

УДК 577.161.3:599

## **ТОКОФЕРОЛ В ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЯХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ РАЗЛИЧНОГО ЭКОГЕНЕЗА**

**Т. Н. Ильина, Т. Р. Руоколайнен, В. В. Белкин, И. В. Баишникова**

*Институт биологии Карельского научного центра РАН*

Исследована концентрация витамина Е ( $\alpha$ -токоферол) в печени, почках, сердечной и скелетной мышцах 23 видов млекопитающих, которые обитают в природных условиях или разводятся в зоокультуре. У большинства видов наиболее высокое содержание токоферола обнаруживается в печени и почках. Выявлены существенные отличия в распределении и уровне токоферола, в том числе и у систематически близких видов, связанные, вероятно, с экологическими особенностями животных. Результаты позволяют рассматривать токоферол как один из факторов поддержания на стационарном уровне системы природных антиоксидантов.

**Ключевые слова:** токоферол, антиоксиданты, млекопитающие, виды, адаптация.

**T. N. Ilyina, T. R. Ruokolainen, V. V. Belkin, I. V. Baishnikova.  
TOCOPHEROL IN PHYSIOLOGICAL ADAPTATION OF MAMMALS WITH  
DIFFERENT ECOGENESIS**

The vitamin E ( $\alpha$ -tocopherol) concentration was investigated in liver, kidney, heart and skeletal tissues of 23 mammal species, some of them living in the wild and others farm-bred. In most of the species the tocopherol level was the highest in liver and kidneys. Some significant differences were found in the tocopherol distribution and content, even among taxonomically close species. They were mainly due to ecological peculiarities of the animals. The research data show that tocopherol is an important factor for maintaining the natural antioxidant system at a static level.

**Key words:** tocopherol, antioxidants, mammals, species, adaptation.

---

### **Введение**

В естественной среде обитания обмен веществ и процессы, обеспечивающие его осуществление в животном организме, протекают в сложной и динамичной обстановке и находятся под влиянием многих факторов. Поддержание устойчивого обмена в постоянно меняющихся условиях невозможно без специальных адаптаций, позволяющих отдельному организму приспособиться к воздействию факторов среды. При этом адаптивные механизмы скла-

дываются как интегрированный результат поведения и физиологических реакций отдельных особей данного вида на основе непрерывного потока информации о состоянии внешней среды [Шилов, 1985].

Одним из биохимических показателей адаптации к окружающей среде является содержание витаминов в тканях животных, которое, по всей вероятности, в значительной степени зависит от экологической специализации вида. Существующее видовое многообразие животных обуславливает неоднородное участие витами-

нов в различных звеньях клеточного обмена в организме, представляющих биохимическую основу их влияния на физиологические процессы [Чаговец, Лахно, 1968]. Так, адаптация к различным факторам среды сопровождается повышением антиокислительной активности липидов, которая зависит от состава и содержания в них основного природного антиоксиданта – витамина Е, входящего в группу так называемых пищевых антиоксидантов, потребность в которых удовлетворяется поступлением с пищей. Растительные животные являются первичными потребителями продуцентов витаминов, а плотоядные получают витамины, синтезированные растениями, поедая других животных.

В живых тканях витамин Е выполняет роль биологического антиоксиданта, препятствующего развитию нерегулируемых, цепных свободнорадикальных процессов перекисного окисления ненасыщенных тканевых липидов (ПОЛ). В то же время активные формы кислорода можно отнести к естественным стресс-агентам окружающей среды, поэтому существующее в клетке оптимальное соотношение между продукцией супероксида и его улавливанием в процессах метаболизма рассматривается как отражение эволюционно сложившейся потребности организма. Известная двойственность анти- и прооксидантного действия токоферола позволяет рассматривать его не только как антиоксидант, но и как соединение, поддерживающее процессы ПОЛ на определенном стационарном уровне, способствующее тем самым сохранению динамического равновесия антиоксидантного статуса организма [Халмурадов и др., 1980; Надилов, 1991; Меньшикова и др., 2006].

У млекопитающих характер распределения витамина Е в организме, где основной его формой в тканях является  $\alpha$ -токоферол, может иметь существенные различия.

Эндогенный фон витамина Е характеризует особенности обмена в зависимости от физиологических процессов и биологических функций органов и тканей, видовой принадлежности, экологических особенностей животных и целого ряда других факторов. Среди многочисленных исследований содержания витамина Е в тканях человека, лабораторных или одомашненных животных работы, посвященные изучению уровня токоферола у диких млекопитающих, встречаются достаточно редко. Нами представлены результаты исследования содержания  $\alpha$ -токоферола в органах и тканях видов животных как сравнительно недавно введенных в зоокультуру и не утративших черт своих диких предков, так и обитающих в природных условиях млекопитающих различных таксономических групп.

## Материалы и методы

Объектами исследования были 23 вида млекопитающих: американская норка (*Mustela vison* Briss.), соболь (*Martes zibellina* L.), песец (*Alopex lagopus* L.), обыкновенная лисица (*Vulpes vulpes* L.), енотовидная собака (*Nyctereus procyonoides* Gray), нутрия (*Myocastor coypus* Molina), кролик (*Leporidae* Fischer), шиншилла (*Chinchilla* Bennett), разводимые в зоокультуре; американская норка, куница (*Martes martes* L.), ласка (*Mustela nivalis* L.), волк (*Canis lupus* L.), енотовидная собака, бурый медведь (*Ursus arctos* L.), канадский (*Castor Canadensis* Kuhl) и европейский (*C. fiber* L.) бобры, ондатра (*Ondatra zibethica* L.), заяц-беляк (*Lepus timidus* L.), водяная кутора (*Neomys fodiens* Penn.), буроzubка средняя (*Sorex caecutiens* Laxm.), крот (*Talpa europaea* L.), усатая ночница (*Myotis mystacinus* Kuhl), северный кожанок (*Vespertilio nilssoni* Kyserling et Blasius), бурый ушан (*Plecotus auritus* L.), добытые в природе.

Исследовалось содержание витамина Е в печени, почках, сердце и скелетной мышце. Взятые образцы тканей замораживали и хранили при температуре – 25° С до проведения анализа. Концентрацию  $\alpha$ -токоферола в тканях определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии [Скурихин, Двинская, 1989]. Хроматографическое разделение осуществляли на микроколоночном хроматографе с ультрафиолетовым детектором. Элюентом служила смесь гексана с изопропанолом. Для построения калибровочных кривых использовали стандартные растворы  $\alpha$ -токоферола (Sigma, США). Результаты обрабатывали общепринятыми методами вариационной статистики [Ивантер, Коросов, 2003].

## Результаты и обсуждение

Выявлены видовые различия в распределении витамина Е в тканях млекопитающих различных систематических групп, связанные, как правило, с экологическими особенностями вида.

Низкий уровень  $\alpha$ -токоферола обнаружен в печени насекомоядных (кутора, средняя буроzubка, крот, летучие мыши), а в некоторых тканях у этих животных витамин Е не детектировался. Не выявлено существенных различий в содержании токоферола в печени наземной средней буроzubки и куторы, полуводного млекопитающего, способного к нырянию [Гуреев, 1963; Галанцев, 1977]. У крота содержание витамина Е в печени, являющейся депонирующим органом, было самым низким (табл.).

Концентрация  $\alpha$ -токоферола в органах и тканях млекопитающих, мкг/г

№	Вид	n	Органы и ткани			
			печень	почки	сердце	мышца
1	Бурозубка средняя	1	5,5			
2	Кутора	1	5,4	0		
3	Крот	4	2,83 ± 0,59	0	0	4,25 ± 2,15
4	Усатая ночница	3	9,71 ± 4,12	4,35**		4,7**
5	Северный кожанок	5	12,30 ± 8,02	15,58 ± 8,84	13,68 ± 1,63	5,99 ± 0,03
6	Бурый ушан	2	7,59 ± 3,54	4,91 ± 2,69	11,74**	3,20 ± 0,70
7	Заяц-беляк	2	12,1 ± 5,1	9,5 ± 3	4,7 ± 1,1	4,55 ± 0,95
8	Кролик	3	22,83 ± 15,05	12,33 ± 8,03	10,85 ± 2,55	7,8 ± 2
9	Бобр европ.	4	12,475 ± 3,60	15,425 ± 6,05	12,3 ± 3,76	0
10	Бобр канад.	4	8,425 ± 2,68	8,8 ± 0,64	7,85 ± 1,63	2,2 ± 1,74
11	Нутрия	4	23,65 ± 2,03	24,65 ± 2,24	28,38 ± 1,85	26,65 ± 1,93
12	Шиншилла	4	32,6 ± 2,64	31,7 ± 4,11	33 ± 2,44	31,3 ± 2,48
13	Ондатра	2	8,39 ± 0,37	19,12 ± 7,21	9,95 ± 3,96	20,74 ± 12,72
14	Куница	2	30,8 ± 3,82	11,91 – 26,33*		8,02 – 33,45*
15	Норка амер. (клеточная)	5	41,18 ± 5,59	15,2 ± 2,55	7,25 ± 1,03	5,85 ± 2,51
16	Норка амер. (дикая)	3	56 ± 11,90	55,4 ± 15,49	31,68 ± 4,60	24,76 ± 4,30
17	Соболь	10	29,45 ± 3,24	94,9 ± 7,58	53,13 ± 8,69	33,83 ± 9,69
18	Ласка	1	7,25	51,76 ± 4,09	28,61 ± 1,43	5,91 ± 0,59
19	Волк	2	9,93 – 139,6*	34,83	17,04	7,17
20	Лисица	5	38,1 ± 2,71	0 – 19,66*	6,59 ± 2,62	0,29**
21	Песец	5	38,58 ± 3,84	77,78 ± 10,59	27,31 ± 2,27	27,6 ± 2,67
22	Енотовидная собака (дикая)	1	93,2	138,76 ± 15,08	34,6 ± 6,77	35,4 ± 6,84
23	Енотовидная собака (клеточная)	6	16,02 ± 2,4	40,5	27,5	29,4
24	Медведь	4	49,27 ± 19,22	66,23 ± 23,07	11,73 ± 0,78	17,09 ± 2,25
			17,4 – 97,2*	11,28 ± 4,54	18,29 ± 10,94	13,9 ± 10,94
				2,9 – 23,8*	4,7 – 50,6*	4,3 – 27,0*
25	Лось	8	6,35 ± 5,56	11,21 ± 12,54	5,64 ± 2,98	8,48 ± 11,41
				3,3 – 43,5*		0 – 37,7*

\* Минимальное и максимальное значения.

\*\* Исследован один образец.

Следует учесть, что насекомоядные, с одной стороны, используют корма, при потреблении которых накопление токоферола в тканях ограничено, а с другой – имеют чрезвычайно высокий уровень метаболизма, связанный с активным образом жизни и высокой подвижностью, при котором потребление кислорода примерно в 4 раза выше, чем у мелких грызунов сравнимого размера [Ивантер и др., 1985]. В результате такого интенсивного кислородного метаболизма у землероек, самых мелких млекопитающих, реакции окисления в тканях идут очень быстро – токоферол присоединяет активные формы кислорода, тем самым препятствуя влиянию гидроперекисей [Надиров, 1991]. Можно предположить, что включение токоферола в обменные процессы, в частности участие его в подавлении продукции активированных кислородных метаболитов, является у насекомоядных как одних из древнейших млекопитающих [Гуреев, 1963] наиболее ранним в хронологическом отношении и следует, вероятно, рассматривать в качестве биохимической адаптации, возникшей уже на начальной стадии эволюции высших позвоночных.

Одной из особенностей изучаемых нами животных является сезонность их жизненного цикла, включающая четкую приуроченность периода размножения к определенному времени

года и связанные с этим изменения в ряде физиологических систем. Так, содержание токоферола у летучих мышей, единственных из млекопитающих, способных к активному полету, исследовалось в состоянии гибернации в ранний весенний период. Концентрация  $\alpha$ -токоферола в тканях была близка к значениям у представителей насекомоядных. В период гибернации у зимоспящих рукокрылых наблюдается снижение уровня метаболизма, когда основным источником энергии являются жиры, где содержание токоферола достаточно велико. У гибернирующих животных интенсивность липолиза поддерживается на уровне, необходимом для постоянного, хотя и пониженного снабжения тканей энергией. Процессы обмена веществ при гибернации замедляются вследствие комплекса физиологических и биохимических перестроек, направленных на экономию энергозатрат. На протяжении зимней спячки происходит постепенная подготовка организма, и в первую очередь половой системы животных к размножению. Существует взаимосвязь между состоянием системы размножения и временем выхода животных из спячки [Ануфриев, 2008]. При дефиците токоферола в организме возникают нарушения функции размножения, поэтому сохранение определенного уровня витамина Е необходимо для готовящихся

ся к размножению животных. Можно предположить, что установленное в тканях содержание токоферола демонстрирует адекватную обеспеченность витамином организма животных в конце зимовки. В то же время анализ индивидуальных данных показал, что концентрация токоферола у самки усатой ночницы была в 2–4 раза выше, чем у самцов. Увеличение содержания токоферола в весенний период было обнаружено и у млекопитающих, не впадающих в спячку [Теплый, 1979; Ильина и др., 2007].

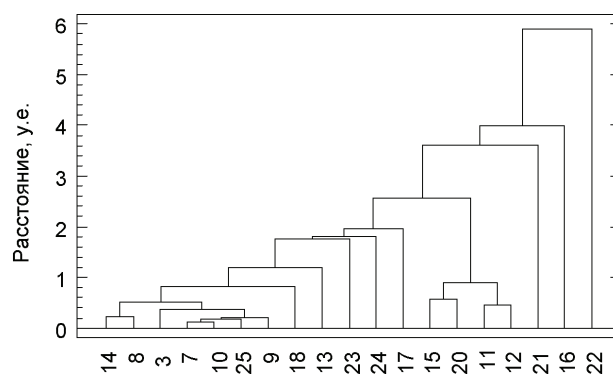
У зайца-беляка, типичного наземного представителя млекопитающих, максимальная концентрация  $\alpha$ -токоферола выявлена в печени, затем по убыванию в почках, сердечной и скелетной мышцах. Такое же распределение витамина Е, характерное для многих животных [Надилов, 1991; Меньщикова и др., 2006; Ильина и др., 2008], было обнаружено и у другого представителя отряда Зайцеобразные – кролика.

Грызуны являются самым многочисленным и широко распространенным отрядом млекопитающих, представители которого занимают самые разнообразные экологические ниши. Нами исследовано содержание витамина Е в тканях пяти представителей этого отряда – европейского и канадского бобров, ондатры, нутрии и шиншиллы.

Содержание токоферола в тканях могут изменять различные внешние воздействия, в том числе и гипоксические состояния, являющиеся частым событием в жизни ныряющих млекопитающих. У относящихся к амфибионтам бобров и ондатры, значительно отличающихся по образу жизни от сухопутных млекопитающих, более высокое содержание  $\alpha$ -токоферола установлено в почках, что характерно для полуводных животных [Туманов, 2003]. В то же время при сравнительном анализе содержания  $\alpha$ -токоферола у европейского и канадского бобров отмечена разница между этими родственными видами (рис.). Исследования показали, что содержание витамина Е во всех изученных органах было выше у европейского бобра. В сердечной мышце уровень витамина Е был высоким у бобров обоих видов, в то время как в скелетной токоферол обнаружен только у канадского бобра. Такое распределение  $\alpha$ -токоферола отражает, очевидно, интенсивность окислительных процессов в тканях, обусловленных адаптацией к вынужденной гипоксии-реоксигенации при нырянии, когда потребление миокардом кислорода снижается с последующим за этим увеличением, сопровождающимся генерацией эндогенных кислородных радикалов и повышением потребности в антиоксидантах [Ikeda et al., 2004].

Ранее отмечалось, что запасы кислорода в мышцах ныряльщиков превышают его запасы в

крови, но под водой они быстро истощаются, в результате чего мышцы начинают покрывать энергетические затраты гликолитическим путем [Галанцев, 1977; Хочачка, Сомеро, 1977]. Состояние гипоксии-реоксигенации вызывает усиленную утилизацию антиоксиданта, интенсивность которой в тканях различна, что объясняет удовлетворение потребности сердечной ткани в токофероле в первую очередь. Очевидно, что сердце обладает не только высоким уровнем окислительного метаболизма, но и совершенной антиоксидантной защитой, обеспечивающей большую защищенность сердечной мышцы по сравнению со скелетной [Архипенко и др., 1987; Илюха и др., 2010]. В то же время у ондатры концентрация токоферола в мышцах была достаточно высокой, но количественно отличалась у двух исследованных особей – у самца содержание витамина в четыре раза превышало этот показатель в мышцах самки. Высокое содержание токоферола обнаружено в тканях разводимых в зоокультуре шиншиллы и нутрии, что, видимо, связано как с экзогенным поступлением, так и с экогенезом этих видов – природной средой обитания шиншиллы является высокогорье, а нутрия, как бобр и ондатра, относится к полуводным видам. Характерно, что на дендрограмме шиншилла и нутрия также оказались в одном кластере (см. рис.). Очевидно, что уровень витамина Е в тканях и органах животных, отличающихся по образу жизни, является отражением экологических особенностей и зависит от уровня обменных процессов, которые связаны с процессом адаптации к условиям вынужденной гипоксии, подразумевающей комплекс морфологических и биохимических изменений организма [Галанцев, 1977; Ikeda et al., 2004].



Дендрограмма сходства изученных видов (цифры на дендрограмме соответствуют нумерации животных в табл.)

Значительные межвидовые различия обнаружены в распределении токоферола в органах представителей семейства Куны (куница, американская норка, соболь, ласка), животных,



близких по массе тела, но различных по экогенезу: норку относят к околоводным видам, куница, ласка и соболь – типичные сухопутные представители хищных млекопитающих. Следует отметить, что у дикой норки содержание токоферола в тканях было выше, чем у разводимой в неволе, но общий характер распределения  $\alpha$ -токоферола в органах диких и введенных в зоокультуру норок, несмотря на длительное их разведение в искусственных условиях, был практически одинаков. Содержание  $\alpha$ -токоферола в тканях куницы было значительно ниже, чем у норки. Существенные межвидовые различия наблюдались и в характере его распределения – если у куницы максимальная концентрация токоферола обнаружена в печени, то у норки, как дикой, так и разводимой в неволе, более высокий уровень витамина Е был в почках. Среди близких по размеру хищников у амфибионтов относительная масса почек больше, что связано с их усиленной функциональной деятельностью, в том числе и с потреблением кормов, содержащих высокий процент воды [Туманов, 2003]. Интересно отметить, что высокое содержание токоферола также обнаружено в почках ласки и соболя. Особый интерес вызывает установленная нами более высокая концентрация токоферола в тканях дикой норки по сравнению с клеточной. Возможно, в данном случае способ регуляции антиоксидантного потенциала обеспечивается в первую очередь с помощью эндогенных систем, где роль токоферола весьма значительна как наиболее биологически оправданного защитного механизма [Чаговец, Лахно, 1968; Закарян и др., 2002].

Существенные различия в распределении витамина Е в тканях обнаружены у представителей семейства Собачьи. Максимальная концентрация токоферола выявлена в печени волка. Интересно, что у этой же особи в почках, где обычно у собачьих наблюдается высокий уровень витамина Е [Schweigert, Thomann, 1995], его обнаружено не было, в то время как у другой особи содержание токоферола в почках превышало уровень витамина в печени. Такое перераспределение токоферола у волка связано, вероятно, с очень активным образом жизни этих животных и интенсивным расходом энергии на добывание пищи при наличии большого защитного эффекта на уровне основных органов. У песца и лисицы наиболее высокая концентрация  $\alpha$ -токоферола обнаружена в почках, имеющих существенное значение в регуляции обмена токоферола [Никифорова и др., 1993], причем у песца она была максимальной по сравнению с другими животными. Уровень токоферола у лисицы был ниже не только в почках, но и в сердечной и скелет-

ной мышцах. Причины существующих тканевых различий в накоплении токоферола у разных видов могут заключаться в разном притоке липидов плазмы к тканям для удовлетворения их энергетических потребностей [Надилов, 1991]. У песцов энергетические затраты на работу почек более значительны, чем у животных boreального климата, что, очевидно, связано с особенностями функционирования этого органа у аборигенов Арктики [Наточин, 1982]. Здесь имеет место повышение у этих видов теплопродукции в скелетной мускулатуре и висцеральных органах, из которых печень и почки занимают ведущее место. При сравнении морфологического строения скелетной мускулатуры песца с другими видами обнаруживается высокая плотность митохондрий на единицу площади [Kaya et al., 1994], являющаяся, очевидно, структурной базой для осуществления химической терморегуляции в случае такой необходимости. Ранее различия между песцом и лисицей также установлены в активности антиоксидантных ферментов в органах [Илюха, 2001].

Высокая концентрация токоферола отмечена в тканях енотовидной собаки, причем содержание витамина Е у дикого представителя вида в печени, сердечной и скелетной мышцах было значительно выше, чем у разводимых в зоокультуре. Подобный факт наблюдался при сравнении дикой и клеточной норки. Вероятно, этим объясняется и близкое расположение диких представителей двух видов на дендрограмме (см. рис.). В природе енотовидная собака всеядна, питается растительной и животной пищей, к тому же является единственным представителем собачьих, для которого характерен зимний сон. Летом енотовидные собаки откармливаются, и к зиме их вес увеличивается за счет жира, запасы которого определяют выживание зимой и эффективность репродукции в весенний период. У диких животных изменение массы тела является естественной частью их циркадных ритмов, регулируемых таким фактором, как фотопериод, с этим же связаны и сезонные изменения основного обмена [Mustonen et al., 2007; Ильина и др., 2007]. Исследованная дикая енотовидная собака была добыта в конце сентября в период увеличения запасов жира, отличающегося высоким содержанием витамина Е, накопление которого в организме служит одной из существенных причин, вызывающих спячку [Слоним, 1979; Калабухов, 1985].

У другого спящего зимой хищника – медведя – наиболее высокая концентрация витамина Е обнаружена в печени и сердце. Медведи, в систематическом отношении представляющие примитивную форму среди хищников по ряду

признаков (эврифагия, зимняя спячка) [Слоним, 1952; Новиков, 1963], по характеру двигательной активности также значительно отличаются от собачьих и куньих, которые активны в течение всего года и обладают более высокими показателями обменных процессов [Калабухов, 1985; Туманов, 2003]. У медведя во время гибернации обмен веществ снижается до 25% от базовых значений, что позволяет ему переживать от 5 до 7 месяцев не только без пищи и воды, но и без мочеиспускания и дефекации [Tjøien et al., 2011]. Чем больше подвижность и выше уровень метаболизма, тем быстрее идут реакции окисления и накопления продуктов распада в функционирующих органах, которые инициируют активацию антиоксидантной системы. Этим, вероятно, обусловлено более высокое содержание  $\alpha$ -токоферола в органах собачьих. Различия между собачьими и медвежьими по уровню витамина Е установлены и в сыворотке крови [Crissey et al., 2001].

У многих хищных млекопитающих концентрация  $\alpha$ -токоферола в сердечной мышце превышает содержание в скелетной. Такая закономерность отражает интенсивность аэробного обмена в миокарде, где его уровень значительно выше по сравнению со скелетной мышцей. Сердце как непрерывно функционирующий орган обладает не только высоким уровнем окислительного метаболизма, но и эффективной антиоксидантной защитой [Архипенко и др., 1987], что обуславливает более высокий уровень токоферола в этом органе. Вместе с тем у медведя концентрация  $\alpha$ -токоферола в сердце превышала его содержание не только в скелетной мышце, но и в почках, отличающихся высоким содержанием токоферола у многих видов млекопитающих. Очевидно, это связано с физиологическими особенностями функционирования миокарда у этих крупных хищников. Так, во время спячки скорость сердечных сокращений медведя падает с 55 до 9 ударов в минуту, сопровождается значительной дыхательной аритмией сердечного ритма и на выдохе пауза между сердечными сокращениями может составлять до 20 с [Tjøien et al., 2011]. Состояние гипоксии для медведя в период гибернации является естественным, что обуславливает в том числе и характер распределения токоферола в организме.

Единственным исследованным видом из отряда Парнокопытные был лось – самый крупный представитель семейства Олени. В осенне-зимний период было исследовано 6 взрослых особей (3 самца, 3 самки) и 2 самца-сеголетка. У взрослых лосей обнаружена более высокая концентрация витамина Е в почках по сравнению с печенью, а у молодых животных содержание токоферола в печени превышало

его концентрацию в других органах. Концентрация токоферола в скелетной мышце у самок и молодых самцов была практически такой же, как в сердечной, а у взрослых самцов значительно превышала этот уровень. Такой характер распределения свидетельствует об интенсивном аэробном обмене в обеих мышечных тканях у животных с высоким уровнем метаболизма, сочетающимся с надежным функционированием антиоксидантной системы, составной частью которой является токоферол.

При изучении диких млекопитающих сложно создать условия, при которых группа исследуемых животных была бы достаточно многочисленна и однородна, и в ряде случаев получена достаточно высокая вариабельность концентрации токоферола, поэтому иной раз для малых выборок более информативными являются минимальные и максимальные значения показателя (см. табл.). Существующие внутривидовые колебания связаны с целым рядом факторов, к которым в первую очередь можно отнести различия в уровне питания отдельных особей, обитающих в природных условиях, а также их физиологическое состояние, возраст, сезон года и ряд других показателей.

Результаты исследований показывают, что содержание витамина Е в органах и тканях млекопитающих варьирует в весьма широких пределах. В распределении  $\alpha$ -токоферола в тканях и органах типичных сухопутных млекопитающих и амфибионтов установлены значительные различия, которые являются, очевидно, отражением экологических особенностей, связанных у полуводных с процессом пребывания и выживания животных под водой [Галанцев, 1977]. Наиболее высокая концентрация  $\alpha$ -токоферола обнаружена в тканях хищников, у грызунов, зайцеобразных и насекомоядных она значительно ниже, что определяет близкое положение видов на дендрограмме (см. рис.). Частная гетеротрофность млекопитающих разных таксономических групп определяет у них, очевидно, различный уровень специального  $\alpha$ -токоферолпереносящего белка, механизмы регуляции содержания которого в клетках, как предполагается, связаны с развитием окислительного стресса [Меньщикова и др., 2006]. Это подтверждается имеющимися в литературе данными, указывающими на неодинаковую активность процессов ПОЛ в органах разных видов млекопитающих, что связывают с различиями в уровне компонентов антиоксидантной защиты, в том числе витамина Е [Никифорова и др., 1993; Закарян и др., 2002; Ильина и др., 2008]. Основным фактором, определяющим потребность в токофероле, является содержание полиненасыщенных жирных кислот в тка-

нях организма, которые по своему составу существенно отличаются у разных видов животных [Калабухов, 1985; Надиров, 1991]. Потребление кислорода организмом зависит от уменьшения содержания этих кислот, так как он расходуется на образование пероксида в фосфолипидах – функционально активной структуры мембран. Токоферол, являясь составным компонентом субклеточных мембран, также расходуется в процессе окисления, причем его способность раньше других антиоксидантов расходоваться в окислительных реакциях, протекающих в липидах, определяет его высокую биологическую активность [Халмуратов и др., 1980; Надиров, 1991; Меньщикова и др., 2006]. Существует положительная корреляция между продолжительностью жизни животных и концентрацией в тканях антиоксидантов, в том числе  $\alpha$ -токоферола [Cutler, 1991].

Таким образом, установленный в тканях и органах исследованных млекопитающих уровень витамина Е следует, вероятно, рассматривать как отражение эволюционно сложившейся потребности организма, при котором обеспечивается высокая эффективность функционирования метаболических систем, направленная на поддержание оптимального энергетического баланса в условиях среды обитания, характерной для данного вида. Концентрация витамина Е в тканях млекопитающих в значительной степени зависит от экологической специализации и эволюционной организации вида, являясь одним из биохимических показателей адаптации животных к окружающей среде.

*Работа поддержана грантами: РФФИ № 10-04-000913, Президиума РАН «Биологическое разнообразие» № г.р. 01200955235, 01200955236, ОБН РАН № г.р. 01200955939, ФЦП ГК № 02.740.11.0700.*

## Литература

Ануфриев А. И. Механизмы зимней спячки мелких млекопитающих Якутии / Ред. Н. Г. Соломонов. Новосибирск: изд-во СО РАН, 2008. 158 с.

Архипенко Ю. В., Джапаридзе Л. М., Гуткин Д. В. и др. Сравнительная оценка влияния недостаточности витамина Е на перекисное окисление липидов и транспорт  $\text{Ca}^{2+}$  в сердечной и скелетной мышцах // *Вопр. мед. хим.* 1987. № 1. С. 122–126.

Галанцев В. П. Эволюция адаптаций ныряющих животных. Эколого- и морфофизиологические аспекты. Л., 1977. С. 1–191.

Гуреев А.А. Отряд Insectivora – Насекомоядные // *Млекопитающие фауны СССР / Ред. Е. Н. Павловский. М.; Л., 1963. С. 54–122.*

Закарян Н. Е., Айвазян Н. М., Карагезян К. Г. Сравнительный анализ активности супероксидсму-

тазы в тканях высших позвоночных // *Докл. Академии наук.* 2002. Т. 382, № 2. С. 264–266.

Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Эколого-морфологические и физиологические аспекты. Л., 1985. 318 с.

Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск, 2003. 303 с.

Илюха В. А. Супероксидсмутаза и каталаза в органах млекопитающих различного экогенеза // *Журн. эвол. биохимии и физиологии.* 2001. Т. 37, № 3. С. 183–186.

Илюха В. А., Калинина С. Н., Ильина Т. Н. и др. Участие антиоксидантной системы в адаптациях млекопитающих к различному уровню кислорода: ныряние, спячка и высокогорное происхождение // *Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: мат-лы III Междунар. конф. (Петрозаводск, 22–26 июня 2010 г.)* Петрозаводск, 2010. С. 65–66.

Ильина Т. Н., Илюха В. А., Калинина С. Н. и др. Влияние генотипа на сезонные изменения антиоксидантной системы и изоферментного спектра лактатдегидрогеназы американских норок (*Mustela vison* Schreber, 1977) // *Вестник ВОГиС.* 2007. Т. 11, № 1. С. 145–154.

Ильина Т. Н., Руоколайнен Т. Р., Белкин В. В. Содержание токоферола в тканях млекопитающих различного экогенеза // *Журн. эвол. биохимии и физиологии.* 2008. Т. 44, № 6. С. 577–581.

Калабухов Н. И. Спячка млекопитающих. М., 1985. С. 194–225.

Меньщикова Е. Б., Ланкин В. З., Зенков Н. К. и др. Окислительный стресс. Прооксиданты и антиоксиданты. М.: Слово, 2006. 556 с.

Надиров Н. К. Токоферолы и их использование в медицине и сельском хозяйстве. М., 1991. 336 с.

Наточин Ю. В. Водно-солевой гомеостаз: эволюция и экология: Препринт науч. доклада на VI Всесоюз. конф. по экол. физиологии. Сыктывкар, 1982. С. 1–48.

Никифорова Н. В., Кирпатовский В. И., Севрюков Е. А. Содержание витамина Е в корковом и мозговом слоях почек млекопитающих // *Бюл. экспер. биол. и медицины.* 1993. № 3. С. 245–246.

Новиков Г.А. Отряд Carnivora – Хищные // *Млекопитающие фауны СССР / Ред. Е.Н. Павловский. М.; Л., 1963. С. 740–895.*

Скурихин В. Н., Двинская Л. М. Определение  $\alpha$ -токоферола и ретинола в плазме крови сельскохозяйственных животных методом микроколоночной высокоэффективной жидкостной хроматографии // *С.-х. биология.* 1989. № 4. С. 127–129.

Слоним А. Д. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. М.; Л., 1952. 327 с.

Слоним А. Д. Факторы, вызывающие спячку, засыпание и пробуждение // *Экологическая физиология животных.* Л.: Наука, 1979. Ч. I. С. 183–187.

Теплый Д. Л. Влияние витамина Е на проницаемость гемато-энцефалического барьера // *Физиол. журнал СССР.* 1979. Т. 65, № 10. С. 1506–1512.

Туманов И. Л. Биологические особенности хищных млекопитающих России. СПб: Наука, 2003. 448 с.

Халмуратов А. Г., Тоцкий В. Н., Чаговец Р. В. Транспорт жирорастворимых витаминов. Киев, 1980. 216 с.

Хочачка П., Сомеро Д. Стратегия биохимической адаптации. М., 1977. 398 с.

Чаговец Р. В., Лакно Е. В. Происхождение экзогенности витаминов и ее биологическое значение // Вопр. питания. 1968. № 1. С. 3–9.

Шиллов И. А. Физиологическая экология животных. М.: Высшая школа, 1985. 328 с.

Crissey S., Ange K., Slifka K. et al. Serum concentrations of vitamin D metabolites, vitamins A and E, and carotenoids in six canid and four ursid species at four zoos // Comp. Biochem. Physiol. & Mol. Integr. Physiol. 2001. Vol. 128, N 1. P. 155–165.

Cutler R. G. Antioxidant and aging // Am. J. Clin. Nutr. 1991. 53. P. 373–379.

Ikeda M., Nakabayashi K., Shinkai M. et al. Supplementation of antioxidant prevents oxidative stress

during a deep saturation dive // Tohoku J. Exp. Med. 2004. 203. P. 353–357.

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, N 1. P. 69–81.

Mustonen A.-M., Kakela R., Kakela A. et al. Lipid Metabolism in the Adipose Tissues of a Carnivore, the Raccoon Dog, During Prolonged Fasting // Exp. Biol. Med. 2007. Vol. 232. P. 58–69.

Schweigert F. J., Thomann E.. Organ distribution of vitamins A and E in carnivores. // Scientifur. 1995. Vol. 19, N 4. P. 309.

Tøien Ø., Blake J., Edgar D. M. et al. Hibernation in Black Bears: Independence of Metabolic Suppression from Body Temperature // Science. 2011. Vol. 331, N 6019. P. 906–909.

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### **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

### **Руоколайнен Татьяна Рудольфовна**

ведущий научный сотрудник, к.б.н.  
ИБ КарНЦ РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: truok@krc.karelia.ru  
тел. (8142) 571879

### **Белкин Владимир Васильевич**

ведущий научный сотрудник, к.б.н.  
ИБ КарНЦ РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: ffyodor@krc.karelia.ru  
тел. (8142) 573140

### **Баишникова Ирина Валерьевна**

ведущий биолог  
ИБ КарНЦ РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
тел. (8142) 573107

### **Ilyina, Tatiana**

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

### **Ruokolaynen, Tatiana**

Institute of Biology, Karelian Research Center,  
Russian Academy of Science  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,  
Karelia, Russia  
e-mail: truok@krc.karelia.ru  
tel. (8142) 571879

### **Belkin, Vladimir**

Institute of Biology, Karelian Research Center,  
Russian Academy of Science  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,  
Karelia, Russia  
e-mail: ffyodor@krc.karelia.ru  
tel. (8142) 573140

### **Baishnikova, Irina**

Institute of Biology, Karelian Research Center,  
Russian Academy of Science  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,  
Karelia, Russia  
tel. (8142) 573107