

УДК 599.35/.38 + 591.133.16 (470.22)

ВИТАМИНЫ А И Е У НАСЕКОМОЯДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ, ОБИТАЮЩИХ В КАРЕЛИИ

Т. Н. Ильина, И. В. Баишникова*, А. Е. Якимова

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *iravbai@mail.ru

Изучено содержание витаминов А (ретинол) и Е (α -токоферол) у обитающих в условиях северной периферии ареала пяти видов отряда Насекомоядные (Eulipotyphla), отловленных в летне-осенний период – бурозубок обыкновенной (*Sorex araneus*), средней (*S. caecutiens*) и малой (*S. minutus*), куторы обыкновенной (*Neomys fodiens*) и крота европейского (*Talpa europea*). В органах (печень, почки, сердце, скелетная мышца) сеголеток определяли содержание ретинола и токоферола методом высокоэффективной жидкостной хроматографии. Наибольшее содержание витамина А у всех видов обнаружено в печени, тогда как в почках, сердечной и скелетной мышцах уровень ретинола был значительно ниже. Максимальные значения витамина А обнаружены в печени куторы. Достоверных различий в содержании ретинола между видами не выявлено. Минимальное содержание витамина Е установлено в печени малой бурозубки. Содержание витамина Е в сердце куторы было достоверно выше, чем у других видов землероек и крота. Низкий уровень токоферола в скелетной мышце куторы и крота может быть связан с экологическими особенностями животных. Таким образом, выявленный в тканях исследованных видов мелких насекомоядных млекопитающих уровень витаминов А и Е в значительной степени зависит от экологической специализации и эволюционной организации вида, являясь одним из физиологических показателей адаптации животных к условиям среды обитания.

Ключевые слова: токоферол; ретинол; насекомоядные; сеголетки; антиоксиданты; метаболизм

Для цитирования: Ильина Т. Н., Баишникова И. В., Якимова А. Е. Витамины А и Е у насекомоядных млекопитающих, обитающих в Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 7. С. 28–36. doi: 10.17076/eb1959

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (FMEN-2022-0003).

T. N. Ilyina, I. V. Baishnikova*, A. E. Yakimova. VITAMINS A AND E IN INSECTIVOROUS MAMMALS LIVING IN KARELIA

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *iravbai@mail.ru

The study investigated the content of vitamins A (retinol) and E (α -tocopherol) in 5 species of the order Eulipotyphla captured in the summer-autumn period in the northern

periphery of the range: the common shrew (*Sorex araneus*), the Laxman's shrew (*Sorex caecutiens*), the pygmy shrew (*Sorex minutus*), the Eurasian water shrew (*Neomys fodiens*), and the European mole (*Talpa europea*). The retinol and tocopherol content in the organs (liver, kidney, heart, skeletal muscle) of underyearlings was determined by high-performance liquid chromatography. The highest vitamin A content in all species was found in the liver, while the retinol level in kidneys, cardiac and skeletal muscles was significantly lower. The highest values were found in the liver of the water shrew. No significant differences in the retinol content were found between the species. The lowest vitamin E content was found in the liver of the pygmy shrew. The vitamin E content in the heart of the water shrew was significantly higher than in other shrew species and the mole. The low tocopherol level in the skeletal muscle of the water shrew and the mole may be associated with the ecological characteristics of the animals. Thus, the vitamin A and E levels in tissues of small insectivorous mammals largely depend on the ecological characteristics and evolutionary organization of the species, being one of the physiological indicators of animal adaptation to the environmental conditions.

Keywords: tocopherol; retinol; insectivores; underyearlings; antioxidants; metabolism

For citation: Ilyina T. N., Baishnikova I. V., Yakimova A. E. Vitamins A and E in insectivorous mammals living in Karelia. *Trudy Kareli'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 7. P. 28–36. doi: 10.17076/eb1959

Funding. This study was carried out under state assignment (project № FMEN-2022-0003).

Введение

Благодаря своему широкому распространению в природе мелкие млекопитающие часто являются модельными объектами эколого-физиологических исследований, так как известна их высокая чувствительность к изменениям среды, широкий набор адаптаций и способность к быстрой их реализации в меняющихся условиях. Среда обитания в районах субарктики подвержена глубоким сезонным изменениям, что представляет серьезную проблему для выживания мелких эндотермических позвоночных, так как низкие температуры увеличивают энергетические затраты [Nieminen, Huvärinen, 2000; Schaeffer et al., 2020]. В то же время отмечается, что различия в жизненном цикле между видами мелких млекопитающих особенно проявляются в местообитаниях с высокой сезонностью и обусловлены поведенческими, анатомическими и физиологическими характеристиками животных [Gliwicz, Taylor, 2002].

Малые размеры определяют наиболее общие экологические и физиологические особенности этой группы животных и влияют на многие функции организма [Пантелеев, 1983; Tarakhtii, Davydova, 2007; Frafjord, 2008; Истомин, 2014]. Для оценки их состояния могут применяться различные физиолого-биохимические показатели, среди которых – содержание витаминов в органах и тканях. Витамины А и Е являются органическими компонентами, которые не синтезируются в организме животных и поэтому должны поступать с пищей. В то же время эти витамины играют важ-

ную роль в метаболизме, характеризуются разносторонними физиологическими эффектами и биохимическим действием и составляют неферментативное звено антиоксидантной системы. Витамин Е в организме играет роль основного природного антиоксиданта, является регулятором энергетического метаболизма, обладает выраженным синергизмом с витамином А и предохраняет его от окисления. Содержание витаминов в тканях животных является одним из биохимических показателей адаптации к окружающей среде и в значительной степени зависит от таксономической принадлежности, экологической специализации вида и целого ряда других факторов.

Мелкие насекомоядные млекопитающие являются одними из самых многочисленных представителей фауны позвоночных животных и обладают высоким адаптивным и конкурентным потенциалом. Различные представители отряда насекомоядных могут в значительной степени отличаться друг от друга как по своим биологическим характеристикам, так и по особенностям адаптивных стратегий, обеспечивающих поддержание постоянства внутренней среды организма [Юрчинский, 2022]. Целью исследования было изучение содержания витаминов А и Е в тканях мелких насекомоядных млекопитающих разных видов, обитающих на северной периферии ареала.

Материалы и методы

Объектами изучения послужили представители двух семейств насекомоядных – земле-

ройковых (Soricidae) и кротовых (Talpidae). Исследовали неполовозрелых (сеголетки) представителей следующих видов: бурозубка обыкновенная (*Sorex araneus*) (n = 23), бурозубка средняя (*Sorex caecutiens*) (n = 11), бурозубка малая (*Sorex minutus*) (n = 11), кутора обыкновенная (*Neomys fodiens*) (n = 22), крот европейский (*Talpa europea*) (n = 5), которые были добыты в природных условиях в Республике Карелия (61–63° с. ш., 30–36° в. д.). Отлов животных проводили на экспедиционной базе Института биологии КарНЦ РАН (Республика Карелия, Пряжинский район, деревня Каскеснаволоок) в летне-осенний период – с конца июля по ноябрь. Животных отлавливали стандартными методами [Карасева и др., 2008] в основных типах биотопов, используя стандартные ловушки (давилки) фабричного производства и ловчие канавки, на 1/3 заполненные водой, которые проверялись однократно в течение суток. После этого животных взвешивали и отбирали образцы тканей, которые замораживали до проведения анализа.

Содержание витаминов А (ретинол) и Е (α -токоферол) определяли в печени, почках, сердце и скелетной мышце методом высокоэффективной жидкостной хроматографии [Скурихин, Двинская, 1989]. Детектирование проводили при 292 нм для α -токоферола и 324 нм для ретинола. При построении калибровочных кривых использовали стандартные растворы ретинола и α -токоферола (Sigma-Aldrich, США). Полученные данные обрабатывали с использованием пакетов программ MS Excel 2007 и Statgraphics 5.0. Для статистического анализа применяли критерий Краскела – Уоллиса с последующим попарным сравнением с помощью критерия Манна – Уитни, использовали поправку на множественность сравнений. Данные на графиках представлены в виде индивидуальных значений, медианы и минимального и максимального наблюдаемых значений. Различия считали статистически значимыми при $p < 0,05$. Данные по самцам и самкам анализировали в совокупности.

Исследования выполнены с использованием научного оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты

Исследованные нами насекомоядные различаются как по систематической принадлежности, так и по своему экогенезу и ведут наземный, полуводный или подземный образ жизни. Для мелких насекомоядных выявлено

характерное для многих других видов млекопитающих распределение витаминов А и Е в органах и тканях. Наиболее высокое содержание обоих витаминов обнаруживается в печени, которая является основным депонирующим органом. Достоверных различий по уровню ретинола в печени между сеголетками исследуемых видов насекомоядных не обнаружено, в то время как наиболее высокие значения выявлены у куторы и малой бурозубки (рис. 1). В почках, сердечной и скелетной мышцах уровень витамина А у всех насекомоядных был невысокий или ниже границы определения.

В печени малой бурозубки установлен наиболее низкий уровень витамина Е, который достоверно ниже такового у средней бурозубки и водяной куторы. В почках малой бурозубки содержание токоферола также было ниже, чем у куторы. Содержание витамина Е в сердце куторы было достоверно выше по сравнению с другими видами землероек и кротом. У ряда исследуемых видов высокий уровень витамина Е выявлен в сердечной мышце (рис. 2). Так, статистический диапазон был наиболее широким у куторы и средней бурозубки. Относительно низкий уровень токоферола обнаружен в скелетной мышце крота, что, вероятно, связано с экологическими особенностями вида.

Одним из важнейших физиологических параметров является вес животных. Интенсивность метаболизма обратно пропорциональна массе тела, поэтому у таких мелких млекопитающих, как землеройки, скорость метаболизма очень высокая. Исследуемые нами животные значительно различались по массе тела. Так, средний вес особей малой бурозубки (одного из самых мелких существующих животных) не превышал 3 г, тогда как масса тела отдельных особей крота была больше 60 г (рис. 3). Среди землероек наибольший вес был у водяной куторы, которая является самой крупной землеройкой Европы.

Обсуждение

Исследование мелких насекомоядных млекопитающих выявило значительную вариабельность содержания витаминов А и Е в тканях, что, помимо видовых особенностей, может быть обусловлено физиологическим состоянием животных, уровнем питания, возрастом, сезоном и многими другими факторами. Представители двух исследуемых семейств насекомоядных характеризуются разными стратегиями выживания и различаются по интенсивности метаболизма и активности в среде обитания. Эти различия также находят отражение в содержании антиоксидантов в тканях и органах.

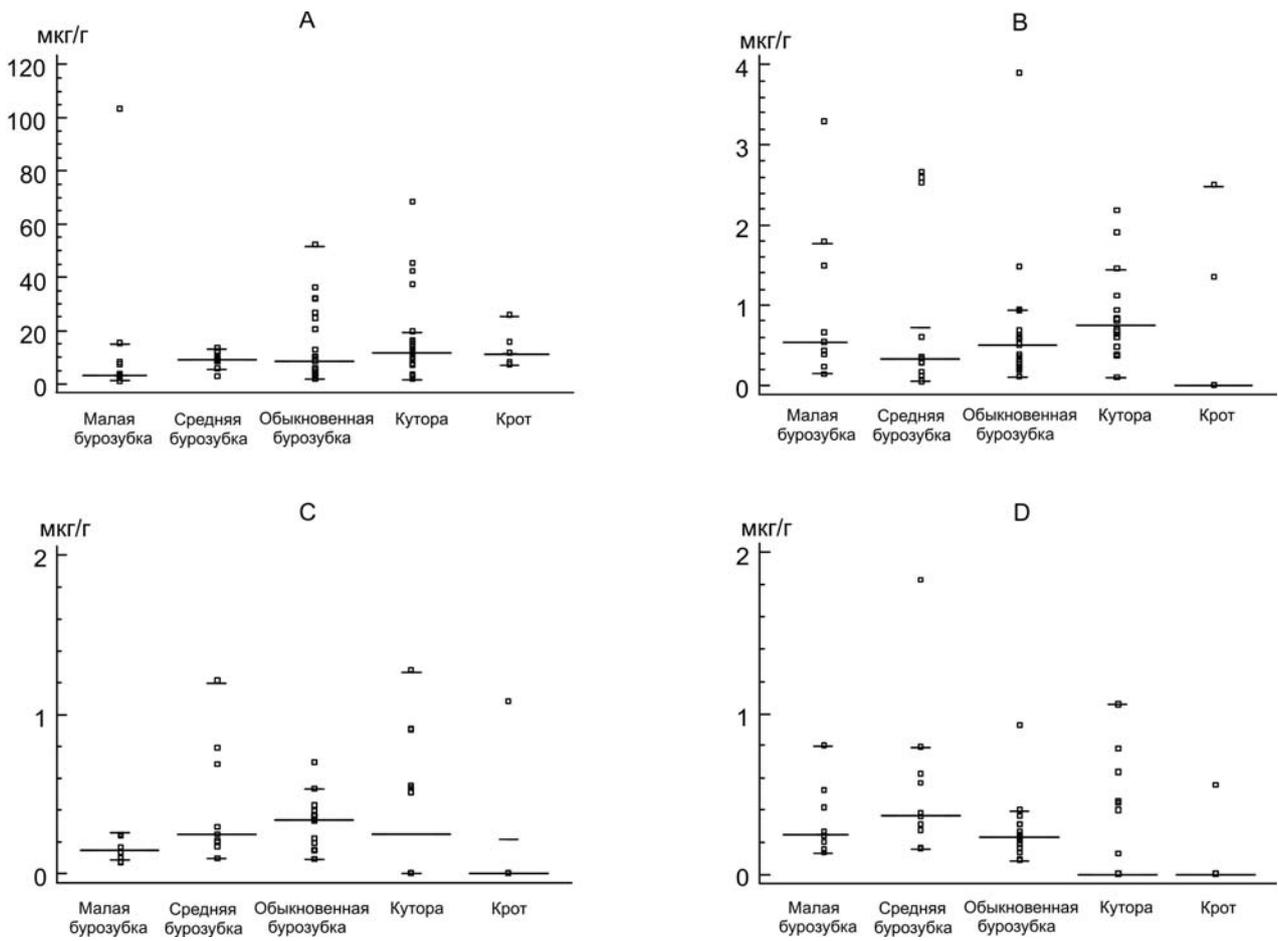


Рис. 1. Содержание витамина А в органах мелких насекомоядных млекопитающих.

Здесь и на рис. 2: А – печень; В – почки; С – сердце; D – скелетная мышца; ° – индивидуальные значения; (—) – медиана; (–) – минимальное и максимальное наблюдаемые значения; в почках, сердце и скелетной мышце у кроты значения содержания ретинола у большинства особей группировались около нуля, поэтому медиана равна нулю

Fig. 1. Vitamin A content in organs of small insectivorous mammals.

Here and in Fig. 2: A – liver; B – kidneys; C – heart; D – skeletal muscle; ° – individual values; (—) – median; (–) – minimum and maximum observed values; in the kidneys, heart and skeletal muscle of the mole, as well as in the skeletal muscle of the water shrew, the retinol content values in most individuals were grouped around zero, so the median is zero

Уровень питания играет фундаментальную роль в обменных процессах, при этом от состава потребляемого корма зависит обеспеченность животных витаминами. Насекомоядные животные питаются малокалорийной пищей, которая состоит из различных мелких беспозвоночных (насекомые, черви), а также мелких позвоночных. При этом мелкие насекомоядные имеют, с одной стороны, низкий уровень питания, при котором накопление витаминов в тканях ограничено, а с другой – чрезвычайно высокий уровень метаболизма, связанный с высокой активностью, при которой уровень потребления кислорода во много раз выше, чем у мелких грызунов [Gliwicz, Taylor, 2002; McNab, 2008]. Окислительный метаболизм является основой аэробной жизни, при этом

питательные вещества служат для производства энергии путем окислительного фосфорилирования [Sies et al., 2005]. Чем меньше размер животного, тем больше у него стоимость энергетических затрат на локомоции и тем больше интенсивность обмена [Шмидт-Ниельсен, 1987]. Мелкие животные на поддержание нормальной температуры тела затрачивают энергии во много раз больше, чем крупные млекопитающие [Пантелеев, 1983], что обуславливает разницу в обменных процессах.

Витамин А и его природные производные участвуют в важных физиологических процессах, а также в качестве физиологических антиоксидантов с большой потенциальной ролью в профилактике состояний, связанных с окислительным стрессом. Липидная природа

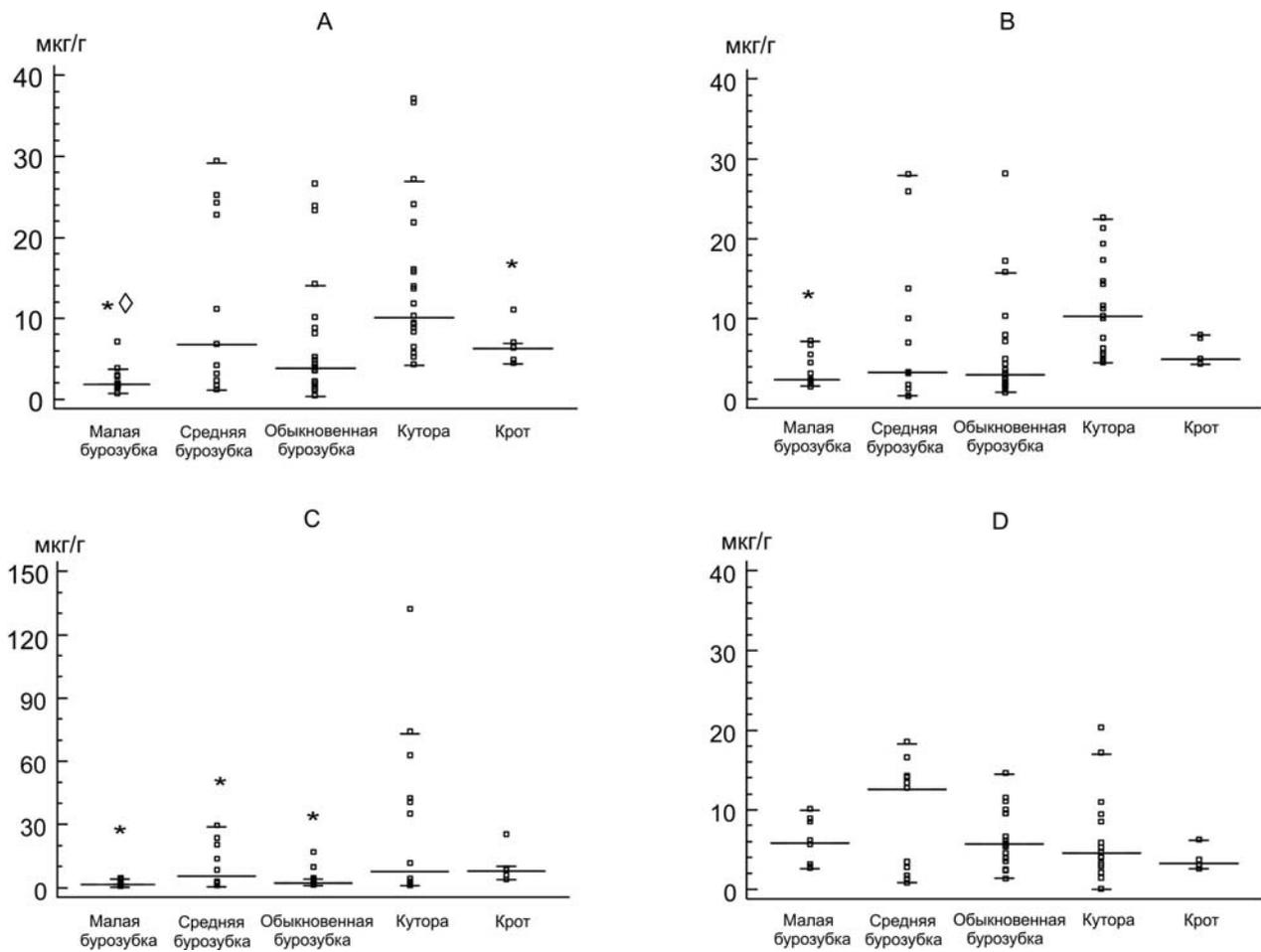


Рис. 2. Содержание витамина Е у мелких насекомоядных млекопитающих.
 Различия достоверны при сравнении с данным показателем: * – у куторы; ◊ – у средней бурозубки
 Fig. 2. Vitamin E content in small insectivorous mammals.
 Differences are significant in comparison with this indicator: * – in water shrew; ◊ – in Laxmann's shrew

витамина А и локализация в мембранах и липопротеинах, где сосредоточены жирорастворимые витамины, делают ретинол эффективным антиоксидантом, способствующим снижению перекисного окисления липидов [Estornell et al., 2000]. Содержание витаминов А и Е зависит от типа ткани, и у большинства млекопитающих наиболее высокий уровень витаминов обнаруживается в печени, откуда они транспортируются в другие органы и ткани. Общий уровень витамина А в печени пропорционален его количеству, поступающему с пищей. При низком потреблении витамина А его резервирование в печени низкое, так как большая часть поступающего в организм витамина используется для выполнения его биологических функций. У всех видов насекомоядных наиболее высокий уровень витамина А также был обнаружен в печени. Более высокое медианное значение содержания ретинола

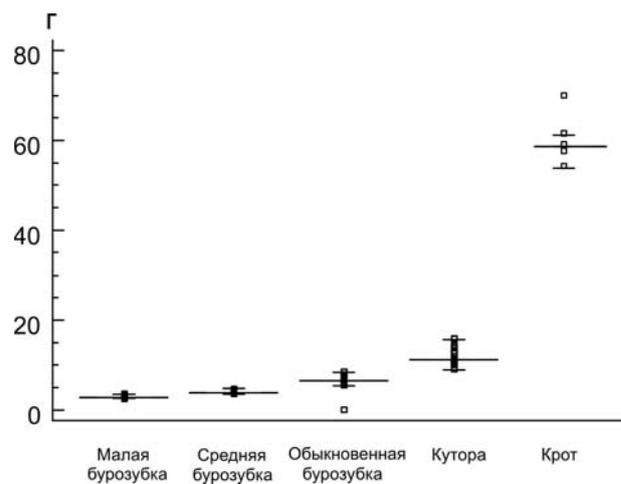


Рис. 3. Масса тела мелких насекомоядных млекопитающих, обитающих в Карелии
 Fig. 3. Body mass of small insectivorous mammals living in Karelia

в почках куторы может быть связано с усиленной функциональной нагрузкой на эти органы у полуводных животных при гипоксии.

Разный уровень экологической специализации видов оказывает влияние на уровень витамина E – основного природного антиоксиданта. В нашем исследовании водяная кутора и крот – это виды, испытывающие периодическую гипоксию, связанную с их образом жизни. Кутора подвергается гипоксии при нырянии, большая часть жизни крота проходит под землей, где он кроме гипоксии может испытывать также гипоксанию. Все аспекты аэробной жизни связаны со свободными радикалами и антиоксидантами. Недостаток кислорода в организме может приводить к продукции избытка свободных радикалов, защита от которых включает повышение активности системы антиоксидантной защиты. Кровь многих ныряющих животных отличается повышенной кислородной емкостью, при этом в первую очередь она направляется к мозгу и сердцу – органам, наиболее чувствительным к недостатку кислорода, что способствует более экономному использованию кислорода другими тканями и увеличению длительности апноэ [Галанцев, 1977; Ramirez et al., 2007]. Так, у куторы и водяной полевки зарегистрировано наибольшее количество эритроцитов даже по сравнению с высокоспециализированными ныряющими животными [Галанцев, 1977]. Считается, что именно адаптивные реакции в сердечной мышце отражают уровень приспособления вида к условиям существования и находятся в тесной связи с видовыми особенностями и экологической специализацией вида. В нашем исследовании уровень токоферола в сердце куторы был достоверно выше, чем у наземных видов землероек. У животных, адаптированных к нырянию, изменения по сравнению с наземными видами обнаруживаются во всех органах, однако наиболее существенные различия отмечаются в первую очередь в сердце, которое продолжает оставаться в режиме аэробного метаболизма даже в условиях недостатка кислорода. Гипоксия, так же как и метаболические сдвиги, способна приводить к продукции избытка кислородных радикалов, превышающих возможности обычной антиоксидантной защиты [Elsner et al., 1998]. Очевидно, кутора при нырянии испытывает большее напряжение антиоксидантной системы по сравнению не только с другими землеройками, но и с кротом, регулярно подвергающимся гипоксии и затрачивающим много энергии на подземные работы. Баланс компонентов антиоксидантной системы в тканях полуводных осуществляется, вероятно,

за счет повышенного уровня низкомолекулярных антиоксидантов.

Наиболее малочисленным видом землероек, обитающим на территории Карелии, является средняя бурозубка, у которой обнаружена высокая вариабельность содержания витамина E в тканях. Несмотря на то что видоспецифичность интенсивности обмена на уровне клеток или тканей не вызывает сомнений, на уровень витаминов в органах и тканях могут влиять и другие факторы. Так, по сравнению с южными регионами млекопитающие северных широт имеют более высокие уровни обмена [Gliwicz, Taylor, 2002; McNab, 2008]. Уровень метаболизма диктуется в основном энергозатратами. С такой закономерностью связаны относительные размеры внутренних органов. Индексы сердца и почек увеличиваются не только с уменьшением размера тела, но также с продвижением на север или при подъеме в горы, т. е. в случаях увеличения теплоотдачи [Пантелеев, 1983]. В отличие от обыкновенной и малой бурозубок, типичных западных палеарктов, средняя бурозубка является видом с транспалеарктическим ареалом [Бобрецов, 2016], что, вероятно, обуславливает видовые различия.

Результаты проведенного дискриминантного анализа показали, что наибольшие различия по сумме признаков по сравнению с основной группой исследуемых животных обнаружены у водяной куторы (рис. 4). Очевидно, что эти различия связаны с таксономической принадлежностью и экологическими особенностями вида. Исследования свидетельствуют о существовании биологических различий между представителями рода *Sorex* и рода *Neomys*, связанных с адаптацией к условиям или наземного, или околводного образа жизни [Юрчинский, 2022]. Кроме того, имеющиеся особенности в составе кормов наземных и околводных бурозубок вызывают различия в обмене веществ у этих групп животных [Käkelä, Hyyärinen, 1995]. Адаптация к полуводному образу жизни не ограничивается только морфологическими или физиологическими изменениями, а затрагивает в том числе и биохимический уровень [Галанцев, 1977; Hochachka, Somero, 2002]. Так, в сердце куторы обнаружена более высокая активность антиоксидантных ферментов (супероксиддисмутаза, каталаза) по сравнению с наземными видами мелких млекопитающих, что является приспособительной реакцией, обеспечивающей защиту органов и тканей при реоксигенации после ныряния, а также необходимым условием для выработки дополнительного кислорода [Антонова и др., 2013]. В то же время для защиты от активных форм кислорода

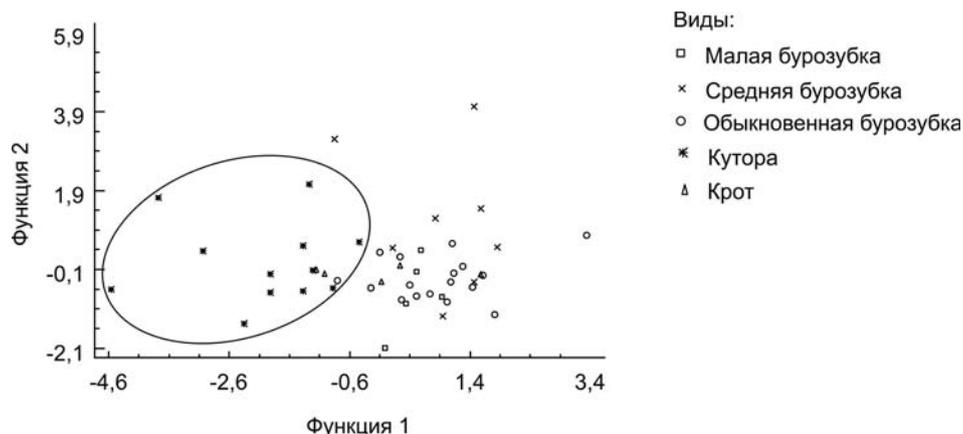


Рис. 4. Расположение видов мелких насекомоядных млекопитающих на плоскости двух дискриминантных функций

Fig. 4. Position of species of small insectivorous mammals on the plane of two discriminant functions

и формирования компенсаторно-приспособительной реакции к условиям среды необходима мобилизация всех активно функционирующих систем, что обеспечивается в том числе и за счет системы антирадикальной защиты клетки, где немаловажное место занимают низкомолекулярные антиоксиданты.

Таким образом, характерные для разных видов животных экологические и физиологические особенности определяют адаптивный потенциал вида и влияют на содержание витаминов А и Е в органах и тканях. Выявленный у насекомоядных уровень витаминов А и Е можно считать фактором биохимического гомеостаза, обусловленным различием в уровне обменных процессов у разных видов мелких млекопитающих.

Заключение

На примере мелких насекомоядных разных видов показано влияние их биологических особенностей на содержание витаминов А и Е в тканях и органах. Устойчивость обитающих на севере млекопитающих к действию условий среды связана не только с морфологическими или физиологическими изменениями, но также обеспечивается при участии биохимических адаптаций, способствующих оптимальному функционированию метаболических систем организма. Установленный в тканях и органах исследованных мелких насекомоядных млекопитающих уровень витаминов А и Е следует, очевидно, рассматривать как отражение эволюционно сложившейся потребности организма для поддержания высокой эффективности обменных процессов. Уровень ретинола

и токоферола в значительной степени зависит от экологической специализации вида и является одним из физиолого-биохимических показателей адаптации мелких насекомоядных животных, обитающих на территории Карелии.

Литература

- Антонова Е. П., Хижкин Е. А., Якимова А. Е., Илюха В. А. Антиоксидантные ферменты у природно-адаптированных к дефициту кислорода млекопитающих // Принципы экологии. 2013. Т. 2, № 1. С. 21–32.
- Бобрецов А. В. Популяционная экология мелких млекопитающих равнинных и горных ландшафтов северо-востока европейской части России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2016. 381 с.
- Галанцев В. П. Эволюция адаптаций ныряющих животных. Эколого- и морфофизиологические аспекты. Л.: Наука, 1977. 191 с.
- Истомин А. В. Мелкие млекопитающие в биомониторинге лесных экосистем: комплексный подход // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2014. № 4. С. 95–113.
- Карасева Е. В., Телицына А. Ю., Жигальский О. А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Изд-во ЛКИ; 2008. 416 с.
- Пантелеев П. А. Биоэнергетика мелких млекопитающих. Адаптация грызунов и насекомоядных к температурным условиям среды. М.: Наука, 1983. 271 с.
- Скурихин В. Н., Двинская Л. М. Определение α -токоферола и ретинола в плазме крови сельскохозяйственных животных методом микроколоночной высокоэффективной жидкостной хроматографии // Сельскохозяйственная биология. 1989. № 4. С. 127–129.
- Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны?: пер. с англ. М.: Мир, 1987. 259 с.
- Юрчинский В. Я. Некоторые различия в морфологии тимуса у неполовозрелых насекомоядных: *Sorex*

araneus, *Sorex caecutiens*, *Neomys fodiens*, *Erinaceus roumanicus* // Зоологический журнал. 2022. Т. 101, № 8. С. 905–913. doi: 10.31857/S0044513422060125

Elsner R., Oyaseter S., Almaas R., Saugstad O. D. Diving seals, ischemia-reperfusion and oxygen radicals // *Comp. Biochem. Physiol.* 1998. Vol. 119A, no. 4. P. 975–980.

Estornell E., Tormo J. R., Mañin P., Renau-Piqueras J., Timoneda J., Barber T. Effects of vitamin A deficiency on mitochondrial function in rat liver and heart // *Br. J. Nutr.* 2000. Vol. 84. P. 927–934. doi: 10.1017/S0007114500002567

Frafjord K. Can environmental factors explain size variation in the common shrew (*Sorex araneus*)? // *Mamm. Biol.* 2008. Vol. 73(6). P. 415–422. doi: 10.1016/j.mambio.2007.08.007

Gliwicz J., Taylor J. R. E. Comparing life histories of shrews and rodents // *Acta Theriol.* 2002. Vol. 47, no. 1. P. 185–208. doi: 10.1007/BF03192487

Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical adaptation: mechanisms and process in physiological evolution. N.Y.: Oxford University Press, 2002. 466 p.

Käkelä R., Hyvärinen H. Fatty acids in the triglycerides and phospholipids of the common shrew (*Sorex araneus*) and the water shrew (*Neomys fodiens*). *Biochem. Physiol. B: Biochem. Mol. Biol.* 1995. Vol. 112, no. 1. P. 71–81.

McNab B. K. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR // *Comp. Biochem. Physiol. A: Mol. Integr. Physiol.* 2008. Vol. 151, no. 1. P. 5–28. doi: 10.1016/j.cbpa.2008.05.008

Nieminen P., Hyvärinen H. Seasonality of leptin levels in the BAT of the common shrew (*Sorex araneus*) // *Z. Naturforsch. C. J. Biosci.* 2000. Vol. 55, no. 5-6. P. 455–460. doi: 10.1515/znc-2000-5-623

Ramirez J. M., Folkow L. P., Blix A. S. Hypoxia tolerance in mammals and birds: from the wilderness to the clinic // *Annu. Rev. Physiol.* 2007. Vol. 69, no. 1. P. 113–43. doi: 10.1146/annurev.physiol.69.031905.163111

Schaeffer P. J., O'Mara M. T., Breiholz J., Keicher L., Lázaro J., Muturi M., Dechmann D. K. N. Metabolic rate in common shrews is unaffected by temperature, leading to lower energetic costs through seasonal size reduction // *R. Soc. Open Sci.* 2020. Vol. 7, no. 4. Art. 191989. doi: 10.1098/rsos.191989

Sies H., Stahl W., Sevanian A. Nutritional, dietary and postprandial oxidative Stress // *Journal of Nutrition.* 2005. Vol. 135, no. 5. P. 969–972. doi: 10.1093/jn/135.5.969

Tarakhtii E. A., Davydova Yu. A. Seasonal variation in hematological indices in bank vole (*Clethrionomys glareolus*) in different reproductive states // *Biol. Bull.* 2007. Vol. 34, no. 1. P. 9–19.

References

Antonova E. P., Khizhkin E. A., Yakimova A. E., Ilyukha V. A. Antioxidant enzymes in mammals naturally adapted to oxygen deficiency. *Printsipy ekologii = Principles of Ecology.* 2013;2(1): 21–32. (In Russ.)

Bobretsov A.V. Population ecology of small mammals of flat and mountain landscapes of the North-East of the European part of Russia. Moscow: KMK; 2016. 381 p. (In Russ.)

Elsner R., Oyaseter S., Almaas R., Saugstad O. D. Diving seals, ischemia-reperfusion and oxygen radicals. *Comp. Biochem. Physiol.* 1998;119A(4): 975–980.

Estornell E., Tormo J. R., Mañin P., Renau-Piqueras J., Timoneda J., Barber T. Effects of vitamin A deficiency on mitochondrial function in rat liver and heart. *Br. J. Nutr.* 2000;84:927–934. doi: 10.1017/S0007114500002567

Frafjord K. Can environmental factors explain size variation in the common shrew (*Sorex araneus*)? *Mamm. Biol.* 2008;73(6):415–422. doi: 10.1016/j.mambio.2007.08.007

Galantsev V. P. Evolution of adaptations of diving animals. Ecological and morphophysiological aspects. Leningrad: Nauka; 1977. 191 p. (In Russ.)

Gliwicz J., Taylor J. R. E. Comparing life histories of shrews and rodents. *Acta Theriol.* 2002;47(1):185–208. doi: 10.1007/BF03192487

Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical adaptation: mechanisms and process in physiological evolution. N.Y.: Oxford University Press; 2002. 466 p.

Istomin A. V. Small mammals in biomonitoring of forest ecosystems: An integrated approach. *Vestnik TvGU. Ser. Biologiya i ekologiya = Vestnik of Tver State University. Ser. Biology and Ecology.* 2014;(4):95–113. (In Russ.)

Käkelä R., Hyvärinen H. Fatty acids in the triglycerides and phospholipids of the common shrew (*Sorex araneus*) and the water shrew (*Neomys fodiens*). *Biochem. Physiol. Part B: Biochem. Mol. Biol.* 1995;112(1):71–81.

Karaseva E. V., Telitsyna A. Yu., Zhigal'skii O. A. Methods for studying rodents in the field. Moscow: LKI; 2008. 416 p. (In Russ.)

McNab B. K. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR. *Comp. Biochem. Physiol. A: Mol. Integr. Physiol.* 2008;151(1): 5–28. doi: 10.1016/j.cbpa.2008.05.008

Nieminen P., Hyvärinen H. Seasonality of leptin levels in the BAT of the common shrew (*Sorex araneus*). *Z. Naturforsch. C. J. Biosci.* 2000;55(5-6):455–460. doi: 10.1515/znc-2000-5-623

Panteleev P. A. Bioenergetics of small mammals. Adaptation of rodents and insectivores to ambient temperature conditions. Moscow: Nauka; 1983. 271 p. (In Russ.)

Ramirez J. M., Folkow L. P., Blix A. S. Hypoxia tolerance in mammals and birds: from the wilderness to the clinic. *Annu. Rev. Physiol.* 2007;69(1):113–143. doi: 10.1146/annurev.physiol.69.031905.163111

Schaeffer P. J., O'Mara M. T., Breiholz J., Keicher L., Lázaro J., Muturi M., Dechmann D. K. N. Metabolic rate in common shrews is unaffected by temperature, leading to lower energetic costs through seasonal size reduction. *R. Soc. Open Sci.* 2020;7(4):191989. doi: 10.1098/rsos.191989

Schmidt-Nielsen K. Scaling. Why is animal size so important? London: Cambridge University Press; 1984. 241 p. doi: 10.1017/CBO9781139167826

Sies H., Stahl W., Sevanian A. Nutritional, dietary and postprandial oxidative Stress. *J. Nutr.* 2005;135(5): 969–972. doi: 10.1093/jn/135.5.969

Skurikhin V. N., Dvinskaya L. M. Determination of α -tocopherol and retinol in the blood plasma of farm animals by microcolumn high-performance liquid chromatography. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya = Agricultural Biology*. 1989;(4):127–129. (In Russ.)

Tarakhtii E. A., Davydova Yu. A. Seasonal variation in hematological indices in bank vole (*Clethrionomys*

glareolus) in different reproductive states. *Biol. Bull.* 2007;34(1):9–19.

Yurchinskii V. Ya. Some differences in thymus morphology in immature insectivorous mammals: *Sorex araneus*, *Sorex caecutiens*, *Neomys fodiens*, *Erinaceus roumanicus*. *Zool. Zhurn.* 2022;101(8):905–913. (In Russ.). doi: 10.31857/S0044513422060125

Поступила в редакцию / received: 01.10.2024; принята к публикации / accepted: 02.11.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ильина Татьяна Николаевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории экологической физиологии животных

e-mail: ilyinatn59@mail.ru

Баишникова Ирина Валерьевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории экологической физиологии животных

e-mail: iravbai@mail.ru

Якимова Алина Евгеньевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории зоологии

e-mail: angelina73@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Ilyina, Tatyana

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Baishnikova, Irina

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Yakimova, Alina

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher