

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 591.133:599

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ ПОЛУВОДНЫХ И НАЗЕМНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

**Т. Н. Ильина, В. А. Илюха, И. В. Баишникова,
В. В. Белкин, С. Н. Сергина, Е. П. Антонова**

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Целью работы было исследование состояния антиоксидантной системы – активности антиоксидантных ферментов (супероксиддисмутаза, каталаза) и низкомолекулярных антиоксидантов (витамины А и Е) у 8 видов полуводных и 6 видов типичных наземных млекопитающих в тканях (печень, почки, сердце, легкие, селезенка, скелетная мышца). Общая активность антиоксидантной системы в тканях ныряющих животных выше по сравнению с наземными видами в большинстве случаев. Высокая антиоксидантная активность тканей установлена также у наземных видов (соболь, куница). В то же время активность ферментов в большинстве тканей выдры была существенно ниже по сравнению с другими видами. Наиболее высокое содержание ретинола и токоферола обнаружено в тканях хищников, у грызунов и насекомоядных оно значительно ниже. Показано, что у животных различной систематической принадлежности антиоксидантная защита может осуществляться или посредством высокой ферментативной активности тканей, или за счет низкомолекулярных антиоксидантов. Уровень ферментных и низкомолекулярных антиоксидантов, обнаруженный в тканях как полуводных, так и наземных млекопитающих, является, вероятно, сложившимся в процессе эволюции единым комплексом, обеспечивающим функционирование метаболических систем в условиях адаптации к характерной для вида среде обитания.

Ключевые слова: антиоксиданты; супероксиддисмутаза; каталаза; токоферол; ретинол; ныряние; гипоксия; млекопитающие.

**T. N. Ilyina, V. A. Ilyukha, I. V. Baishnikova, V. V. Belkin, S. N. Sergina,
E. P. Antonova. A COMPARATIVE STUDY OF THE ANTIOXIDANT SYSTEM
OF SEMI-AQUATIC AND TERRESTRIAL MAMMALS**

The aim of the work was to study the superoxide dismutase and catalase activity, tocopherol and retinol content in the tissues of 8 diving and 6 terrestrial species of mammals. Antioxidant system status was determined in liver, kidneys, heart, lungs, spleen and skeletal muscle. The antioxidant protection in a majority of diving animals is carried out by high enzymatic activity in the tissues. The total activity of the antioxidant system in the

tissues of diving animals was higher than in terrestrial animals. However, high activity of the antioxidant system was typical also of the terrestrial animals with an active lifestyle around the year (sable, marten). At the same time, the enzymes' activity in most of the tissues in otter was considerably lower compared to other species. The highest vitamin A and E content was found in the tissues of predators, while in rodents and insectivores it was significantly lower. It is shown that depending on where the animals are positioned taxonomically, the antioxidant protection can be exercised either through high enzymatic activity in tissues or due to non-enzymatic antioxidants. The level of enzymatic and low-molecular antioxidants in the tissues and organs of the diving and terrestrial mammals appears to be an evolutionarily acquired complex, which provides for the performance of the metabolic systems as they adapt to the environment.

Key words: antioxidants; superoxide dismutase; catalase; tocopherol; retinol; diving; hypoxia; mammals.

Введение

Взаимосвязь организма с внешней средой осуществляется через множество физиологических реакций, в основе которых лежит обмен веществ. Одним из наиболее распространенных экстремальных факторов среды является недостаток кислорода. У полуводных млекопитающих, способных погружаться под воду, гипоксические состояния являются обычным событием в их жизни.

Недостаток кислорода в организме может приводить к продукции избытка свободных радикалов, защита от которых включает повышение активности системы антиоксидантной защиты (АОС), основной функцией которой является поддержание на физиологическом уровне концентрации активных форм кислорода (АФК), необходимых для перекисного окисления липидов (ПОЛ) и ряда других биохимических процессов в клетке [Зенков и др., 2001; Меньщикова и др., 2006]. Регуляция антиоксидантной защиты осуществляется за счет действия ферментативного и неферментативного звеньев АОС. Ключевыми ферментами защиты клетки от АФК являются супероксиддисмутаза (СОД) и каталаза. Неферментативное звено АОС представлено низкомолекулярными природными антиоксидантами, в том числе витаминами А и Е, потребность в которых удовлетворяется поступлением с пищей.

Целью настоящей работы явилось исследование состояния антиоксидантной системы в тканях полуводных и наземных млекопитающих различных таксономических групп.

Материалы и методы

Объектами исследования были следующие виды полуводных (околоводных) млекопитающих: водяная кутора (*Neomys fodiens* Penn.) – 33 экз., водяная полевка (*Arvicola*

terrestris L.) – 24 экз., бобр канадский (*Castor canadensis* Kuhl) – 4 экз. и европейский (*Castor fiber* L.) – 5 экз., ондатра (*Ondatra zibethica*) – 23 экз., американская норка (*Mustela vison* Briss.) – 8 экз., выдра (*Lutra lutra* L.) – 1 экз., обитающие в природе, а также нутрия (*Myocastor coypus* Molina) – 7 экз., разводимая в зоокультуре. Наземные млекопитающие представлены следующими видами: обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L.) – 18 экз., рыжая полевка (*Myodes glareolus* L.) – 16 экз., лесная куница (*Martes martes* L.) – 5 экз. и лесной хорек (*Mustela putorius* L.) – 3 экз., обитающие в природе; соболь (*Martes zibellina* L.) – 10 экз. и крыса Вистар – 10 экз., разводимые в зоокультуре. Исследование выполнено с соблюдением правил проведения работ с использованием экспериментальных животных.

Состояние АОС определяли в печени, почках, сердце, легких, селезенке и скелетной мышце. Активность ферментов измеряли спектрофотометрически: СОД – по модифицированной адренохромной методике [Misra, Fridovich, 1972], каталазы – по количеству разложенной перекиси водорода [Bears, Sizes, 1952] и рассчитывали на 1 г сырой ткани. Содержание витаминов А (ретинол) и Е (α-токоферол) определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии [Скурихин, Двинская, 1989].

Полученные данные обрабатывали общепринятыми методами вариационной статистики, сравнение проводили с применением непараметрического критерия Вилкоксона–Манна–Уитни [Зайцев, 1991]. Исследования выполнены на оборудовании ЦКП ИО Института биологии КарНЦ РАН.

Результаты и обсуждение

В результате исследования было выявлено, что активность СОД и каталазы в тканях куторы выше или на одном уровне с показателями

Таблица 1. Активность антиоксидантных ферментов (у. е./г ткани) в органах и тканях полуводных и наземных млекопитающих разных систематических групп (M ± m)

Виды	Название	Печень	Почки	Сердце	Легкие	Селезенка	Скелетная мышца
Кулора (П)	СОД	640,12 ± 70,76	496,07 ± 92,32	203,53 ± 27,71	54,81 ± 11,10	334,53 ± 56,15	95,16 ± 12,69
	Каталаза	645,45 ± 31,80	109,57 ± 9,37	73,19 ± 7,82	43,52 ± 5,97	61,07 ± 13,10	46,75 ± 6,81
Бурозубка обычн. (Н)	СОД	210,56 ± 37,09	294,72 ± 40,13	481,07 ± 30,73	88,04 ± 13,05	116,58 ± 30,55	232,79 ± 48,78
	Каталаза	427,75 ± 24,83	292,95 ± 60,33	152,65 ± 22,30	123,19 ± 15,67	80,83 ± 58,20	31,24 ± 2,74
Полевка водяная (П)	СОД	534,74 ± 48,75	314,79 ± 23,17	267,31 ± 24,73	108,42 ± 11,43	310,20 ± 34,61	117,18 ± 9,91
	Каталаза	607,15 ± 47,96	259,29 ± 6,64	56,06 ± 5	35,96 ± 4,05	69,92 ± 7,03	38,16 ± 5,33
Полевка рыжая (Н)	СОД	178,91 ± 26,56	329,87 ± 29,77	218,44 ± 18,72	60,22 ± 9,75	149,49 ± 95,87	67,08 ± 19,06
	Каталаза	550,71 ± 25,34	406,03 ± 58,13	119,61 ± 7,93	96,12 ± 8,30	126,60 ± 82,69	24,78 ± 2,43
Ондатра (П)	СОД	898,46 ± 64,31	465,85 ± 18,86	256,76 ± 7,09	38,58 ± 1,53	231,63 ± 18,76	214,67 ± 8,89
	Каталаза	935,95 ± 30,35	232,86 ± 4,49	78,37 ± 2,74	91,03 ± 4,60	60,76 ± 5,02	23,23 ± 1,95
Крыса (Н)	СОД	299,69 ± 41,19	255,97 ± 29,59	148,09 ± 35,11	83,64 ± 20,12	126,82 ± 4,46	147,75 ± 24,37
	Каталаза	675,55 ± 52,87	228,74 ± 27,08	43,87 ± 3,06	24,52 ± 3,09	17,82 ± 4,46	8,87 ± 1,05
Бобр европейский (П)	СОД	611,14 ± 135,42	200,77 ± 11,61	119,53 ± 44,63	184,09 ± 50,69	184,09 ± 50,69	295,47 ± 98,57
	Каталаза	631,91 ± 87,82	96,80 ± 27,71	98,24 ± 14,03	52,53 ± 5,16	43,72 ± 3,38	65,05 ± 4,71
Бобр канадский (П)	СОД	350,47 ± 147,58	401,10 ± 61,68	328,17 ± 99,41	200,24 ± 77,30	101,79 ± 10,65	328,54 ± 62,10
	Каталаза	749,13 ± 70,04	123,08 ± 49,51	77,86 ± 6,65	91,63 ± 18,86	38,73 ± 3,08	96,00 ± 20,53
Нутрия (П)	СОД	574,12 ± 28,84	267,29 ± 26,96	104,89 ± 3,08	н. о.	71,99 ± 2,60	56,64 ± 5,30
	Каталаза	985,28 ± 53,06	232,53 ± 20,32	79,82 ± 3,08	99,79 ± 9,39	68,10 ± 3,16	12,88 ± 1,83
Норка (П)	СОД	531,86 ± 26,49	153,59 ± 131,77	107,21 ± 55,95	79,77 ± 16,61	56,47 ± 37,90	60,35 ± 47,55
	Каталаза	607,16 ± 15,71	66,82 ± 29,32	20,54 ± 3,69	16,77 ± 7,84	18,38 ± 4,64	20,78 ± 1,52
Выдра (П)	СОД	849,54	40,12	52,21	124,20	24,45	49,89
	Каталаза	686,30	121,36	24,62	10,10	79,77	28,58
Куница (Н)	СОД	496,69 ± 45,18	51,85 ± 1,63	78,98 ± 13,37	105,50 ± 22,27	17,24 ± 1,38	20,49 ± 1,51
	Каталаза	968,38 ± 127,53	72,46 ± 13,04	66,04 ± 14,57	46,40 ± 17,34	13,02 ± 3,04	37,61 ± 2,38
Соболь (Н)	СОД	531,47 ± 37,92	568,73 ± 65,91	221,64 ± 28,50	294,95 ± 23,43	250,95 ± 16,32	644,34 ± 19,82
	Каталаза	675,23 ± 40,60	72,51 ± 9,26	18,66 ± 3,15	15,25 ± 1,73	16,31 ± 1,47	28,72 ± 3,92
Хорек (Н)	СОД	295,88 ± 20,23	324,55 ± 113,24	185,8 ± 67,12	48,31 ± 10,77	65,34 ± 5,79	176,75 ± 11,81
	Каталаза	769,54 ± 179,07	256,46 ± 72,98	40,4 ± 15,59	25,32 ± 10,42	43,36 ± 26,52	40,05 ± 12,08

Примечание. Здесь и в табл. 2: (П) – полуводные, (Н) – наземные; * содержание обнаружено только в одном образце, н. о. – определение в ткани не проводилось.

Таблица 2. Содержание низкомолекулярных антиоксидантов (мкг/г) в органах и тканях полуводных и наземных млекопитающих разных систематических групп (M ± m)

Виды	Название	Печень	Почки	Сердце	Легкие	Селезенка	Скелетная мышца
Кулора (П)	Вит. Е	11,23 ± 1,44	8,67 ± 1,6	2,22 ± 0,55	3,74 ± 0,38	8,12 ± 2,15	3,26 ± 0,49
	Вит. А	29,82 ± 9,76	0,94 ± 0,15	0	0	0	0
	Вит. Е	7,12 ± 1,14	н. о.	н. о.	н. о.	н. о.	н. о.
Бурозубка обыкн. (Н)	Вит. А	9,98 ± 2,40	н. о.	н. о.	н. о.	н. о.	н. о.
	Вит. Е	10,40 ± 1,78	5,54 ± 0,64	7,50 ± 1,66	4,35 ± 0,71	16,86 ± 5,27	4,80 ± 0,45
	Вит. А	17,49 ± 2,77	1,31 ± 0,21	0,05*	0	0	0
Полевка рыжая (Н)	Вит. Е	48,79 ± 23,28	н. о.	н. о.	н. о.	н. о.	н. о.
	Вит. А	43,30 ± 10,91	н. о.	н. о.	н. о.	н. о.	н. о.
	Вит. Е	11,96 ± 1,12	4,50 ± 0,21	8,34 ± 0,38	2,15 ± 0,25	11,76 ± 1,13	4,14 ± 0,22
Ондатра (П)	Вит. А	3,90 ± 0,56	1,08 ± 0,10	0,16 ± 0,05	0,76 ± 0,12	0	0
	Вит. Е	22,49 ± 2,7	11,59 ± 1,64	12,62 ± 1,11	н. о.	н. о.	6,3 ± 1,18
	Вит. А	139,53 ± 43,45	0,99 ± 0,13	0	н. о.	н. о.	0
Бобр европейский (П)	Вит. Е	12,48 ± 3,60	15,43 ± 6,05	12,30 ± 3,76	9,33 ± 3,19	11,95 ± 5,01	115,9*
	Вит. А	47,50 ± 18,29	0	0,7*	0	0	0
	Вит. Е	8,43 ± 2,68	8,80 ± 0,64	7,85 ± 1,63	8,00 ± 3,57	4,80 ± 1,25	2,20 ± 1,74
Бобр канадский (П)	Вит. А	14,15 ± 2,08	0	0,7*	0	0	0
	Вит. Е	23,65 ± 2,03	24,65 ± 2,24	28,38 ± 1,85	н. о.	н. о.	26,65 ± 1,93
	Вит. А	1,65 ± 0,65	1,20 ± 0,16	0	н. о.	н. о.	0
Норка (П)	Вит. Е	28,14 ± 7,85	43,31 ± 15,43	24,73 ± 10,0	9,95 ± 2,55	10,52 ± 2,53	17,97 ± 6,31
	Вит. А	108,18 ± 35,70	142,40 ± 33,0	4,62 ± 1,02	4,10*	1,30 ± 0,72	0,81 ± 0,31
	Вит. Е	8,5	12,78	12,68	10,81	11,36	10,55
Куница (Н)	Вит. А	18,74	0,81	0	0	16,6	0
	Вит. Е	42,35 ± 27,24	15,78 ± 3,53	8,97 ± 1,23	9,16 ± 1,48	10,53 ± 2,41	8,69 ± 1,89
	Вит. А	57,16 ± 19,25	150,59 ± 25,41	3,36 ± 1,28	0,50 ± 0,25	3,87 ± 0,97	0,89 ± 0,31
Соболь (Н)	Вит. Е	29,45 ± 3,24	51,76 ± 4,09	28,61 ± 1,43	4,30 ± 0,54	1,89 ± 0,38	5,91 ± 0,59
	Вит. А	41,88 ± 5,50	152,89 ± 17,74	2,65 ± 0,84	0	0	0,69 ± 0,18
	Вит. Е	17,55 ± 10,80	16,05 ± 3,30	5,82 ± 1,81	7,00 ± 2,37	10,08 ± 0,15	6,62 ± 0,45
Хорек (Н)	Вит. А	276,99 ± 101,06	46,00 ± 35,40	1,33 ± 0,39	0,94*	1,96 ± 0,47	0,48 ± 0,18

водяной полевки, за исключением легких, в которых СОД ниже в два раза (табл. 1). Вероятно, различие в уровне антиоксидантов может быть связано как с видовыми особенностями, так и с длительностью ныряния, которое у куторы продолжительнее [Галанцев, 1977]. Активность СОД у куторы и водяной полевки в целом превышала значения сухопутных видов, близких по размеру тела – обыкновенной бурозубки и рыжей полевки. Считается, что водные млекопитающие имеют более высокий уровень антиоксидантов по сравнению с наземными, хотя эта закономерность не столь однозначна. Было установлено, что антиоксидантная способность короткохвостой землеройки (*Blarina brevicauda*) выше по сравнению с водной землеройкой (*Sorex palustris*), у которой в то же время активность каталазы в мышцах значительно выше, а уровень СОД этих видов соизмерим [Hindle et al., 2009]. В нашем исследовании у наземных видов высокая ферментативная активность обнаружена в сердце, а активность каталазы в тканях водяной полевки, кроме мышечной, была ниже или соизмерима с показателями рыжей полевки.

Распределение токоферола и ретинола в тканях и органах полуводной куторы показало, что в печени выявлено наиболее высокое содержание витаминов, превышающее их значения у бурозубки обыкновенной. В то же время содержание витаминов А и Е в печени наземной полевки рыжей было значительно выше по сравнению с полевкой водяной (табл. 2).

Помимо водяной полевки нами исследовано состояние АОС в тканях еще четырех полуводных представителей отряда Грызуны более крупных размеров – европейского и канадского бобров, ондатры и нутрии. Среди этих видов наиболее высокая активность СОД установлена в тканях ондатры, за исключением легочной ткани, где активность данного фермента была низкой, а каталазы – достаточно высокой. У соизмеримой ондатры лабораторной крысы это соотношение было обратным – низкая активность каталазы и высокая СОД. Распределение активности ферментов в тканях европейского и канадского бобров выявило различия между этими близкими видами. Так, у европейского бобра наибольшая ферментативная активность установлена в печени, что характерно для многих видов млекопитающих. У канадского бобра более высокие значения СОД зафиксированы в почках, а каталазы – в печени. При этом необходимо отметить достаточно высокую активность СОД в скелетной мышце обоих видов.

Сравнительный анализ содержания токоферола показал, что общее содержание α-токоферола было выше у европейского бобра,

однако в скелетной мышце только у одного из животных этого вида обнаружен токоферол. Довольно высокое содержание токоферола выявлено в тканях нутрии, что может быть связано как с экогенезом, так и с экзогенным поступлением витамина у вида, разводимого в зоокультуре. Витамин А в небольшом количестве обнаружен только в печени и почках нутрии.

Значительные межвидовые различия в уровне ферментных и неферментных антиоксидантов обнаружены у различающихся по экогенезу представителей семейства Куны: выдра и норка являются ныряльщиками, а куница, хорек и соболь – типичные сухопутные представители хищных млекопитающих. Высокая ферментативная активность выявлена в печени выдры, в остальных тканях она была значительно ниже, чем у других видов хищных млекопитающих. У соболя активность СОД была высокой во всех тканях, но максимальное значение фермента выявлено в скелетной мышце, где оно было максимальным по сравнению с другими исследованными животными, а активность каталазы сопоставима с другими видами.

Более высокое по сравнению с насекомоядными и грызунами содержание обоих витаминов обнаружено у норки. Ранее нами установлено, что у дикой американской норки содержание токоферола и ретинола в тканях выше, чем у разводимой в неволе [Ильина и др., 2009]. В то же время у другого ныряющего хищника, выдры, содержание витаминов в тканях было ниже по сравнению как с норкой, так и с наземными хищниками.

Существенные различия наблюдались в характере распределения токоферола – если у куницы максимальная концентрация обнаружена в печени, то у норки более высокий уровень витамина Е был в почках. Выявленные различия связаны как с экологией вида, так и с имеющимися морфологическими особенностями. Так, среди близких по размеру хищников у амфибионтов относительная масса почек больше, что связано с их усиленной функциональной нагрузкой, в том числе и с потреблением пищи, содержащей большое количество воды [Туманов, 2003].

Состояние антиоксидантной системы определяется рядом факторов, но прежде всего количеством и регулярностью потребления кислорода организмом. Общая закономерность заключается в том, что у мелких млекопитающих удельная интенсивность метаболизма значительно выше, чем у крупных, однако здесь необходимо учитывать ряд таких факторов, как особенности питания и экологии, систематическая принадлежность и др. [McNab, 2008].

Наличие большого количества взаимокompенсаторных (реципрокных) связей между компонентами антиоксидантной системы приводит к тому, что экологически близкие виды, различающиеся по питанию, отличаются и по стратегии адаптации к гипоксии-реоксигенации, используя для этого преимущественно или антиоксидантные ферменты, или витамины.

Исследования показывают, что активность антиоксидантных ферментов и содержание низкомолекулярных антиоксидантов в органах и тканях полуводных млекопитающих варьирует в достаточно широких пределах и в большинстве случаев активность АОС у ныряющих животных выше. Хорошо известно, что потребление кислорода у ныряющих млекопитающих больше, чем у наземных животных подобных размеров тела [Iversen, 1972]. Адаптация к условиям среды сопровождается повышением антиокислительных свойств липидов, которые зависят от содержания в них основного природного антиоксиданта α -токоферола, уровень которого в тканях животных могут изменять различные внешние воздействия, в том числе гипоксические состояния, являющиеся обычным событием в жизни ныряющих млекопитающих. Среди них наиболее высокое содержание низкомолекулярных антиоксидантов обнаружено в тканях хищников по сравнению с насекомоядными и грызунами. Исключением является выдра, у которой концентрация витаминов в тканях и органах была невысокой. Содержание витаминов в организме зависит от многих факторов – видовой принадлежности, возраста, физиологического состояния животных и др. Различия в содержании низкомолекулярных антиоксидантов связаны также с типом питания и качеством потребляемого корма. У ныряющих млекопитающих длительность пребывания животных под водой связана прежде всего с пищедобывательной деятельностью. Ранее было показано, что у морских животных баланс оксидантного и антиоксидантного состояния зависит от диеты. Кроме того, существует значительная разница между витаминами А и Е по характеру их мобилизации, транспорту, абсорбции и накоплению в тканях [Schweigert et al., 2002; Kasamatsu et al., 2009].

Продолжительность пребывания животных в воде определяется в значительной степени температурными условиями, с которыми связана интенсивность основного обмена. Сопоставление полуводных животных с сухопутными показывает, что энергетический обмен у первых выше, чем у вторых. У крупных видов грызунов (бобр, нутрия) температура тела ниже, чем у наземных со сходными размерами

тела, а у хищных видов (норка, выдра) выше, чем у растительноядных. Вероятно, это обусловлено повышенной двигательной активностью плотоядных видов, а также особенностями строения тела. Так, у всех кунных, имеющих вытянутое тело, основной обмен выше на 20 %, чем теоретически можно ожидать для млекопитающих с соответствующей массой [Iversen, 1972].

Продолжительность ныряния животных существенно зависит от обеспеченности кислородом, доступным для окислительных процессов, основные запасы которого сосредоточены в легких, крови и скелетной мускулатуре. Кровь многих ныряющих животных отличается повышенной кислородной емкостью, и в первую очередь она направляется к мозгу и сердцу – органам, наиболее чувствительным к недостатку кислорода, что способствует более экономному использованию кислорода и увеличению длительности апноэ [Галанцев, 1977; Ramirez et al., 2007]. Ранее отмечалось, что при нырянии такие органы и ткани, как скелетная мышца, почки и печень, которые остаются преимущественно на анаэробном метаболизме, как правило, справляются с часто возникающими высокими значениями АФК, генерируемыми благодаря чередованию процессов апноэ/реоксигенация и ишемия-реперфузия [Filho et al., 2002].

При погружении под воду существенно понижается интенсивность потребления кислорода организмом, которое резко возрастает после ныряния, а затем быстро снижается. Поэтому для всех ныряющих под водой характерно резкое замедление сердечной деятельности. У полуводных хищников в отличие от полуводных насекомоядных и грызунов развитие венозных коллекторов, способствующих увеличению продолжительности пребывания под водой, наблюдается только в брюшной полости и четко связано с уровнем специализации животных. Среди изучаемых нами ныряющих хищных животных наибольшая продолжительность пребывания под водой у выдры. Увеличение калибра полых вен в области печени у норки мало отличается от такового у наземных кунных, тогда как у выдры в этой зоне образуется значительное синусообразное расширение [Галанцев, 1977; Туманов, 2003], что способствует более длительному сохранению запасов кислорода в крови при нырянии. Возможно, с этим связан тот факт, что у выдры в тканях и органах, за исключением печени, обнаружена более низкая активность ферментов и содержание витаминов по сравнению с норкой. Необходимо учитывать, что организму «дорогостоящие»

с энергетической точки зрения биохимические адаптации не всегда выгодно использовать, и тогда более эффективными оказываются морфофизиологические адаптации.

Сердце обладает не только высоким уровнем окислительного метаболизма, но также и антиоксидантной системой, обеспечивающей большую защищенность сердечной мышцы по сравнению со скелетной. Наиболее отчетливо это проявляется у видов, находясь под водой кратковременно. Запасы кислорода в мышцах ныряльщиков превышают его резервы в крови, но под водой они быстро истощаются, в результате чего мышцы начинают покрывать энергетические затраты гликолитическим путем. У канадского бобра и выдры разница в ферментативной активности между сердечной и скелетной мышцами была незначительной, в то время как у европейского бобра активность СОД в мышце была значительно выше, чем в сердце. Интересно отметить, что у ныряющих животных в скелетной мышце обнаружен достаточно высокий антиоксидантный потенциал, который в большинстве случаев превышает содержание антиоксидантов в их легких. В то же время у соболя выявлены максимальные значения активности СОД именно в мышцах. Очевидно, что чрезвычайно высокая общая активность вида и связанное с этим потребление кислорода значительно влияет на АОС как у ныряющих, так и у наземных животных [Kasamatsu et al., 2009].

В легких у большинства ныряющих видов соотношение активностей СОД/каталаза было высоким, свидетельствуя тем самым о значительном уровне генерации перекиси в ткани. Высокая ферментативная активность СОД в условиях дефицита каталазы может служить причиной развития деструктивных процессов, так как образующаяся в результате реакции перекись водорода является сильным окислителем. В то же время перекиси водорода отводится роль мессенджера, сигнализирующего о наступлении гипоксического состояния в ткани. У ныряющих на более продолжительное время видов легкие имеют меньший объем по сравнению с животными, ныряющими ненадолго и имеющими в легких большие запасы кислорода [Галанцев, 1977]. Такая стратегия позволяет, вероятно, уменьшить в легочной ткани усиление процессов ПОЛ, а также значительный по энергозатратам синтез антиоксидантных ферментов, необходимый для их нейтрализации. Среди наземных млекопитающих наиболее высокая активность СОД в легких зафиксирована у соболя, отличающегося высоким уровнем метаболизма.

Наиболее высокое соотношение активностей СОД / каталаза в селезенке выявлено у уток и водяной полевки. У выдры данный показатель был более чем в три раза ниже, чем у остальных видов, однако содержание низкомолекулярных антиоксидантов было высоким.

Таким образом, исследования показали, что содержание низкомолекулярных антиоксидантов и антиоксидантных ферментов в органах и тканях ныряльщиков варьирует в широких пределах, но в целом они имеют более высокую степень антиоксидантной защиты, чем наземные животные, что соответствует полученным на других видах млекопитающих данным [Filho et al., 2002]. Вместе с тем высокий уровень исследованных компонентов АОС свойственен и ведущим активный образ жизни в течение всего года наземным видам, таким как куница, хорек и соболь. Проведенные исследования позволяют говорить о том, что антиоксидантная защита у ныряющих видов осуществляется в первую очередь за счет высокой ферментативной активности тканей. Усиленная антиоксидантная способность является приспособлением, посредством которого ныряющие животные справляются с увеличением генерации АФК [Filho et al., 2002; Hindle et al., 2009], которые могут играть роль в активации антиоксидантных механизмов, позволяющих тканям ныряльщиков противодействовать возможным окислительным повреждениям, связанным с индуцированной нырянием ишемией/реперфузией. АФК 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 [Гольдштейн, 2002].

В то же время для полноценной защиты организма от АФК и формирования компенсаторно-приспособительной реакции к условиям среды необходима мобилизация всех активно функционирующих систем, что обеспечивается в том числе и за счет эндогенных систем антирадикальной защиты клетки, где, кроме существенной роли ферментов, немаловажное место занимают неферментные антиоксиданты, и в первую очередь α -токоферол, препятствующий развитию в тканях нерегулируемых, цепных свободнорадикальных процессов ПОЛ. Двойственность анти- и прооксидантного действия токоферола позволяет рассматривать его не только как антиоксидант, но и как соединение, поддерживающее процессы ПОЛ на определенном стационарном уровне и способствующее тем

самым сохранению динамического равновесия антиоксидантного статуса организма [Зенков и др., 2001; Меньщикова и др., 2006]. Так как антиоксиданты в живых организмах находятся во взаимоотношениях, то у ныряющих животных высокая ферментативная активность в большинстве случаев соответствует сравнительно невысокому содержанию в тканях низкомолекулярных антиоксидантов. Можно полагать, что в клетках и тканях все необходимые для выполнения физиологических функций организма типы антиоксидантов присутствуют в нужных количествах. Поэтому уровень ферментных и неферментных антиоксидантов в тканях как ныряющих, так и наземных млекопитающих следует считать единым комплексом, при котором обеспечивается наиболее высокая эффективность функционирования метаболических систем в характерной для вида среде обитания. Активность антиоксидантной системы у млекопитающих в значительной степени зависит от экологической специализации вида, связанной у ныряющих видов с процессом пребывания и выживания под водой, и является одним из физиолого-биохимических показателей адаптации животных к среде их обитания.

Работа поддержана программой Президиума РАН № 21, проект № 0221–2015–004, грантом Президента РФ НШ-1410.2014.4, грантом РФФИ 16-34-283 мол_а, средствами федерального бюджета на выполнение государственного задания, тема № 0221–2014–0001.

Литература

Галанцев В. П. Эволюция адаптаций ныряющих животных. Эколого- и морфофизиологические аспекты. Л.: Наука, 1977. 191 с.

Гольдштейн Н. Активные формы кислорода как жизненно необходимые компоненты воздушной среды // Биохимия. 2002. Т. 67, № 2. С. 194–204.

Зайцев Г. Н. Математический анализ биологических данных. М.: Наука, 1991. 184 с.

Зенков Н. К., Ланкин В. З., Меньщикова Е. Б. Окислительный стресс. Биохимический и патофизиологический аспекты. М.: Наука; Интерпериодика, 2001. 340 с.

Ильина Т. Н., Данилов П. И., Илюха В. А. Некоторые физиологические, биохимические и этологи-

ческие особенности американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777), сформировавшиеся в процессе естественной ферализации в биоценозе Карелии // Информационный вестник ВОГиС. 2009. Т. 13, № 3. С. 588–597.

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

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

Bears R. F., Sizes I. N. A spectral method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase // J. Biol. Chem. 1952. Vol. 195, no. 1. P. 133–140.

Iversen J. A. Basal energy metabolism of mustelids // J. Comp. Physiol. 1972. Vol. 81. P. 341–344.

Filho D. W., Sell F., Ribeiro L. et al. Comparison between the antioxidant status of terrestrial and diving mammals // Comp. Biochem. and Physiol. Part A. 2002. Vol. 133. P. 885–892.

Hindle A. G., Lawler J. M., Campbell K. L., Horning M. Muscle senescence in short-lived wild mammals, the soricine shrews *Blarina brevicauda* and *Sorex palustris* // J. Exp. Zool. 2009. Vol. 311A. P. 358–367.

Kasamatsu M., Kawauchi R., Tsunokawa M. et al. Comparison of serum lipid composition, lipid peroxide, α-tocopherol and lipoproteins in captive marine mammals (bottlenose dolphins, spotted seals and West Indian manatees) and terrestrial mammals // Research in Veterinary Science. 2009. Vol. 86. P. 216–222.

McNab B. K. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR // Comp. Biochem. Physiol. 2008. Vol. 151. P. 5–28.

Misra H. H., Fridovich I. The role of superoxide anion in the autoxidation of epinephrine and a simple assay for superoxide dismutase // J. Biol. Chem. 1972. Vol. 247. P. 3170–3175.

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. P. 113–143.

Schweigert J. F., Luppertz M., Stobo W. T. Fasting and lactation effect fat-soluble vitamin A and E levels in blood and their distribution in tissue of grey seals (*Halichoerus grypus*) // Comp. Biochem. and Physiol. Part A. 2002. Vol. 131. P. 901–908.

Поступила в редакцию 21.03.2016

References

Galantsev V. P. Evolyutsiya adaptatsii nyryayushchikh zhivotnykh. Ekologo- i morfofiziolicheskie aspekty [Evolution of adaptation of diving animals. Ecological and morphophysiological aspects]. Leningrad: Nauka, 1977. 191 p.

Gol'dshtein N. Aktivnye formy kisloroda kak zhizneno neobkhodimye komponenty vozduшной sredy [Reactive oxygen species as essential components of ambient air]. *Biokhimiya* [Biochemistry]. 2002. Vol. 67, no. 2. P. 194–204.

Zaitsev G. N. Matematicheskii analiz biologicheskikh dannykh [Mathematical analysis of biological data]. Moscow: Nauka, 1991. 184 p.

Zenkov N. K., Lankin V. Z., Men'shchikova E. B. Okislitel'nyi stress. Biokhimicheskii i patofiziologicheskii aspekty [Oxidative stress. Biochemical and pathophysiological aspects]. Moscow: Nauka; Interperiodika, 2001. 340 p.

Il'ina T. N., Danilov P. I., Ilyukha V. A. Nekotorye fiziologicheskie, biokhimicheskie i etologicheskie osobennosti amerikanskoi norki (*Mustela vison* Schreber, 1777), sformirovavshiesya v protsesse estestvennoi feralizatsii v biotsenoze Karelii [Some physiological, biochemical, and ethological specificity of American mink (*Mustela vison* Schreber, 1777) formed in the process of feralization in Karelia]. *Informatsionnyi vestnik VOGiS [Herald of Vavilov society for genetics and breeding scientists]*. 2009. Vol. 13, no. 3. P. 588–597.

Men'shchikova E. B., Lankin V. Z., Zenkov N. K., Bondar' I. A., Krugovykh N. F., Trufakin V. A. Okislitel'nyi stress. Prooksidanty i antioksidanty [Oxidative stress. Prooxidants and antioxidants]. Moscow: Slovo, 2006. 556 p.

Skurikhin V. N., Dvinskaya L. M. Opredelenie α -tokoferola i retinola v plazme krovi sel'skokhozyaistvennykh zhivotnykh metodom mikrokolonochnoi vysokoefektivnoi zhidkostnoi khromatografii [Determination of α -tocopherol and retinol in plasma of farm animals by microcolumn high performance liquid chromatography]. *S.-kh. biologiya [Agricultural Biol.]*. 1989. No. 4. P. 127–129.

Tumanov I. L. Biologicheskie osobennosti khishchnykh mlekopitayushchikh Rossii [Biological characteristics of carnivorous mammals of Russia]. St. Petersburg: Nauka, 2003. 448 p.

Bears R. F., Sizes I. N. A spectral method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase. *J. Biol. Chem.* 1952. Vol. 195, no. 1. P. 133–140.

Iversen J. A. Basal energy metabolism of mustelids. *J. Comp. Physiol.* 1972. Vol. 81. P. 341–344.

Filho D. W., Sell F., Ribeiro L., Grislandi M., Carasquedo F., Fraga C. G., Wallauer J. P., Simoes-Lopes P. S., Uhart M. M. Comparison between the antioxidant status of terrestrial and diving mammals. *Comp. Biochem. and Physiol. Part A.* 2002. Vol. 133. P. 885–892.

Hindle A. G., Lawler J. M., Campbell K. L., Horning M. Muscle senescence in short-lived wild mammals, the soricine shrews *Blarina brevicauda* and *Sorex palustris*. *J. Exp. Zool.* 2009. Vol. 311A. P. 358–367.

Kasamatsu M., Kawauchi R., Tsunokawa M., Ueda K., Uchida E., Oikawa S., Higuchi H., Kawajiri T., Uchida S., Nagahata H. Comparison of serum lipid composition, lipid peroxide, α -tocopherol and lipoproteins in captive marine mammals (bottlenose dolphins, spotted seals and West Indian manatees) and terrestrial mammals. *Research in Veterinary Science.* 2009. Vol. 86. P. 216–222.

McNab B. K. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR. *Comp. Biochem. Physiol.* 2008. Vol. 151. P. 5–28.

Misra H. H., Fridovich I. The role of superoxide anion in the autoxidation of epinephrine and a simple assay for superoxide dismutase. *J. Biol. Chem.* 1972. Vol. 247. P. 3170–3175.

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. P. 113–143.

Schweigert J. F., Luppertz M., Stobo W. T. Fasting and lactation effect fat-soluble vitamin A and E levels in blood and their distribution in tissue of grey seals (*Halichoerus grypus*). *Comp. Biochem. and Physiol. Part A.* 2002. Vol. 131. P. 901–908.

Received March 21, 2016

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ильина Татьяна Николаевна

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

Илюха Виктор Александрович

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

Баишникова Ирина Валерьевна

научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: iravbai@mail.ru
тел.: (8142) 573107

CONTRIBUTORS:

Ilyina, Tatiana

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

Ilyukha, Victor

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

Baishnikova, Irina

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

Белкин Владимир Васильевич

ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: ffyodor@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 573107

Сергина Светлана Николаевна

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

Антонова Екатерина Петровна

младший научный сотрудник
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: antonovaep88@mail.ru
тел.: (8142) 573107

Belkin, Vladimir

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

Sergina, Svetlana

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

Antonova, Ekaterina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: antonovaep88@mail.ru
tel.: (8142) 573107