

УДК 599.4: 577.161.1+577.161.3

СОДЕРЖАНИЕ РЕТИНОЛА И α -ТОКОФЕРОЛА У ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ В ПЕРИОД ГИБЕРНАЦИИ

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

Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск

Зимняя спячка, позволяющая животным выживать в условиях низких температур и недостатка корма, является физиологической адаптацией, при которой наблюдается снижение уровня метаболизма, частоты сердцебиения и значительное уменьшение потребления кислорода. Считается, что основным фактором адаптации, способным защищать клетки от активных форм кислорода, может быть усиление антиоксидантных механизмов. Ограниченность сведений об антиоксидантной системе рукокрылых определила цель исследований, которая заключалась в изучении в период гибернации содержания ретинола и α -токоферола в тканях печени, почек и скелетной мышцы у пяти видов летучих мышей, обитающих и зимующих на северной периферии их ареала. Установлено, что содержание ретинола и токоферола у летучих мышей на протяжении спячки было достаточно высоким и позволило длительное время выдерживать отсутствие поступления облигатных антиоксидантов, сохраняя при этом резервы, необходимые для репродукции. Наиболее высокое содержание α -токоферола и ретинола сохраняется к весне у северного кожанка, снижение массы тела за период гибернации у него было менее значительным, чем у других видов. Существенные запасы витаминов были обнаружены в весенний период и в тканях самок других видов, в частности, ночницы Брандта. Анализ индивидуальных данных показал, что содержание ретинола и токоферола у летучих мышей имеет и половые различия – у самок оно выше, чем у самцов. У всех исследованных видов наблюдается значительная вариабельность показателей, которую можно объяснить как видовыми, так и индивидуальными различиями по степени накопления витаминов перед спячкой.

Ключевые слова: α -токоферол; ретинол; летучие мыши; спячка; антиоксиданты.

T. N. Ilyina, I. V. Baishnikova, V. V. Belkin, A. E. Yakimova. CONTENT OF RETINOL AND α -TOCOPHEROL IN BATS DURING THE PERIOD OF HIBERNATION

Hibernation, which allows animals to survive when exposed to low temperatures and lack of food, is a physiological adaptation involving reduced metabolism, heart rate and significant decrease in oxygen consumption. It is believed that the main factor for this adaptation, which enables cell protection against ROS by lowering their generation, may be intensification of antioxidant mechanisms. Still little is known about the antioxidant system of bats. Our aim was to study the retinol and α -tocopherol content in the tissues of 5 species of hibernating bats that live and spend the winter in the northern periphery of their distribution ranges. These data suggest that the retinol and tocopherol content in bats during hibernation was high enough to enable their survival despite the prolonged deprivation of obligate antioxidants, while maintaining the reserves necessary for repro-

duction. The residual content of α -tocopherol and retinol by spring was the highest in the northern bat, who lost less weight during the period of hibernation than other species. At the same time, females of other species also had quite significant reserves of these vitamins in their tissues in spring, especially so in Brandt's bats. Analysis of individual data showed that the content of retinol and tocopherol in bats was sex-specific – it was higher in females than in males. There was significant variation of the indices in all the species, which can be explained both by species- and individual differences in the degree of vitamins accumulation before hibernation.

Key words: α -tocopherol; retinol; bats; hibernation; antioxidants.

Введение

Отсутствие или дефицит пищи в зимний период является главной угрозой для большинства видов млекопитающих северной зоны, однако многие из них имеют механизмы, повышающие выживание в холодном климате. Зимняя спячка, позволяющая животным выживать в условиях низких температур и отсутствия корма, является физиологической адаптацией, при которой наблюдается снижение уровня метаболизма, сопровождающееся замедлением дыхания, снижением частоты сердцебиения и значительным уменьшением потребления кислорода. Впадающие в спячку животные в период гибернации неоднократно проходят циклы оцепенения и возбуждения, во время которых ряд биохимических и физиологических параметров восстанавливается до нормального эутермического уровня за короткий период времени без видимых повреждений [Müller et al., 2007]. При гибернации генерация активных форм кислорода (АФК) понижена, но она значительно увеличивается при периодических пробуждениях и сократительном термогенезе во время разогревания животных, так как параллельно с этим повышается уровень окислительного метаболизма. Считается, что основным фактором адаптации, способным защищать клетки от АФК путем снижения уровня их генерации, может быть усиление антиоксидантных механизмов [Кольтовер, 2009].

Неферментативные антиоксиданты, к которым относятся ретинол и токоферол, играют важную роль в метаболизме животных. Витамин А характеризуется разносторонними физиологическими эффектами и биохимическим действием, он имеет особое значение в процессе восприятия света, необходим для нормального развития плода, регуляции пролиферации и дифференциации клеток в течение всего жизненного цикла и др. Токоферол в тканях выполняет роль биологического антиоксиданта, препятствующего развитию свободнорадикальных процессов перекисного окисления

ненасыщенных тканевых липидов (ПОЛ) молекулярным кислородом [Меньщикова и др., 2006]. Считается, что токоферол является регулятором энергетического метаболизма. Накопление в осенний период токоферола, являющегося ингибитором обменных процессов, характеризует подготовку животных к зиме, а процесс впадения в спячку и выхода из нее рассматривается как результат влияния токоферола [Слоним, 1979; Калабухов, 1985].

Между размерами тела и продолжительностью жизни млекопитающих существует прямая зависимость, исключением из которой являются летучие мыши. В среднем они живут в три раза дольше, чем нелетающие млекопитающие сопоставимых размеров и уровня метаболизма [Попов, Ковалев, 2010]. Высокую продолжительность жизни летучих мышей многие исследователи связывают со снижением обмена в период гибернации [Хританков, Оводов, 2001; Brunet-Rossinni, Austad, 2004; Орлов и др., 2012; Seim et al., 2013]. Выявлена отрицательная корреляция между видовой продолжительностью жизни и уровнем потребления кислорода, являющаяся универсальной закономерностью количественной геронтологии [Кольтовер, 2009]. До сих пор немного известно об антиоксидантной системе летучих мышей, которая может быть одним из механизмов, обеспечивающих более медленное старение организма [Filho et al., 2007; Ilyukha et al., 2015]. Целью работы было исследование закономерностей содержания низкомолекулярных антиоксидантов ретинола и α -токоферола в тканях летучих мышей, обитающих и зимующих на северной периферии их ареала, в период зимней спячки.

Материалы и методы

Объектами исследования были представители пяти видов гладконосых летучих мышей: северный кожанок (*Estesicus nilssonii*) (n=22), ночница Брандта (*Myotis brandtii*) (n=12), бурый ушан (*Plecotus auritus*) (n=6), водяная ночница (*M. daubentonii*) (n=7), усатая ночница

(*M. mystacinus*) (n=3), отловленные на зимовках в подземных сооружениях различного типа в южной части Республики Карелия (61–63° с. ш., 30–36° в. д.). Встречаемость и относительное обилие летучих мышей зимой [Стрелков, Ильин, 1990] определялись в 14 подземных убежищах, а относительное обилие и относительная численность летом [Russ et al., 2003] – на маршрутах с ультразвуковым детектором Song Meter SM 2 BAT+ и программным обеспечением Kaleidoscope. Разрешения для отлова выданы Управлением охотничьего хозяйства Министерства сельского, рыбного и охотничьего хозяйства Республики Карелия. Исследования выполнены с соблюдением правил проведения работ с использованием экспериментальных животных [Этическая экспертиза..., 2005].

Содержание витаминов А (ретинол) и Е (α-токоферол) определяли в тканях (печень, почки, скелетная мышца) методом высокоэффективной жидкостной хроматографии [Скурихин, Двинская, 1989]. Сезонная динамика массы тела была определена по 67 экз. Исследования проводились в три этапа: осенью (октябрь) в период подготовки и начала гибернации, зимой (февраль) в фазу глубокого сна и весной (март) на позднем этапе спячки. Полученные данные обрабатывали общепринятыми методами вариационной статистики. Так как вариабельность изучаемых показателей была высокой, то кроме среднего в таблицах приводятся также минимальное и максимальное абсолютные значения. Исследования выполнены с использованием научного оборудования ЦКП НО Института биологии КарНЦ РАН.

Результаты и обсуждение

Содержание ретинола и α-токоферола в тканях летучих мышей имело как межвидовые, так и значительные внутривидовые различия. У рукокрылых, как и у многих других животных, основным органом, депонирующим витамин А, является печень. В осенний период у бурого ушана, водяной и усатой ночниц содержание витамина А в печени было значительно выше, чем у ночницы Брандта и северного кожанка, а у последнего оно было минимальным (табл. 1). Зимой уровень ретинола в печени был высоким у всех видов, к весне его содержание в тканях снижалось, но оставалось в значительном количестве, а у отдельных особей его запасы намного превышали среднее для вида значение.

У многих млекопитающих в почках, которые являются местом образования и удаления конечных продуктов обмена витамина А, содержание

ретинола было значительно ниже, чем в печени, а в других тканях он или находится в очень небольших количествах, или вовсе не обнаруживается. В почках и скелетной мышце летучих мышей уровень ретинола также был существенно ниже по сравнению с печенью во все периоды исследования. Весной в печени самок запасы витамина А были существенно выше, чем у самцов.

О содержании и транспорте ретинола в тканях летучих мышей известно очень мало [Filio et al., 2007; Müller et al., 2007]. Так, при исследовании плодоядных и всеядных видов летучих мышей, обитающих в Центральной Америке, выявлено, что концентрация ретинола в их крови была незначительной. Причем у некоторых из этих видов в плазме крови каротиноиды и ретинол не были обнаружены [Müller et al., 2007]. В то же время ретинол имеет важное значение для нормального функционирования репродуктивной системы как самок, так и самцов, – его дефицит сопровождается деструкцией тестикулов и яичников, прекращением сперматогенеза. Витамин А необходим для нормального эмбрионального развития организма, а его недостаток приводит к нарушению процессов эмбриогенеза [Чаудхари и др., 1977; Ross et al., 2006]. Тот факт, что весной запасы ретинола в печени летучих мышей были достаточно высокими, указывает на способность организма длительное время выдерживать отсутствие поступления облигатных антиоксидантов, сохраняя при этом резервы, необходимые для репродукции.

Содержание α-токоферола в исследованных тканях летучих мышей было достаточно высоким. В начальный период гибернации наиболее существенные запасы токоферола в печени были у северного кожанка, у других видов содержание витамина Е было ниже (табл. 2). Максимальное содержание α-токоферола выявлено в почках самца северного кожанка, а у самок бурого ушана и водяной ночницы значительные запасы обнаружены в скелетной мышце. В зимний и весенний периоды в тканях продолжал сохраняться достаточно высокий уровень токоферола. Исследованные весной самки имели более высокое содержание токоферола, чем самцы. Уровень ретинола и токоферола в тканях летучих мышей имел высокую вариабельность во все периоды исследования, что обусловлено различным физиологическим состоянием животных и рядом других причин – участие в спаривании, время перехода в состояние гибернации, возраст животных, наличие эктопаразитов, внешних повреждений и др.

Интересно отметить, что довольно значительное содержание токоферола обнаружено

Таблица 1. Содержание ретинола в тканях летучих мышей в разные периоды гibernации, мкг/г

Вид	Пол	Осень						Зима						Весна					
		печень		почки		скелетная мышца		печень		почки		скелетная мышца		печень		почки		скелетная мышца	
		n		n		n		n		n		n		n		n		n	
Северный кожанок	f	3	1,96 0,36-3,80	2,00	1,68-2,31	0,81	0,21-1,41	5	57,71 11,04-109,00	0,9	0,85-0,95 (n=2)	0,96	0,19-2,09	9	19,37 0,93-68,88	0,81	0,23-1,33	1,28	0-2,92
	m	1	1,37	0		2,48		1	18,17			0,15		4	3,76 0,93-8,65	0		1,14	
Ночница Брандта	f	2	23,45 18,91-27,98	2,03		1,71		3	142,58 11,75-400,84	0,96		0,65	0,2-1,49	2	285,16 17,6-552,72			0,16	
	m	2	11,22 4,11-18,34			0,5								3	16,17 9,9-23,00	19,9		1,2	1,11-1,28
Бурый ушан	f	2	102,19 18,54-185,84	8,97	1,82-16,12	0,14	0-0,28	1	139,35			2,84		2	68,94 21,8-116,09	0		0,6	0,38-0,82
	m													1	10,00	0,75		0	
Водяная ночница	f	4	54,25 8,17-100,13	4,14	2,23-6,04	1,16	0-2,67							1				1,79	
	m	1	8,39	1,1		0,77		1	47,03			0,41							
Усатая ночница	f	1	68,50			0								1					2,67
	m							1	79,32	2,35									

Таблица 2. Содержание α-токоферола в тканях летучих мышей в разные периоды гibernации, мкг/г

Вид	Пол	Осень						Зима						Весна					
		печень		почки		скелетная мышца		печень		почки		скелетная мышца		печень		почки		скелетная мышца	
		n		n		n		n		n		n		n		n		n	
Северный кожанок	f	3	142,46 6,5-407,53	8,71	3,0-13,31	8,28	5,94-11,24	5	6,83 3,85-12,59	5,98	4,82-7,13 (n=2)	9,1	2,03-18,09	9	9,87 4,93-26,97	15,1	7,2-22,96	8,02	1,62-18,52
	m	1	14,49	907,41		9,88		1	0,75			5,65		4	7,19 3,9-13,63	3,16		8,62	
Ночница Брандта	f	2	7,34 4,02-10,65	2,12		20,61		3	6,24 4,26-9,64	10,42		7,66	7,02-8,01	2	12,61 9,82-15,39			6,47±1,77	4,7-8,24
	m	2	3,16±0,97 2,19-4,13			13,65								3	6,59 5,75-8,0	4,35		12,92	11,49-14,35
Бурый ушан	f	2	6,4 5,75-7,05	6,09	5,16-7,01	45,99	8,07-83,92	1	23,27			22,32		2	11,12 11,11-11,14	2,23		6,83	3,89-9,76
	m													1	4,05	7,6		2,5	
Водяная ночница	f	4	4,26 2,77-6,18	3,31	2,19-4,23	16,7	4,61-43,14												
	m	1	6,16	42,98		10,19		1	11,29			22,3		1					27,41
Усатая ночница	f	1	6,07	14,49															
	m							1	16,25	15,61				1					7,3

Таблица 3. Динамика массы тела (г) северного кожанка в условиях гибернации

Октябрь		Февраль		Март–апрель		В среднем за период	
самки (n=3)	самцы (n=2)	самки (n=5)	самцы	самки (n=12)	самцы (n=7)	самки (n=20)	самцы (n=9)
11,27	12,0	10,51	–	9,78	7,92	10,19	8,83
11,56 ± 0,88		10,51 ± 0,81		9,09 ± 0,32		9,76 ± 0,32	

в скелетной мышце летучих мышей, в которой синтез белков регулируется факторами роста, гормонами, механической нагрузкой миофибрилл, а также нутриентами [Астратенкова, Rogozkin, 2014]. Дефицит витамина E вызывает активацию ПОЛ и накопление продуктов этого процесса в скелетной мышце, поэтому поддержание ее функционального состояния для гибернирующих животных весьма актуально. У грызунов и человека длительное бездействие приводит к атрофии мышц, которая отсутствует у летучих мышей, находящихся продолжительный период в неподвижном состоянии. Так, при исследовании спячки медведей было установлено, что они способны вырабатывать мощный протеолитический ингибитор, блокирующий атрофию мышц, связанную с иммобилизацией [Fuster et al., 2007]. Можно предположить наличие подобного механизма и у летучих мышей. Следствием резкого уменьшения активности мышечных тканей является сокращение потребления организмом кислорода и, как результат, понижение активности антиоксидантной системы. Очевидно, что снижение метаболизма позволяет сокращать затраты эндогенных ресурсов, в том числе и витаминов.

Содержание в тканях витаминов A и E определяется прежде всего поступлением с пищей, которое прекращается в период спячки, когда у животных происходит переключение с углеводного метаболизма на липидный [Калабухов, 1985; Seim et al., 2013] и накопленные жиры служат основным источником энергии. У находящихся в спячке животных метаболизм в значительной степени зависит от температуры среды. В Карелии температура в местах зимовок летучих мышей опускается до $-2,8\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Белкин и др., 2016]. В то же время понижение температуры воздуха на 10° приводит к уменьшению обмена примерно в 2–2,5 раза [Коломийцева, 2011]. При этом липиды играют важную роль в температурной адаптации млекопитающих с позиции их значимости в физико-химических и функциональных свойствах биологических мембран и регуляции метаболизма. У гибернирующих животных интенсивность липолиза поддерживается на уровне, необходимом для постоянного, но сниженного снабжения тканей энергией. Наибольшее количество свободных жирных кислот для своей жизнедеятельности при гипотермии

потребляют печень и скелетная мышца, на долю каждой из которых приходится примерно по трети всего запаса жира. Кроме того, именно жировая ткань является основным депо витамина E в организме, и поэтому ожирение сочетается с накоплением токоферола, являющегося ингибитором обменных процессов. Увеличение содержания токоферола при гипотермии способствует повышению антиоксидантной активности липидов адаптированных к холоду животных [Колосова и др., 1995], а процесс впадения зимоспящих животных в спячку и выход из нее считается результатом влияния витамина E [Калабухов, 1964, 1985; Слоним, 1979].

У рукокрылых, как и у других зимоспящих млекопитающих, основным резервным веществом является жир, за счет которого происходит потеря веса во время спячки [Speakman, Rowland, 1999]. Эти потери могут составлять до одной трети первоначальной массы животного (табл. 3). Считается, что большие запасы жира к зиме накапливают самки [Мосяш, 1985], однако на имеющемся материале это утверждение проследить не удалось. От октября к апрелю масса тела северного кожанка (n=29) падает на 21,4 %, причем у самцов более резко (34 %), чем у самок (13,2 %). Та же тенденция сезонного снижения массы тела прослеживается и у других видов: у ночницы Брандта (n=13) на 12,2 %, у бурого ушана (n=7) на 29,5 %, у водяной ночницы (n=12) на 17,2 %. Такие запасы и расходование жира можно рассматривать как результат наибольшей устойчивости к гипотермии, обеспечивающий этим видам успешную зимовку и дальнейшее размножение. Можно предположить, что большие жировые запасы оказывают влияние на выживаемость вида в период зимней спячки. Установлено, что смертность летучих мышей на зимовках в Карелии в среднем за ряд лет составляет 4,7 % [Белкин и др., 2015]. При этом гибель северного кожанка составила 5,1 % от всех учтенных особей данного вида, ночницы Брандта – 5,3 %, водяной ночницы – 10,0 %, погибших бурых ушанов и усатых ночниц не отмечено. Характерно, что северный кожанок доминирует как на зимовках, так и в сообществах летучих мышей в период летней активности (табл. 4).

Одной из особенностей изучаемых животных является сезонность их жизненного цикла, включающая приуроченность периода размножения

Таблица 4. Видовой состав и численность летучих мышей на территории Карелии [по: Belkin et al., 2017, с дополнениями]

Вид	Относительное обилие, % данного вида от общего числа учтенных летучих мышей		Встречаемость на зимовках, число мест находок в %	Относительная численность летом, экз./км маршрута
	на зимовках*	на летних маршрутах		
Северный кожанок	64,3	68,0	78,6	0,457
Водяная ночница	9,4	2,9	21,4	0,023
Бурый ушан	6,1	6,6	28,6	0,007
Ночница Брандта	8,9	0,5	28,6	0,002
Усатая ночница	3,8		21,4	
Прудовая ночница		1,4		0,007
Рыжая вечерница		16,2		0,031
Двухцветный кожан		4,1		0,025
Ночница Наттерера		0,3		0,003

Примечание. * В том числе ночницы условной группы Брандта/усатая и ближе не определенные (7,5 %).

к определенному времени года и связанные с этим изменения в ряде физиологических систем. 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]. Европейские виды рукокрылых в естественных условиях спариваются как весной, так и осенью. Так, в Карелии из 20 осмотренных с октября по конец марта самок северного кожанка оказались покрытыми семь (35 %), а из шести самок бурого ушана – одна (16,7 %). Физиологической особенностью летучих мышей является временное торможение гестационной доминанты на самых ранних стадиях беременности, которое происходит в связи с необходимостью адаптивной перестройки организма самки к неблагоприятным условиям среды.

Витамин А необходим для нормального функционирования репродуктивной системы самок и самцов, играет важную роль в процессе эмбриогенеза. Хорошо известно, что дефицит витамина Е в организме вызывает нарушения функции размножения, поэтому достаточный уровень токоферола является существенным условием не только для перенесения летучими мышами зимней спячки, но и их благополучного размножения. Особенно это важно для самок, имеющих продолжительный латентный период беременности. Анализ индивидуальных данных показал, что концентрация ретинола и токоферола у летучих мышей имеет половые различия – у самок она выше, чем у самцов. Отметим, что при исследовании концентрации ретинола и токоферола в плазме плодоядных и всеядных видов летучих мышей

субэкваториальной зоны разницы между полами обнаружено не было [Müller et al., 2007].

В период своей активности летучие мыши обладают очень высоким уровнем потребления кислорода. Чем больше подвижность и выше уровень метаболизма, тем быстрее идут реакции окисления и накопления продуктов распада в тканях, которые инициируют активацию антиоксидантной системы. Снижение уровня метаболизма, наблюдаемое при гибернации, сопровождается замедлением дыхания, снижением частоты сердцебиения и значительным уменьшением потребления кислорода. Так, сердце активной летучей мыши способно сокращаться с частотой более 400 ударов в минуту, тогда как в состоянии спячки оно делает за то же время лишь 16 ударов [Калабухов, 1985]. Потребление кислорода в спячке у северного кожанка понижается в 25 раз [Ануфриев, 2008].

Генерация АФК, пониженная при гибернации, значительно увеличивается при периодических пробуждениях и сократительном термогенезе во время разогревания животных, так как параллельно с этим повышается уровень окислительного метаболизма. Саморазогревание летучих мышей до состояния активности требует значительных энергозатрат, когда за короткое время поднимается температура тела и увеличивается потребление кислорода. При увеличении потребления кислорода млекопитающими происходит усиление кислород-транспортной функции крови, а соответственно, и обеспечение органов и тканей кислородом, что приводит к активации всей антиоксидантной системы. Чем чаще летучая мышь за зиму просыпается, тем меньше становится количество жира, являющегося источником энергии во время спячки. Размножение

в весенний период часто начинается вскоре после окончания гибернации, поэтому сохранение энергетических резервов может дать репродуктивное преимущество [Speakman, Rowland, 1999]. Возможно, достаточно высокое содержание токоферола и ретинола, сохраняющееся у северного кожана к весне, может быть связано с тем, что общая продолжительность спячки и периодов оцепенения у них больше, чем у других видов [Ануфриев, Ревин, 2006], а длительность активного состояния, требующего больших энергетических затрат, меньше. Об этом же свидетельствует и то, что снижение массы тела у самок этого вида было одним из самых низких. В то же время довольно существенные запасы витаминов обнаружены весной и в тканях самок других видов, которые наиболее значительны были у ночницы Брандта.

Сохранению баланса антиоксидантов у летучих мышей может способствовать тот факт, что спячка, так же как и большая часть их активной жизни, проходит в темноте. Фотопериод значительно влияет на содержание в организме нейrogормона эпифиза мелатонина, синтез которого осуществляется в темное время суток. Эндогенный мелатонин является сильным антиоксидантом, препятствующим ускоренному старению организма, сопряженному с увеличением продуктов перекисного окисления липидов, и его уровень оказывает влияние на состояние антиоксидантной системы в целом, функционирование всех звеньев которой связано между собой [Меньщикова и др., 2006]. Мелатонин может способствовать снижению потребности в других антиоксидантах, которая значительно повышается при генерации АФК и интенсификации процессов ПОЛ при периодических пробуждениях во время разогревания животных, так как вместе с этим повышается уровень окислительного метаболизма.

Содержание и сохранение резервов ретинола и токоферола у летучих мышей является отражением видоспецифических черт. В температурной толерантности животных разных зон обитания имеются явные различия. Существует положительная корреляция между температурной устойчивостью вида и температурой среды обитания [Шмидт-Ниельсен, 1982; Boyles et al., 2007; Ильина, Баишникова, 2015]. Способность к оцепенению и накоплению перед этим жировых запасов – одно из существенных отличий летучих мышей зоны севера от видов тропического и экваториального поясов нашей планеты, которых относят к «примитивным» формам с несовершенной терморегуляцией [Кольтовер, 2009]. Виды, продвинувшиеся на север дальше других, являются и самыми

устойчивыми к холоду. У зимоспящих видов тем более выражена гипотермия, чем ниже температура окружающей среды. С продвижением в высокие широты северный кожана в сообществах рукокрылых все более преобладает на зимовках и в период летней активности [Белкин и др., 2015]. Как самки, так и самцы этого вида к концу зимы имели в тканях значительное содержание ретинола и токоферола. В то же время особи и других видов, перенесшие зимнюю спячку, обладали запасами витаминов в тканях. У всех видов следует отметить значительную вариабельность показателей, которую можно объяснить как видовыми, так и индивидуальными различиями по степени накопления витаминов. Концентрация ретинола и токоферола в плазме крови летучих мышей южных видов также имела высокую вариабельность, которую объясняют диетическими и видоспецифическими различиями [Müller et al., 2007; Filho et al., 2007].

Таким образом, способность летучих мышей к накоплению резервов и их сохранению длительный период в тканях следует, видимо, рассматривать как наследственно закрепленную реакцию организма животных, выработанную в процессе эволюции для выживания в условиях низких зимних температур и отсутствия корма. Установленный в тканях летучих мышей уровень витаминов Е и А отражает потребность их организма, обеспечивающую эффективное функционирование метаболических систем, поддерживающих оптимальный энергетический баланс в условиях гибернации и успешное воспроизводство вида в дальнейшем. Значительное снижение метаболизма гибернирующих летучих мышей позволяет сокращать затраты эндогенных энергоресурсов и является основным фактором выживания рукокрылых во время зимовки, положительный исход которой обеспечивается благодаря действию общих и специфических эколого-физиологических механизмов зимней спячки.

Финансовое обеспечение исследований осуществляется из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (темы №№ 0221-2014-0031 и 0221-2014-0037) и Программы Президиума РАН № 21 (тема 0221-2015-0004).

Литература

Ануфриев А. И., Ревин Ю. В. Биоэнергетика зимней спячки летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) в Якутии // Plecotus et al. 2006. № 9. С. 8–17.

Ануфриев А. И. Механизмы зимней спячки мелких млекопитающих Якутии. Новосибирск: СО РАН, 2008. 158 с.

- Астратенкова И. В., Рогозкин В. А. Молекулярные механизмы гипертрофии скелетных мышц // Рос. физиол. журнал. 2014. № 6. С. 649–669.
- Белкин В. В., Панченко Д. В., Тирронен К. Ф., Якимова А. Е., Федоров Ф. В. Экологический статус рукокрылых (Chiroptera) на зимовках в Восточной Финноскандии // Экология. 2015. № 5. С. 374–380.
- Белкин В. В., Илюха В. А., Симонов С. А., Хижкин Е. А. Условия зимовки и инструментальное изучение летучих мышей в искусственных пещерах Карелии // Материалы международного совещания «Териофауна России и сопредельных территорий» 1–5 февраля 2016 г. Москва, 2016. 38 с.
- Ильина Т. Н., Баишникова И. В. Видовые особенности содержания токоферола у хищных млекопитающих в осенний период // Журн. эволюционной биохимии и физиологии. 2015. Т. 51, № 1. С. 37–42.
- Калабухов Н. И. Влияние витаминов Е (токоферола) и С (аскорбиновой кислоты) на грызунов, впадающих в спячку // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы, отд. биол. 1964. Т. 69, № 4. С. 15–29.
- Калабухов Н. И. Спячка млекопитающих. М.: Наука, 1985. С. 194–233.
- Коломийцева И. К. Липиды в гибернации и искусственном гипобиозе млекопитающих // Биохимия. 2011. Т. 76, № 12. С. 1604–1614.
- Колосова Н. Г., Колпаков А. Р., Панин Л. Е. Содержание токоферола и перекисное окисление липидов в тканях крыс Вистар в динамике адаптации к холоду // Вопр. мед. химии. 1995. Т. 41, № 6. С. 16–19.
- Кольтовер В. К. Теория надежности и старение: схоластическая реализация генетической программы // Пробл. старения и долголетия. 2009. Т. 18, № 1. С. 26–31.
- Меньщикова Е. Б., Ланкин В. З., Зенков Н. К., Бондарь И. А., Круговых Н. Ф., Труфакин В. А. Окислительный стресс. Проксиданты и антиоксиданты. М.: Слово, 2006. 556 с.
- Мосияш С. С. Летящие ночью. М.: Знание, 1985. 160 с.
- Орлов О. Д., Каминская Л. А., Мещанинов В. Н. Почему летучие мыши долго живут: предварительный анализ гипотез высокой продолжительности жизни рукокрылых // Научный диалог. 2012. № 2. С. 147–151.
- Попов И. Ю., Ковалев Д. Н. Обстоятельства долголетия летучих мышей (в связи с материалами исследований на территории Санкт-Петербурга и Ленинградской области) // Успехи геронтологии. 2010. Т. 23, № 2. С. 179–185.
- 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.
- Слоним А. Д. Факторы, вызывающие спячку, засыпание и пробуждение // Экологическая физиология животных. Л.: Наука, 1979. Ч. 1. С. 183–187.
- Стрелков П. П., Ильин В. Ю. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья // Фауна, систематика и эволюция млекопитающих. Рукокрылые, грызуны. Тр. Зоологического института. 1990. Т. 225. С. 42–167.
- Хританков А. М., Оводов Н. Д. О долгожительстве ночниц Брандта (*Myotis brandtii* Eversmann) в Средней Сибири // Plecotus et al. 2001. № 4. С. 20–24.
- Чаудхари Л. Р., Конь И. Я., Покровский А. А. Влияние недостаточности ретинола на активность фосфолипазы А и некоторых лизосомальных ферментов в семенниках крыс // Вопросы питания. 1977. № 3. С. 27–32.
- Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. М.: Мир, 1982. Книга 1. 416 с.
- Этическая экспертиза биомедицинских исследований. Практические рекомендации / Под ред. Ю. Б. Белоусова. М.: Изд-во ОКИ, 2005. 156 с.
- Belkin V., Ilyukha V., Fyodorov F., Kurhinen Ju., Simonov S., Khizhkin E., Yakimova A., Morozov A., Antonova E. Experience of bats research in the north of European Russia // 9th International conference on biodiversity research. Book of Abstracts, Daugavpils, 2017. P. 27.
- Boyles J. G., Dunbar M. B., Storm J. J., Brack V. Jr. Energy availability influences microclimate selection of hibernating bats // The Journal of Experimental Biology. 2007. 210. P. 4345–4350.
- Brunet-Rossinni A. K., Austad S. N. Ageing studies on bats: a review // Biogerontology. 2004. No. 5. P. 211–222.
- Ilyukha V., Antonova E., Belkin V., Uzenbaeva L., Khizhkin E., Sergina S., Ilyina T., Baishnikova I., Kizhina A., Yakimova A. The eco-physiological status of hibernating bats (Chiroptera) in the north of the European distribution range // Acta Biol. Univ. Daugavp. 2015. Vol. 15, no. 1. P. 75–94.
- Filho D. W., Althoff S. L., Dafre A. L., Boveris A. Antioxidant defenses, longevity and ecophysiology of South American bats // Comparative Biochemistry and Physiology. 2007. Vol. 146. Part. C. P. 214–220.
- Fuster G., Busquets S., Almendro V., Lopez-Soriano F. J., Argiles J. M. Antiproteolytic effects of plasma from hibernating bears: a new approach for muscle wasting therapy? // Clin. Nutr. 2007. Vol. 26. P. 658–661.
- Müller K., Voigt C. C., Raila J., Hurtienne A., Vater M., Brunnberg L., Schweigert F. J. Concentration of carotenoids, retinol and α-tocopherol in plasma of six microchiroptera species // Comparative Biochemistry and Physiology. Part B 147. 2007. P. 492–497.
- Ross A. C., Ambalavanan N., Zolfaghari R., Li N. Vitamin A combined with retinoic acid increases retinol uptake and lung retinyl esters formation in a synergistic manner in neonatal rats // J. Lipid Res. 2006. Vol. 47. P. 1844–1851.
- Russ J. M., Briffa M., Montgomery W. I. Seasonal patterns in activity and habitat use by bats (*Pipistrellus* spp. and *Nyctalus leisleri*) in Northern Ireland, determined using a driven transect // J. Zool. Lond. 2003. Vol. 259. P. 289–299.
- Seim I., Fang X., Xiong Z., Lobanov A. V., Huang Z. et al. Genome analysis reveals insights into physiology and longevity of the Brandt's bat *Myotis brandtii* // Nature Communications. 2013. P. 1–8. doi: 10.1038/ncomms3212
- Speakman J. R., Rowland A. Preparing for inactivity: how insectivorous bats deposit a fat store for hibernation // Proceedings of the Nutrition Society. 1999. Vol. 58. P. 123–131.

Поступила в редакцию 24.01.2017

References

- Anufriev A. I., Revin U. V. Bioenergetika zimney spiachki letuchikh mishey (Chiroptera, Vespertilionidae) v Yakutii [Bioenergetics of bats (Chiroptera, Vespertilionidae) hibernation in Yakutia]. *Plecotus et al.* 2006. No. 9. P. 8–17.
- Anufriev A. I. Mekhanizmy zimney spiachki melkikh mlekopitayushchikh Yakutii [Mechanisms of small mammals hibernation in Yakutia]. Novosibirsk: SB of RAS, 2008. 158 p.
- Astratenkova I. V., Rogozkin V. A. Molekuliarnye mekhanizmy gipertrofii skeletnykh mishts [Molecular mechanisms of skeletal muscles hypertrophy]. *Ross. fiziol. jurnal [Russian Journal of Physiology]*. 2014. No. 6. P. 649–669.
- Belkin V. V., Panchenko D. V., Tirronen K. F., Yakimova A. E., Fedorov V. F. Ekologicheskiy status rukokrylykh (Chiroptera) na zimovkakh v Vostochnoy Fennoskandii [Ecological status of bats (Chiroptera) at wintering grounds in Eastern Fennoscandia]. *Ekologiya [Ecology]*. 2015. No. 5. P. 374–380.
- Belkin V. V., Ilyukha V. A., Simonov S. A., Hizhkin E. A. Usloviya zimovki i instrumentalnoe izuchenie letuchikh myshei v iskusstvennykh peshcherakh Karelii [Wintering conditions and instrumental study of bats in artificial caves of Karelia]. Materialy Mezhdunarodnogo soveshchaniya "Teriofauna Rossii i sopredelnykh territoriy" (1–5 fevralia 2016, Moskva, 2016 g.) [Proceed. of the Int. Meeting *Theriofauna of Russia and Adjacent Territories* (Moscow, February 1–5, 2016)]. Moscow, 2016. 38 p.
- Chaudhary L. R., Kon' I. Ya., Pokrovsky A. A. Vliyaniye nedostatochnosti retinola na aktivnost' fosfolipazy A i nekotorykh lizosomal'nykh fermentov v semennikakh krysa [Effect of retinol deficiency on the activity of phospholipase A and some lysosomal enzymes in the testicles of rats]. *Voprosy pitaniya [Problems of Nutrition]*. 1977. No. 3. P. 27–32.
- Eticheskaya ekspertiza biomeditsinskikh issledovaniy. Prakticheskie rekomendatsii [An ethical examination of biomedical research. Practical guidelines]. Ed. Yu. B. Belousov. Moscow: Izd-vo OKI, 2005. 156 p.
- Ilyina T. N., Baishnikova I. V. Vidovye osobennosti sodержaniya tokoferola u khishchnykh mlekopitayushchikh v osenniy period [Trivial features of tocopherol content in predatory mammals in autumn]. *Jurnal evolyutsionnoy biokhimii i fiziologii [J. Evolutionary Biochemistry and Physiology]*. 2015. Vol. 51, no. 1. P. 37–42.
- Kalabukhov N. I. Vliyaniye vitaminov E (tokoferola) i S (askorbinovoi kisloty) na gryzunov, vpadayushchikh v spyachku [Effect of vitamins E (tocopherol) and C (ascorbic acid) on hibernating rodents]. *Bull. Mosk. obschestva ispytateleei prirody, otdelenie biologii [Bull. of Moscow Society of Nat., Dep. of Biology]*. 1964. Vol. 69, no. 4. P. 15–29.
- Kalabukhov N. I. Spyachka mlekopitayushchikh [Hibernation of mammals]. Moscow: Nauka, 1985. P. 194–233.
- Khritanov A. M., Ovodov N. D. O dolgozhitelstve nochnits Brandta (*Myotis brandtii* Eversmann) v Sredney Sibiri [On the longevity of the Brandt's bats (*Myotis brandtii* Eversmann) in Central Siberia]. *Plecotus et al.* 2001. No. 4. P. 20–24.
- Kolomiytseva I. K. Lipidy v gibernatsii i iskusstvennom gipobioze mlekopitayushchikh [Lipids in hibernation and artificial hypobiosis of mammals]. *Biokhimiya [Biochemistry]*. 2011. Vol. 76, no. 12. P. 1604–1614.
- Kolosova N. G., Kolpakov A. R., Panin L. E. Soderzhanie tokoferola i perekisnoe okislenie lipidov v tkanyakh krysa Vistar v dinamike adaptatsii k kholodu [The content of tocopherol and lipid peroxidation in tissues of the Wistar rats in the dynamics of adaptation to cold]. *Vopr. med. khimii [Problems of Medical Chem.]*. 1995. Vol. 41, no. 6. P. 16–19.
- Koltover V. K. Teoriya nadezhnosti i starenie: skhlasticheskaya realizatsiya geneticheskoi programmy [Reliability theory and aging: scholastic realization of the genetic program]. *Probl. stareniya i dolgoletiya [Probl. Aging and Longevity]*. 2009. Vol. 18, no. 1. P. 26–31.
- Men'shchikova E. B., Lankin V. Z., Zenkov N. K., Bondar' I. A., Krugovich N. F., Trufakin V. A. Okislitel'nyi stress. Prooksidanty i antioksidanty [Oxidative stress. Pro-oxidants and antioxidants]. Moscow: Slovo, 2006. 556 p.
- Mosiyash S. S. Letayushchie noch'yu [Flying at night]. Moscow: Znanie, 1985. 160 p.
- Orlov D. O., Kaminskaya L. A., Meshchaninov V. N. Pochemu letuchie myshi dolgo zhivut: predvaritel'nyy analiz gipotez vysokoy prodolzhitel'nosti zhizni rukokrylykh [Why do bats live long? Preliminary analysis of bats longevity hypotheses]. *Nauchnyi dialog [Scientific Dialogue]*. 2012. No. 2. P. 147–151.
- Popov I. Yu., Kovalev D. N. Obstoyatel'stva dolgozhitel'stva letuchikh myshei (v svyazi s materialami issledovaniy na territorii Sankt-Peterburga i Leningradskoi oblasti) [Circumstances of bats longevity (in view of the studies conducted on the territory of St. Petersburg and Leningrad Region)]. *Uspekhi gerontologii [Advances of Gerontology]*. 2010. Vol. 23, no. 2. P. 179–185.
- Skurikhin V. N., Dvinskaya M. L. Opredelenie α -tokoferola i retinola v plazme krovi sel'skokhozyaystvennykh zhivotnykh metodom mikrokolonochnoj vysokoeffektivnoy zhidkostnoy khromatografii [Determination of α -tocopherol and retinol in farm animals plasma by micro-column high-performance liquid chromatography]. *Sel.-choz. biologiya [Agricultural Biology]*. 1989. No. 4. P. 127–129.
- Slonim A. D. Faktory, vyzyvayushchie spyachku, zasypanie i probuzhdenie [Factors causing hibernation, falling asleep and awakening]. *Ekologicheskaya fiziologiya zhivotnykh [Ecological Physiology of Animals]*. Leningrad: Nauka, 1979. Part. 1. P. 183–187.
- Strelkov P. P., Il'in V. Yu. Rukokrylye (Chiroptera, Vespertilionidae) yuga Srednego i Nizhnego Povolzh'ya [The bats (Chiroptera, Vespertilionidae) of the southern part of the Middle and Lower Volga Region]. *Fauna, sistematika i evolyutsiya mlekopitayushchikh. Rukokrylye, gryzuny. Tr. Zoologicheskogo instituta [Fauna, Systematics and Evolution of Mammals. Bats, Rodents. Proceed. of the Zoological Inst.]*. 1990. Vol. 225. P. 42–167.
- Schmidt-Nielsen K. Fiziologiya zhivothyh. Prispobleniye i sreda [Physiology of animals. Adaptation and environment]. Moscow: Mir, 1982. Book 1. 416 p.
- Belkin V., Ilyukha V., Fyodorov F., Kurhinen Ju., Simonov S., Khizhkin E., Yakimova A., Morozov A., Antonova E. Experience of bats research in the north of

European Russia. 9th International conference on biodiversity research. Book of Abstracts, Daugavpils, 2017. P. 27.

Boyles J. G., Dunbar M. B., Storm J. J., Brack V. Jr. Energy availability influences microclimate selection of hibernating bats. *The Journal of Experimental Biology*. 2007. 210. P. 4345–4350.

Brunet-Rossinni A. K., Austad S. N. Ageing studies on bats: a review. *Biogerontology*. 2004. No. 5. P. 211–222.

Ilyukha V., Antonova E., Belkin V., Uzenbaeva L., Khizhkin E., Sergina S., Ilyina T., Baishnikova I., Kizhina A., Yakimova A. The eco-physiological status of hibernating bats (Chiroptera) in the north of the European distribution range. *Acta Biol. Univ. Daugavp.* 2015. Vol. 15, no. 1. P. 75–94.

Filho D. W., Althoff S. L., Dafre A. L., Boveris A. Antioxidant defenses, longevity and ecophysiology of South American bats. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 2007. Vol. 146. Part. C. P. 214–220.

Fuster G., Busquets S., Almendro V., Lopez-Soriano F. J., Argiles J. M. Antiproteolytic effects of plasma from hibernating bears: a new approach for muscle wasting therapy? *Clin. Nutr.* 2007. Vol. 26. P. 658–661.

Müller K., Voigt C. C., Raila J., Hurtienne A., Vater M., Brunnberg L., Schweigert F. J. Concentration of carotenoids, retinol and α -tocopherol in plasma of six microchiroptera species. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 2007. Part. B. 147. P. 492–497.

Ross A. C., Ambalavanan N., Zolfaghari R., Li N. Vitamin A combined with retinoic acid increases retinol uptake and lung retinyl esters formation in a synergistic manner in neonatal rats. *J. Lipid Res.* 2006. Vol. 47. P. 1844–1851.

Russ J. M., Briffa M., Montgomery W. I. Seasonal patterns in activity and habitat use by bats (*Pipistrellus* spp. and *Nyctalus leisleri*) in Northern Ireland, determined using a driven transect. *J. Zool. Lond.* 2003. Vol. 259. P. 289–299.

Seim I., Fang X., Xiong Z., Lobanov A. V., Huang Z. et al. Genome analysis reveals insights into physiology and longevity of the Brandt's bat *Myotis brandtii*. *Nature Communications*. 2013. P. 1–8. doi: 10.1038/ncomms3212

Speakman J. R., Rowland A. Preparing for inactivity: how insectivorous bats deposit a fat store for hibernation. *Proceedings of the Nutrition Society*. 1999. Vol. 58. P. 123–131.

Received January 24, 2017

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

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

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) 573140

Якимова Алина Евгеньевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: angelina73@mail.ru
тел.: (8142) 573140

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

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

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) 573140

Yakimova, Alina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: angelina73@mail.ru
tel.: (8142) 573140