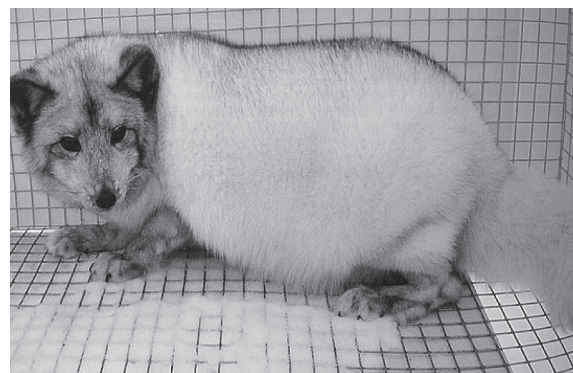


Рис. 2. *Вуалевый* песец клеточного разведения в зимнем опушении (Колдаева, 2004).

одновременно зверей разного тона окраски, что диктуется капризами пушно-мехового рынка.

Начиная с послевоенных лет стада этого типа *вуалевых* песцов выделялись под условным названием «Valdres blue fox» (Valdres – местность в центре Норвегии с развитым звероводством), а затем вся популяция приобрела статус породы. Ее консолидации способствовало проведение ежегодных всенорвежских осенних выставок племенных зверей. Порода получила название *Nordic blue fox* и была первоначально экспортирована в Польшу и Северную Америку (Nes *et al.*, 1988. Р. 93–94).

В 1950–1960-е гг. руководитель отечественной звероводческой отрасли В.А. Афанасьев организовал завоз на российские зверофермы поголовья *вуалевых* норвежских песцов *Nordic blue fox* с ферм Х. Флоотена, А. Хаугена и других владельцев (всего 319 гол.). Звери в большинстве по длине волоса были средневолосыми. Их использовали для скрещивания с российскими *серебристыми* песцами для улучшения структуры опушения и чистоты окраски. Помеси  $F_1$  давали шкурки неплохого качества, но при их последующем разведении «в себе» наблюдалось значительное расщепление с появлением особей с буризной, открытым «колючим» мехом и другими недостатками. При дальнейшем разведении *вуалевых* песцов «в чистоте» односторонний отбор по выраженности вуали быстро привел к увеличению длины остевого волоса и, как следствие, к потере упругости опушения. В связи с этим в 1970-е гг. по предложению выдающегося селекционера Пушкинского зверосовхоза Б.А. Куличкова Министерство сельского хозяйства организовало большой импорт коротковолосого песца с норвежских звероферм. Его использовали для разведения «в чистоте» и поглотительного скрещивания с помесными животными. В результате в зверосовхозе «Пушкинский» Московской области, зверохозяйстве «Гагаринское» Смоленской области и зверохозяйстве «Вятка» Кировской области были созданы крупные массивы *вуалевых* песцов с лучшими репродуктивными показателями воспроизводства в 9–10 щенков в среднем на самку и качеством опушения не хуже, чем у *вуалевых* песцов на скандинавских зверофермах (имевших 7–8 щенков на самку) (Милованов, 2001).

После освоения разведения норвежских песцов в чистоте в 1969 г. по предложению заведующего отделом разведения пушных зверей Института пушного звероводства Г.А. Кузнецова и заведующего кафедрой звероводства Московской ветеринарной академии Е.Д. Ильиной было принято решение разделить российскую популяцию этих зверей на два типа, *серебристые* и *вуалевые*, и прекратить скрещивание между ними.

В итоге в 1985 г. в нашей стране *вуалевый* песец был утвержден как заводской тип. Животные резко отличались от исходных норвежских особей крупным размером, крепким телосложением, густым, шелковистым, уравненным по всему туловищу опушением голубого тона, с равномерно распределенной вуалью графитного цвета. Владелец норвежской зверофермы Х. Флоотен, посетивший в 1970 г. зверосовхоз «Пушкинский», дал высокую оценку работе специалистов, признав абсолютное несходство отселекционированных ими зверей с теми особями, которые им были проданы в свое время зверосовхозу. Авторами новой созданной породы *вуалевого* песца были: зоотехники Б.А. Куличков, А.Г. Карченков, Н.Т. Портнова, Т.М. Мизгирева, П.С. Лапин, Л.Н. Черкашина, А.И. Ефимочкин и ветеринарный врач З.П. Орлова.

Созданная порода *вуалевых* песцов получила распространение на многих племенных заводах России («Бирюлинский», «Вятка», «Гагаринский», «Пушкинский», «Раисино», «Салтыковский»), в том числе и в Карелии на звероферме племенного звероводческого хозяйства «Пряжинское», где была проведена данная работа.

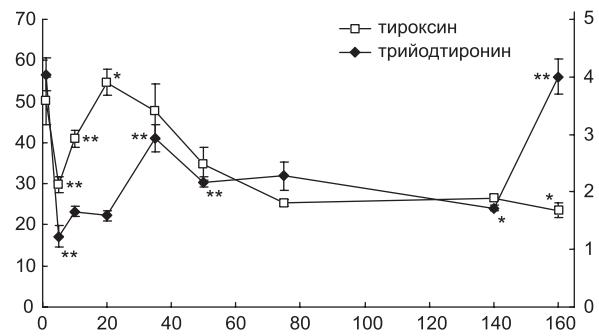
### Материалы и методы

Нами был исследован растущий молодняк *вуалевых* песцов в возрасте 5, 10, 20, 35, 50, 75, 140 и 160 дней. Кровь для анализа отбирали из кончика хвоста. Забой животных для взятия органов проводили путем декапитации. Сыворотку крови получали центрифугированием при 1500 г в течение 15 мин. Определение общего тироксина и трийодтиронина в сыворотке крови проводили с помощью готовых наборов для радиоиммунологического анализа производства чешской фирмы «Immunotech».

Гомогенизацию образцов органов животных (печени, почек, селезенки, сердца и мышц) осуществляли с использованием гомогенизатора Поттера–Эльвейема с тefлоновым пестиком при 1200 об/мин в течение 1 мин. В качестве экстрагирующей среды использовали 0,25 М раствор сахарозы, рН 7,4. Конечное разведение гомогената – 1 : 9 (вес/объем). Путем центрифугирования (20 000 g, 30 мин) получали фракцию, обогащенную лизосомами. Активность катепсина *D* определяли спектрофотометрически (E280) по несколько модифицированному методу Ансона (Anson, 1939), используя в качестве субстрата 1 %-й раствор гемоглобина на ацетатном буфере, рН 3,6. Эстеразную активность катепсина *B* определяли также спектрофотометрически (E525) по расщеплению этилового эфира *N*-бензоил-DL-аргинина (Barrett, Heath, 1977). Удельную активность катепсина выражали в единицах активности на мг белка. Белок определяли в лизосомальных фракциях гомогенатов органов по методу Брэдфорд (Braedford, 1976). Полученные данные обработаны методами дескриптивной статистики и корреляционного анализа с помощью программы Statgraphics Plus. Выборочные средние сравнивали с помощью критерия Вилкоксона–Манна–Уитни.

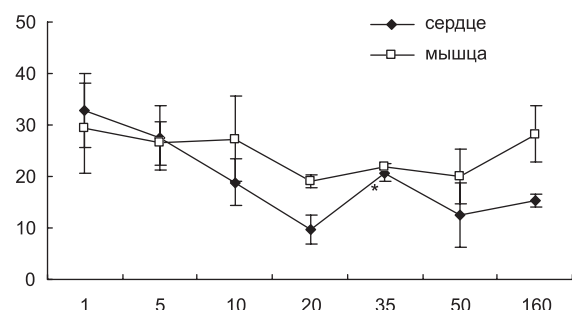
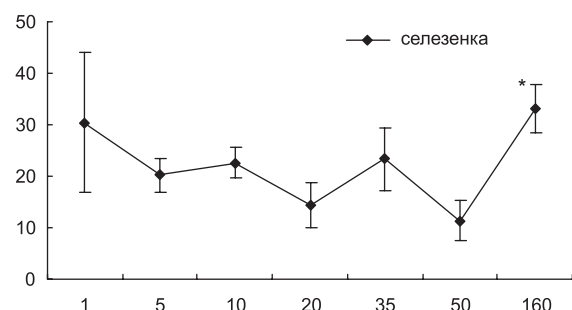
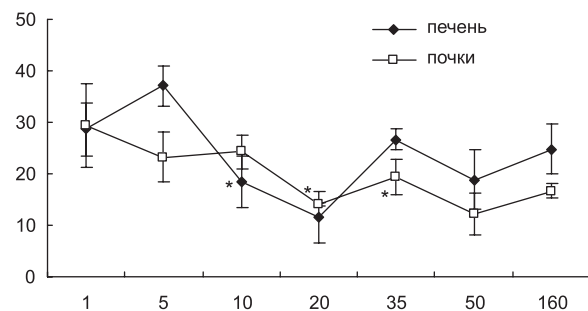
### Результаты

Данные по возрастной динамике исследуемых показателей (рис. 3–6) свидетельствуют о том, что у щенков *вуалевых* песцов от 1- до 5-дневного возраста происходит снижение уровня тиреоидных гормонов, в то время как удельная активность катепсина *B* в лизосомах печени, сердца и мышц увеличивается ( $p < 0,05$ ). В этот период общая активность катепсина *D* снижается в лизосомах печени и возрастает в лизосомальных фракциях мышц ( $p < 0,05$ ) (рис. 5). Удельная активность катепсина *D* у щенков 5-дневного возраста по сравнению с 1-дневными выше в лизосомах сердца и мышц ( $p < 0,05$ ). Концентрация белка уменьшается в лизосомальных фракциях печени, сердца и мышц ( $p < 0,05$ ) (рис. 6). Содержание тиреоидных гормонов в сыворотке крови у 1-дневных щенков значительно выше, чем у 5-дневных, причем концентрация трийодтиронина снижается с  $4,05 \pm 0,29$  нмоль/л до  $1,85 \pm 0,39$  нмоль/л



**Рис. 3.** Содержание йодтиронинов в сыворотке крови песцов в постнатальном онтогенезе.

По оси абсцисс – возраст песцов в днях, по левой оси ординат – концентрация ( $M \pm m$ , нмоль/л) тироксина, по правой – трийодтиронина. Различия по сравнению с предыдущим периодом достоверны: \*  $p < 0,05$ , \*\*  $p < 0,01$ .



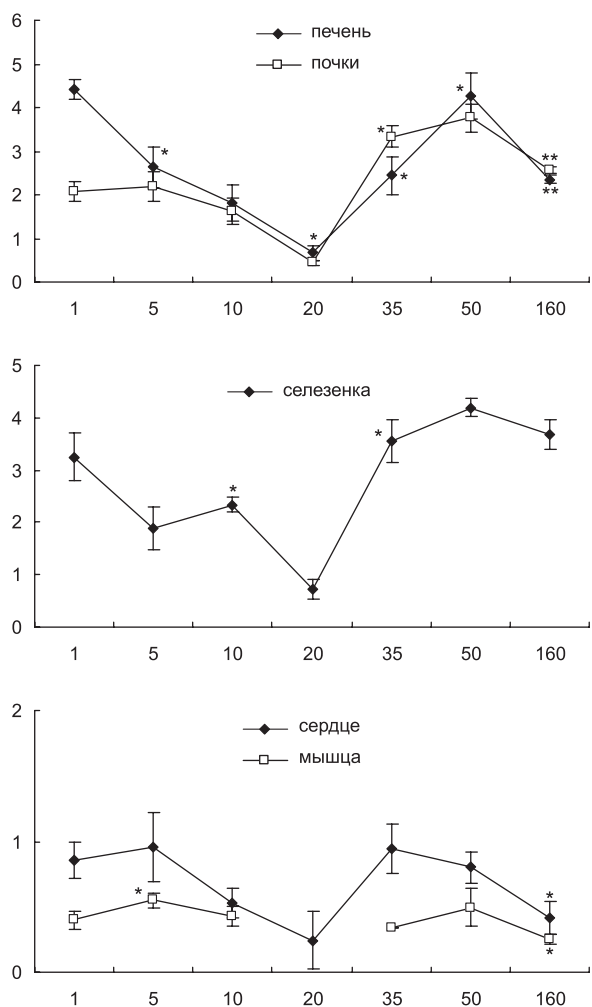
**Рис. 4.** Активность катепсина *B* в лизосомальных фракциях гомогенатов в онтогенезе песца.

По оси абсцисс – возраст в днях, по оси ординат – активность фермента ( $M \pm m$ ). Различия по сравнению с предыдущим периодом достоверны: \*  $p < 0,05$ .

( $p < 0,01$ ), тироксина – с  $50,16 \pm 5,86$  нмоль/л до  $29,74 \pm 2,35$  нмоль/л ( $p < 0,01$ ) (рис. 3).

При взрослении щенков от 5- до 10-дневного возраста наблюдается достоверное снижение в лизосомальных фракциях общей активности катепсина *B* в печени и удельной активности этой протеиназы в сердце ( $p < 0,05$ ). Удельная активность катепсина *D* снижается в лизосомах сердца и скелетных мышц ( $p < 0,05$ ).

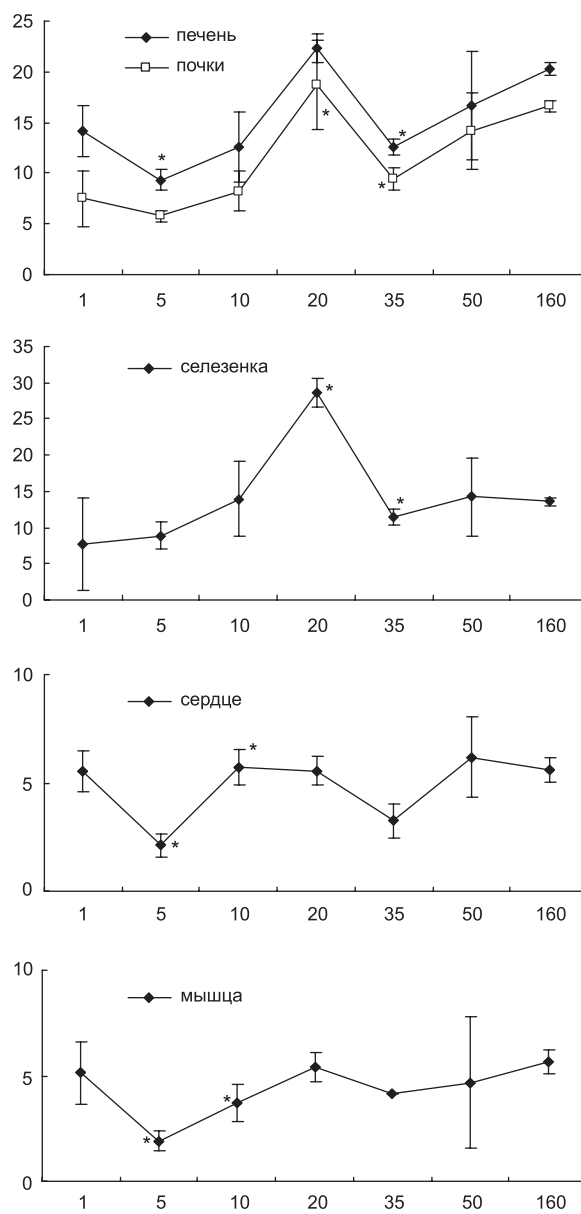
Содержание белка увеличивается в лизосомальных фракциях сердца ( $p < 0,01$ ) и мышц ( $p < 0,05$ ) (рис. 6). Уровень трийодтиронина в сыворотке крови не изменяется ( $1,66 \pm 0,09$  нмоль/л), а тироксина – повышается ( $p < 0,01$ ) и составляет  $41,00 \pm 2,12$  нмоль/л (рис. 3).



**Рис. 5.** Активность катепсина *D* в лизосомальных фракциях гомогенатов в онтогенезе песцов.

По оси абсцисс – возраст в днях, по оси ординат – активность фермента ( $M \pm m$ ). Различия по сравнению с предыдущим периодом достоверны: \*  $p < 0,05$ , \*\*  $p < 0,01$ .

В 20-дневном возрасте нами отмечено снижение общей активности катепсина *B* в лизосомах почек ( $p < 0,05$ ) (рис. 4). Удельная активность катепсина *B* в лизосомах снизилась как в почках, так и в селезенке ( $p < 0,05$ ). Общая и удельная активность катепсина *D* понизилась в лизосомах печени и селезенки ( $p < 0,05$ ) (рис. 5). Содержание белка в этом возрасте увеличилось по сравнению с 10-дневным в лизосомальной фракции



**Рис. 6.** Концентрация белка в лизосомальной фракции гомогенатов органов песцов в онтогенезе.

По оси абсцисс – возраст песцов в днях, по оси ординат – концентрация белка ( $M \pm m$ ) в мг/мл фракции. Различия по сравнению с предыдущим периодом достоверны: \*  $p < 0,05$ .



почек и селезенки ( $p < 0,05$ ) (рис. 6). В печени, сердце и мышцах содержание лизосомального белка в 20-дневном возрасте значительно выше, чем в 5-дневном возрасте ( $p < 0,05$ ). Концентрация тироксина в сыворотке крови возросла ( $p < 0,05$ ) и составила  $54,70 \pm 3,13$  нмоль/л, а содержание трийодтиронина не изменилось ( $1,59 \pm 0,09$  нмоль/л) (рис. 3).

При взрослении от 20- до 35-дневного возраста зафиксировано повышение общей активности катепсина *B* в лизосомах сердца (рис. 4). Удельная активность катепсина *B* увеличилась в лизосомальных фракциях печени, почек и сердца ( $p < 0,05$ ). Общая активность катепсина *D* повысилась в лизосомальных фракциях печени, почек и селезенки. Удельная активность катепсина *D* возросла в лизосомах печени, сердца и селезенки ( $p < 0,05$ ). Содержание белка понизилось в лизосомальных фракциях печени, почек и селезенки ( $p < 0,05$ ). Концентрация тироксина в сыворотке крови осталась на прежнем уровне ( $47,58 \pm 6,82$  нмоль/л), а трийодтиронина повысилась до  $2,93 \pm 0,23$  нмоль/л ( $p < 0,05$ ).

В 50-дневном возрасте по сравнению с 35-дневным наблюдается снижение удельной активности катепсина *B* в лизосомальных фракциях печени, почек и сердца ( $p < 0,05$ ). Общая активность катепсина *D* в этом возрасте у песцов повышается в лизосомах печени ( $p < 0,05$ ) (рис. 5). Содержание белка в лизосомальных фракциях по сравнению с 35-дневным возрастом не изменяется. Концентрация трийодтиронина в сыворотке крови снижается ( $p < 0,05$ ) до  $2,18 \pm 0,09$  нмоль/л, а содержание тироксина не изменяется и составляет  $34,75 \pm 4,02$  нмоль/л (рис. 6).

В возрасте 75 дней по сравнению с 50-дневным отмечено более низкое ( $p < 0,01$ ) содержание тироксина, которое составило  $25,39 \pm 0,87$  нмоль/л. К 140 дням у песцов несколько понижается уровень трийодтиронина ( $p < 0,05$ ) и достигает величины  $1,75 \pm 0,05$  нмоль/л (рис. 3).

В 160-дневном возрасте у *вуалевых* песцов повышается общая и удельная активность катепсина *B* в лизосомальной фракции селезенки ( $p < 0,05$ ) (рис. 4). Общая активность катепсина *D* в этом возрасте снижается в лизосомах печени, почек ( $p < 0,01$ ), сердца и скелетных мышц ( $p < 0,05$ ) (рис. 5). Удельная активность катепсина *D* понижается в лизосомах печени

( $p < 0,01$ ), почек и мышц ( $p < 0,05$ ). Концентрация трийодтиронина в сыворотке крови повышается ( $p < 0,01$ ) до  $4,00 \pm 0,30$  нмоль/л, а тироксина – снижается ( $p < 0,05$ ) до  $23,45 \pm 1,81$  нмоль/л (рис. 3).

Корреляционный анализ возрастной динамики показал, что имеется положительная связь между возрастным изменением концентрации трийодтиронина и общей активностью катепсина *B* в лизосомах селезенки на протяжении всего изученного возрастного промежутка ( $r = 0,82$ ,  $p < 0,05$ ). Кроме этого, в возрастном промежутке от 1 до 50 дней имеется корреляция возрастной динамики концентрации трийодтиронина с удельной активностью катепсина *B* в лизосомах селезенки ( $r = 0,85$ ,  $p < 0,05$ ) и с удельной активностью катепсина *D* в лизосомах почек ( $r = 0,92$ ,  $p < 0,01$ ). Изменение концентрации тироксина в этом возрасте сопряжено с изменением активности катепсина *D* в лизосомах скелетных мышц ( $r = 0,93$ ,  $p < 0,05$ ). В мышцах *вуалевых* песцов в период от 5 до 160 дней обнаружена отрицательная зависимость общей активности катепсина *D* от концентрации трийодтиронина ( $r = 0,88$ ,  $p < 0,05$ ). В возрасте от 1 до 20 дней наблюдается положительная связь между концентрацией трийодтиронина и удельной активностью катепсина *B* ( $p < 0,05$ ) и *D* ( $p < 0,01$ ) в почках и селезенке животных ( $r = 0,97-0,99$ ). Обнаружена корреляция между содержанием тироксина в сыворотке крови и концентрацией белка в лизосомах скелетных мышц у песцов в возрасте от 1 до 35 дней ( $r = 0,98$ ,  $p < 0,01$ ).

### Обсуждение

Полученные в экспериментах результаты показывают, что в онтогенезе *вуалевых* песцов происходят значительные изменения содержания тиреоидных гормонов. В 1-дневном возрасте, сразу после рождения, уровень тироксина и трийодтиронина значительно повышен и сравним с таковым у взрослых животных. Высокий уровень секреции тироксина и трийодтиронина в этом возрасте, очевидно, связан с родовым стрессом. Так, показано, что у ягнят в результате родового стресса происходит усиленный выброс тиреотропного гормона и тироксина (Slebodzinski, 1972). У новорожденных поросят гистологический анализ показал быстрое

выделение накопившегося гормона щитовидной железы, которое начинается уже во время рождения (*in utero*) (Slebozinski, Mach, 1971). У крысят поглощение радиоактивного йода имело выраженный пик непосредственно после рождения (Florsheim *et al.*, 1966). В то же время имеются сведения о низком уровне развития тиреоидной функции при рождении у крыс (Beltz, Reineke, 1968; Clos *et al.*, 1974).

Обмен веществ и энергии в индивидуальном развитии животного организма претерпевает количественные и качественные изменения, которые состоят в коротком начальном подъеме, а затем медленном неравномерном снижении напряженности биоэнергетики метаболизма. При этом происходит изменение соотношения анаболизма и катаболизма и возрастает диспропорция между интенсивностью процессов синтеза и распада протоплазмы (Махинько, Никитин, 1975). Для самого раннего периода онтогенеза – периода роста – характерно преобладание в метаболизме анаболических процессов.

У *вуалевых* песцов рост в первые 6 месяцев постнатального развития включает следующие периоды: молочный (подсосный) – от рождения до 20 дней, переходный – 20–40 дней, ювенильный – 50–120 дней, полового созревания – 120–150 дней и половой зрелости – 160–180 дней (Берестов, 1971; Ильина, 1975).

Согласно нашим данным, с 5-го по 20-й день развития (молочный период) в сыворотке крови *вуалевых* песцов растет уровень тироксина. Содержание трийодтиронина изменяется незначительно. К 20-му дню содержание тироксина достигает пиковой величины. Известно, что молочный период у *вуалевых* песцов отличается очень высокой интенсивностью роста, о чем говорит константа роста, равная 3,421 (Трубецкой, 1979). Имеются основания считать, что это связано с повышением уровня тиреоидных гормонов в этом возрасте. Показано, что активность щитовидной железы у молодых *вуалевых* песцов была в среднем в два раза выше, чем у взрослых особей (Bieguszewski, Korowajchuk, 1975). Аналогичные результаты получены на крысах. Так, показано прогрессивное увеличение уровня тироксина у крыс от рождения до 3-недельного возраста (Clos *et al.*, 1974). Тиреоидные гормоны в этом возрасте обеспечивают онтогенетическое становление многих ферментов (Протасова,

1975). У крысят-сосунков тиреоидные гормоны участвуют в экспрессии и модуляции активности сахарозы и лактозы в тонком отделе кишечника (Yeh, Moog, 1973; Yeh *et al.*, 1989). Тироксин, содержащийся в материнском молоке, участвует в регуляции онтогенетических перестроек карбогидразного спектра у потомства. Кроме того, в молочном периоде йодтиронины играют важную роль в нормальном развитии терморегуляции (Steele, Wekstein, 1972). В самом раннем возрасте гормоны щитовидной железы необходимы для развития мозга и поведенческих реакций (Hrdina *et al.*, 1975; Walker *et al.*, 1982; Darbra *et al.*, 1994). Крысы, которым вводили тироксин в первые 2 недели жизни, развивались быстрее, что проявлялось в более ранних сроках открытия глаз и более высокой ранней локомоторной активности (Best, Duncan, 1969). Новорожденные крольчата, родившиеся от матерей, получавших метилтиоурацил, имели значительное снижение скорости роста и накопления фосфора в костях и некоторое снижение его количества в мозге (Myant, 1964). У человека гормонообразовательная функция щитовидной железы снижена при всех формах карликовости (Славнов и др., 1972).

Анализ данных, полученных при изучении раннего постнатального развития песцов, показал, что в молочном периоде у исследованных животных имеется положительная корреляция между возрастной динамикой концентрации трийодтиронина и удельной активностью катепсинов *B* и *D* в почках и селезенке. Это связано, скорее всего, со значительным влиянием йодтиронинов на развитие почек и селезенки у *вуалевых* песцов. Данные литературы свидетельствуют о том, что тиреоидные гормоны участвуют в регуляции развития транспорта неорганического фосфата в почках крысы при окончании молочного периода и что они могут быть главным фактором, запускающим этот процесс (Euzet *et al.*, 1996).

Результаты, полученные в нашей лаборатории, свидетельствуют о том, что в 20-дневном возрасте у щенков *вуалевых* песцов наблюдается положительная корреляция между содержанием трийодтиронина в сыворотке крови и количеством лейкоцитов в крови ( $r = 0,90$ ,  $n = 6$ ,  $p < 0,05$ ). Таким образом, в молочном периоде развития у *вуалевых* песцов имеется прямая

связь, с одной стороны, между содержанием трийодтиронина и лейкоцитов в крови, а с другой – между содержанием этого гормона с активностью катепсина *B* в селезенке. В литературе отмечается, что большая часть активности катепсина *B* в селезенке приходится на долю фагоцитов и что катепсин *B* может играть существенную роль в переваривании белкового материала при фагоцитозе (Мосолов, 1971). Очевидно, что в раннем онтогенезе вуалевых песцов трийодтиронин влияет на функции селезенки, связанные с кроветворением. Следует отметить, что корреляционная связь между уровнем трийодтиронина и активностью катепсина *B* не ограничивается молочным периодом, а выявляется почти на всем протяжении периода роста вуалевых песцов (до 160 дней).

Окончание молочного периода развития у вуалевых песцов (20 дней) характеризуется значительным повышением содержания белка в лизосомальных фракциях органов. Судя по всему, в этом возрасте значительно преобладают анаболические процессы. Активность лизосомальных протеолитических ферментов, особенно катепсина *D*, снижается. Обращает на себя внимание и сходство возрастной динамики тиреоидных гормонов и содержания белка в молочном и переходном периодах у песцов. Коэффициенты корреляции между этими показателями в онтогенезе имеют высокие положительные значения, однако достоверным для периода от 1 до 35 дней является лишь коэффициент корреляции для тироксина в сыворотке крови и концентрации белка в лизосомальной фракции скелетных мышц ( $r = 0,98, p < 0,01$ ). Влияние тиреоидных гормонов на концентрацию белка в мышцах может быть опосредовано их влиянием на активность катепсинов. Так, в возрасте от 5 до 160 дней установлена отрицательная корреляция для активности катепсина *D* в лизосомах мышц и концентрации трийодтиронина в сыворотке крови.

Следует заметить, что в эксперименте были обнаружены как положительные, так и отрицательные корреляции онтогенетических кривых содержания тиреоидных гормонов в крови и активности катепсинов в органах. Эти данные позволяют предположить следующий механизм влияния тиреоидных гормонов на концентрацию белка в ткани: повышение уровня гормона

приводит к снижению (или повышению) активности катепсина, что в свою очередь приводит к накоплению (или распаду) белка. Конкретный эффект гормона зависит от многих причин, в том числе от возраста животных и органоспецифичности воздействия (Mathies *et al.*, 1951).

Данные о положительной корреляции между тироксином и содержанием белка в лизосомальной фракции в органах могут косвенно указывать на преобладание анаболической функции тиреоидных гормонов в обмене белков в раннем возрасте вуалевых песцов. Процессы роста и развития, происходящие в этом возрасте, сопровождаются усилением синтеза белка под контролем щитовидной железы. Известно, что тиреоидэктомия млекопитающих на ранних этапах онтогенеза вызывает значительную задержку анаболических процессов. Вместе с тем введение тиреоидных гормонов при недостаточности щитовидной железы вызывает восстановление скорости этих процессов (De Leo *et al.*, 1969; Ness *et al.*, 1969). Эффект тиреоидных гормонов на синтез белка в органах у млекопитающих зависит от их дозы: в низких дозах (5–40 мкг) гормоны стимулируют эти процессы, в высоких (> 100 мкг) – тормозят (Држевецкая, 1977; Розен, 1994). Видимо, эффекты йодтиронинов на ростовые и анаболические процессы множественны и на уровне целого организма, и на уровне клетки, что лежит в основе их разнонаправленного или двухфазного эффекта на синтез белка и рост (Розен, 1994). Возможно, что именно по этой причине данные литературы о влиянии тиреоидных гормонов на активность катепсинов также противоречивы, причем лишь некоторые из них свидетельствуют о том, что йодтиронины увеличивают активность катепсина *D* в органах (Satav, Katyare, 1981; Мартыненко, Корнюшенко, 1984). Например, японскими исследователями (Yoshikawa, Terayama, 1984) показано, что сывороточный фактор, стимулирующий высвобождение катепсина *D* из лизосом *in vitro*, содержится только в околотитовидных железах, но не в щитовидной железе. По данным Е.А. Строева и Е.А. Рязановой (1992), введение тироксина приводило к возрастанию неседиментируемой активности катепсина *D* в поврежденном миокарде крыс и снижению ее в нормальном миокарде.

В 35-дневном возрасте у *вуалевых* песцов (переходный период) наблюдается пиковое повышение концентрации трийодтиронина. После этого начинается период некоторого понижения уровня йодтиронинов в сыворотке крови вплоть до 140-дневного возраста, т. е. до периода полового созревания (рис. 3). Сходную динамику имеет содержание белка в лизосомальных фракциях органов *вуалевых* песцов (рис. 6).

Возрастная динамика уровня тиреоидных гормонов в период роста, характеризующаяся сначала подъемом (к 4-му месяцу жизни), а затем спадом (к 6-му месяцу), обнаружена также у американских норок (Бенимецкий, Клочков, 1979). Эти данные четко согласуются с данными об основном обмене в раннем возрасте у других животных. У всех незрелорождающихся млекопитающих установлено первоначальное повышение уровня основного обмена от момента рождения до определенного возраста с последующим его падением по мере старения (Махинько, Никитин, 1975). Например, К.В. Макридина (1967) обнаружила у *стандартных* норок (+/+) фазный характер энергетического обмена. От 50 дней до 2 месяцев у них наблюдалось повышение потребления кислорода, а начиная с 3-месячного возраста – непрерывное снижение. Показано, что расход энергии на основной обмен у норок непрерывно возрастает до 3-месячного возраста (Мелькина, 1967). Потребление кислорода песцами в онтогенезе было изучено А.Н. Михайловой (1974). В ее исследованиях показано, что возрастная динамика потребления кислорода у песцов в отличие от норок не имела выраженного пика, а наблюдалось его постепенное снижение с увеличением возраста зверей. Однако в это исследование не были включены щенки песцов моложе 40-дневного возраста. Кажется правдоподобным, что пик потребления кислорода у песцов должен наблюдаться раньше, а именно в том же возрасте, в котором мы обнаружили пик уровня тиреоидных гормонов в сыворотке крови (20–35 дней).

Таким образом, при изучении раннего постнатального развития *вуалевых* песцов был установлен повышенный уровень тиреоидных гормонов в 1-дневном возрасте. Обнаружена фазная динамика уровня тиреоидных гормонов у растущих песцов с пиковыми значениями

для тироксина в 20-дневном возрасте, для трийодтиронина – в 35-дневном. Установлено, что в 20-дневном возрасте у *вуалевых* песцов содержание белка в лизосомальных фракциях органов достигает максимума. Выявлены положительные корреляции между уровнем трийодтиронина сыворотки крови и активностью катепсинов в лизосомах почек и селезенки в молочном периоде, а также между уровнем трийодтиронина и активностью катепсина *B* в лизосомах селезенки на протяжении периода роста *вуалевых* песцов.

### Литература

- Аксенович Т.И., Бородин П.М. Как наследуется плодовитость // *Природа*. 2008. № 4. С. 3–8.
- Бенимецкий Ю.С., Клочков Д.В. Функциональное состояние щитовидной железы в постнатальный период норок различных генотипов // *Онтогенез*. 1979. Т. 10. № 4. С. 410–413.
- Берестов В.А. Биохимия и морфология крови пушных зверей. Петрозаводск, 1971. 291 с.
- Бойцов Л.В. Разведение песцов // *Тр. Арктического ин-та*. 1937. Т. 65. С. 7–144.
- Генерозов В.Я. Промышленное разведение серебристо-черных лисиц и песцов в Северной Америке // *Отчет по осмотру лисоводных питомников в Канаде. Материалы к познанию русского охотничьего дела*. СПб, 1916. Вып. 9. 255 с.
- Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высш. шк., 1967. Т. 2. Ч. 2. С. 194–265.
- Држевецкая И.А. Основы физиологии обмена веществ и эндокринной системы. М.: Высш. шк., 1977. 255 с.
- Загребельный С.В. Командорские подвиды песца (*Alopex lagopus beringensis* Merriam, 1902 и *A. l. semenovi* Ognev, 1931) и особенности островных популяций: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2000.
- Ильина Е.Д. Командорские острова (рукопись). 1940.
- Ильина Е.Д. Звероводство. М., 1975. 288 с.
- Ильина Е.Д., Кузнецов Г.А. Основы генетики и селекции пушных зверей. М.: Колос, 1983. 280 с.
- Колдаева Е.М. Генетика и селекция (книга первая). М.: ФГУП Изд-во «Известия», 2004. 296 с.
- Лавров П.Н. Песец. Серия «Пушные звери СССР». М., 1932. Т. 11.
- Макридина К.В. Теплопродукция стандартных и цветных норок // *Вопр. звероводства*. Петрозаводск, 1967. С. 39–46.
- Мараков С.В. Природа и животный мир Командор. М.: Наука, 1972. 185 с.



- Маркова А.К., Смирнов Н.Г., Китаев Л.М. и др. Зоогеография голоценовых млекопитающих северной Евразии // Изв. АН. Сер. Географ. 2001. № 2. С. 41–49.
- Мартыненко Ф.П., Корнюшенко Н.П. Влияние соматотропина на активность катепсина D в печени гипо- и гипертиреоидных крыс // Проблемы эндокринологии. 1984. Т. 30. № 3. С. 60–64.
- Махынко В.И., Никитин В.Н. Обмен веществ и энергии в онтогенезе // Возрастная физиология. Л.: Наука, 1975. С. 221–259.
- Мелькина А.Н. Расход энергии на основной обмен и отложение роста в постнатальном онтогенезе американской норки // Вопр. звероводства. Петрозаводск, 1967. С. 53–58.
- Миддендорф А.Ф. Путешествие на северо-восток Сибири. СПб, 1869.
- Милованов Л.В. Клеточный голубой песец // Кролиководство и звероводство. 2001. № 2. С. 15–18.
- Милованов Л.В. В.Я. Генерозов в истории пушного звероводства // Кролиководство и звероводство. 2005. № 6. С. 11–12.
- Михайлова А.Е. Возрастные изменения энергетического метаболизма у молодняка песцов разных сроков рождения // Биология и патология пушных зверей: Матер. Первой Всесоюз. науч. конф. по биологии и патологии пушных зверей, 19–22 июня, Петрозаводск, 1973. Петрозаводск, 1974. С. 81–83.
- Мосолов В.В. Протеолитические ферменты. М., 1971. 404 с.
- Науменко Е.В., Попова Н.К., Иванова Л.Н. Нейроэндокринные и нейрохимические механизмы доместикации животных // Генетика. 1987. Т. 23. № 6. С. 1011–1125.
- Огнев С.И. Звери восточной Европы и северной Азии. М.; Л.: 1929–1940. Т. I–IV.
- Оськина И.Н., Гербек Ю.Э., Шихевич С.Г. и др. Изменения гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой и иммунной систем при отборе животных на доместикационное поведение // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 1/2. С. 39–49.
- Парамонов А.А. Песец и песцовый промысел в СССР. М., 1929.
- Протасова Т.Н. Гормональная регуляция активности ферментов. М.: Медицина, 1975. 240 с.
- Пузаченко А.Ю., Загребельный С.В. Изменчивость черепа песцов (*Alopex lagopus*, Carnivora, Canidae) Евразии // Зоол. журнал. 2008. Т. 87. № 9. С. 1106–1123.
- Робу А.И. Взаимоотношения эндокринных комплексов при стрессе. Кишинев, 1982. 208 с.
- Розен В.Б. Основы эндокринологии. М.: Изд-во МГУ, 1994. 384 с.
- Ромашов Д.Д., Ильина Е.Д. Об aberrативной изменчивости в популяциях пушных зверей // Журн. общ. биологии. 1943. Т. 4. № 5. С. 286–312.
- Славнов В.Н., Беникова Е.А., Гущейка Д.С. Оценка функционального состояния щитовидной железы при карликовости по данным радиоизотопных методов исследования // Пробл. эндокринологии. 1972. Т. 18. № 4. С. 37–41.
- Строев Е.А., Рязанова Е.А. Кальпаины и катепсин D поврежденного миокарда: роль иодтиронинов // Бюл. эксперим. биологии и медицины. 1992. № 12. С. 597–598.
- Суворов Е.К. Командорские острова и пушной промысел на них. СПб, 1912.
- Трапезов О.В. Об одомашнивании пушных зверей (к 140-летию выхода в России труда Ч. Дарвина: «Прирученные животные и возделанные растения») // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 45–61.
- Трубецкой Г.В. Рост и развитие песцов различных цветовых типов: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1979. 26 с.
- Формозов А.Н. Остров Кильдин и его фауна // Тр. Центр. лесной опытной станции. 1927. Т. 4.
- Цевевинский Л.М. Материалы по экологии песца Северного Ямала // Зоол. журнал. № 19. 1940.
- Шиляева Л.М. К проблеме изучения миграции песца // Проблемы Севера. 1967. Вып. 11. С. 91–98.
- Шиляева Л.М. К вопросу о популяционной структуре материкового песца // Экология. 1974. № 1. С. 54–61.
- Шульгина Н.К. Эндокринологические аспекты промышленной доместикации соболей (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 76–90.
- Anson M.L. The estimation of pepsin, trypsin, papain, and cathepsin with hemoglobin // J. Gen. Physiol. 1939. V. 22. P. 79.
- Barrett A.J., Heath M. Lysosomal enzymes // Lysosomes. A laboratory handbook. Amsterdam, 1977. P. 19–127.
- Beltz A.D., Reineke E.P. Thyroid secretion rate in the neonatal rat // General Compar. Endocrinol. 1968. V. 10. P. 103–108.
- Best M.M., Duncan C.H. Accelerated maturation and persistent growth impairment in the rat resulting from thyroxine administration in the neonatal period // J. Lab. Clin. Med. 1969. V. 73. № 1. P. 135–143.
- Bieguszewski H., Korowajczyk F. Zmiany w aktywnosci tarczycy u lisow polarnych zwiazane z wiekiem i rozna temperatura otoczenia // Polski Archivum Weterynaryjne. 1975. V. 17. № 4. P. 649–658.
- Braedford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Analyt. Biochem. 1976. V. 72. P. 248–254.
- Clos J., Crepel F., Legrand C. Thyroid physiology during

- the postnatal period in the rat: a study of the development of thyroid function and of the morphogenetic effects of thyroxine with special reference to cerebellar maturation // *General Compar. Endocrinol.* 1974. V. 23. P. 178–192.
- Crie J.S., Wakeland J.R., Mayhew B.A., Wildenthal K. Direct anabolic effects of thyroid hormone on isolated mouse heart // *Am. J. Physiol.* 1983. V. 245. P. C. 328–333.
- Dalén L. Distribution and Abundance of Genetic Variation in the Arctic Fox. Stockholm: Jannes Snabbtrick Kuvrtproffset H.B., 2005. 32 p.
- Darbra S., Balada F., Garau A. *et al.* Differential effects between perinatal or adult manipulation of thyroid axis on passive avoidance learning // *Behav. Pharmacol.* 1994. V. 5. Suppl. 1. P. 64.
- Delitala G., Tomasi P., Viridis R. Prolactin, growth hormone and thyrotropin-thyroid hormone secretion during stress states in man // *Baillieres Clin. Endocrinol. Metab.* 1987. V. 1. № 2. P. 391–414.
- De Leo T., Barletta A., Di Meo S. Effects of testosterone and of triiodothyronine on the levels of mitochondrial DNA and RNA from rat liver // *Life Sci.* 1969. V. 8. № 14. P. 747–755.
- Dewhurst K.E., el-Kabir D.J., Harris G.W., Mandelbrote D.M. A review of the effect of stress on the activity of the central nervous-pituitary-thyroid axis in animals and man // *Confin. Neurol.* 1968. V. 30. № 3. P. 161–196.
- Euzet S., Lelièvre-Pégorier M., Merlet-Bénichou C. Effect of 3,5,3'-triiodothyronine on maturation of rat renal phosphate transport: kinetic characteristics and phosphate transporter messenger ribonucleic acid and protein abundance // *Endocrinology.* 1996. V. 137. № 8. P. 3522–3530.
- Florsheim W.H., Faircloth M.A., Corcorran N.L., Rudko P. Perinatal thyroid function in the rat // *Acta Endocrinologica.* 1966. V. 52. P. 357–382.
- Hrdina P.D., Ghosh P.K., Rastogi R.B., Singhal R.L. Ontogenic pattern of dopamine, acetylcholine and acetylcholinesterase in the brains of normal and hypothyroid rats // *Canad. J. Pharmacol.* 1975. V. 53. P. 709–715.
- Huxley J. Concept of race in the light of modern genetics // *The Uniqueness of Man.* London: Chatto and Windus. American title: *Man Stands Alone.* 1941. N.Y.: Harper, 1941.
- Katz L.S. Sexual behavior of domesticated ruminants // *Horm. Behav.* 2007. V. 52. № 1. P. 56–63.
- Mathies J.C., Palm L., Gaebler O.H. Effects of hypophysectomy, growth hormone, thyroxine and food intake on cathepsin activity of rat tissues // *Endocrinology.* 1951. V. 49. P. 571–578.
- Millward D.J., Bates P.C., Brown J.G. *et al.* Protein degradation and the regulation of protein balance in muscle // *Ciba Found. Symp.* 1979. V. 75. P. 307–329.
- Myant N.B. The thyroid and reproduction in mammals // *The Thyroid Gland* / Eds R. Pitt-Rivers, W.R. Trotter. London: Butterworths, 1964. V. 1. P. 283–302.
- Ness G.C., Takahashi T., Lee Y.P. Thyroid hormones effects on amino acid and protein metabolism. I. Concentration and composition of free amino acids in blood plasma of the rat // *Endocrinology.* 1969. V. 85. № 6. P. 1166–1171.
- Nes N., Einarsson E., Lohi O. *et al.* Beautiful Fur Animals and their colour genetics. Scientifur. Glostrup, Denmark, 1988. 271 p.
- Paster M.B. Avian reproductive endocrinology // *Vet. Clin. North Am. Small. Anim. Pract.* 1991. V. 21. № 6. P. 1343–1359.
- Satav J.G., Katyare S.S. Thyroid hormones and cathepsin D activity in the rat liver, kidney and brain // *Experientia.* 1981. V. 37. P. 100–102.
- Slebozinski A. Acute depletion of the hormonal-iodine stores from the thyroid gland after birth in lambs // *J. Endocrinol.* 1972. V. 53. P. 195–200.
- Slebozinski A., Mach Z. Activity of the pituitary-thyroid system during the neonatal period in the pig. II. Histology // *Folia Biologica.* 1971. V. 19. № 2. P. 227–240.
- Steele R.E., Wekstein D.R. Influence of thyroid hormone on homeothermic development of the rat // *Amer. J. Physiol.* 1972. V. 222. № 6. P. 1528–1533.
- Walker P., Weichsel M.E., Eveleth Jr.D., Fisher D.A. Ontogenesis of nerve growth factor and epidermal growth factor in submaxillary glands and nerve growth factor in brains of immature male mice: correlation with ontogenesis of serum levels of thyroid hormones // *Pediatr. Res.* 1982. V. 16. P. 520–524.
- Yeh K.Y., Moog F. Intestinal lactase activity in the suckling rat: influence of hypophysectomy and thyroidectomy // *Science.* 1973. V. 183. P. 77–79.
- Yeh K.Y., Yeh M., Holt P.R. Differential effects of thyroxine and cortisone on jejunal sucrase expression in suckling rats // *Amer. J. Physiol.* 1989. V. 256. P. 604–612.
- Yoshikawa T., Terayama H. Tissue producing the serum factor stimulating the release of cathepsin D from lysosomes *in vitro* // *Comp. Biochem. Physiol.* 1984. V. 77A. № 1. P. 39–44.

**THYROID HORMONE CONTENT AND LYSOSOMAL PROTEINASE  
ACTIVITY IN FARM-BRED *ARCTIC* FOXES  
(*ALOPEX LAGOPUS* LINNAEUS, 1758)**

**N.L. Rendakov, N.N. Tyutyunnik, L.N. Sirotkina, M.Yu. Krupnova, N.N. Nemova**

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences,  
Petrozavodsk, Russia, e-mail: nrend@mail.ru

**Summary**

Age variations in thyroid hormone content in blood serum and activity of lysosomal proteinases, cathepsins *B* and *D*, in organs were studied in the postnatal development of *Arctic* foxes. Negative correlation between age variations in blood serum thyroxin content and lysosomal proteinase activity was noted in some organs of the animals. The results indicate that the anabolic function of thyroid hormones is predominant in *Arctic* fox pups. The role of the effects of anabolic and catabolic thyroid hormones is discussed. It is suggested that thyroid hormones are involved in adaptation of animals to humans in the course of domestication.

**Key words:** *Alopex lagopus*, Arctic fox, thyroid hormone, lysosomal proteinase, thyroid gland, domestication.