

## СОДЕРЖАНИЕ РЕТИНОЛА И $\alpha$ -ТОКОФЕРОЛА В ПЕЧЕНИ И СКЕЛЕТНОЙ МЫШЦЕ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ (*CHIROPTERA*) В ПЕРИОДЫ ГИБЕРНАЦИИ И ЛЕТНЕЙ АКТИВНОСТИ

© 2022 г. Т. Н. Ильина<sup>1</sup>, И. В. Баишникова<sup>1,\*</sup>, В. В. Белкин<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ “Карельский научный центр РАН”, г. Петрозаводск, Россия

\*e-mail: iravbai@mail.ru

Поступила в редакцию 18.05.2022 г.

После доработки 16.08.2022 г.

Принята к публикации 19.08.2022 г.

В работе впервые исследовалось содержание ретинола и  $\alpha$ -токоферола у летучих мышей, обитающих и зимующих в Карелии на северной периферии их ареалов, на разных этапах гибернации и в период летней активности. Характерной особенностью рукокрылых северной зоны является пребывание большую часть года в состоянии гипобиоза. Циклы оцепенения–пробуждения в период зимней спячки связаны с быстрым повышением температуры тела и дыхания, что приводит к увеличению образования активных форм кислорода. Для исследования антиоксидантного статуса у летучих мышей пяти видов определяли содержание ретинола и  $\alpha$ -токоферола в печени и скелетной мышце методом ВЭЖХ. Объектами исследования послужили ночница Брандта (*Myotis brandtii*), усатая ночница (*Myotis Mystacinus*), водяная ночница (*Myotis Daubentonii*), бурый ушан (*Plecotus auritus*) и северный кожанок (*Eptesicus nilssonii*). Выявлено, что содержание антиоксидантов было выше у летучих мышей во время гибернации по сравнению с активными животными в летний период. В начале спячки наиболее высокое содержание  $\alpha$ -токоферола в печени выявлено у северного кожанка, ретинола – у бурого ушана. Весной высокий уровень ретинола и  $\alpha$ -токоферола в печени и скелетной мышце был у ночницы Брандта. Обнаружено, что на разных этапах гибернации содержание  $\alpha$ -токоферола в скелетной мышце может быть выше, чем в печени. Весной перед окончанием спячки самки демонстрировали более высокий уровень антиоксидантов в тканях по сравнению с самцами. У всех видов летучих мышей наблюдалась значительная вариабельность показателей, которую можно объяснить как видовыми, так и индивидуальными различиями животных, обитающих в природных условиях. Высокий уровень  $\alpha$ -токоферола и ретинола в тканях может играть важную роль в стратегии антиоксидантной защиты у рукокрылых северной зоны во время зимней спячки.

**Ключевые слова:** витамины А и Е, рукокрылые, зимняя спячка, антиоксиданты

**DOI:** 10.31857/S0044452922060031

Летучих мышей характеризует сезонность их жизненного цикла, которая включает четкую приуроченность биологических периодов к определенному времени года и связанные с этим изменения различных физиолого-биохимических показателей. Рукокрылые являются единственными млекопитающими, способными к полету, и в активном состоянии отличаются высокой скоростью обмена веществ, однако показатели метаболизма могут варьировать как у разных видов летучих мышей, так и в зависимости от сезонных изменений внешних факторов и физиологического состояния животных. Отсутствие или дефицит пищи в холодное время года являются одной из главных угроз для животных севера, поэтому гибернация служит ключевой стратегией выживания для ряда млекопитающих, обитающих в условиях выраженной годовой сезонности. На территории Карелии руко-

крылые в состоянии гипобиоза проводят большую часть года – семь месяцев и более, в зависимости от условий внешней среды, вида животных и ряда других факторов. У летучих мышей во время гибернации длительные периоды оцепенения перемежаются короткими периодами разогрева, когда температура тела восстанавливается до нормального эутермического уровня. Например, в результате проведенных в лабораторных условиях наблюдений было обнаружено, что во время спячки продолжительность периода оцепенения у северного кожанка составляла в среднем 214,8 ч, длительность активного состояния – 1,2 ч, а максимальная продолжительность оцепенения – 428 ч [1]. Для летучих мышей зимняя спячка является физиологической адаптацией, при которой происходит снижение уровня метаболизма, сопровождающееся понижением температуры тела, замедлением дыха-

ния, частоты сердцебиения и значительным уменьшением потребления кислорода [1–4]. При гибернации генерация активных форм кислорода (АФК) понижена, но она значительно усиливается при периодических пробуждениях и сократительном термогенезе во время разогревания животных, так как вместе 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 [4–6].

Витамины А (ретинол) и Е (токоферол) играют важную роль в метаболизме животных, характеризуются разносторонними физиологическими эффектами и биохимическим действием и проявляют себя как низкомолекулярные антиоксиданты. Витамин А имеет особое значение в процессе восприятия света, необходим для нормального развития плода, регуляции пролиферации и дифференциации клеток в течение всего жизненного цикла, является значимым компонентом циркадной системы организма, а также влияет на процесс увеличения белой и бурой жировой ткани, имеющих важное значение для благополучной зимовки млекопитающих [7, 8]. Витамин Е в тканях выполняет роль основного биологического антиоксиданта, препятствующего развитию свободнорадикальных процессов перекисного окисления ненасыщенных тканевых липидов (ПОЛ) молекулярным кислородом [5, 9]. Кроме того, токоферол является регулятором энергетического метаболизма, а процесс впадения в спячку и выход из нее у зимоспящих животных рассматриваются как результат влияния токоферола [10].

В литературе имеется мало сведений о содержании витаминов А и Е у рукокрылых. В единичных работах исследовался уровень ретинола и  $\alpha$ -токоферола у летучих мышей, обитающих в природных условиях [4, 11, 12], отдельные данные получены на животных, содержащихся в неволе [13]. Особый интерес в этих условиях представляет вопрос об участии в естественной спячке рукокрылых антиоксидантной системы, в частности, ее неферментативного звена, включающего витамины Е и А. Цель настоящей работы состояла в исследовании содержания низкомолекулярных антиоксидантов ретинола и  $\alpha$ -токоферола в печени и скелетной мышце летучих мышей, обитающих и зимующих в Карелии на северной периферии их ареалов, на разных стадиях гибернации и в период летней активности. Ранее подобные исследования летучих мышей севера европейской части России не проводились.

## МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования послужили представители пяти видов гладконосых летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae): ночница Брандта

(*Myotis brandtii* Eversmann, 1845) ( $n = 18$ ), усатая ночница (*Myotis mystacinus* Kuhl, 1817) ( $n = 5$ ), водяная ночница (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1817) ( $n = 28$ ), бурый ушан (*Plecotus auritus*, Linnaeus, 1758) ( $n = 9$ ), северный кожанок (*Eptesicus nilssonii*, Keyserling, Blasius, 1839) ( $n = 43$ ), обитающие в природных условиях в Республике Карелия (61–63° с.ш., 30–36° в.д.). Сбор и отлов летучих мышей производили в разные сезоны года: осенью в период подготовки и начала гибернации (конец сентября–ноябрь), зимой в фазу глубокого сна (декабрь–февраль), весной (март, апрель) на позднем этапе спячки, и летом (конец июля–начало августа) в период наибольшей активности животных. Сбор летучих мышей в период гибернации осуществляли на зимовках в подземных укрытиях разного типа. Поиск животных проводили методом сплошного визуального осмотра зимовок, определяли пол и видовую принадлежность. Летний отлов животных проводили паутинными сетями. Встречаемость и относительное обилие [14] летучих мышей зимой определяли в подземных убежищах различного типа, а относительное обилие и относительную численность летом – на ночных автомобильных маршрутах с ультразвуковым детектором Song Meter SM 2 BAT+ (США) с последующей обработкой с использованием программного обеспечения Kaleidoscope Pro. Разрешения для отлова выданы Управлением охотничьего хозяйства Министерства сельского, рыбного и охотничьего хозяйства Республики Карелия. Работа выполнена в соответствии с этическими стандартами, утвержденным правовыми актами РФ, принципами Базельской декларации и рекомендациями этического комитета Института биологии КарНЦ РАН (протокол № 2 от 10 февраля 2021 г.).

Содержание ретинола и  $\alpha$ -токоферола определяли в печени и скелетной мышце, взятой из области бедра, методом ВЭЖХ [15]. Образцы тканей (100 мг) гомогенизировали в 0.9 мл 0.25 М раствора сахарозы (рН 7.4) в качестве суспензирующей среды. К гомогенату добавляли 0.025% раствор бутилокситолуола в этиловом спирте и тщательно смешивали для осаждения белков. Приливали 0.0125%-ный раствор бутилокситолуола в *n*-гексане, смесь встряхивали в течение 5 мин, затем центрифугировали при 3000  $\times$  g в течение 10 мин и выдерживали в течение 40 мин при 4°C. Пробу для хроматографического анализа отбирали из верхнего гексанового слоя. Хроматографическое разделение проводили методом микроколоночной хроматографии, элюентом служила смесь гексана с изопропанолом в соотношении 98.5:1.5. Для проведения анализа использовали колонку с прямой фазой, наполнителем для которой служил силикагель. Детектирование проводили при 292 нм для  $\alpha$ -токоферола и 324 нм для ретинола. Нижний предел определения 0.01  $\mu$ г/г влажной ткани. При построении калибровочных кривых использовали

**Таблица 1.** Содержание ретинола в печени и скелетной мышце летучих мышей во время гибернации и летней активности,  $\mu\text{г/г}$  влажной ткани ( $M$ ,  $\text{min} - \text{max}$ )

Вид	Пол	Осень (начало гибернации)		Зима (глубокий сон)		Весна (поздний этап гибернации)		Лето (период активности)	
		печень	скелетная мышца	печень	скелетная мышца	печень	скелетная мышца	печень	скелетная мышца
Ночница Брандта ( <i>Myotis brandtii</i> )	f	23.45 (2) 18.91–27.98	1.71 (1)	142.58 (3) 11.75–400.84	0.65 (3) 0.20–1.49	204.31 (3) 17.6–552.72	0.21 (2) 0.31–1.11	36.05 (4) 6.22–72.84	0.98 (3) 0.20–2.55
	m	11.22 (2) 0.41–18.34	0.5 (1)	2.54 (1)	0.13 (1)	16.17 (3) 23.0–9.9	1.20 (2) 1.11–1.28	н.и.	н.и.
Усатая ночница ( <i>M. mystacinus</i> )	f	34.8 (2) 1.1–68.5	0.45 (2) <–0.9	н.и.	н.и.	н.и.	н.и.	н.и.	н.и.
	m	< (1)	< (1)	79.32 (1)	н.и.	3.44 (1)	1.38 (1)	н.и.	н.и.
Водяная ночница ( <i>M. daubentonii</i> )	f	54.25 (4) 8.17–100.13	1.16 (4) <–2.67	5.12 (1)	0.07 (1)	15.96 (1)	0.09 (1)	12.25 (10) 2.54–26.27	1.75 (17) 0.12–7.79
	m	6.55 (2) 4.7–8.39	0.38 (2) <–0.77	47.03 (1)	0.41 (1)	н.и.	н.и.	3.8 (1)	< (1)
Бурый ушан ( <i>Plecotus auritus</i> )	f	102.19 (2) 18.54–185.83	0.14 (2) <–0.28	139.35 (1)	2.84 (1)	55.89 (3) 21.80–116.09	1.17 (4) 0.38–3.03	н.и.	н.и.
	m	н.и.	н.и.	5.90 (1)	н.и.	10.0 (1)	< (1)	н.и.	н.и.
Северный кожанок ( <i>Estesicus nilssonii</i> )	f	2.03 (8) 0.26–4.11	0.29 (8) <–1.41	45.82 (6) 1.37–101.60	0.82 (6)	14.37 (13) 0.79–68.88	0.85 (14) <–2.92	н.и.	н.и.
	m	68.70 (4) 1.37–264.3	3.03 (5) 0.16–12.1	9.38 (2) 0.58–18.17	0.21 (2) 0.15–0.27	18.62 (8) <–131.2	0.27 (5) <–1.14	н.и.	н.и.

Здесь и в табл. 2: в скобках количество исследованных особей; <– значения содержания ниже предела обнаружения; н.и. – не исследован.

стандартные растворы ретинола и  $\alpha$ -токоферола (“Sigma-Aldrich”, США). Для контроля физиологического состояния в разные сезоны года определяли массу тела летучих мышей. Полученные данные обрабатывали с применением непараметрического критерия Вилкоксона–Манна–Уитни. Влияние на содержание витаминов таких факторов, как “сезон”, “пол” и “вид” оценивали с помощью многофакторного дисперсионного анализа (MANOVA). В связи с большой вариабельностью изучаемых показателей в табл. 1 и 2 кроме среднего приводятся минимальное и максимальное абсолютные значения.

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

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Осенью в начальный период гибернации содержание ретинола в печени самок северного кожанка было достоверно ниже, чем у самок бурого ушана ( $p < 0.05$ ), ночницы Брандта ( $p < 0.05$ ) и водяной ночницы ( $p < 0.05$ ) (табл. 1). В печени самцов се-

верного кожанка обнаружен высокий уровень ретинола, причем у одной особи отмечено максимальное (264.3  $\mu\text{г/г}$ ) по сравнению с другими видами значение. Зимой в печени самок всех видов, кроме водяной ночницы, уровень ретинола был выше, чем в осенний период. Содержание ретинола в печени самок северного кожанка зимой увеличилось более, чем в 20 раз ( $p < 0.05$ ), в то время как у самцов снизилось в 7 раз по сравнению с осенними показателями. В скелетной мышце летучих мышей содержание ретинола было существенно ниже по сравнению с печенью. У некоторых особей в скелетной мышце ретинол не обнаружен. Весной содержание витамина А в печени самок северного кожанка было выше, чем осенью ( $p < 0.05$ ), но снижалось по сравнению с зимним периодом. У самок ночницы Брандта уровень ретинола весной был выше, чем у самцов этого вида в 12.5 раза. На этом фоне особенно выделялась одна из самок ночницы Брандта, содержание витамина А в печени которой было чрезвычайно высоким и составляло 552.72  $\mu\text{г/г}$ . В летний период содержание витаминов А и Е смогли определить только у двух видов – ночницы Брандта и водяной ночницы. В результате обнаружено, что уровень ретинола в печени ночницы Брандта летом был ниже, чем зимой и весной во время спячки, но превышал содержание в пече-

**Таблица 2.** Содержание  $\alpha$ -токоферола в печени и скелетной мышце летучих мышей во время гибернации и летней активности,  $\mu\text{г/г}$  влажной ткани ( $M$ , min – max)

Вид	Пол	Осень (начало гибернации)		Зима (глубокий сон)		Весна (поздний этап гибернации)		Лето (период активности)	
		печень	скелетная мышца	печень	скелетная мышца	печень	скелетная мышца	печень	скелетная мышца
Ночница Брандта ( <i>Myotis brandtii</i> )	f	7.34 (2) 4.02–10.65	20.61 (1)	6.24 (3) 4.26–9.64	7.66 (3) 7.02–8.01	9.47 (3) 3.20–15.39	6.41 (2) 4.58–8.24	1.66 (4) 0.90–2.51	1.67 (3) 1.27–2.21
	m	3.16 (2) 2.19–4.13	13.65 (1)	1.46 (1)	1.45 (1)	6.59 (3) 5.75–8.0	12.92 (2) 11.45–14.35	н.и.	н.и.
Усатая ночница ( <i>M. mystacinus</i> )	f	18.74 (2) 14.49–23.0	9.97 (2) 9.5–10.45	н.и.	н.и.	н.и.	н.и.	н.и.	н.и.
	m	1.5 (1)		16.25 (1)		1.35 (1)	2.02 (1)		
Водяная ночница ( <i>M. daubentonii</i> )	f	4.26 (4) 2.77–6.18	16.70 (4) 4.61–43.14	0.93 (1)	2.19 (1)	0.81 (1)	2.99 (1)	2.17 (10) 0.97–3.32	1.69 (18) 0.73–3.06
	m	5.88 (2) 5.6–6.16	8.10 (2) 6.0–10.19	11.29 (1)	22.30 (1)	н.и.	н.и.	3.6 (1)	1.5 (1)
Бурый ушан ( <i>Plecotus auritus</i> )	f	6.4 (2) 5.75–7.05	45.99 (2) 8.07–83.92	23.27 (1)	22.32 (1)	7.92 (3) 11.14–1.50	5.84 (4) 1.39–9.76	н.и.	н.и.
	m	н.и.	н.и.	0.95 (1)	н.и.	4.05 (1)	2.5 (1)	н.и.	н.и.
Северный кожанок ( <i>Estesicus nilssonii</i> )	f	54.62 (8) 1.09–407.53	4.15 (8) 0.76–11.24	6.20 (6) 3.05–12.59	7.70 (6) 0.72–18.09	6.65 (13) 0–26.97	6.33 (14) 0.91–18.52	н.и.	н.и.
	m	6.63 (4) 0.81–14.49	3.58 (5) 1.01–9.88	1.07 (2) 0.75–1.39	3.38 (2) 1.10–5.65	5.09 (8) 1.17–13.63	3.00 (5) 1.07–8.62	н.и.	н.и.

ни водяной ночницы в 3 раза. Исследования уровня ретинола в мышцах двух видов ночниц в летний период показали более высокие значения, чем во время гибернации.

Наиболее значительные запасы  $\alpha$ -токоферола осенью в начале гибернации обнаружены в печени северного кожанка (табл. 2). Анализ индивидуальных данных показывает, что не все особи накапливают к зиме значительные запасы витамина Е – минимальные значения выявлены как у самок, так и у самцов этого вида. В скелетной мышце наиболее высокое содержание  $\alpha$ -токоферола выявлено у бурого ушана. В зимний период гибернации основной тенденцией было снижение  $\alpha$ -токоферола по сравнению с осенними показателями, хотя у отдельных особей значения превышали предыдущие значения. Весной как в печени, так и в скелетной мышце выявлен довольно значительный уровень  $\alpha$ -токоферола, при этом самки имели в печени большие запасы витамина Е по сравнению с самцами. Влияние пола на содержание  $\alpha$ -токоферола в печени установлено у ночницы Брандта ( $F = 4.76$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.048$ ;  $\eta^2 = 16.91$ ) и водяной ночницы ( $F = 9.23$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.008$ ;  $\eta^2 = 23.09$ ). Содержание  $\alpha$ -токоферола в печени исследованных летом самок ночницы Брандта было значительно ниже ( $p = 0.05$ ), чем в зимний период. У самок водяной ночницы летом выявлены различия по сравнению

с осенними значениями  $\alpha$ -токоферола как в печени, так и в скелетной мышце ( $p < 0.05$ ). Многофакторный анализ выявил влияние сезона года на уровень токоферола в печени ( $F = 4.88$ ;  $df = 3$ ;  $p = 0.017$ ;  $\eta^2 = 51.98$ ) и скелетной мышце ( $F = 7.06$ ;  $df = 3$ ;  $p = 0.012$ ;  $\eta^2 = 67.04$ ) ночницы Брандта, а также в скелетной мышце водяной ночницы ( $F = 3.41$ ;  $df = 3$ ;  $p = 0.034$ ;  $\eta^2 = 25.76$ ).

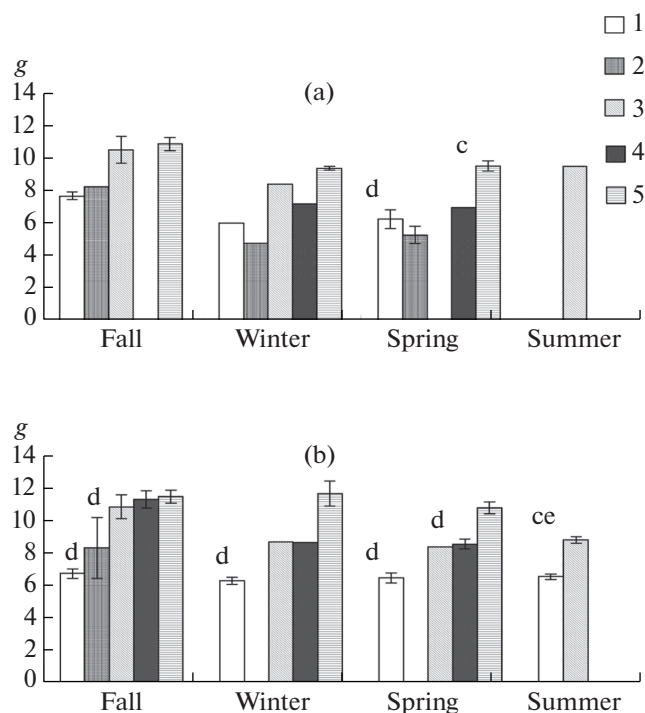
Исследования динамики массы тела летучих мышей тела показали, что у всех видов максимальный вес наблюдался осенью в начальный период гибернации (рис. 1). Масса тела животных является видовым признаком, поэтому вес летучих мышей разных видов имел существенные различия. За время зимней спячки отмечалось достоверное снижение массы тела у самцов северного кожанка ( $p < 0.05$ ). Кроме того, выявлено влияние пола на массу тела северного кожанка ( $F = 7.68$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.009$ ;  $\eta^2 = 15.37$ ), самки которого были тяжелее самцов. Масса тела существенно зависела от сезона года у бурого ушана ( $F = 11.35$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.022$ ;  $\eta^2 = 47.87$ ) и водяной ночницы ( $F = 7.74$ ;  $df = 3$ ;  $p = 0.002$ ;  $\eta^2 = 58.10$ ).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследование летучих мышей, обитающих в природных условиях, выявило значительную вари-

абельность содержания ретинола и  $\alpha$ -токоферола в печени и скелетной мышце, что обусловлено физиологическим состоянием животных, которое зависит от уровня питания, времени перехода в состояние гибернации, возраста животных, участия в спаривании, наличия эктопаразитов и др. О содержании ретинола и токоферола в тканях летучих мышей, обитающих в природных условиях, известно немного. При исследовании плодоядных и всеядных видов летучих мышей субэкваториальной зоны выявлена очень низкая концентрация ретинола в крови, причем у некоторых видов каротиноиды и ретинол не обнаружены. В то же время уровень  $\alpha$ -токоферола в печени и почках этих видов был выше, чем у крыс и мышей, и показал обратную связь с уровнем ПОЛ. Дефицит витамина Е не был зафиксирован у насекомоядных видов летучих мышей, обитающих в дикой природе, в отличие от живущих в неволе [4, 12, 16].

Проведенные нами исследования показали, что уровни ретинола и токоферола в печени разных видов летучих мышей северной зоны имели различия, однако закономерностью является более высокий уровень витаминов А и Е во время зимней спячки по сравнению с периодом летней активности. Содержание ретинола и  $\alpha$ -токоферола в печени гибернирующих летучих мышей сохранялось на высоком уровне или даже увеличивалось весной перед окончанием спячки. Вероятно, такое увеличение связано с интенсивной мобилизацией из жировых депо в этот период. Так, содержание ретинола и  $\alpha$ -токоферола в печени самок и самцов ночницы Брандта весной было выше, чем осенью в начале гибернации, причем высокие значения отмечались и у особей других видов. Это свидетельствует о большой пластичности организма рукокрылых относительно потребностей в микронутриентах для успешной зимней спячки. У зимоспящих все процессы связаны с обменом липидов, от которого зависит содержание в тканях витаминов А и Е, липофильных по своей природе соединений. Обнаружено, что уровень вырабатываемого адипоцитами гормона адипонектина, секреция которого обратно пропорционально запасам липидов и стимулирует окисление жирных кислот, в начале периода накопления жира низкий и увеличен во время спячки [17]. Тринадцатиполосные суслики (*Ictidomys tridecemlineatus*) в период зимней спячки имели более высокий уровень витамина А в печени по сравнению с весной и летом. Полагают, что поддержание высокого уровня ретинола в печени может отражать повышенную потребность в витамине А во время гипотермии [8]. При исследовании европейских видов летучих мышей к концу зимней спячки отмечено увеличение содержания каротиноидов [11]. Печень у летучих мышей, как и у большинства млекопитающих, является основным местом хранения и метаболизма витамина А, где гидролиз ретиниловых эфиров приводит к об-



**Рис. 1.** Масса тела летучих мышей в разные сезоны года. Обозначения: а – самцы; б – самки; по оси абсцисс – время года; 1 – ночница Брандта; 2 – усатая ночница; 3 – водяная ночница; 4 – бурый ушан; 5 – северный кожанок; с – различия достоверны по сравнению с осенью (начало гибернации) при  $p < 0.05$ ; d – различия достоверны по сравнению с северным кожанком; e – различия достоверны по сравнению с ночницей Брандта.

разованию ретинола, который связывается затем с ретинолсвязывающим белком. Во время зимней спячки биосинтез белка, а также экспрессия генов, кодирующих транспортные белки ретинола, в печени значительно увеличены. Считается, что модуляция экспрессии генов во время зимней спячки представляет собой молекулярный механизм адаптации к экстремальным условиям [18]. Кроме того, у зимоспящих устойчивость к холоду печени обеспечивается за счет удержания гепатоцитами большого количества  $\alpha$ -токоферола для предотвращения перекисного окисления липидов [19]. Установлено, что процесс впадения в спячку и выход из нее у зимоспящих млекопитающих рассматриваются как результат влияния витамина Е. У адаптированных к холоду животных депо витамина Е является жировая ткань и осеннее ожирение сочетается также с увеличением токоферола, являющегося ингибитором обменных процессов [10]. Очевидно, что продолжительная спячка рукокрылых требует наличия механизма резервирования и экономии всех веществ, необходимых для поддержания организма в хорошем физическом состоянии.

В организме наиболее высокий уровень витаминов А и Е обнаруживается в печени, откуда они пе-

реносятся в другие органы и ткани. Уровень ретинола и токоферола в скелетной мышце обычно значительно ниже, чем в печени, но данная ткань также является местом хранения необходимых организму микронутриентов. Кроме того, при адаптации к холоду печень и скелетная мышца участвуют в энергетическом метаболизме. Во время зимней спячки летучие мыши проходят повторяющиеся циклы оцепенения-возбуждения с чередованием состояний гипотермии и нормотермии. Генерация АФК, пониженная при гибернации, значительно усиливается при периодических пробуждениях, которые сопровождаются окислительным стрессом, ассоциированным с резким повышением потребления кислорода, необходимого для поддержания бурой жировой ткани и скелетными мышцами термогенеза. В скелетной мышце и в печени у гибернирующих арктических сусликов и черных медведей обнаружено снижение транскрипции генов, ответственных за ключевые окислительно-восстановительные процессы [18, 20], что является энергосберегающей адаптацией во время спячки. Целый ряд физиологических механизмов, имеющихся у зимоспящих млекопитающих, вносит вклад в окислительную способность скелетной мышцы, включая высокий уровень антиоксидантов. При дефиците витамина Е происходит активация ПОЛ и накопление продуктов этого процесса в скелетной мышце, поэтому токоферол играет важную роль в поддержании функционального состояния ткани во время гипобиоза [6, 21, 22]. Так, у самок северного кожанка уровень  $\alpha$ -токоферола и ретинола в мышце зимой и весной был выше, чем осенью, а у самцов северного кожанка и ночницы Брандта содержание  $\alpha$ -токоферола практически не отличалось от полученных осенью результатов. Весной у летучих мышей высокий уровень  $\alpha$ -токоферола обнаружен как в печени, так и в скелетной мышце, в то время как летом содержание снижалось по сравнению с периодом гибернации. В скелетной мышце самок ночницы Брандта летом содержание  $\alpha$ -токоферола было ниже, чем осенью и зимой в 12 и 4.6 раза соответственно. Схожая динамика наблюдалась у водяной ночницы, у которой содержание  $\alpha$ -токоферола в мышце летом было меньше почти в 10 раз по сравнению с осенью. В то же время уровень ретинола в скелетной мышце летом увеличивался по сравнению с весенним периодом гибернации у самок ночницы Брандта и водяной ночницы. Содержание ретинола и  $\alpha$ -токоферола в тканях летучих мышей весной было сопоставимо, а в ряде случаев даже превышало значения, обнаруженные осенью, что может свидетельствовать об изменении в конце зимней спячки ее стратегии, направленной на мобилизацию ресурсов. В конце спячки в скелетной мышце также усиливается синтез белка в отличие от процессов в печени, где существенных изменений не отмечено [23]. Считается, что печень может служить субстра-

том для восстановления мышц у зимоспящих [24]. Дисбаланс между образованием АФК и уровнями антиоксидантов может привести к окислительному стрессу, поэтому, вероятно, у зимоспящих антиоксидантная способность активизируется не в начале, а в конце пробуждения от оцепенения [9]. У сусликов во время спячки антиоксидантная мощность икроножной мышцы была на 156% выше по сравнению с летними особями в период их наибольшей активности [25]. Можно предположить наличие у рукокрылых общих с другими зимоспящими млекопитающими механизмов регуляции процессов метаболизма в период гибернации.

Содержание в органах и тканях витаминов А и Е определяется поступлением с пищей, которое прекращается в холодное время года, когда происходит переключение с углеводного и белкового обмена на липидный. При температурной адаптации липиды играют важную роль в регуляции метаболизма, так как у находящихся в спячке животных обменные процессы в значительной степени зависят от температуры среды [10, 16, 26]. Спячка рукокрылых в Карелии в основном проходит при отрицательной температуре воздуха, которая в феврале в отдельных зимних укрытиях может кратковременно опускаться до  $-8.9^{\circ}\text{C}$ . В то же время понижение температуры воздуха на  $10^{\circ}$  приводит к снижению обмена примерно в 2–2.5 раза [27]. Печень и скелетная мышца, на долю каждой из которых приходится примерно по трети всего запаса жира, потребляют для своего функционирования при гипотермии наибольшее количество свободных жирных кислот. Во время спячки в митохондриях печени и скелетных мышц подавляется дыхание и выработка АФК снижается [19, 28], в то время как в тканях сердца и мозга подавления метаболизма не происходит [21]. Снижение окислительных процессов уменьшает расход эндогенных запасов ретинола и токоферола у летучих мышей во время гибернации. Высокое содержание глутатиона и активность антиоксидантных ферментов в крови находящихся в состоянии гипотермии летучих мышей по сравнению с активными указывает на то, что повышение уровня антиоксидантов может модулироваться для минимизации окислительного стресса у рукокрылых [4]. Во время гибернации уровень  $\alpha$ -токоферола в плазме крови сирийских хомяков увеличивался в 3.5 раза, так как существует баланс между высвобождением токоферола вместе с липопротеинами из печени в кровь и поглощением клетками и тканями посредством эндоцитоза. При пробуждениях во время спячки  $\alpha$ -токоферол защищает полиненасыщенные жирные кислоты или липиды клеточных мембран против ПОЛ [9]. Обнаружено, что уровень антиоксидантов увеличивается во время гибернации и истощается при периодических пробуждениях, которые необходимы для мобилизации метаболитов и восстановления системного гомеостаза [29].

Во время спячки снижение массы тела у рукокрылых происходит за счет жира, и чем чаще летучая мышь за зиму просыпается, тем меньше становятся его запасы, поэтому сохранение энергетических резервов может дать репродуктивное преимущество [30]. Наши наблюдения показали, что среди животных с характерными признаками пробуждения (“в росе”) преобладали водяная и усатая ночницы. У северного кожанка общая продолжительность спячки и периодов оцепенения в лабораторных условиях больше, чем у других видов, а длительность активного состояния, требующего больших энергетических затрат, меньше [1]. У летучих мышей во время спячки вес самцов снижается интенсивнее, чем у самок, медленнее расходующих свои жировые запасы зимой [30–32].

Витамины А и Е необходимы для нормального функционирования репродуктивной системы самок и самцов, поэтому обеспеченность витаминами является существенным условием не только для перенесения летучими мышами зимней спячки, но и их благополучного размножения. Различия в содержании ретинола и токоферола у самок и самцов могут быть связаны с более медленным расходом самками имеющихся резервов. Это связано с разными периодами репродуктивной активности, которая у самцов происходит летом или в начале осени. У самцов сперматогенный процесс проявляется только в благоприятное время года, когда животные активны и имеется достаточно корма. Самки, которые спариваются как весной, так и осенью перед спячкой, могут иметь очень длинный латентный период беременности [32]. Вероятно, это обуславливает более высокое содержание ретинола и токоферола в тканях самок по сравнению с самцами. Ранее подобная закономерность отмечалась у других видов европейских рукокрылых [11], в то же время при исследовании концентрации ретинола и токоферола в крови летучих мышей субэкваториальной зоны различий между полами не обнаружено [12]. Функция половых желез имеет наибольшее значение для формирования сезонных состояний организма, поэтому существует взаимосвязь между состоянием системы размножения летучих мышей и временем выхода из зимней спячки [33]. Наблюдения показывают, что северный кожанок после спячки вылетает из зимних убежищ раньше, чем другие виды. Хотя на зимовках в Карелии зарегистрировано пять видов рукокрылых, северный кожанок занимает доминирующее положение, что тесно связано с экофизиологической адаптацией данного вида к условиям севера.

В период активности летучие мышцы обладают очень высоким уровнем потребления кислорода. Чем больше подвижность и выше уровень метаболизма, тем быстрее идут реакции окисления и накопления продуктов распада в тканях. В период летней активности, когда потребление энергии усиливается, уровень ретинола и токоферола у

ночницы Брандта и водяной ночницы был ниже, чем в период гибернации. К завершению этой фазы скорость метаболизма снижается, что приводит к значительному увеличению отложения липидов и повышению уровня витаминов А и Е в тканях. Однако большую часть года на территории Карелии рукокрылые проводят в состоянии гипобиоза, что позволяет экономить энергию и ресурсы организма в холодное время года. Так, у северного кожанка потребление кислорода во время спячки снижается в 25 раз [33]. С понижением обмена ряд исследователей связывают более медленное старение и высокую продолжительность жизни летучих мышей по сравнению с другими видами животных подобного размера [2–4]. Считается, что одной из главных причин долголетия рукокрылых является высокая устойчивость к окислительному повреждению по сравнению с короткоживущими видами. Летучие мышцы способны ослаблять окислительное повреждение, производя низкие уровни АФК, что определяет базальные эндогенные уровни антиоксидантов и продолжительность жизни. Кроме того, при адаптации к холоду выявляется динамическое равновесие между потреблением кислорода и образованием АФК [2, 4, 26, 34]. В то же время исключительно высокая продолжительность жизни отмечается только у самцов летучих мышей [3, 35]. Высокий уровень антиоксидантов у самок может зависеть от ряда причин, и одной из основных являются значительные затраты на репродукцию [32].

Сезонные изменения содержания витаминов А и Е в тканях летучих мышей являются отражением их видоспецифических черт. Виды, продвинувшись на север дальше других, являются и самыми устойчивыми к холоду. Существует положительная корреляция между температурной устойчивостью вида и температурой среды обитания [36, 37]. Такие арктические виды, как белый медведь и песец, не только накапливают к зиме большие запасы жира, но также обладают чрезвычайно высокой способностью к накоплению ретинола и токоферола [38, 39]. Способность к гибернации и накопление перед этим жировых запасов – одни из существенных отличий летучих мышей северных широт от видов тропического и экваториального поясов планеты, которых относят к “примитивным” формам с несовершенной терморегуляцией [40]. В подзонах средней и северной тайги Карелии, в отличие от более южных частей лесной зоны, как на зимовках, так и в период летней активности преобладает северный кожанок [41]. В нашем исследовании самки и самцы этого вида к концу зимней спячки имели нормальную массу тела, а также значительный уровень ретинола и  $\alpha$ -токоферола в печени и скелетной мышце. В то же время у особей других видов, переживших продолжительный холодный период, выявлены запасы витаминов А

и Е, и наиболее высокое их содержание весной обнаружено у ночницы Брандта.

Таким образом, содержание ретинола и  $\alpha$ -токоферола в печени и скелетной мышце у пяти видов летучих мышей европейского Севера имеет определенные различия, однако общим для них является значительный уровень витаминов А и Е в тканях во время гибернации, который обеспечивает антиоксидантную защиту тканей для минимизации окислительного стресса, связанного с переходом летучих мышей в активное состояние. Во время летней активности уровень антиоксидантов ниже, чем во время зимней спячки. Содержание ретинола и  $\alpha$ -токоферола в тканях летучих мышей в значительной степени является результатом экофизиологической адаптации определенного вида к обитанию в условиях севера. Способность рукокрылых накапливать резервы и поддерживать необходимый их уровень в период продолжительной гибернации можно рассматривать как наследственно закрепленную реакцию, сформированную в процессе эволюции для выживания в условиях низких температур и отсутствия пищи. Значительное снижение метаболизма в период гибернации позволяет сокращать затраты эндогенных ресурсов организма и является основным фактором выживания летучих мышей во время зимовки, положительный исход которой обеспечивается благодаря действию общих и специфических эколого-физиологических механизмов зимней спячки.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность к.б.н. Е.А. Хижкину, д.б.н. В.А. Илюхе и к.б.н. А.Н. Ляпунову за помощь в проведении полевых работ, а также Э.Ф. Печориной и к.б.н. С.Н. Калининой за техническую помощь в летнем исследовании.

#### ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания – тема № FMEN-2022-0003.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

#### ВКЛАД АВТОРОВ

Учет и отлов животных, камеральная обработка, редактирование манускрипта – В.В.Б.; получение и обработка данных, редактирование манускрипта – И.В.Б., написание и редактирование манускрипта – Т.Н.И.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ануфриев АИ, Ревин ЮВ* (2006) Биоэнергетика зимней спячки летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) в Якутии. *Plecotus et al* 9: 8–17. [*Anufriev AI, Revyn YuV* (2006) Bioenergetics of hibernation of bats (Chiroptera, Vespertilionidae) in Yakutia. *Plecotus et al* 9: 8–17. (In Russ)].
2. *Brunet-Rossinni AK, Austad SN* (2004) Ageing studies on bats: a review. *Biogerontology* 5: 211–222. <https://doi.org/10.1023/B:BGEN.0000038022.65024.d8>
3. *Podlitsky AJ, Khritankov, AM, Ovodov ND, Austad SN* (2005) A New Field Record for Bat Longevity. *J Gerontol: Biol. Sci.* 60A 11: 1366–1368. <https://doi.org/10.1093/gerona/60.11.1366>
4. *Filho DW, Althoff SL, Dafre AL Boveris A* (2007) Antioxidant defenses, longevity and ecophysiology of South American bats. *Comp Biochem Physiol C* 146: 214–220. <https://doi.org/10.1016/J.CBPC.2006.11.015>
5. *Меньщикова ЕБ, Ланкин ВЗ, Зенков НК, Бондарь ИА, Круговых НФ, Труфакин ВА* (2006) Окислительный стресс. Прооксиданты и антиоксиданты. М. Фирма “Слово”. [*Menshchikova EB, Lankin VZ, Zenkov NK, Bondar IA, Krugovykh NF, Trufakin VA* (2006) Oxidative stress. Prooxidants and antioxidants. M. Firm “Slovo”. (In Russ)].
6. *Allan ME, Storey KB* (2012) Expression of NF- $\kappa$ B and downstream antioxidant genes in skeletal muscle of hibernating ground squirrels, *Spermophilus tridecemlineatus*. *Cell Biochem Funct* 30: 166–174. <https://doi.org/10.1002/cbf.1832>
7. *Ribot J, Felipe F, Bonet ML, Palou A* (2001) Changes of adiposity in response to vitamin A status correlate with changes of PPAR $\gamma$ 2 expression. *Obes Res* 9: 500–509. <https://doi.org/10.1038/oby.2001.65>
8. *Sprenger RJ, Tanumihardjo SA, Kurtz CC* (2018) Developing a Model of Vitamin A Deficiency in a Hibernating Mammal, the 13-Lined Ground Squirrel (*Ictidomys tridecemlineatus*). *Compar Med* 3: 196–203. <https://doi.org/10.30802/AALAS-CM-17-000113>
9. *Okamoto I, Kayano T, Hanaya T, Arai S, Ikeda M, Kurimoto M* (2006) Up-regulation of an extracellular superoxide dismutase-like activity in hibernating hamsters subjected to oxidative stress in mid- to late arousal from torpor. *Comp Biochem Physiol C* 144: 47–56. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2006.05.003>
10. *Калабухов НИ* (1985) Спячка млекопитающих. М. Наука. [*Kalabukhov NI* (1985) Hibernation of mammals. M. Nauka. (In Russ)].
11. *Czeczuga B, Ruprecht AL* (1982) Carotenoid Contents in Mammals. II. Carotenoids of Some Vespertilionidae from the Seasonal Variation Aspect. *Acta Theriologica* 6: 83–96.
12. *Müller K, Voigt CC, Raila J, Hurtienne A, Vater M, Brunberg L, Schweigert FJ* (2007) Concentration of carotenoids, retinol and  $\alpha$ -tocopherol in plasma of six microchiroptera species. *Comp Biochem Physiol B* 147: 492–497. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2007.03.002>
13. *Dierenfeld ES, Seyjagat J* (2000) Plasma fat-soluble vitamin and mineral concentrations in relation to diet in captive Pteropodid bats. *J Zoo Wildl Med* 3: 315–321.



- [https://doi.org/10.1638/1042-7260\(2000\)031\[0315:PFSVAM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1638/1042-7260(2000)031[0315:PFSVAM]2.0.CO;2)
14. Стрелков ПП, Ильин ВЮ (1990) Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья. Фауна, систематика и эволюция млекопитающих. Рукокрылые, грызуны. Тр Зоол инст Л. 225: 42–167. [Strelkov PP, Ilyin VU (1990) Bats (Chiroptera, Vespertilionidae) of the south of the Middle and Lower Volga region. Fauna, systematics and evolution of mammals. Bats, rodents. Proceedings Zool Inst L. 225: 42–167. (In Russ)].
  15. Скурихин ВН, Двинская ЛМ 1989 Определение  $\alpha$ -токоферола и ретинола в плазме крови сельскохозяйственных животных методом микроколоночной высокоэффективной жидкостной хроматографии. С-х биол (4): 127–129. [Skurikhin VN, Dvinskaya LM 1989 Determination of  $\alpha$ -tocopherol and retinol in the blood plasma of farm animals by micro-column high-performance liquid chromatography. Agricultural Biology (4): 127–129. (In Russ)].
  16. Lilley TM, Stauffer J, Kanerva M, Eeva T (2014) Interspecific variation in redox status regulation and immune defence in five bat species: the role of ectoparasites. *Oecologia* 175: 811–823. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2959-x>
  17. Anegawa D, Sugiura Y, Matsuoka Y, Sone M, Shichiri M, Otsuka R, Ishida N, Yamada KI, Suematsu M, Miura M, Yamaguchi Y (2021) Hepatic resistance to cold ferroptosis in a mammalian hibernator Syrian hamster depends on effective storage of diet-derived  $\alpha$ -tocopherol. *Commun Biol*. 4 (1): 796. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-02297-6>
  18. Fedorov VB, Goropashnaya AV, Stewart NC, Tøien Ø, Chang C, Wang H, Yan J, Showe LC, Showe MK, Barnes BM (2014) Comparative functional genomics of adaptation to muscular disuse in hibernating mammals. *Mol Ecol* 23 (22): 5524–5537. <https://doi.org/10.1111/mec.12963>
  19. Giroud S, Habold C, Nespolo RF, Mejías C, Terrien J, Logan SM, Henning RH, Storey KB (2021) The Torpid State: Recent Advances in Metabolic Adaptations and Protective Mechanisms. *Front Physiol* 11: 623665. <https://doi.org/10.3389/fphys.2020.623665>
  20. Fuster G, Busquets S, Almendro V, Lopez-Soriano FJ, Argiles JM (2007) Antiproteolytic effects of plasma from hibernating bears: a new approach for muscle wasting therapy? *Clin Nutr* 26: 658–661. <https://doi.org/10.1016/j.clnu.2007.07.003>
  21. Gallagher K, Staples JF (2013) Metabolism of Brain Cortex and Cardiac Muscle Mitochondria in Hibernating 13-Lined Ground Squirrels *Ictidomys tridecemlineatus*. *Physiol Biochem Zool* 86 (1): 1–8. <https://doi.org/10.1086/668853>
  22. Jiang S, Gao Y, Zhang Y, Liu K, Wang H, Goswami N (2013) The research on the formation mechanism of extraordinary oxidative capacity of skeletal muscle in hibernating ground squirrels (*Spermophilus dauricus*). *J Exp Biol*. 216 (Pt 14): 2587–2594. <https://doi.org/10.1242/jeb.080663>
  23. Hindle AG, Otis JP, Epperson LE, Hansberger TA, Goodman CA, Carey HV, Martin SL (2015) Prioritization of skeletal muscle growth for emergence from hibernation. *J Exp Biol* 218: 276–284. <https://doi.org/10.1242/jeb.109512>
  24. Regan MD, Chiang E, Liu Y, Tonelli M, Verdoorn KM, Gugel SR, Suen G, Carey HV Assadi-Porter FM (2022) Nitrogen recycling via gut symbionts increases in ground squirrels over the hibernation season. *Science* 6579: 460–463. <https://doi.org/10.1126/science.abh2950>
  25. James RS, Staples JF, Brown JCL, Tessier ST, Storey KB (2013) The effects of hibernation on the contractile and biochemical properties of skeletal muscles in the thirteen-lined ground squirrel, *Ictidomys tridecemlineatus*. *J Exp Biol* 216: 2587–2594. <https://doi.org/10.1242/jeb.080663>
  26. Seim I, Fang X, Xiong Z, Lobanov AV, Huang Z, et al. (2013) Genome analysis reveals insights into physiology and longevity of the Brandt's bat *Myotis brandtii*. *Nat Commun* 1:2221. <https://doi.org/10.1038/ncomms3212>
  27. Коломийцева ИК (2011) Липиды в гибернации и искусственном гипобии млекопитающих. Биохимия 12: 1604–1614. [Kolomiytseva IK (2011) Lipids in hibernation and artificial mammalian hypobiosis. *Biochemistry* 12: 1604–1614. (In Russ)].
  28. Brown JCL, Chung DJ, Cooper AN, Staples JF (2013) Regulation of succinate-fuelled mitochondrial respiration in liver and skeletal muscle of hibernating thirteen-lined ground squirrels. *J Exp Biol* 216 (Pt 9): 1736–1743. <https://doi.org/10.1242/jeb.078519>
  29. Epperson LE, Karimpour-Fard A, Hunter LE, Martin SL (2011) Metabolic cycles in a circannual hibernator. *Physiol Genomics* 13: 799–807. <https://doi.org/10.1152/physiolgenomics.00028.2011>
  30. Голенко АС, Дзеверин ИИ (2007) Изменение массы тела и двигательная активность поздних кожанов (*Eptesicus serotinus*) в период спячки в лабораторных условиях. *Plecotus et al* 10: 14–20. [Golenko AS, Dzeverin II (2007) Body weight change and motor activity of late leather bat (*Eptesicus serotinus*) during hibernation in laboratory conditions. *Plecotus et al* 10: 14–20. (In Russ)].
  31. Speakman JR, Rowland A (1999) Preparing for inactivity: how insectivorous bats deposit a fat store for hibernation. *Proc Nutr Soc* 58: 123–131. <https://doi.org/10.1079/pns19990017>
  32. Czenze Z, Jonasson K, Willis CKR (2017) Thrifty Females, Frisky Males: Winter Energetics of Hibernating Bats from a Cold Climate. *Physiol Biochem Zool* 4: 502–511. <https://doi.org/10.1086/692623>
  33. Ануфриев АИ (2008) Механизмы зимней спячки мелких млекопитающих Якутии. Новосибирск. Изд-во СО РАН. [Anufriev AI (2008) Mechanisms of hibernation of small mammals of Yakutia. Novosibirsk. Publ SB RAS. (In Russ)].
  34. Орлов ОД, Каминская ЛА, Мещанинов ВН (2012) Почему летучие мыши долго живут: предварительный анализ гипотез высокой продолжительности жизни рукокрылых. Научный диалог 2: 147–151. [Orlov OD, Kamenskaya LA, Meshchaninov VN (2012) Why bats live long: preliminary analysis of hypotheses of high life expectancy of bats. *Scientific Dialogue* 2: 147–151. (In Russ)].

35. *Khritankov AM, Ovodov ND* (2001) Longevity of Brandt's bats (*Myotis brandtii* Eversmann) in central Siberia. *Plecotus et al* 4: 20–24.
36. *Шмидт-Нильсен К* (1982) Физиология животных. Приспособление и среда. М. Мир. [*Schmidt-Nielsen K* (1982) *Animal physiology. Adaptation and environment*. М. Mir. (In Russ)].
37. *Boyles JG, Dunbar MB, Storm JJ, Brack V Jr* (2007) Energy availability influences microclimate selection of hibernating bats. *J Exp Biol* 210: 4345–4350. <https://doi.org/10.1242/jeb.007294>
38. *Blanera WS, O'Byrne SM, Wongsiriroj N, Kluwe J, D'Ambrosio DM, Jiang H, Schwabe RF, Hillman EMC, Pianedosi R, Libien J* (2009) Hepatic stellate cell lipid droplets: A specialized lipid droplet for retinoid storage. *Biochim Biophys Acta* 1791: 467–473. <https://doi.org/10.1016/j.bbailp.2008.11.001>
39. *Baishnikova I, Ilyina T, Ilyukha V, Tirronen K* (2021) Species- and age-dependent distribution of retinol and  $\alpha$ -tocopherol in the Canidae family during the cold season. *Biological Communications* 3: 225–235. <https://doi.org/10.21638/spbu03.2021.304>
40. *Кольтовер ВК* (2009) Теория надежности и старение: схоластическая реализация генетической программы. Проблемы старения и долголетия 1: 26–31. [*Coltover VK* (2009) *Reliability theory and aging: scholastic implementation of the genetic program*. *Problems of aging and longevity* 1: 26–31. (In Russ)].
41. *Belkin VV, Fyodorov FV, Ilyukha VA, Yakimova AE* (2021) Characteristics of the bat (*Chiroptera*) population in protected areas in the northern and middle taiga subzones of European Russia. *Nature Conservation Research*. 1: 17–31. <https://doi.org/10.24189/ncr.2021.002>

## Retinol and $\alpha$ -Tocopherol Content in the Liver and Skeletal Muscle of Bats (*Chiroptera*) during Hibernation and Summer Activity

T. N. Ilyina<sup>a</sup>, I. V. Baishnikova<sup>a, #</sup>, and V. V. Belkin<sup>a</sup>

<sup>a</sup> *Institute of Biology, Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia*

<sup>#</sup>*e-mail: iravbai@mail.ru*

In this work, the content of retinol and  $\alpha$ -tocopherol in bats living and wintering in Karelia at the northern periphery of their natural habitats, was studied for the first time at different stages of hibernation and during summer activity. A characteristic feature of chiropterans of the northern area is staying most of the year in a state of hypobiosis. Torpor–arousal cycles during hibernation are associated with a rapid increase in body temperature and respiration, which leads to an increase in the production of reactive oxygen species. To study the antioxidant status in five bat species (*Myotis brandtii*, *Myotis mystacinus*, *Myotis daubentonii*, *Plecotus auritus* and *Eptesicus nilssonii*), retinol and  $\alpha$ -tocopherol levels were determined by HPLC in their liver and skeletal muscle. It was found that the antioxidant content was higher in torpid bats during hibernation compared to active animals in the summer period. At the beginning of hibernation, a highest  $\alpha$ -tocopherol level in the liver was found in *Eptesicus nilssonii*, while the retinol level was the highest in *Plecotus auritus*. Retinol and  $\alpha$ -tocopherol levels in the liver and skeletal muscle of *Myotis brandtii* in spring were higher compared to other species. At different stages of hibernation,  $\alpha$ -tocopherol levels in the skeletal muscle can be higher than in the liver. In spring, before exiting from hibernation, females demonstrated a higher antioxidant level in tissues compared to males. In all bat species, there was a significant variability in indices, which can be explained by both species-specific and individual differences among animals living in natural conditions. High tocopherol and retinol levels in tissues may play an important role in the strategy of antioxidant defense in bats of the northern area during hibernation.

**Keywords:** vitamins A and E, bat, hibernation, antioxidant