

УДК 591.133.16

АДАПТАЦИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ К ПИЩЕВОЙ ДЕПРИВАЦИИ: ВИТАМИНЫ А И Е

© 2019 г. Т. Н. Ильина^{1,*}, И. В. Баишникова¹

¹ Институт биологии — обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”,
185910, Петрозаводск, Россия

*e-mail: ilyina@bio.krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 25.05.2018 г.

После доработки 16.11.2018 г.

Принята к публикации 20.02.2019 г.

Одной из задач в изучении роли витаминов у разных видов млекопитающих является исследование физиолого-биохимических механизмов реагирования организма в процессе адаптации к различным факторам среды, в частности, прекращению экзогенного поступления питательных веществ. Цель работы заключалась в исследовании в условиях пищевой депривации содержания витаминов А и Е в тканях млекопитающих четырех видов: крысы, норки, песца и представителя летучих мышей северного кожанка. Первые три вида были подвергнуты полному голоданию разной продолжительности. Северный кожанок в период гибернации с октября по март находился в природных условиях. Исследования показали, что даже кратковременное голодание, не нарушая общее физиологическое состояние животных, может приводить к изменению уровня витаминов А и Е в тканях, отражая метаболические перестройки, связанные с адаптацией к условиям режима экономии. Возможности разных видов животных к сохранению во время голодания витаминов в органах и тканях различны. У видов, адаптированных в процессе эволюции к длительному голоданию, содержание витаминов в тканях подвержено меньшим изменениям.

Ключевые слова: витамины А и Е, млекопитающие, голодание, антиоксиданты

DOI: 10.1134/S0044452919030082

ВВЕДЕНИЕ

В дикой природе животные часто лишены возможности регулярно получать пищу и способность переносить вынужденную пищевую депривацию является отражением экологии вида, его взаимоотношений со средой обитания [1–4]. Полное голодание рассматривается как стресс, вызванный недостатком или отсутствием ресурсов. Длительное голодание может быть связано с продолжительными периодами очень низких температур в зимний период или дефицитом корма. При этом способность организма переносить пищевую депривацию так же важна, как и возможность быстрого восстановления. Надежность работы организма лимитирована генетической программой [5], поэтому способность разных видов млекопитающих выдерживать отсутствие пищи эволюционно детерминирована. Считается, что ограничение питания по содержанию как белков, так и витаминов антиоксидантного ряда, к которому относятся витамины А и Е, может сокращать продолжительность жизни [6]. Участие витаминов в обменных процессах является биохимической основой их влияния на физиологические процессы и зависит

от биологических функций органов и тканей, видовой принадлежности животных, их экологической специализации и целого ряда других факторов.

Физиологическое голодание связано с жизненными природными циклами млекопитающих и, как правило, не вызывает критических последствий для организма. Гибернация и сопутствующий ей период длительного голодания животных отличаются от экзогенного полного голодания, так как уровень метаболизма в это время значительно снижен. Виды, которые заранее перенастраивают свои системы на новые режимы функционирования, имеют преимущества по сравнению с теми, изменения активности которых являются вынужденными и индуцируются внешними воздействиями. Кроме того, проблема анабиоза млекопитающих обращает на себя большое внимание в связи с развитием медицины, в том числе и космической, что приводит к углублению исследований метаболических особенностей длительного эндогенного голодания при зимней спячке животных [7, 4].

Витамины А и Е являются экзогенными антиоксидантами и относятся к неферментативному зве-

Таблица 1. Влияние 2-дневной пищевой депривации на содержание витаминов А и Е (мкг/г) в тканях крыс, ($M \pm m$)

Ткани	Витамин А		Витамин Е	
	контроль	опыт	контроль	опыт
Печень	33.34 ± 4.31	45.98 ± 1.12	10.62 ± 2.08	3.06 ± 0.60*
Почки	2.80 ± 0.47	1.44 ± 0.23*	5.01 ± 1.04	9.76 ± 4.44
Сердце	2.94 ± 0.44	2.00 ± 0.26	8.50 ± 1.49	10.29 ± 3.01
Скелетная мышца	1.23 ± 0.20	нд	5.85 ± 2.06	4.64 ± 1.04

Примечание: * – различия достоверны по сравнению с контрольной группой ($p < 0.05$); нд – витамин не детектировался.

ну антиоксидантной системы, они необходимы для выполнения ряда нормальных клеточных функций, поддержания антиокислительного потенциала тканей на постоянном уровне, участвуют в окислительно-восстановительных реакциях. Считается, что основными факторами адаптации, способными защищать клетки от активных форм кислорода, являются снижение уровня их генерации и усиление антиоксидантных механизмов [5].

В условиях среды организм животных подвержен влиянию различных факторов, которые в той или иной степени приводят к изменению интенсивности физиологических реакций, в связи с чем большое значение имеет выявление их адаптивных возможностей. Цель настоящей работы состояла в исследовании содержания витаминов А и Е в тканях млекопитающих из различных экологических групп в условиях пищевой депривации разной продолжительности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследования были млекопитающие (самки и самцы) четырех видов: крыса лабораторная (*Rattus norvegicus*), американская норка (*Mustela vison*), песец (*Vulpes lagopus*) и представитель летучих мышей северный кожанок (*Eptesicus nilssonii*). Крысы содержались в условиях вивария, контрольная группа ($n = 6$) получала стандартный рацион, продолжительность пищевой депривации животных опытной группы ($n = 6$) составила 2 сут. Для проведения эксперимента из норок и песцов клеточного содержания было сформировано по две группы: опытную группу норок ($n = 10$) подвергали полному голоданию в течение 4 сут, песцов ($n = 10$) – в течение 8 сут, животные контрольных групп ($n = 10$ в каждой) получали стандартный рацион хозяйства. Проведение эксперимента было приурочено к периоду планового осеннего забоя. Все животные получали воду *ad libitum*. Северный кожанок, представитель гладконосых летучих мышей, наиболее часто встречается на территории Карелии, так как является видом, который преобладает среди рукокрылых с продвижением в высокие широты. В период гибернации и вынужденного голодания северный кожанок ($n = 17$) находился

с октября по март в естественных условиях и был отловлен на зимовках в подземных сооружениях разного типа. Исследования выполнены с соблюдением правил проведения работ с использованием экспериментальных животных.

Определение содержания витаминов А (ретинол) и Е (α -токоферол) в тканях проводили методом высокоэффективной жидкостной хроматографии [8]. У крыс, норок и песцов исследовали печень, почки, сердце и скелетную мышцу, у северного кожанка – печень, почки и скелетную мышцу. У норок исследование содержания витамина А не проводилось. Полученные данные обрабатывали общепринятыми методами вариационной статистики. Исследования выполнены с использованием научного оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате исследования влияния пищевой депривации в печени крыс опытной группы было обнаружено увеличение содержания витамина А, в то время как в почках – достоверное снижение (табл. 1). Содержание витамина А в сердце не изменялось, в скелетной мышце опытной группы через два дня голодания ретинол не детектировался. Период голодания характеризовался также достоверным снижением содержания витамина Е в печени и тенденцией к его увеличению в почках. В сердечной и скелетной мышцах достоверных изменений содержания витамина Е не обнаружено. Двухдневная пищевая депривация привела к изменениям в соотношении ретинола и токоферола в тканях крыс, которые больше коснулись печени и почек. Хорошо известно, что взаимоотношения между витаминами А и Е носят реципрокный характер, с чем связаны изменения содержания витаминов в тканях, которые при голодании происходят за счет перераспределения запасов, имеющихся в тканях.

Голодание вызывает физиологические изменения, соответствующие различным его стадиям, и прежде всего у крыс, как и у других видов, понижается расход энергии. При этом из-за снижения ско-

Таблица 2. Влияние 4-дневного голодания на содержание витамина Е (мкг/г) в тканях норки, ($M \pm m$)

Ткани	контроль	опыт
Печень	38.19 ± 10.56	82.97 ± 21.06
Почки	47.90 ± 13.91	23.29 ± 10.23*
Сердце	12.23 ± 4.38	23.41 ± 9.30
Скелетная мышца	7.04 ± 1.44	3.78 ± 0.46*

Примечание: * – различия достоверны по сравнению с контрольной группой ($p < 0.05$).

рости метаболизма уменьшаются процессы окисления липидов [9], с которыми связаны витамины А и Е [10]. Выявленные в тканях крыс изменения могут являться частью комплексной реакции организма на пищевую депривацию. Достоверное снижение токоферола в печени, основном депонирующем органе, свидетельствует о возможном риске быстрого развития у крыс гиповитаминозного состояния.

У норок 4-дневное голодание привело к достоверному снижению содержания витамина Е в почках и скелетной мышце (табл. 2). Увеличение содержания токоферола наблюдалось в печени и сердце, хотя различия не были статистически достоверны и данные имели высокую вариабельность. Разводимые на фермах норки имеют возможности для накопления жировых резервов, однако, несмотря на довольно большие запасы, норки плохо выдерживают голодание [2, 11, 12], так как они не могут за счет липидов длительное время поддерживать метаболизм на необходимом уровне. Во время голодания липолитическая активность у норок в печени и жировой ткани уменьшается, происходит стимулирование протеолиза, и уже после двух дней голодания у норок может развиваться гепатоз или жировая дистрофия печени, что в дальнейшем приводит к гибели. Высказано предположение, что вид может иметь ограниченную способность кетогенеза из-за недостаточного β -окисления, основного процесса деградации жирных кислот, которое приводит к накоплению жира в печени и ухудшает использование липидов как метаболического топлива в период отрицательного энергетического баланса [13]. У норок мобилиза-

ция жирных кислот при голодании происходит более эффективно из внутрибрюшного жира по сравнению с подкожным, что рассматривается как адаптация у северных полуводных хищников [2, 14]. Вероятно, увеличение токоферола в печени норок опытной группы связано с интенсивной мобилизацией из жировых депо. В то же время изменения токоферола отмечены и в других тканях – если в сердце, как и в печени, содержание витамина увеличивается, то в почках и скелетной мышце наблюдается его достоверное снижение. Очевидно, что у норок голодание вызывает значительную метаболическую перестройку всех исследованных тканей, однако степень изменений имеет разнонаправленный характер.

Голодание у песцов вызвало наиболее значительные изменения витаминов А и Е в почках – при достоверном увеличении содержания токоферола уровень ретинола снижался (табл. 3). У многих млекопитающих в почках, которые являются местом образования витамина А и удаления конечных продуктов его обмена, содержание ретинола значительно ниже, чем в печени, а в других тканях он находится или в очень небольших количествах, или вовсе не обнаруживается. Песцы, наряду с другими представителями семейства собачьих, характеризуются высоким содержанием витамина А в почках, которые выполняют у них специфическую функцию в метаболизме ретинола, и обычно содержание витамина А в почках песца значительно превышает уровень ретинола в печени [15, 16]. После 8-дневного голодания содержание ретинола у опытных животных в почках оставалось высоким, несмотря на снижение по сравнению с контрольной группой.

В нормальных условиях концентрация в крови транспортирующих витамин А белков коррелирует с обеспеченностью организма витамином, а при недостаточности витамина процесс секреции ретинолсвязывающего белка печенью в кровь нарушается. Снижение интенсивности белкового обмена приводит к уменьшению образования ретинола из каротиноидов пищи. Создание запасов витамина А в печени происходит при наличии его в пище в количестве, превышающем минимальную потребность, поэтому при недостаточности ретинола ре-

Таблица 3. Влияние 8-дневного голодания на содержание витаминов А и Е (мкг/г) в тканях песца, ($M \pm m$)

Ткань	Витамин А		Витамин Е	
	контроль	опыт	контроль	опыт
Печень	1.8 ± 0.16	1.98 ± 0.94	11.83 ± 0.82	14.15 ± 2.42
Почки	92.19 ± 10.40	75.2 ± 6.80	20.21 ± 5.1	38.28 ± 4.11*
Сердце	нд	нд	10.34 ± 0.63	14.35 ± 1.72
Скелетная мышца	нд	нд	4.80 ± 0.55	3.77 ± 1.72

Примечание: * – различия достоверны по сравнению с контрольной группой ($p < 0.05$); нд – витамин не детектировался.

Таблица 4. Влияние длительного голодания в процессе гибернации на содержание витаминов А и Е (мкг/г) в тканях северного кожанка, (*M*; *Min–Max*)

Ткани	Пол	Витамин А		Витамин Е	
		октябрь	март	октябрь	март
Печень	Самки	1.96 0.36–3.80 (<i>n</i> = 3)	19.37 0.93–68.88 (<i>n</i> = 9)	142.46 6.5–407.53 (<i>n</i> = 3)	9.87 4.93–26.97 (<i>n</i> = 9)
	Самцы	1.37 (<i>n</i> = 1)	3.76 0.93–8.65 (<i>n</i> = 4)	14.49 (<i>n</i> = 1)	7.19 3.9–13.63 (<i>n</i> = 4)
Почки	Самки	2.00 1.68–2.31 (<i>n</i> = 3)	0.81 0.23–1.33 (<i>n</i> = 9)	8.71 3.0–13.31 (<i>n</i> = 3)	15.1 7.2–22.96 (<i>n</i> = 9)
	Самцы	0 (<i>n</i> = 1)	0 (<i>n</i> = 4)	907.41 (<i>n</i> = 1)	3.16 (<i>n</i> = 1)
Скелетная мышца	Самки	0.81 0.21–1.41 (<i>n</i> = 3)	1.28 0–2.92 (<i>n</i> = 9)	8.28 5.94–11.24 (<i>n</i> = 3)	8.02 1.62–18.52 (<i>n</i> = 9)
	Самцы	2.48 (<i>n</i> = 1)	1.14 (<i>n</i> = 1)	9.88 (<i>n</i> = 1)	8.62 (<i>n</i> = 1)

Примечание: в таблице даны средние, минимальные и максимальные абсолютные значения по группе животных.

зверивования в печени не происходит. В нашем эксперименте содержание ретинола в печени опытных и контрольных песцов было практически одинаковым, из чего можно сделать вывод, что непродолжительное для данного вида голодание не влияло на содержание витамина А в печени.

Изменения витамина Е носили иной характер – более высокое содержание токоферола обнаружено в тканях печени, почек и сердца животных опытной группы по сравнению с контролем, причем в почках различия были достоверны. Увеличение уровня токоферола в исследованных тканях подопытных песцов свидетельствует о перераспределении его запасов на фоне интенсификации энергетических процессов, которые оказались наиболее выраженными в почках, так как при голодании их выводящая функция усиливается. Существенное увеличение в почках песцов опытной группы содержания токоферола свидетельствует, вероятно, о возрастающей нагрузке на орган. В других тканях изменения не носили достоверный характер, поэтому можно заключить, что 8-дневное голодание не оказало на физиологическое состояние песцов значительного влияния.

Кормовые предпочтения и способность к накоплению и сохранению необходимых резервов, в том числе и витаминов, так же различны у разных видов животных, как и их физиологическая возможность переносить отсутствие пищи. Такие виды, как норка и песец, остаются активными в течение всего года, в то время как некоторые северные млекопитающие, в том числе летучие мыши, про-

водят зимний период, когда пища отсутствует, в спячке, и представляют интерес для изучения различных физиологических параметров при адаптации к длительному голоданию.

Результаты исследования показали, что содержание ретинола и токоферола в тканях северного кожанка имеет высокую вариабельность, обусловленную значительными различиями в физиологическом состоянии у обитающих в дикой природе животных, а также целым рядом факторов – пол, возраст, участие в спаривании, время перехода в состояние гибернации и др. При существенных индивидуальных и половых различиях считаем целесообразным раздельное для самок и самцов представление полученных результатов. Обнаружено, что длительное голодание северного кожанка, связанное с периодом гибернации, не привело к значительному снижению запасов витаминов А и Е в тканях, а в ряде случаев весной выявлено увеличение содержания витаминов по сравнению с осенними показателями, что ранее отмечалось для других видов рукокрылых [17]. Наиболее значительные запасы ретинола и токоферола обнаружены в печени (табл. 4). Весной у самок северного кожанка общее содержание витаминов в исследованных тканях было выше, чем у самцов.

Для нормального функционирования репродуктивной системы как самок, так и самцов оба витамина жизненно необходимы, а витамин А играет важную роль в процессе эмбриогенеза. Хорошо известно, что дефицит витамина Е в организме вызывает нарушения функции размножения, поэтому

соответственный уровень токоферола является существенным условием не только для перенесения летучими мышами зимней спячки и длительного голодания, но и их благополучного размножения весной. Сохранение запаса витаминов особенно важно для самок летучих мышей, имеющих продолжительный латентный период беременности, приходящийся на зимнее время.

У рукокрылых, как и у других млекопитающих, основным резервным веществом является жир, за счет которого происходит потеря веса во время спячки и сопутствующего ей длительного эндогенного голодания [18]. Характерно, что у самок потери веса были меньше (5%), чем у самцов (15.6%). У гибернарующих животных интенсивность липолиза поддерживается на уровне, необходимом для постоянного, но пониженного обеспечения тканей энергией. Жировая ткань является основным депо витамина Е в организме, и поэтому осеннее накопление жира сочетается с увеличением запасов токоферола, являющегося ингибитором обменных процессов. Процесс впадения зимоспящих животных в спячку и выход из нее считается результатом влияния витамина Е [19].

Интересно отметить, что довольно значительное содержание токоферола у летучих мышей обнаружено в скелетной мышце. Известно, что синтез белков в мышечных тканях регулируется факторами роста, гормонами, механической нагрузкой миофибрилл, а также нутриентами [20]. Следствием резкого снижения активности мышечных тканей является сокращение потребления организмом кислорода и, как результат, уменьшение активности антиоксидантной системы.

Пониженная при гибернации генерация активных форм кислорода значительно увеличивается при периодических пробуждениях и сократительном термогенезе во время разогревания животных, так как вместе с этим происходит увеличение уровня окислительного метаболизма. При увеличении потребления кислорода происходят усиление кислород-транспортной функции крови и обеспечение тканей кислородом, что приводит к активации всей антиоксидантной системы. Чем чаще летучая мышь за зиму просыпается, тем меньше остается запасов жира, поэтому сохранение энергетических резервов может дать репродуктивное преимущество виду [18]. Возможно, высокое содержание токоферола и ретинола после длительного голодания объясняется большей продолжительностью спячки северного кожанка по сравнению с другими видами летучих мышей [21]. Кроме того, на сохранение баланса антиоксидантов у летучих мышей может влиять также тот факт, что спячка, как и большая часть их активной жизни, проходит в темноте. Синтезирующийся эпифизом в ночное время гормон мелатонин, обладающий выраженным ан-

тиоксидантным эффектом, может способствовать снижению потребности в других антиоксидантах.

Пищевая депривация вызывает метаболическую перестройку всех органов и систем, связанную с режимом экономии внутренних резервов. В сердце трех видов млекопитающих отмечены меньшие изменения изучаемых показателей, что указывает на продолжение осуществления во время голодания обмена веществ, обеспечивающего в первую очередь потребности органов, имеющих большее значение для сохранения жизни. Наибольшие изменения у животных наблюдались в почках, однако их направленность у исследуемых видов была различной. Усиление выводящей функции при полном голодании приводит к увеличению нагрузки на орган. Внутривисцеральный кислород может оказывать прямое влияние на функцию реабсорбции почечных канальцев, что сказывается на удерживании воды и натрия, влияет на почечную гемодинамику и выделительную функцию почек [22]. Скелетные мышцы являются самым большим источником лабильных протеинов и поэтому во время голодания быстро теряют массу. Сохранность скелетных мышц определяется понижением метаболизма, уменьшением потребности в кислороде и, следовательно, влиянием окислительного стресса на клетки и ткани. Хотя изменение содержания витаминов в мышце наблюдалось у всех видов, достоверное снижение токоферола выявлено только в скелетной мышце норки. Обнаруженное в некоторых тканях увеличение содержания витаминов, которое осуществляется за счет мобилизации эндогенных ресурсов, можно рассматривать как проявление компенсаторных изменений перестройки антиоксидантной системы при адаптации к голоданию.

Многие млекопитающие, обитающие как в арктическом, так и в бореальном климате, к осени накапливают жировые запасы, играющие важную роль в процессе адаптации к холодному времени года [1, 2, 4]. Такие виды, как норка и песец, которые активны в течение всего года, вынуждены выживать за счет имеющихся резервов, необходимых для быстрого реагирования при остром дефиците пищи. Примером эволюционно закрепленной адаптации к вынужденному голоданию могут служить песцы, накапливающие осенью значительные запасы жира, который у этого арктического вида служит для изоляции тела во время длительных зимних холодов и как энергетический запас в период вынужденного голодания зимой [1, 3]. У песцов предельные сроки полного голодания с наличием воды довольно большие и составляют от 40 до 56 сут [23], норки могут прожить значительно меньше — от 10 до 22 сут [11]. Однако наши исследования показали, что даже кратковременное голодание, не нарушая общее физиологическое состояние животных, приводит к изменениям уровня витаминов А и Е в тканях, отражая метаболические пе-

рестройки, связанные с адаптацией к условиям режима экономии.

Общим между экзогенным голоданием и гибберацией является то, что в обоих случаях эндогенное питание осуществляется за счет внутренних источников, в первую очередь, жировой ткани. Снижение метаболических расходов уменьшает истощение запасов, расширяет способность выдерживать периоды голода и обеспечивает достаточной энергией более продолжительный промежуток времени [4, 15, 7]. Очевидно, что такая стратегия позволяет летучим мышам во время гибернации значительно сокращать затраты эндогенных ресурсов, в том числе и витаминов, обеспечивая эффективное функционирование метаболических систем, поддерживающих в период длительного голодания и гипотермии оптимальный энергетический баланс и успешное воспроизводство вида в дальнейшем.

В результате исследований у млекопитающих из различных экологических групп содержания жирорастворимых витаминов А и Е в тканях выявлена разная степень их участия в метаболизме, расходовании и сохранении необходимого уровня при пищевой депривации. Под влиянием голодания запускаются адаптационные реакции организма, однако его резервы к адаптационной перестройке не безграничны, так как биологические процессы имеют определенные физиологические пределы. Хотя основные жизненные функции у млекопитающих при голодании не отклоняются от нормы, развитие недостаточности их регуляции может постепенно ограничивать адаптационные возможности организма. Происходящая при пищевой депривации перестройка обменных процессов приводит к перераспределению запасов витаминов А и Е в тканях, что является результатом включения приспособительных механизмов, направленных на более рациональное использование резервов организма. Очевидно, что содержание витаминов в тканях подвержено меньшим изменениям у видов, адаптированных в процессе эволюции к длительному голоданию, положительный исход которого обеспечивается благодаря действию общих и специфических эколого-физиологических механизмов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа поддержана средствами федерального бюджета на выполнение государственного задания — тема № 0218-2019-0073.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Prestrud P.* Adaptation by the Arctic Fox (*Alopex Lagopus*) to the Polar Winter. *Arctic*. 44: 132–138. 1991.
2. *Nieminen P., Käkälä R., Pyykönen T., Mustonen A.-M.* Selective fatty acid mobilization in the American mink (*Mustela vison*) during food deprivation. *Comp. Biochem. Physiol. B*. 145: 81–93. 2006.
3. *Tauson A.-H., Chwalibog A., Ahlström Ø.* Substrate oxidation in male blue foxes (*Alopex lagopus*) during feeding, fasting and realimentation. *NJF-Seminar nr. 331. Srekosten*, 1–3 Oct. 2001. P. 1–6.
4. *Secor S.M., Carey H.V.* Integrative Physiology of Fasting. *Comprehensive Physiol.* 6: 773–825. 2016.
5. *Колтовер В.К.* Теория надежности и старение: схоластическая реализация генетической программы. *Пробл. старения и долголетия*. 18 (1): 26–31. 2009. [*Koltover V.K.* Theory of reliability and aging: scholastic implementation of the genetic program. *Probl. stareniya i dolgoletiya*. 18 (1): 26–31. 2009. (In Russ.)].
6. *Никитченко Ю.В.* Роль алиментарных факторов в возрастных изменениях прооксидантно-антиоксидантной системы организма. *Пробл. старения и долголетия*. 18 (1): 72–77. 2009. [*Nikitchenko Yu.V.* A role of alimentary factors in age changes of a pro-oxidant - anti-oxidant system of an organism. *Probl. stareniya i dolgoletiya*. 18 (1): 72–77. 2009. (In Russ.)].
7. *Зайчик А.Ш., Чурилов Л.П.* Основы патохимии. СПб., ЭЛБИ-СПб. 28–52. 2001. [*Zaichik A.Sh., Churilov L.P.* *Osnovi of patochemistry [Bases of patochemistry]*. SPb., ELBI-SPb. 28–52. 2001.]
8. *Скурихин В.Н., Двинская Л.М.* Определение α -токоферола и ретинола в плазме крови сельскохозяйственных животных методом микроколоночной высокоэффективной жидкостной хроматографии. *Сельскохозяй. Биол.* 4:127–129. 1989. [*Skurikhin V.N., Dwinskaya L.M.* Definition of α -tocopherol and Retinol in plasma of blood of farm animals by method of a highly effective liquid microcolumnar chromatography. *Selkhoz. biol.* 4:127–129. 1989. (In Russ.)].
9. *McCue M.D., Albach A., Salazar G.* Previous Repeated Exposure to Food Limitation Enables Rats to Spare Lipid Stores during Prolonged Starvation. *Physiol. Biochem. Zool. The University of Chicago*. 90 (1):000–000. 2017.
10. *Бекетова Н.А., Врзесинская О.А., Коденцова В.М., Кошелева О.В., Гусева Г.В., Трусов Н.В.* Влияние содержания жира в рационе на обеспеченность крыс витаминами. *Вопросы питания*. 81 (3): 52–57. 2012. [*Beketova N.A., Vrzhesinskaya O.A., Kodentsova V.M., Kosheleva O.V., Guseva G.V., Trusov N.V.* Influence of fat in a diet of rats on content of vitamins. *Voprosi pitaniya*. 81 (3): 52–57. 2012. (In Russ.)].
11. *Юдин В.К.* Продолжительность жизни норок при водном и пищевом голодании. *Науч. тр. НИИПЗК*. 20: 116–118. 1979. [*Yudin V.K.* Life expectancy of minks at water and food starvation. *Nauch. tr. NIIPZK*. 20: 116–118. 1979.]

12. *Sha L., Xu Y.-P.* Effect of fasting and re-feeding with different fat supplements on hepatic lipidosis in mink. *Indian J. Anim. Res.* 47: 465–471. 2013.
13. *Mustonen A.-M., Pyykönen T., Paakkonen T., Ryökkynen A., Asikainen J., Aho J., Mononen J., Nieminen P.* Adaptations to fasting in the American mink (*Mustela vison*): carbohydrate and lipid metabolism. *Comp. Biochem. Physiol.*, A. 140: 195–202. 2005.
14. *Nieminen P., Mustonen A.-M.* Uniform Fatty Acid Mobilization from Anatomically Distinct Fat Depots in the Sable (*Martes zibellina*). *Lipids.* 42: 659–669. 2007.
15. *Raila J., Buchholz I., Aupperle H., Raila G., Schoon H.A., Schweigert F.J.* The distribution of vitamin A and retinal-binding protein in the blood, urine, liver and kidneys of carnivores. *Vet. Res.* 31: 541–551. 2000.
16. *Ильина Т.Н.* Содержание витаминов А и Е в тканях органов и крови песцов под влиянием алиментарного голодания. *Сельскохозяйств. биол.* 6: 110–113. 2006. [*Ilyina T. N.* Content of vitamins A and E in bodies' tissue and blood of polar foxes under the influence of alimentary starvation. *Selskokhoz. biol.* 6: 110–113. 2006. (In Russ.)].
17. *Czeczuga B., Ruprecht A.L.* Carotenoid contents in mammals. II. Carotenoids of some Vespertilionidae from the seasonal variation aspect. *Acta theriol.* 27: 83–96. 1982.
18. *Speakman J.R., Rowland A.* Preparing for inactivity: how insectivorous bats deposit a fat store for hibernation. *Proceedings Nutrition Society.* 58:123–131. 1999.
19. *Калабухов Н.И.* Спячка млекопитающих. М. Наука. 194–233. 1985. [*Kalabukhov N.I.* Spuyachka mlekopitayushchih [Hibernation of mammals]. М. Nauka. 194–233. 1985]
20. *Астратенкова И.В., Рогозкин В.А.* Молекулярные механизмы гипертрофии скелетных мышц. *Росс. физиол. журн.* 6: 649–669. 2014. [*Astratenkova I.V., Rogozkin V.A.* Signaling pathways involved in the regulation of protein metabolism in skeletal muscle. *Ross Fiziol Zh Im I M Sechenova.* 6: 649–669. 2014. (In Russ.)].
21. *Ануфриев А.И., Ревин Ю.В.* Биоэнергетика зимней спячки летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) в Якутии. *Plecotus et al.* 9: 8–17. 2006. [*Anufriyev A.I., Revyn Yu.V.* Bio-energetics of hibernation of bats (Chiroptera, Vespertilionidae) in Yakutia. *Plecotus et al.* 9: 8–17. 2006. (In Russ.)].
22. *Majid D.S.A., Nishiyama A., Jackson K.E., Castillo A.* Inhibition of nitric oxide synthase enhances superoxide activity in canine kidney. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 287: 27–32. 2004.
23. *Заболотских Ю.С.* Научные основы и практика пищевых разгрузок в пушном звероводстве. Автореф. докт. дис. Москва, 2000. [*Zabolotskikh Yu. S.* Scientific bases and practice of food unloadings in fur farming. *Avtoref. doct. diss. Moscow,* 2000.]

Adaptation of Mammals to Food Deprivation: Vitamins A and E

T. N. Ilyina^{a,#} and I. V. Baishnikova^a

^a Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

[#]e-mail: ilyina@bio.krc.karelia.ru

One of the tasks in the study of the role of vitamins in different species is the study of physiological and biochemical mechanisms of the organism response in the adaptation process to various environmental factors, in particular, the absence of exogenous nutrients. The aim of the work was to study the vitamins A and E content in condition of food deprivation in the tissues of four species: rat, mink, polar fox, and Northern bat. The first three species were subjected to total starvation of different lengths, and Northern bats were in natural conditions during the hibernation. Studies have shown that even short-term fasting, which does not violate the general physiological condition of animals, leads to a change in the vitamins A and E level in the tissues, thus reflects metabolic changes that are associated with adaptation to the economy condition. In species adapted to long-term starvation in the process of evolution, the vitamins content in tissues was subject to less change.

Keywords: vitamins A and E, mammals, starvation