

УДК 591.133.16: 591.05: 639.113

ВЛИЯНИЕ ВИТАМИНА Е НА АНТИОКСИДАНТНУЮ СИСТЕМУ ПЕСЦОВ И ЛИСИЦ

И. В. Баишникова¹, С. Н. Сергина¹, Т. Н. Ильина¹, Н. Н. Тютюнник¹,
В. А. Илюха^{1,2}

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН

² Петрозаводский государственный университет

Исследовано влияние дополнительного введения витамина Е (100 мг/животное/сутки в течение 14 дней) на антиоксидантную систему (АОС) 6 органов и тканей введенных в зоокультуру вуалевых песцов и серебристо-черных лисиц. Установлена видо- и органоспецифичность реакции АОС на дополнительный витамин. Самым чувствительным к данному воздействию оказался уровень восстановленного глутатиона. Наибольшее количество изменений исследованных показателей отмечено у песцов.

К л ю ч е в ы е с л о в а : антиоксидантная система, витамин Е, лисица, песец.

I. V. Baishnikova, S. N. Sergina, T. N. Ilyina, N. N. Tyutyunnik, V. A. Ilyukha
EFFECT OF VITAMIN E ON THE ANTIOXIDANT SYSTEM IN BLUE AND SILVER FOXES

The effect of dietary vitamin E (100 mg/animal/day within 14 days) on the antioxidant system (AOS) in 6 tissues of fur-breeding blue and silver foxes was evaluated. The species- and tissues-related reactions of AOS on vitamin E administration were revealed. The level of reduced glutathione has proven to be the most sensitive parameter to this influence. Blue foxes were found to have the most number of the indices changed.

Key words : antioxidant system, vitamin E, silver fox, blue fox.

Введение

Витамин Е выполняет в организме множество функций и играет важную роль в метаболических процессах. Биологическое действие данного витамина преимущественно связывается с антиоксидантными свойствами, однако при определенных условиях он может выступать в качестве прооксиданта, что позволяет рассматривать его как регуляторное соединение, способствующее поддержанию свободнорадикальных реакций в организме на опре-

деленном стационарном уровне [Меньщикова и др., 2006; Kontush et al., 1996; Ricciarelli et al., 2001]. Несмотря на обилие информации об эффектах и метаболизме витамина Е, не выяснены некоторые вопросы взаимодействия его с другими антиоксидантами [Herrera, Barbas, 2001]. Так как компоненты антиоксидантной системы находятся во взаимокompенсаторных отношениях, искусственное повышение в организме одного антиоксиданта может влиять на содержание других [Меньщикова и др., 2006].

Поскольку образование токоферолов в организме млекопитающих невозможно, они являются незаменимыми компонентами пищи. Потребность хищных млекопитающих в витамине Е определяется множеством факторов, таких как физиологическое состояние организма, питательная ценность и состав пищи и др. [Надилов, 1991]. В клетках животных обнаруживается главным образом α -токоферол, локализованный преимущественно в богатых ненасыщенными липидами мембранах митохондрий и лизосом [Wang, Quinn, 1999].

В данной работе оценивалось влияние витамина Е на отдельные компоненты антиоксидантной системы шести органов и тканей представителей двух видов семейства Собачьи (*Canidae*), различающихся по экогенезу.

Материалы и методы

Объектами исследования являлись 6-месячные самки вуалевых песцов (*Alopex lagopus* L.) и серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes* L.), разводимые в неволе. Животные каждого вида были разделены на 2 группы: контрольную и подопытную, по 6 особей в каждой. Дополнительно к основному рациону животные подопытных групп в течение 14 дней в ноябре получали с утренней порцией корма dl- α -токоферилацетат в количестве 100 мг/животное. Согласно нормам питания суточная потребность лисиц и песцов в витамине Е составляет от 6–10 до 50 мг [Перельдик и др., 1981; Паркалов, 2006]. В основной рацион исследуемых животных в зверохозяйстве добавляют 15 мг витамина Е на зверя. Образцы тканей печени, почек, сердца, селезенки, легких и скелетной мышцы, а также кровь отбирали в период планового забоя животных на звероферме, замораживали и хранили до анализа при -25°C .

С помощью хемилюминесцентного анализа определяли уровень генерации активных форм кислорода (АФК) с применением индуктора FeSO_4 и активаторов свечения люминола и люцигенина для характеристики ферментативного и неферментативного компонентов системы генерации АФК соответственно [Klinger et al., 1996]. Спектрофотометрически измеряли: активности антиоксидантных ферментов (АОФ) – супероксиддисмутазы (СОД) – по модифицированной адренохромной методике [Misra, Fridovich, 1972] и каталазы по количеству разложенной H_2O_2 [Bears, Sizer, 1952], уровень восстановленного глутатиона (GSH) по методу Элмана [Sedlak, Lindsay, 1968], а также содержание белка по Лоури [Lowry et al., 1951] с использованием в качестве стандарта бычьего сывороточного альбумина. Концентрации α -токоферола и ретинола в тканях определяли ме-

тодом высокоэффективной жидкостной хроматографии [Скурихин, Двинская, 1989], стандартами служили α -токоферол и ретинол фирмы Sigma (США).

Данные обрабатывали общепринятыми методами вариационной статистики, группы сравнивали с применением непараметрического критерия Манна-Уитни [Коросов, Горбач, 2007]. Взаимозависимость между признаками оценивали методом корреляционного анализа. Напряженность работы системы антиоксидантов характеризовали с помощью показателя индекса скоррелированности: $I = \sum |r_{ij}|$, где r_{ij} – коэффициенты корреляции между признаками, достоверно отличающиеся от 0 при $p < 0,01$.

Результаты и обсуждение

Концентрация α -токоферола в сыворотке крови контрольных песцов и лисиц была практически одинаковой, в то время как в органах значительно различалась (табл. 1). Так, у песцов уровень витамина во всех исследованных органах был значительно выше, чем у лисиц: в селезенке разница составила 9,4 раза, скелетной мышце – 3,4, легких – 2,5, печени и почках – 1,7 и сердце – 1,6 раза. Сходным для двух видов было то, что максимальное количество у песцов и лисиц зафиксировано в почках, среди органов с минимальным содержанием токоферола были сердечная и скелетная мышцы. Известно, что содержание в тканях и метаболизм витамина Е видоспецифичны [Надилов, 1991; Меньщикова и др., 2006]. Витамин Е принимает активное участие в обменных процессах, что и может обуславливать наблюдаемые межвидовые различия. Согласно исследованиям Позднякова [1954], основной обмен у щенков песцов в возрасте от 2 до 6 месяцев примерно на 33% выше, чем у щенков лисиц того же возраста. Вместе с тем другими авторами [Klir, Heath, 1992] не было обнаружено межвидовых различий в уровне основного обмена у песцов и лисиц, виды различались только по величине критических температур и термонеutralной зоне.

При дополнительном введении витамина Е в рацион наблюдалось увеличение уровня α -токоферола в сыворотке крови песцов подопытной группы, у лисиц же его содержание даже несколько снижалось. Незначительные изменения содержания токоферола в сыворотке связаны с тем, что при дополнительном приеме витамина Е не наблюдается прямой корреляции между ежедневным поступлением и его уровнем в плазме крови. Для человека установлено, что концентрация токоферола в крови лимитирована (≤ 150 мг RRR- α -токоферилацетата) и может повышаться лишь в 2–3 раза, не-

Таблица 1. Содержание α -токоферола и ретинола в сыворотке (мкмоль/л) и органах (мкг/г) песцов и лисиц

Орган, ткань	Группа	Песцы		Лисицы	
		Ретинол	Токоферол	Ретинол	Токоферол
Сыворотка	К	0,28±0,04	119,27±5,28	0,24±0,03	109,96±14,80
	О	0,95±0,20*	143,09±8,47	0,41±0,17	96,20±6,50
Печень	К	нд	52,31±1,24	0,36±0,14	30,21±5,22
	О	нд	24,47±3,42*	0,38±0,21	68,85±32,62
Почки	К	16,64±2,01	166,41±15,74	31,75±3,07	99,23±12,32
	О	15,58±1,73	272,76±43,25*	61,62±12,43*	243,21±32,37*
Сердце	К	нд	22,66±2,33	нд	14,51±1,38
	О	нд	165,19±59,25*	0,61±0,02	31,84±10,81*
Легкие	К	нд	43,61±12,65	нд	17,48±5,87
	О	нд	41,79±14,48	0,25	36,96±15,45
Селезенка	К	0,15	75,84±37,43	0,13±0,02	8,11±1,71
	О	нд	42,69±14,97	0,25±0,05	15,43±3,55
Скелетная мышца	К	нд	37,41±6,85	нд	10,87±1,44
	О	нд	119,69±57,24	нд	44,72±19,19

Примечания. Здесь и в табл. 2–4: К – контрольная группа, О – подопытная группа; * различия между контрольной и подопытной группами достоверны ($p < 0,05$); нд – витамин не детектировался.

зависимо от количества, продолжительности или частоты приема дополнительного витамина. Уровень α -токоферола в плазме не повышается с увеличением дозы потребляемого витамина в связи с тем, что «новый» витамин замещает «старый» в циркулирующих липопротеинах [Traber et al., 1998]. Полученные нами результаты, по-видимому, также обусловлены как активным транспортом самого токоферола, так и видовой спецификой его метаболизма, определяющей малую вероятность возникновения гипервитаминоза Е у собак. Дополнительный витамин Е положительно влиял у животных обоих видов на содержание в сыворотке крови витамина А, обладающего антиоксидантными свойствами: концентрация ретинола у песцов повысилась в 3,4 раза, а у лисиц – в 1,8 раза. Взаимодействие в организме этих двух витаминов зависит от уровня обеспеченности ими, применяемой дозы и множества других факторов. Ранее было показано, что витамин Е способствует всасыванию витамина А в кишечнике [Терруан, 1969; Kusun et al., 1974]. Наполи с соавторами [Napoli et al., 1984] продемонстрировали, что витамин Е влияет на метаболизм витамина А в некоторых органах, в частности снижает активность печеночной ретинилэфиргидролазы, фермента, имеющего отношение к мобилизации запасов витамина А, и тем самым способствует повышению его депонирования.

Основным органом, осуществляющим регуляцию обмена витамина Е в организме, является печень, здесь замещение «старого» витамина на «новый» происходит быстрее всего [Надилов, 1991; Palase, 1999; Меньщикова и др., 2006]. В печени исследуемых животных изменения содержания α -токоферола, вызванные его дополнительным приемом, различались: у лисиц данный показатель увеличился в 2,3 раза, а у песцов – снизился в 2,1

раза по сравнению с контролем. Наблюдаемые изменения концентрации витамина Е в печени животных подопытных групп могут быть связаны с реакцией организма на дополнительное поступление витамина с пищей и перераспределением его к органам, где потребность в нем увеличена. Снижение содержания токоферола в печени песцов, вероятно, отражает увеличение функциональной нагрузки на орган на фоне применения повышенной дозы витамина. Уровни генерации АФК в печени контрольных песцов и лисиц не различались, тем не менее у песцов активность СОД и содержание белка были ниже, а активность каталазы и уровень глутатиона – выше (табл. 2, 3). Дополнительное введение витамина Е в рацион способствовало усилению работы неферментативного компонента системы генерации АФК в печени у лисиц, снижению уровня GSH и увеличению количества белка у песцов. Интенсификация синтеза общего белка в печени песцов, вызванная дополнительным витамином Е, связана, возможно, с увеличением содержания α -токоферолсвязывающих белков (α -ТСБ), осуществляющих внутриклеточную транспортировку α -токоферола и содержащихся преимущественно в печени млекопитающих [Brigelius-Flohe et al., 2002].

Печень является центральным органом поддержания гомеостаза витамина А и основным местом его депонирования у большинства млекопитающих [Higashi et al., 2004]. Содержание ретинола в данном органе зависит от вида животного. Так, например, в печени собак концентрация витамина А намного выше, чем у человека, крыс, свиней и овец, но ниже, чем у полярного медведя [Schweigert et al., 1990]. В печени исследуемых песцов ретинол не был обнаружен, у лисиц же он детектировался лишь у половины особей в каждой группе, что могло быть обусловлено низким содержанием вита-

Таблица 2. Активности антиоксидантных ферментов, содержание глутатиона и белка в тканях органов песцов

Орган, ткань	Группа	Активность СОД, у.е./г ткани	Активность каталазы, мкмоль Н ₂ О ₂ * мин / г ткани	Глутатион, ммоль/100 г ткани	Содержание белка, мг/г ткани
Печень	К	246,05±25,97	576,62±45,11	0,42±0,03	120,41±7,27
	О	239,61±15,57	624,28±60,69	0,34±0,02*	153,35±4,77*
Почки	К	191,39±6,67	180,29±5,72	0,35±0,01	200,96±12,49
	О	166,06±12,49	187,83±13,00	0,43±0,01*	157,85±7,33*
Сердце	К	72,12±11,01	21,28±2,77	0,37±0,03	63,17±8,36
	О	194,37±23,19*	25,45±2,21	0,22±0,01*	75,39±5,15
Легкие	К	114,64±13,16	24,14±2,56	0,23±0,02	112,81±12,03
	О	59,56±8,74*	30,79±2,00	0,17±0,01*	89,59±3,72
Селезенка	К	159,17±21,15	22,49±8,12	0,09±0,02	85,94±10,02
	О	214,38±17,03	17,46±1,48	0,09±0,01	96,83±4,04
Скелетная мышца	К	68,85±11,98	13,01±1,13	0,21±0,02	31,27±5,88
	О	74,09±6,47	17,76±0,78*	0,33±0,05*	51,26±3,98*

Таблица 3. Активности антиоксидантных ферментов, содержание глутатиона и белка в тканях органов лисиц

Орган, ткань	Группа	Активность СОД, у.е./г ткани	Активность каталазы, мкмоль Н ₂ О ₂ * мин / г ткани	Глутатион, ммоль/100 г ткани	Содержание белка, мг/г ткани
Печень	К	327,86±14,67	593,62±36,11	0,28±0,03	196,03±14,08
	О	287,58±16,65	543,69±50,86	0,25±0,02	151,25±25,90
Почки	К	214,98±20,74	141,49±20,95	0,61±0,06	150,80±10,91
	О	209,28±13,54	138,45±17,06	0,47±0,03	154,63±4,99
Сердце	К	33,24±8,09	17,78±1,29	0,27±0,02	48,42±5,48
	О	50,22±16,52	24,07±2,97	0,30±0,03	50,34±4,30
Легкие	К	27,92±3,74	11,72±1,10	0,16±0,02	81,76±8,29
	О	49,41±4,98*	14,09±0,39*	0,18±0,02	88,72±8,60
Селезенка	К	139,67±14,10	18,39±2,39	0,26±0,01	83,47±15,47
	О	142,22±12,83	20,86±2,57	0,18±0,02*	97,56±5,44
Скелетная мышца	К	84,96±15,19	12,79±2,39	0,21±0,02	42,49±7,46
	О	109,38±8,39	10,49±2,14	0,22±0,01	73,73±4,87*

мина А в корме животных, поскольку он откладывается в печени только при адекватном поступлении с пищей. Дополнительный витамин Е не повлиял на содержание ретинола в печени песцов и лисиц.

Наиболее высокая концентрация витамина Е у обоих видов была зафиксирована в почках. Хотя в данном органе не было отмечено межвидовых различий в уровнях генерации АФК, у песцов удельная активность СОД, а также уровни глутатиона и ретинола были ниже, а содержание белка – выше. У подопытных песцов концентрация α -токоферола в почках выросла в 1,6 раза, а у лисиц – в 2,5 раза, уровень ретинола увеличился у лисиц в 1,9 раза. Дополнительный прием витамина Е сопровождался усилением работы неферментативного компонента системы генерации АФК, увеличением удельной активности каталазы и уровня GSH, а также снижением количества белка у песцов. У лисиц достоверных изменений показателей АОС почек не было обнаружено. Почки как главный выделительный орган имеют обильное кровоснабжение и напряженный обмен веществ. У представителей семейства *Canidae* почки занимают особое место в метаболизме витамина А, осуществляя экскрецию больших его количеств с мочой, что может являться одним из механизмов защиты животных от интоксикации данным витамином [Raila et al., 2000].

Наряду с этим отмечают более высокое по сравнению с печенью содержание ретинола в почках лисиц [Raila et al., 2000], а также как диких [Senoo et al., 2004], так и разводимых в неволе песцов [Петрова и др., 1987].

Одной из главных мишеней для витамина Е является мышечная ткань, а его дефицит способствует развитию заболеваний сердца, а также беломышечной болезни, основной причиной которых является повреждение клеток, вызванное окислительным стрессом [Kushi, 1999; Palace et al., 1999]. Миокард по сравнению с другими мышечными тканями богаче фосфолипидами, жирные кислоты которых, окисляясь, высвобождают значительную часть энергии, необходимой для его сокращения [Гомбоева, 2000]. Клетки сердечных мышечных волокон имеют большую мембранную поверхность, высокую напряженность процессов окисления, обильно снабжаются кровью и интенсивно генерируют активные кислородные радикалы, в связи с чем потребность сердечной ткани в антиокислительной защите велика [Архипенко и др., 1987; Надиров, 1991; Зайчик, Чурилов, 2001]. Помимо антиокислительной защиты, витамин Е выполняет в мышечных волокнах ряд важных биологических функций: нормализует обменные процессы, регулирует активность протеинкиназы С, способствует накоплению гликогена, принимает участие в синтезе сокра-

тительных белков миокарда и скелетных мышц [Ребров, Громова, 2008]. Замещение витамина Е в мышцах осуществляется медленнее, чем в печени и селезенке [Меньщикова и др., 2006].

В результате эксперимента были выявлены однонаправленные изменения в содержании витамина Е в сердечной и скелетной мышцах животных обоих видов. У песцов концентрация α -токоферола выросла в сердце в 7,3, а в скелетной мышце в 3,2 раза, у лисиц – в 2,2 и 4,1 раза соответственно. В сердце у песцов контрольной группы отмечалась более интенсивная работа ферментативного компонента системы генерации АФК и более высокий уровень GSH по сравнению с лисицами. Чувствительность системы антиоксидантной защиты сердечной мышцы представителей семейства *Canidae* к дополнительному α -токоферолу, как и в других органах, характеризовалась видоспецифичностью. Активности СОД и каталазы увеличились как у лисиц, так и у песцов, однако у последних изменение активности СОД было более значительным и сопровождалось снижением уровня GSH. Это может свидетельствовать о повышении O_2 , потребляемого данной тканью песцов под действием витамина Е, а также об активном использовании в антиоксидантной защите сердца ресурса глутатиона, который важен для защиты клеток с высоким уровнем окислительного фосфорилирования [Меньщикова и др., 2006]. Данные по влиянию токоферола на АОС сердца противоречивы, а получаемые результаты связаны, очевидно, как с дозой, так и с видовыми особенностями экспериментальных животных. Показано стимулирующее влияние α -токоферола на удельные активности СОД и каталазы в сердце крыс различных возрастов [Asha Devia et al., 2003]. Другими авторами не отмечено влияния дополнительного витамина Е на отдельные эндогенные антиоксиданты сердца морских свинок. Они связывают это с возможной способностью токоферола увеличивать общую мощность АОС, не влияя на ее отдельные компоненты [Rojas et al., 1996].

Скелетная мышца песцов характеризуется более высокой аэробной мощностью за счет большей объемной плотности митохондрий по сравнению с другими млекопитающими, в том числе и представителями того же семейства *Canidae* [Kayar et al., 1994]. Содержание α -токоферола в мышечной ткани песцов было в 3,4 раза выше, чем у лисиц, тем не менее уровни генерации АФК, активности АОФ и содержание GSH в скелетной мышце животных двух видов не различались. Дополнительный витамин Е привел у лисиц к снижению удельных активностей АОФ и увеличению уровня белка, а у песцов – к повышению активности каталазы, уров-

ней GSH и белка. Интенсификация синтеза белка в скелетной мышечной ткани как лисиц, так и песцов, вызванная дополнительным приемом витамина Е, возможно, как и в печени, связана с увеличением содержания α -ТСБ, осуществляющих внутриклеточную транспортировку витамина.

Витамин Е является самым важным липофильным антиоксидантом легких, который защищает липиды сурфактанта от окисления. При различных окислительных повреждениях ткани происходит мобилизация витамина из других органов [Kolleck et al., 2002]. В легких контрольных песцов по сравнению с лисицами наблюдались менее интенсивная работа неферментативного компонента системы генерации АФК, более высокие уровни α -токоферола, глутатиона и белка, а также значительно более высокие активности СОД (в 4 раза) и каталазы. Ранее было показано, что у песца и другого эндемика Арктики – северного оленя – существуют некоторые морфофункциональные особенности бронхиального дерева, направленные на адаптацию организма к экстремальным климатическим факторам [Воевода, Устюжанинова, 1997]. Так, у песца анатомическое мертвое пространство относительно массы тела и объема легких в 1,4–1,5 раза больше, чем у собаки за счет более сильного ветвления бронхиального дерева и большего количества кровеносных капилляров в альвеолах. Дополнительный витамин Е привел у лисиц к снижению работы неферментативного компонента системы генерации АФК и к увеличению общих активностей АОФ, а у песцов – к снижению активностей СОД и уровня GSH, что, по-видимому, отражает необходимость восстановления α -токофероксильного радикала. Восстановителями α -токофероксильного радикала (образующегося при восстановлении витамином Е фосфолипидных пероксильных радикалов) до α -токоферола являются витамин С и глутатион, от присутствия которых в клетке зависит проявление витамином Е антиоксидантных свойств [Rojas et al., 1996].

Уровни генерации АФК и активности АОФ в селезенке исследуемых животных контрольных групп не различались, тем не менее у песцов отмечено более низкое содержание GSH, а у лисиц α -токоферол в данном органе был самым низким. Дополнительный витамин Е привел к снижению содержания глутатиона у лисиц, что также может быть связано с функцией α -токоферола как необходимого антиоксиданта и модулятора иммунной системы. Отмечают особую важность витамина Е для пролиферации Т-хелперов, что связано с тушением им АФК, образующихся как митоген-индуцирующие продукты липооксигеназного пути [Lee, Wan, 2000].

Для того чтобы оценить степень функционального напряжения АОС органов при введении в рацион дополнительного витамина Е, мы использовали корреляционный анализ. Число корреляционных связей между показателями и индекс скоррелированности (ИС) позволяют охарактеризовать степень нагрузки и участие различных органов в ответной реакции [Илюха, 2004]. Как в случае отдельных компонентов АОС, так и в случае интегральной оценки состояния этой системы по степени скоординированности (степень и сила скоррелированности между показателями) отмечалась видо- и тканеспецифичность реакции на дополнительное введение витамина Е. У животных обоих видов нагрузка привела к увеличению ИС в печени и легких и снижению в сердце и скелетной мышце, однако в сердце у лисиц ИС снизился значительно (табл. 4). В почках и селезенке животных двух видов изменения были разнонаправленными и более существенными у песцов.

Таблица 4. Индексы скоррелированности между показателями антиоксидантной системы различных органов и тканей

Орган, ткань	Песцы		Лисицы	
	К	О	К	О
Печень	0	1,86	1,83	5,55
Почки	3,49	2,52	2,59	2,77
Сердце	1,71	1,64	5,19	2,89
Легкие	2,68	5,46	3,5	6,21
Селезенка	3,77	6,25	4,66	4,41
Скелетная мышца	4,49	2,74	2,69	0,97

Особое место занимает вопрос о взаимодействии между жирорастворимыми витаминами А и Е. Анализ корреляционных связей показал, что и здесь отмечается ткане- и видоспецифичность. Так, у контрольных песцов зависимость между сывороточным витамином А и содержанием витамина Е в селезенке была положительной, а у лисиц – отрицательной. В почках, где концентрация витамина Е была самой высокой, у контрольных песцов отмечена положительная зависимость от уровня данного витамина в крови, а у контрольных лисиц – положительная связь между уровнем витаминов А и Е в ткани. У лисиц, получавших дополнительную дозу витамина Е, в печени, легких и селезенке была отмечена положительная связь между уровнем ретинола в сыворотке и его содержанием в тканях. Здесь, вероятно, проявилось витамин А сберегающее действие α-токоферола. У подопытных песцов сывороточный уровень витамина А был положительно связан с содержанием витамина Е в легких и селезенке. В скелетной мышце у песцов контрольной группы содержание витамина Е находилось в обратной зависимости от его концентрации в

крови, тогда как у подопытных животных эта зависимость становилась положительной. Взаимодействие витаминов – это сложный, многосторонний, быстро меняющийся во времени процесс, зависящий от множества факторов.

Ранее было показано [Илюха, 2004], что функционирование АОС, участвующей в приспособительных реакциях организма к факторам внешней среды, обуславливается экологическими особенностями формирования вида. Во время эксперимента организм исследуемых животных находился в стадии подготовки к зимним условиям, поэтому межвидовые различия могли быть обусловлены разным уровнем жировых запасов, которые в значительной степени определяют способность животных к депонированию жирорастворимых витаминов. Песцы, в отличие от близких в систематическом отношении лисиц (оба вида принадлежат к одному семейству), характеризуются более поздними (на 2–4 недели) сроками размножения и обладают более интенсивным энергетическим обменом, однако осенью разница в уровне основного обмена между двумя видами минимальна [Перельдик и др., 1981]. Указанные физиологические особенности песцов связаны с экологическими условиями Арктики, где происходило формирование вида. Лисицы же имеют самый обширный географический ареал среди представителей отряда *Carnivora* [Canids..., 2004], в связи с чем не обладают узкоспециализированными адаптациями, что, вероятно, и обуславливает различия реакции системы антиоксидантной защиты этих двух видов семейства *Canidae* на дополнительный витамин.

Поступающий в организм животных в течение экспериментального периода витамин Е аккумулировался преимущественно в почках и мышечной ткани. Активность ферментов антиоксидантной системы была максимальной в печени и почках, самые низкие значения были у песцов в скелетной мышце, а у лисиц в легких. Именно в легких у лисиц дополнительный витамин Е вызвал увеличение активности СОД и каталазы, тогда как у песцов в данном органе активность СОД снизилась. В сердце у песцов возросла активность СОД, а в скелетной мышце – каталазы. Наблюдаемая органоспецифичность реакции АОС животных определяется функциональной ролью органа и особенностями действия данного вещества на антиоксидантную защиту тканей. Необходимо отметить, что потребность тканей в антиоксидантах, в частности в витамине Е, зависит от степени ненасыщенности липидов в составе ткани. Например, липиды сердечной мышцы содержат жирные кислоты с высокой степенью ненасы-

ценности, поэтому они более чувствительны к пероксидативному повреждению, чем мышечные липиды при дефиците витамина Е [Horwitt, 1986]. Концентрация токоферола в тканях млекопитающих изменяется линейно с количеством витамина в пище и зависит от типа ткани, дозы витамина, вида животных и продолжительности тестового периода [Yang, Desai, 1977], а включение витамина Е в состав ткани определяется необходимостью осуществления его антиоксидантного действия в органе [Brown et al., 1997].

Отмеченная реакция на витамин Е компонентов АОС могла быть обусловлена взаимокompенсаторными отношениями между ними. Как правило, изменение концентрации или активности одних антиоксидантов оказывает влияние на другие, благодаря чему сохраняется общая активность радикальных процессов, жизненно важных для поддержания гомеостаза [Зенков и др., 2001]. Известно, что в регенерации окисленной формы витамина Е участвуют глутатион и витамин С [Rojas et al., 1996]. Возможно, поэтому наиболее чувствительным к влиянию экзогенного витамина Е компонентом АОС всех исследованных органов песцов, за исключением селезенки, оказался уровень восстановленного глутатиона (содержание небелковых тиолов). У лисиц, напротив, данный показатель изменялся только в селезенке.

Любой антиоксидант, включая и антиоксидантные витамины, фактически является редокс-агентом, защищающим от свободных радикалов в одних случаях и способствующим их генерации в других [Herbert, 1996]. Возможно, отмеченные нами изменения антиоксидантов в некоторых органах лисиц и песцов, дополнительно получавших витамин Е, были вызваны показанной для α -токоферола способностью инверсии антиоксидантного действия в прооксидантное *in vivo* при переходе от более низких концентраций вещества к более высоким [Меньщикова и др., 2008], в том числе и вследствие образования иницирующих свободнорадикальное окисление α -токофероксильных радикалов [Bowry, Ingold, 1995].

Таким образом, реакция АОС тканей шести органов песцов и лисиц на дополнительный витамин Е характеризовалась видо- и органоспецифичностью. Наибольшее количество изменений исследованных показателей было отмечено у песцов. Самым чувствительным компонентом системы антиоксидантной защиты организма, реагирующим на данное воздействие, оказался уровень восстановленного глутатиона.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Президента РФ НШ–3731.2010.4.

Литература

- Архипенко Ю. В., Джапаридзе Л. М., Гуткин Д. В. и др. Сравнительная оценка влияния недостаточности витамина Е на перекисное окисление липидов и транспорт Ca^{2+} в сердечной и скелетной мышцах // *Вопр. мед. хим.* 1987. № 1. С. 122–126.
- Воевода Т. В., Устюжанинова Н. В. Морфо-функциональные особенности воздухоносной системы у эндемика Арктики – песца // *Бюл. СО РАМН.* 1997. № 2. С. 112–118.
- Гомбоева А. Ц. Биохимия тканей: Уч. пособие для преподавателей и студентов. Чита, 2000. 33 с.
- Зайчик А. Ш., Чурилов Л. П. Основы патохимии: Уч. для студентов медицинских ВУЗов. СПб: ЭЛБИ, 2001. 688 с.
- Зенков Н. К., Ланкин В. З., Меньщикова Е. Б. Окислительный стресс. Биохимический и патофизиологический аспекты. М.: МАИК Наука/Интерпериодика, 2001. 343 с.
- Илюха В. А. Антиоксидантные ферменты в физиологических адаптациях млекопитающих (сравнительно-видовой, онтогенетический и прикладной аспекты): автореф. дис... докт. биол. наук. Сыктывкар, 2004. 35 с.
- Коросов А. В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных. Петрозаводск: изд-во ПетрГУ, 2007. 75 с.
- Меньщикова Е. Б., Ланкин В. З., Зенков Н. К. и др. Окислительный стресс. Прооксиданты и антиоксиданты. М: Слово, 2006. 556 с.
- Меньщикова Е. Б., Зенков Н. К., Ланкин В. З. и др. Окислительный стресс: патологические состояния и заболевания. Новосибирск: АРТА, 2008. 284 с.
- Надиров Н. К. Токоферолы и их использование в медицине и сельском хозяйстве. М.: Наука, 1991. 336 с.
- Паркалов И. В. Пушные звери в среде естественного обитания и перспектива клеточного звероводства в современных условиях. СПб ИИ РАН: Нестор-История, 2006. 238 с.
- Перельдик Н. Ш., Милованов Л. В., Ерин А. Т. Кормление пушных зверей. М.: Колос, 1981. 335 с.
- Петрова Г. Г., Изотова С. П., Берестов В. А. Закономерности депонирования витаминов А, В₁ и В₂ в организме пушных зверей // *Очерки по физиологии пушных зверей.* Л.: Наука, 1987. С. 96–109.
- Поздняков Е. В. Биологические особенности в обмене веществ у пушных зверей (сем. *Canidae*): автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1954. 23 с.
- Ребров В. Г., Громова О. А. Витамины, макро- и микроэлементы. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2008. 960 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.
- Терруан Т. Взаимодействия витаминов. М., 1969. 372 с.
- Asha Devia S., Prathimaa S., Subramanyam M. V. Dietary vitamin E and physical exercise: II. Antioxidant status and lipofuscin-like substances in aging rat heart // *Exp. Gerontol.* 2003. Vol. 38. P. 291–297.

- Bears R. F., Sizer I. N. A spectral method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase // J. Biol. Chem. 1952. Vol. 195, N 1. P. 133–140.
- Bowry V. W., Ingold K. U. Extraordinary kinetic behavior of the α -tocopheroxyl (vitamin E) radical // J. Org. Chem. 1995. Vol. 60. P. 5456–5467.
- Brigelius-Flohe R., Kelly F. G., Salonen J. T. et al. The European perspective on vitamin E: current knowledge and future research // Am. J. Clin. Nutr. 2002. Vol. 76. P. 703–716.
- Brown K. M., Morrice Ph. C., Duthie G. G. Erythrocyte vitamin E and plasma ascorbate concentrations in relation to erythrocyte peroxidation in smokers and nonsmokers: dose response to vitamin E // Am. J. Clin. Nutr. 1997. Vol. 65. P. 496–502.
- Canids: foxes, wolves, jackals and dogs / Eds.: C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, D. W. Macdonald. IUCN – The World Conservation Union, 2004. 430 p.
- Coombes J. S., Powers S. K., Rowell B. et al. Effects of vitamin E and α -lipoic acid on skeletal muscle contractile properties // J. Appl. Physiol. 2001. Vol. 90. P. 1424–1430.
- Herbert V. Introduction of the symposium: prooxidant effect of antioxidant vitamins // J. Nutr. 1996. Vol. 126. P. 1197–1200.
- Herrera E., Barbas C. Vitamin E: action, metabolism and perspectives // J. Physiol. Biochem. 2001. Vol. 57, N 1. P. 43–56.
- Higashi N., Imai K., Sato M. et al. Intralobular Distribution of Vitamin A-Storing Lipid Droplets in Hepatic Stellate Cells with Special Reference to Polar Bear and Arctic Fox // Comp. Hepatol. 2004. N 3. P. 16–18.
- Horwitt M. K. The promotion of vitamin E // J. Nutr. 1986. Vol. 116. P. 1371–1377.
- Kayar S. R., Hoppeler H., Jones J. H. et al. Capillary blood transit time in muscles in relation to body size and aerobic capacity // J. Exp. Biol. 1994. Vol. 194. P. 69–81.
- Klinger W., Karge E., Kretzschmar M. et al. Luminol- and lucigenin-amplified chemiluminescence with rat liver microsomes. Kinetics and influence of ascorbic acid, glutathione, dimethylsulfoxide, N-t-butyl- α -phenyl-nitrone, copper-ions and a copper complex, catalase, superoxide dismutase, hexobarbital and aniline // Exp. Toxicol. Pathol. 1996. Vol. 48, N 5. P. 447–460.
- Klir J. J., Heath J. E. Metabolic rate and evaporative water loss at different ambient temperatures in two species of fox: the red fox (*Vulpes vulpes*) and the arctic fox (*Alopex lagopus*) // Comp. Biochem. Physiol. 1992. Vol. 101A, N 4. P. 705–707.
- Kolleck I., Sinha P., Rüstow B. Vitamin E as an antioxidant of the lung mechanisms of vitamin E delivery to alveolar type II cells // Am. J. Respir. Crit. Care Med. 2002. Vol. 166. P. 62–66.
- Kontush A., Finckh B., Karten B. et al. Antioxidant and prooxidant activity of α -tocopherol in human plasma and low density lipoprotein // Lipid Res. 1996. Vol. 37. P. 1436–1448.
- Kushi L. H. Vitamin E and heart disease: a case study // Am. J. Clin. Nutr. 1999. Vol. 69 (suppl). P. 1322–1329.
- Kusin J. A., Reddy V., Sivakumar B. Vitamin E supplements and the absorption of a massive dose of vitamin A // Am. J. Clin. Nutr. 1974. Vol. 27. P. 774–776.
- Lee Ch.-Y. J., Wan J. M.-F. Vitamin E supplementation improves cell-mediated immunity and oxidative stress of Asian men and women // J. Nutr. 2000. Vol. 130. P. 2932–2937.
- Lowry O. H., Rosenbrough N. J., Farr A. L., Randan R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent // J. Biol. Chem. 1951. Vol. 193, N 1. P. 265–275.
- Meydani S. N., Meydani M., Rail L. C. et al. Assessment of the safety of high-dose, short-term supplementation with vitamin E in healthy older adults // Am. J. Clin. Nutr. 1994. Vol. 60. P. 704–709.
- Misra H. P., Fridovich F. The role of superoxide anion in the autoxidation of epinephrine and a simple assay for superoxide dismutase // J. Biol. Chem. 1972. Vol. 247, N 10. P. 3170–3175.
- Napoli J. L., McCormick A. M., O'Meara B., Dratz E. A. Vitamin A metabolism: α -tocopherol modulates tissue retinol levels in vivo, and retinyl palmitate hydrolysis in vitro // Arch. Biochem. Biophys. 1984. Vol. 230, N 1. P. 194–202.
- Palace V. P., Hill M. F., Farahmand F., Singal P. K. Mobilization of Antioxidant Vitamin Pools and Hemodynamic Function After Myocardial Infarction // Circulation. 1999. Vol. 99. P. 121–126.
- Raila J., Buchholz I., Aupperle H. et al. The distribution of vitamin A and retinol-binding protein in the blood plasma, urine, liver and kidneys of carnivores // Vet. Res. 2000. Vol. 31. P. 541–551.
- Ricciarelli R., Zingg J.-M., Azzi A. Vitamin E: protective role of a Janus molecule // FASEB J. 2001. Vol. 15. P. 2314–2325.
- Rojas C., Cadenas S., Lypetz-Torres M. et al. Increase in heart glutathione redox ratio and total antioxidant capacity and decrease in lipid peroxidation after vitamin E dietary supplementation in guinea pigs // Free Radic. Biol. Med. 1996. Vol. 21, N 7. P. 907–915.
- Schweigert F. J., Uehlein-Harrell S., Zucker H. Effect of feeding on vitamin A concentrations in blood plasma of dogs // Zentralbl. Veterinarmed. A. 1990. Vol. 37, N 8. P. 605–609.
- Sedlak J., Lindsay R. H. Estimation of total, protein-bound and non-protein sulfhydryl groups in tissue with Ellman's reagent // Anal. Biochem. 1968. Vol. 25. P. 192–205.
- Senoo H., Wake K., Wold H. L. et al. Decreased Capacity for Vitamin A Storage in Hepatic Stellate Cells for Arctic Animals // Comparative Hepatology. 2004. N 3(Suppl 1). P. 18.
- Traber M. G., Ramakrishnan R., Kayden J. Human plasma vitamin E kinetics demonstrate rapid recycling of plasma RRR- α -tocopherol // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1994. Vol. 91. P. 10005–10008.
- Wang X., Quinn P. J. Vitamin E and its function in membranes // Prog. Lipid Res. 1999. Vol. 38, N 4. P. 309–336.
- Yang N. Y. J., Desai A. D. Effect of high levels of dietary vitamin E on liver and plasma lipids and fat soluble vitamins in rats // J. Nutr. 1977. Vol. 107. P. 1418–1426.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Баишникова Ирина Валерьевна

ведущий биолог
ИБ КарНЦ РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: iravbai@mail.ru
тел. (8142) 573107

Сергина Светлана Николаевна

научный сотрудник, к.б.н.
ИБ КарНЦ РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: cvetnick@yandex.ru
тел. (8142) 573107

Ильина Татьяна Николаевна

старший научный сотрудник, к.б.н.
ИБ КарНЦ РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: ilyina@bio.krc.karelia.ru
тел. (8142) 573107

Тютюнник Николай Николаевич

главный научный сотрудник, д.с.-х.н., профессор
ИБ КарНЦ РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: tyutyunnik@krc.karelia.ru
тел. (8142) 573107

Илюха Виктор Александрович

зав. лаб. экологической физиологии животных,
д.б.н.
ИБ КарНЦ РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: ilyukha@krc.karelia.ru
тел. (8142) 573107

Baishnikova, Irina

Institute of Biology, Karelian Research Center,
Russian Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: iravbai@mail.ru
tel. (8142) 573107

Sergina, Svetlana

Institute of Biology, Karelian Research Center,
Russian Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: cvetnick@yandex.ru
tel. (8142) 573107

Ilyina, Tatyana

Institute of Biology, Karelian Research Center,
Russian Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ilyina@bio.krc.karelia.ru
tel. (8142) 573107

Tyutyunnik, Nikolay

Institute of Biology, Karelian Research Center,
Russian Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: tyutyunnik@krc.karelia.ru
tel. (8142) 573107

Ilyukha, Victor

Institute of Biology, Karelian Research Center,
Russian Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ilyukha@krc.karelia.ru
tel. (8142) 573107