

ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ



УДК 599.735.3:591.133.16(470.2)

Содержание ретинола и α -токоферола у представителей семейства Cervidae (Mammalia, Cetartiodactyla) на северо-западе России**И.В. Баишникова* , И.А. Зайцева , С.Н. Калинина ,
Д.В. Панченко , Т.Н. Ильина** *Институт биологии Карельского научного центра РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»,
Российская академия наук, Россия, 185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11***e-mail: iravbai@mail.ru*

Содержание витаминов в организме является одним из важнейших показателей, который отражает уровень питания крупных копытных млекопитающих, обитающих на северной периферии ареала в условиях ограниченного доступа кормовых ресурсов в холодный период года. В данной работе исследовали уровень ретинола (витамин А) и α -токоферола (витамин Е) в органах и тканях диких лосей (*Alces alces*) разного возраста и пола, а также содержащихся в полувольных условиях европейского благородного оленя (*Cervus elaphus*) и марала (*C. e. sibiricus*) на северо-западе России (Республика Карелия и Ленинградская область). Биологический материал был получен от животных, добытых в результате легальной охоты в период с октября по январь. Уровни витаминов у исследованных животных в целом согласовались со значениями, установленными для оленьих, обитающих в других регионах мира, в том числе и с более мягким климатом. Относительно низкое содержание витаминов, выявленное у представителей рода *Cervus*, требует дополнительного изучения. У лосей не было обнаружено половых и возрастных различий в содержании витаминов А и Е, за исключением более низкого уровня α -токоферола в почках взрослых самок по сравнению с молодыми. Беременные самки лосей отличались сравнительно низким содержанием ретинола в исследованных органах и тканях. Обнаружено влияние района, в котором были добыты лоси, на содержание ретинола в печени и α -токоферола в сердце, что может быть связано с природно-климатическими особенностями районов исследования, которые определяют состав фитоценозов и кормовую ценность растений. Полученные результаты могут быть использованы при оценке состояния и разработке плана управления популяциями крупных копытных.

Ключевые слова: ретинол, α -токоферол, олени, лось, благородный олень, периферия ареала, адаптация

DOI: 10.55959/MSU0137-0952-16-80-4-6

Введение

Копытные млекопитающие, как важные компоненты биогеоценозов, оказывают влияние на формирование и продуктивность растительных сообществ, а также являются неотъемлемым звеном в трофических цепях. Видовой и численный состав копытных, обитающих на той или иной территории, тесно связан с природно-климатическими условиями. Для Республики Карелия аборигенными видами являются два представителя семейства Оленьи (Cervidae): лось (*Alces alces*) и лесной северный олень (*Rangifer tarandus*) [1]. Лось – самый крупный представитель оленьих и один из главных ресурсных видов на данной территории. В Северном полушарии имеет довольно большой ареал обитания, южный ареал ограничен

высокими летними температурами. Самая высокая плотность популяции лосей в мире наблюдается в западной Фенноскандии, преимущественно в ее прибрежных районах, чему способствуют оптимальные климатические условия обитания и кормления, а также интенсивное лесопользование [2]. На северо-западе России численность вида значительно ниже, что связано с более суровыми климатическими условиями, прессом хищников и браконьерством [2, 3].

Европейский благородный олень (*Cervus elaphus*) и марал (*C. e. sibiricus*) не являются типичными обитателями северо-запада России, однако существует практика полувольного разведения представителей этого вида в охотничьих хозяйствах в загонах большой площади для расширения

видового состава и увеличения численности охотничьих животных, а также проведения высокосервисной охоты [4]. Наряду с изучением некоторых закономерностей освоения этими животными новых угодий, оценки экологических последствий их влияния на фито- и зооценозы [4] представляет интерес оценка их физиологического состояния при обитании в нетипичных природно-климатических условиях.

Климатические условия, с которыми тесно связаны доступность и качество пищевых ресурсов, оказывают большое влияние на численность популяций крупных копытных [5]. От условий питания зависят вероятность размножения осенью, выживаемость зимой, показатели лактации самок, взаимодействие с хищниками и другие факторы, влияющие на выживание и успешное воспроизводство. Упитанность животных, ключевым параметром которой является содержание жира в организме, отражает кумулятивный энергетический баланс за относительно длительный период и в конечном итоге определяет численность и динамику популяции [6, 7]. Важнейшими нутриентами, уровень и обмен которых в организме животных тесно связаны с метаболизмом липидов, являются витамины А и Е, поступающие в организм исключительно с пищей. Они необходимы для успешного размножения, роста, регуляции иммунной функции, а также участвуют в адаптационных процессах [8–10]. Строение и функционирование пищеварительной системы жвачных определяет особенности усвоения витаминов из растительных тканей, при этом степень деградации и высвобождения витаминов в процессе микробной ферментации корма в рубце является существенной характеристикой их биодоступности [11, 12].

Основным источником витамина А для растительноядных являются обладающие провитаминной активностью каротиноиды, преимущественно β -каротин, которые также выполняют собственные биохимические функции в организме животных. Потери β -каротина в рубце вследствие окисления и деградации бактериями в среднем составляют 20% [11]. При этом трансформация каротина в ретиноиды у жвачных начинается в преджелудках [13]. Преобладающей формой витамина А в организме является ретинол, тогда как биологическая активность этого витамина связана в основном с действием ретиналя, необходимого для зрения, и ретиноевой кислоты, которая регулирует важнейшие физиологические процессы, такие как клеточная дифференцировка, развитие и иммунная защита [8].

Витамин Е включает в себя жирорастворимые антиоксиданты растительного происхождения: α -, β -, γ - и δ -токоферолы, а также соответствующие токотриенолы. Среди них α -токоферол обладает наибольшей биологической активностью и селек-

тивно удерживается в тканях млекопитающих [14]. В биологических мембранах α -токоферол является структурным компонентом, взаимодействующим с мембранными фосфолипидами, а также антиоксидантом, защищающим полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) и другие липиды от перекисного окисления и повреждения свободными радикалами [9]. Этот витамин необходим для размножения, при его дефиците наблюдаются гибель плода и аборт. Кроме того, его недостаток способствует развитию миодистрофии, при которой наблюдаются дегенеративные изменения тканей сердечной и скелетной мускулатуры [10, 15]. Для обитающих в естественных условиях оленей, имеющих возможность в весенне-летне-осенний период употреблять богатые токоферолами зеленые части растений, недостаток витамина Е маловероятен, однако зимой разнообразие и качество кормов существенно снижаются. В этот период исследование уровня витамина Е, который не накапливается в организме в значительных количествах, является актуальным. В литературе есть сведения о дефиците витамина Е в популяции лосей на Аляске, которые содержались в неволе и большую часть года получали гранулированный рацион [16].

При анализе физиолого-биохимического состояния копытных, обитающих в северных условиях при ограниченном доступе кормовых ресурсов в холодный период года, оценка содержания витаминов А и Е в организме может дать важную информацию об уровне питания животных. Эти данные могут быть использованы при оценке состояния и разработке плана управления популяциями крупных копытных. Сведения об уровне витаминов А и Е в органах и тканях этих животных, обитающих в естественных условиях, немногочисленны, представленная информация в основном касается содержания витаминов в печени и мышечной ткани у разных видов оленей [17–20]. Изучение уровня витаминов у крупных копытных на северо-западе России прежде не проводилось. Ранее нами были опубликованы данные по содержанию витаминов А и Е у небольшой выборки лосей ($n = 16$), добытых в трех районах Республики Карелия (Лахденпохский, Сортавальский и Пряжинский), полученные в рамках исследования содержания ртути и низкомолекулярных антиоксидантов в организме диких копытных млекопитающих [21]. В данной работе представлены результаты расширенного исследования содержания ретинола (витамин А) и α -токоферола (витамин Е) в органах и тканях лосей разного возраста и пола, охватившего восемь районов Республики Карелия и Приозерский район Ленинградской области. Кроме того, представлены данные об уровне витаминов у европейского благородного оленя и марала, содержащихся в полувольных условиях в охотничьем хозяйстве в Сортавальском районе Республики Карелия.

Материалы и методы

Биологический материал был получен от лосей, благородных оленей и маралов, добытых в результате легальной охоты, поэтому для исследования не требовалось одобрения биоэтического комитета Института биологии Карельского научного центра РАН. Лабораторные исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Объекты исследования. Исследованы лоси ($n = 61$) обоих полов в возрасте от 6 мес. до 8 лет, добытые в восьми районах Республики Карелия (Лоухском, Костомукшском, Беломорском, Пряжинском, Кондопожском, Прионежском, Лахденпохском, Сортавальском) и Приозерском районе Ленинградской области. Животные были разделены на следующие половозрастные группы: сеголетки (6–8 мес., самцы $n = 5$), молодые (1–2 года, самцы $n = 8$, самки $n = 3$), взрослые (3–8 лет, самцы $n = 26$, самки небеременные $n = 14$, самки беременные $n = 5$). Возраст животных оценивали по внешнему виду, размеру, рогам, степени стертости жевательной поверхности коренных зубов нижней челюсти [22]. Кроме того, был исследован биологический материал от самок и самцов европейского благородного оленя (0,5–12 лет, $n = 6$) и марала (2–12 лет, $n = 5$), которые содержались в полувольных условиях в охотничьем хозяйстве (ООО «Охотничье хозяйство Черные камни», Сортавальский район, Республика Карелия), расположенном в подзоне средней тайги. Животные содержались в разных загонах площадью 750 га (благородный олень) и 3000 га (марал). Пастбища в хозяйстве представлены еловыми, сосновыми и лиственными лесами, заросшими полянами, водно-болотными и сельскохозяйственными угодьями. Разведение крупных копытных на данной территории осуществляется с 2010 г., на момент исследования средняя плотность копытных в охотхозяйстве составляла для благородного оленя 200 особей на 1000 га, для марала – 60 особей на 1000 га. Регулярная подкормка животных производилась летом (2 раза в неделю) и зимой (через день), использовались зерновые, комбикорм, силос, сено, соль-лизунец с минеральными добавками.

Отбор биологического материала (печень, почки, сердце, скелетная мышца, легкие и селезенка) проводили у животных, легально добытых в период охоты с октября по январь 2017–2024 гг. (лоси) и в ноябре 2019 г. (благородные олени, маралы). Образцы тканей для исследования отбирали в течение 2–4 ч после добычи животных, далее замораживали их и хранили до проведения анализа при температуре -80°C .

Методы. Для определения содержания витаминов навески тканей (100 мг) гомогенизировали в 0,9 мл 0,25 М раствора сахарозы (рН 7,4), содер-

жащей 0,001 М динатриевой соли этилендиаминететрауксусной кислоты. В конические полиэтиленовые пробирки вносили 0,25 мл гомогената и добавляли 0,25 мл 0,025%-ного раствора бутилгидрокситолуола в этаноле, после чего тщательно смешивали содержимое пробирки для осаждения белков. Затем добавляли 0,5 мл 0,0125%-ного раствора бутилгидрокситолуола в н-гексане, энергично встряхивали в течение 5 мин, центрифугировали 10 мин при 3000 g и оставляли образцы на холоде (4°C) в течение 40 мин. В гексановом слое на микроколоночном жидкостном хроматографе «Милихром-6» (Россия) с УФ-детектором определяли концентрации α -токоферола и ретинола при длине волны 292 и 324 нм соответственно. Использовали хроматографическую колонку с прямой фазой (КАХ-5-80-4, Россия), элюирование проводили в изократическом режиме, скорость потока элюента 200 мкл/мин. Элюентом служила смесь гексана с изопропанолом в соотношении 98,5:1,5. Для построения калибровочных кривых использовали стандартные растворы ретинола и α -токоферола (Sigma, США), расчет содержания витаминов проводили методом внешнего стандарта.

Статистическая обработка данных. Статистический анализ данных проводился с использованием программ MS Excel и Statgraphics Plus 5.0. Данные по благородному оленю и маралу обрабатывали без учета пола и возраста в связи с небольшой выборкой. Нормальность распределения выборок проверяли с помощью критерия Шапиро-Уилка. Для оценки межвидовых различий, а также различий между группами лосей использовали U-критерий Манна-Уитни (для межвидовых сравнений данные по лосю объединили, исключили беременных самок). Для оценки влияния факторов «возраст», «пол» и «район добычи» на содержание витаминов у лосей применяли многофакторный дисперсионный анализ (MANOVA). Влияние пола на исследуемые показатели изучали во всех возрастных группах, за исключением сеголетков, которые были представлены только самцами. Среди взрослых самок на момент добычи пять оказались беременными, данные по ним рассчитывали отдельно и сравнивали с небеременными взрослыми самками. Статистически значимыми считали различия при $p < 0,05$. Результаты по лосю представлены на рисунках в виде бокс-плотов с обозначением средних, медиан, верхнего и нижнего квартилей, а также выпадающих значений. Данные по благородному оленю и маралу представлены в таблице в виде медиан, верхнего и нижнего квартилей.

Результаты и обсуждение

В литературе имеются данные об уровне витаминов у оленей, обитающих в различных регионах мира, однако сведения, касающиеся лосей, встречаются редко. При этом чаще всего речь идет о со-

держании этих нутриентов в мышечной ткани как продукте питания. Основным органом, осуществляющим регуляцию метаболизма витаминов А и Е в организме, является печень [8, 14], звездчатые клетки которой играют важную роль в депонировании витамина А у большинства млекопитающих

[23]. Именно в этом органе было обнаружено самое значительное содержание ретинола у исследованных нами представителей семейства Cervidae (рис. 1А, таблица). У лосей средний уровень ретинола в печени варьировал от $6,03 \pm 0,84$ мкг/г ткани у беременных самок до $37,79 \pm 10,07$ мкг/г ткани

Таблица

Содержание ретинола и α-токоферола в органах и тканях благородных оленей и маралов на северо-западе России, мкг/г ткани (Me (Q1; Q3))

Орган	Благородный олень		Марал	
	Ретинол	α-Токоферол	Ретинол	α-Токоферол
Печень	7,47 (3,73; 8,66)	2,15* (1,98; 3,96)	7,81 (6,86; 9,27)	1,40* (1,01; 3,27)
Почки	0,56* (0,33; 0,65)	1,43* (0,79; 2,26)	0,66 (0,65; 0,86)	2,34 (2,07; 2,35)
Сердце	0,19* (0,16; 0,22)	1,57* (1,33; 2,07)	0,16* (0,15; 0,18)	1,76* (1,14; 2,00)
Скелетная мышца	0,13* (0,06; 0,19)	1,29* (1,13; 2,76)	0,14* (0,13; 0,16)	1,42* (1,14; 1,51)
Легкие	0,10* (0,08; 0,11)	1,52* (1,21; 2,40)	0,16* (0,09; 0,16)	1,20* (1,05; 1,46)
Селезенка	0,19 (0,13; 0,27)	1,83* (1,09; 1,92)	0,14 (0,10; 0,23)	1,62* (1,06; 2,30)

Примечание: * – достоверные различия по сравнению с лосем, $p < 0,05$

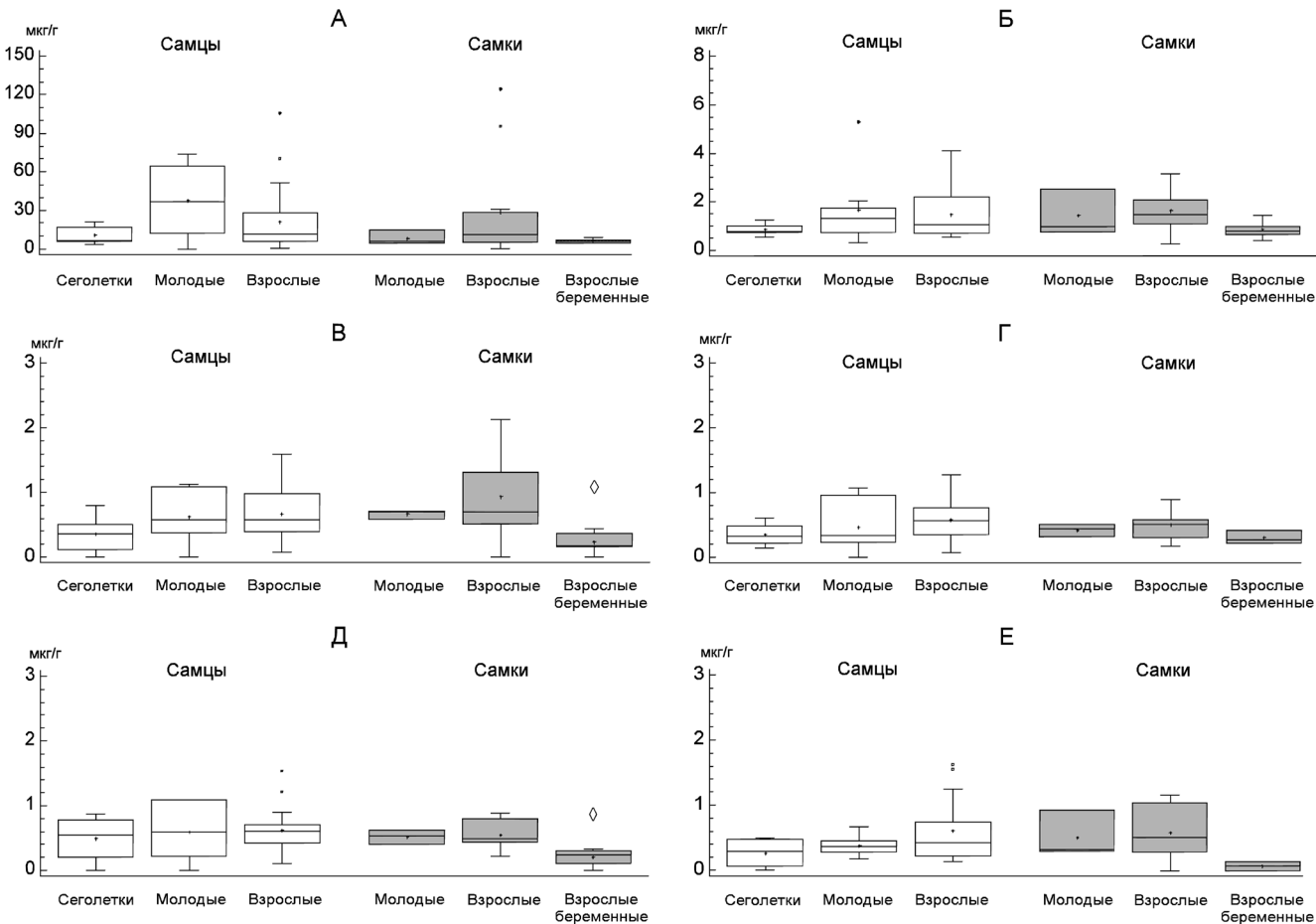


Рис. 1. Содержание ретинола в печени (А), почках (Б), сердце (В), скелетной мышце (Г), легких (Д) и селезенке (Е) лосей, обитающих на северо-западе России.
Обозначения. По оси абсцисс – возрастные группы; по оси ординат – содержание ретинола, мкг/г ткани; ♦ – достоверные различия по сравнению со взрослыми самками, $p < 0,05$.

у молодых самцов. Для сравнения, содержание ретинола в печени у лосей на севере Канады составляло 46,08 мкг/г ткани [24]. Средний уровень витамина у благородных оленей и маралов, добытых в Сортавальском районе Карелии, составил $6,84 \pm 1,46$ и $7,56 \pm 1,39$ мкг/г ткани соответственно, что практически не отличалось от этого показателя у благородных оленей в Испании – 7,61 мкг/г ткани [18]. Более высокое содержание витамина А было обнаружено в печени северных оленей в Канаде и Норвегии (62,67 и 209,16 мкг/г ткани соответственно) [24, 25]. В других органах и тканях у исследованных нами копытных уровень ретинола был значительно ниже, чем в печени (рис. 1Б–Е, таблица). Лоси превосходили благородных оленей и маралов по содержанию ретинола в сердце, скелетной мышце и легких, в почках обнаружено достоверное различие между лосями и благородными оленями ($p < 0,05$). Полученные в нашем исследовании данные по содержанию витамина у лосей были сопоставимы с таковыми для северных оленей в Канаде и Норвегии в почках (0,82 мкг/г ткани) [24] и мышечной ткани (0,94 и 0,20 мкг/г ткани) [24, 25]. Более низкие значения выявлены

в мышечной ткани северных оленей в Швеции (0,03 мкг/г ткани) [17] и косуль, обитающих в Германии ($< 0,01$ мкг/г ткани) [19].

У исследованных нами представителей семейства Cervidae содержание витамина Е также было более значительным в печени, однако у некоторых особей его уровень в других органах и тканях был сравнительно высоким (рис. 2А–Е, таблица). Лоси по данному показателю превосходили благородных оленей и маралов ($p < 0,05$). Содержание α -токоферола в печени исследованных нами лосей варьировало в среднем от $10,19 \pm 4,04$ мкг/г ткани у сеголетков до $17,41 \pm 10,46$ мкг/г ткани у беременных самок. Сопоставимые значения установлены у благородных оленей в Испании (14,21 мкг/г ткани) [18]. В печени благородных оленей и маралов, добытых в Сортавальском районе Карелии, уровень α -токоферола составлял $2,64 \pm 0,45$ и $2,07 \pm 0,58$ мкг/г ткани соответственно. Еще более низкие значения были обнаружены у лосей на севере Канады ($< 0,02$ мкг/г ткани) [24]. В то же время у северных оленей, обитающих там же, содержание витамина составило 126,40 мкг/г ткани [24], тогда как у животных этого же вида

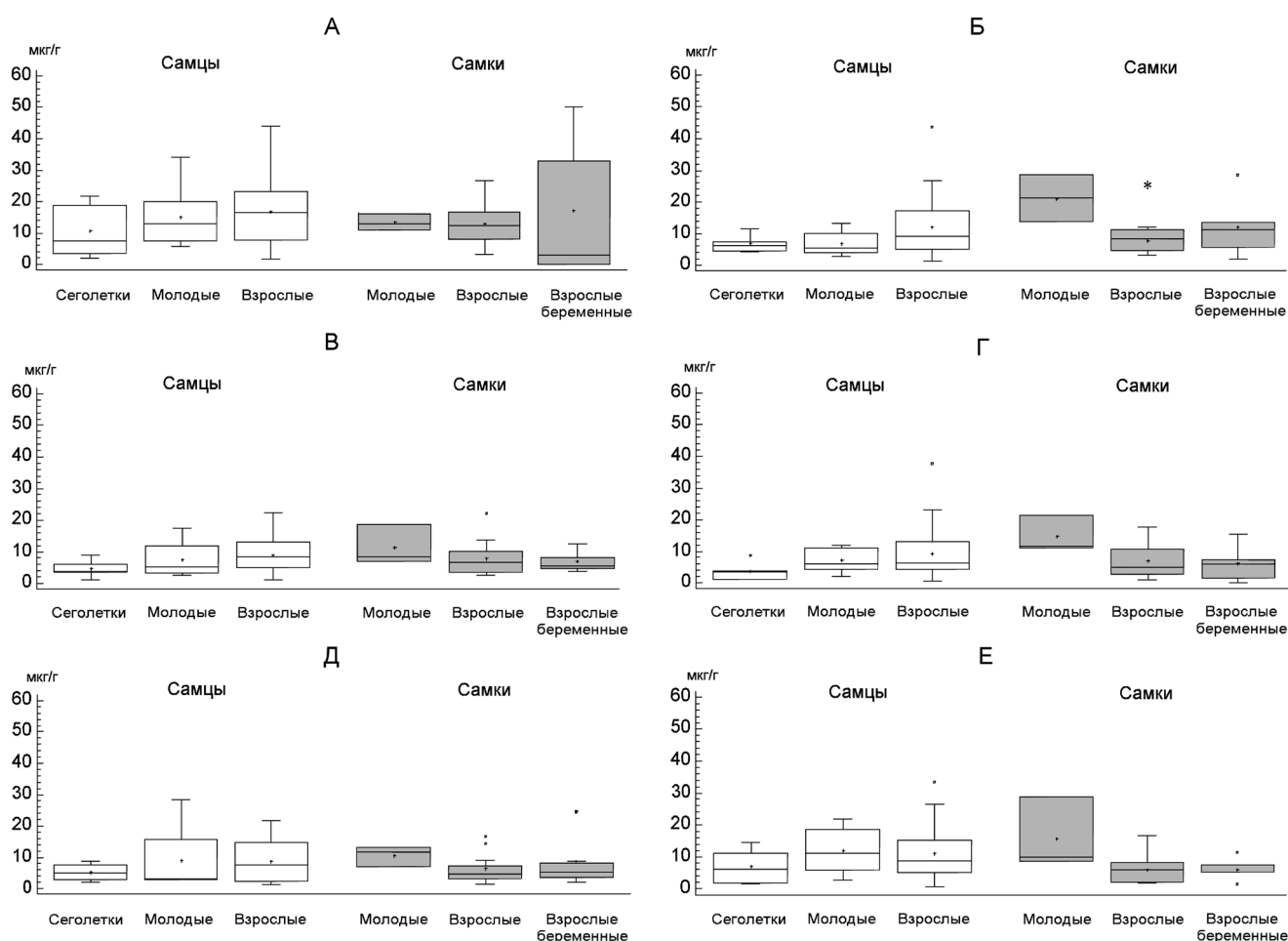


Рис. 2. Содержание α -токоферола в печени (А), почках (Б), сердце (В), скелетной мышце (Г), легких (Д) и селезенке (Е) лосей, обитающих на северо-западе России.

Обозначения. По оси абсцисс – возрастные группы; по оси ординат – содержание α -токоферола, мкг/г ткани; * – достоверные различия по сравнению с молодыми самками, $p < 0,05$.

в Норвегии — 4,80 мкг/г ткани [25]. Следует отметить, что предполагаемый нижний пороговый уровень витамина Е в печени для жвачных животных равен 10 мкг/г ткани [18]. Содержание α -токоферола в других органах лосей в нашем исследовании было сравнительно высоким. В литературе мы обнаружили лишь данные об уровне витамина в почках и сердце у северных оленей в Канаде (0,20 и 2,50 мкг/г ткани соответственно) [24].

В скелетной мышце исследованных нами лосей уровень α -токоферола варьировал в среднем от $3,72 \pm 1,38$ мкг/г ткани у сеголетков до $14,66 \pm 3,43$ мкг/г ткани у молодых самок. Кайзер с соавт. [26] установили, что содержание витамина Е в мышечной ткани лося Таймырской популяции составляет 4,53 мкг/г ткани. Сходные значения были получены для мышечной ткани благородных оленей, добытых в Европе (5,24–6,46 мкг/г ткани) [20], а также северных оленей в Швеции и Норвегии (4,47–5,67 мкг/г ткани) [17, 25]. В нашем исследовании у благородных оленей и маралов уровень витамина в среднем составлял $1,75 \pm 0,38$ и $1,34 \pm 0,13$ мкг/г ткани соответственно. Сопоставимое содержание обнаружено у северных оленей в Канаде — 1,50 мкг/г ткани [24].

Таким образом, полученные нами данные по уровню витаминов А и Е у лосей, благородных оленей и маралов на северо-западе России согласуются со значениями, установленными для оленьих, обитающих в других регионах мира, в том числе и с более мягким климатом. Сравнительно низкое содержание витаминов в нашем исследовании было обнаружено у представителей рода *Cervus*. Возможно, это связано с тем, что естественная среда обитания благородного оленя и марала находится несколько южнее и характеризуется более благоприятными климатическими условиями и более разнообразной структурой фитоценозов. Хотя эти животные обладают экологической пластичностью и способны адаптироваться к низким температурам и высоте снежного покрова, глубина выше 70 см считается ограничивающим фактором их распространения [27]. Для лося этот фактор также является первостепенным, однако предельная высота снежного покрова составляет 90 см [28, 29]. При изучении особенностей зимнего питания благородного оленя в охотхозяйстве, которое проводилось за два года до нашего исследования, было выявлено негативное влияние существующей на тот момент численности животных на древесно-веточные корма, а именно — почти полная деградация поросли рябины, которая изначально являлась основной кормовой породой. Кроме того, наблюдались локальные массовые погрызы коры на рябине и ели, которые не были отмечены на следующий год после сокращения численности в результате отстрела части оленей в сезон охоты. Для марала такого отрицательного воздействия на растительность

обнаружено не было [4]. Поскольку благородный олень содержался в загоне с меньшей площадью, возможно, в определенный момент для него был превышен предел оптимальной плотности, что могло негативно сказаться на доступности и качестве естественных кормов. В то же время исследованные нами олени регулярно имели доступ к подкормке, а внешних признаков недостаточного кормления зафиксировано не было. Можно предположить, что сочетание таких факторов, как характерные для южной Карелии климатические условия (температура окружающей среды, фенологические особенности, глубина снежного покрова) и доступная благородным оленям и маралам кормовая база не способствовали накоплению у этих животных более значительных количеств витаминов А и Е. Однако, учитывая небольшую величину выборки исследованных представителей рода *Cervus*, этот вопрос требует дополнительного изучения.

Рацион лося, особенно зимний, менее разнообразен, чем у других оленьих, и в меньшей степени состоит из травянистых растений [7, 29]. Однако, благодаря лучшей адаптации лосей к потреблению более грубых кормов, которые труднее поддаются обработке зубами и ферментации в рубце, представители этого вида по сравнению с благородным оленем более устойчивы к ухудшению кормовой базы в холодный период года [30]. Морфологические особенности пищеварительного тракта лосей позволяют регулировать процессы удержания частиц корма и выхода их из рубца, а также процессы как рубцовой, так и кишечной ферментации и абсорбции, которые связаны с годовыми изменениями разнообразия кормовых растений и их частей [31]. Благодаря наличию в рубце сосочков площадь его внутренней поверхности у лося увеличена в 20 раз. Для сравнения, у северного оленя это значение составляет 4,8 раза [32]. Для лосей показаны циклические сезонные изменения величины поверхности слизистой оболочки рубца: зимой по сравнению с летом наблюдается снижение как количества сосочков (на 31%), так и их длины (на 25%). Летом поглощающая поверхность рубца у лосей увеличивается в гораздо большей степени, чем у крупного рогатого скота. В рубце жвачных происходит высвобождение витаминов из растительной матрицы, с которой они поступают в организм [11], начинается процесс образования ретинола и его эфирных форм из каротиноидов под влиянием симбиотических микроорганизмов [13], а также осуществляется трансформация липидов пищи (липолиз и биогидрогенизация), в результате чего изменяется их количество и состав [33]. Было показано, что в результате биогидрогенизации α -токотриенола в рубце происходит образование α -токоферола [34], который имеет преимущества перед другими формами витамина Е при связывании с α -токоферол-переносящим белком

в цитозоле гепатоцитов для дальнейшей транспортировки к месту сборки липопротеинов [14]. Из преджелудков жирные кислоты вместе с другими липидными компонентами корма, в том числе и жирорастворимыми витаминами, попадают в кишечник для всасывания и использования тканями организма [33]. Для лосей характерна большая, чем у других оленьих, длина толстой кишки (37–41% от общей длины кишечника), что свидетельствует о том, что ферментация в этом отделе кишечника играет жизненно важную роль в пищеварении у этих животных [35]. Пищеварительная система представителей этого вида приспособлена к максимально эффективному использованию кормовых ресурсов в наиболее благоприятный в отношении их разнообразия период года для увеличения массы тела и успешной зимовки. Перечисленные особенности строения желудочно-кишечного тракта лосей могут положительно влиять также на эффективность трансформации и всасывания каротиноидов и токоферолов корма.

В нашем исследовании не было обнаружено половых и возрастных различий в содержании витаминов А и Е у лосей. Исключение составил лишь уровень α -токоферола в почках у самок, который у молодых особей был значительно выше, чем у взрослых ($p < 0,05$). Сопоставимое с таким у молодых животных содержание витаминов у сеголетков связано, вероятно, с достаточно ранним становлением физиологической зрелости органов и систем лосей, что обеспечивается высокими темпами роста и активным метаболизмом [36]. В исследовании Сампелс с соавт. [17] также было обнаружено, что у северных оленей уровень ретинола не зависит ни от возраста, ни от пола, однако более высокое содержание α -токоферола в скелетной мышце было у телят по сравнению с взрослыми животными. Известно, что уровень витамина Е в тканях тесно связан с содержанием в них липидов [10], а с возрастом происходит их накопление [37]. Так, возрастное повышение содержания внутримышечного жира было обнаружено у благородного оленя [38] и лани [39]. В то же время авторы этих исследований установили, что у животных разного возраста несколько различался жирнокислотный профиль ткани: более высокое содержание ПНЖК было характерно для молодых особей. Поскольку витамин Е является ключевым незаменимым антиоксидантом, защищающим ПНЖК клеточной мембраны от повреждения [9], потребность в нем у молодых животных может быть увеличена.

Хотя значимые различия в содержании витамина Е между молодыми и взрослыми самками лосей были обнаружены только в почках, похожая картина наблюдалась также в легких, селезенке и скелетной мышце. Для самок лосей содержание жира в организме имеет большое значение в реализации репродуктивных функций и в то же время

тесно связано с физиологическим статусом животного. Возможность размножения в значительной степени зависит от содержания жира, при его уровне в организме ниже 6% наступление беременности маловероятно. На уровень жира сильное влияние оказывает лактация, жировые запасы у лактирующих самок могут быть на величину до 50% ниже, чем у нелактирующих [6]. Можно предположить, что более низкий уровень α -токоферола у взрослых самок связан с интенсивным расходом жира, а вместе с ним и витамина Е, в период лактации, которая ограничивает восстановление состояния тела в летний период.

В нашем исследовании обнаружено более низкое содержание ретинола у беременных самок лосей по сравнению со взрослыми небеременными, статистически значимыми различия были в сердце и легких ($p < 0,05$). Причиной, очевидно, является усиленное расходование витамина А, поскольку его биологически активная форма, ретиноевая кислота, играет важнейшую роль в процессе размножения, в том числе она необходима для эмбриогенеза и развития плода [40]. У крупного рогатого скота было установлено, что расщепление β -каротина до ретинола происходит в репродуктивных тканях [41], в желтом теле в середине овуляции активность трансформации этого каротиноида была в 2 раза выше, чем в кишечнике [42]. Процесс преобразования каротиноидов в витамин А строго регулируется и зависит от статуса витамина в организме [8]. В доступном зимой древесно-веточном корме содержание каротиноидов невелико [43]. В то же время самое высокое содержание каротина в хвое сосны и ели отмечается в холодный период года [44]. Следует отметить, что последствиями недостатка витамина А в организме в период беременности могут быть снижение упитанности и ослабление иммунитета, патологии родов и послеродового периода, рождение слабого нежизнеспособного потомства [46].

Дисперсионный анализ показал влияние района, в котором были добыты лоси, на содержание ретинола в печени ($F = 3,52$; $df = 6$; $\eta^2 = 34\%$; $p = 0,007$) и α -токоферола в сердце ($F = 3,75$; $df = 7$; $\eta^2 = 39\%$; $p = 0,004$). Наиболее высокий уровень витамина А в печени был характерен для животных из Беломорского района Карелии и Приозерского района Ленинградской области. В то же время у лосей из Беломорского района содержание витамина Е в сердце было наиболее низким, сравнительно высокие значения были установлены у животных, добытых в Лоухском, Кондопожском, Прионежском и Лахденпохском районах Карелии. Содержание ретинола в печени отражает запасы витамина А в организме, тогда как уровень α -токоферола в сердце связан прежде всего с его защитной функцией в кардиомиоцитах, клетках с высокой интенсивностью энергетических процессов и уязвимых к окислительным

повреждениям [46]. Географические различия в уровне витамина Е в мышечной ткани были обнаружены у северных оленей в Норвегии [47]. Поступление питательных веществ в организм прежде всего зависит от кормовой ценности растений, произрастающих в том или ином районе. Беломорский и Лоухский районы Карелии находятся в подзоне северной тайги, тогда как остальные вышеперечисленные районы — в подзоне средней тайги. Растительность северной тайги в основном представлена сосновыми лесами с меньшей долей еловых и березовых лесов, в средней тайге в структуре растительности сосновые и еловые леса представлены практически в равных пропорциях, доля березовых лесов, а также представленность трав и злаков выше, чем в северной тайге [48]. Основу зимнего рациона лося на северо-западе России составляют преимущественно осина, ива, сосна, рябина и береза, тогда как ель поедается редко [49]. В северных районах Карелии с невысокой долей лиственных насаждений, а также в зимний период предпочитаемыми биотопами для лося являются сосновые леса, преимущественно участки с обилием соснового подроста [49, 50]. Имеются особенности и в составе локальных фитоценозов. Так, значительные различия видовой структуры древесно-кустарниковой растительности в Лахденпохском и Сортавальском районах Карелии связаны с представленностью на этих территориях рябины, осины, сосны и ели [51]. Данных литературы о содержании каротиноидов и токоферолов в древесно-веточных кормах, которые произрастают в перечисленных выше районах, мы не обнаружили, это может быть перспективным направлением будущих исследований. Содержание витаминов в растениях зависит не только от генетических особенностей того или иного вида, но и от климатических и географических условий (температурный и световой режимы, количество осадков, тип почвы), в которых они произрастают [11]. Так, относительное содержание каротиноидов в растениях увеличивается с продвижением на север [52]. По содержанию каротина хвоя сосны несколько превосходит хвою ели, в отношении токоферола таких различий выявлено не было [44]. Витамин Е является важным антиоксидантом, обеспечивающим устойчивость растений к абиотическим стрессам, его уровень может изменяться при воздействии таких факторов, как экстремальные температуры и влажность, а также ультрафиолетовое излучение [53]. Еще одним фактором, влияющим на поступление питательных веществ в организм копытных, является плотность популяции. Высокая плотность может стать причиной конкуренции за биотопы с большим видовым разнообразием кормов [54]. Хотя лоси особенно хорошо приспособлены к зиме в северных широтах, сочетание высокой плотности и особенно суровых или

продолжительных зим может иметь драматические последствия для их выживаемости [55]. В исследуемом регионе наиболее высокие показатели учета лося регистрируются в северном и западном Приладожье, куда входят Сортавальский и Лахденпохский районы Карелии и Приозерский район Ленинградской области. Климатические условия на этой территории наиболее благоприятны, высокая степень антропогенной трансформации оказывает позитивное влияние на объем и разнообразие кормовой базы [1, 50]. Возможно поэтому лоси, добытые в Приозерском районе Ленинградской области, отличались высоким содержанием ретинола в печени, а животные из Лахденпохского района Карелии — сравнительно высоким уровнем α -токоферола в сердце.

Заключение

Таким образом, сравнивая полученные в нашем исследовании результаты по уровню ретинола и α -токоферола в органах и тканях у представителей семейства Cervidae с данными литературы, можно сделать вывод о достаточном поступлении этих витаминов с кормом в организм лося, что позволяет поддерживать сравнительно высокое содержание нутриентов даже в осенне-зимний период. Обнаруженные более низкие уровни витаминов у благородного оленя и марала могут быть связаны с сочетанием климатических и кормовых факторов и требуют дополнительного изучения с учетом условий содержания животных. Обнаружено, что на содержание ретинола и α -токоферола у лося оказывают влияние такие факторы, как физиологическое состояние (беременность) и район обитания. Результаты исследования могут быть применены при оценке состояния популяций крупных копытных на северо-западе России. Поскольку исследованные животные относятся к важнейшим ресурсным видам, сведения о содержании витаминов А и Е в их органах и тканях могут быть использованы при определении пищевой ценности получаемых от них продуктов питания.

Авторы выражают благодарность сотрудникам Минприроды Республики Карелия М.Ю. Шиляеву и И.А. Бердникову за содействие в сборе биоматериала. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (тема № FMEN-2022-0003). Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи. Для исследования не требовалось одобрение биоэтического комитета Института биологии Карельского научного центра РАН, поскольку биологический материал был получен от животных, добытых в результате легальной охоты.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Панченко Д.В., Данилов П.И., Тирронен К.Ф. Состояние и использование популяций представителей семейства Оленьи (Cervidae) в Республике Карелия. *Труды КарНЦ РАН*. 2018;(4):105–114.
2. Jensen W.F., Rea R.V., Penner C.E., et al. A review of circumpolar moose populations with emphasis on Eurasian moose distributions and densities. *Alces*. 2020;56:63–78.
3. Панченко Д.В., Серова Л.М., Данилов П.И., Шакунов В.В., Козорез А.И. О динамике численности лося на северной периферии ареала и в зоне экологического оптимума. *Принципы экологии*. 2020;(2(36)):60–70.
4. Белкин В.В., Панченко Д.В., Федоров Ф.В. Экологические последствия полувольного содержания копытных на Европейском Севере России. *Вестник Охотоведения*. 2018;15(4):251–255.
5. Parker K.L., Barboza P.S., Gillingham M.P. Nutrition integrates environmental responses of ungulates. *Funct. Ecol.* 2009;23(1):57–69.
6. Cook R.C., Cook J.G., Mech L.D. Nutritional condition of northern Yellowstone elk. *J. Mammal.* 2004;85(4):714–722.
7. Rodgers A.R., Baskin L., Herfindal I., Jensen W., Kuzik G., Pekins P., Rolandsen C.M. Moose *Alces alces* (Linnaeus, 1758). *Deer of the World. Ecology, Conservation and Management*. Eds. M. Melletti and S. Focardi. Springer Cham; 2025: 753–788.
8. Green A.S., Fascetti A.J. Meeting the vitamin A requirement: the efficacy and importance of β -carotene in animal species. *Sci. World J.* 2016;2016(1):7393620.
9. Zingg J.M. Vitamin E: regulatory role on signal transduction. *IUBMB Life*. 2019;71(4):456–478.
10. Szewczyk K., Chojnacka A., Górnicka M. Tocopherols and tocotrienols – bioactive dietary compounds; what is certain, what is doubt? *Int. J. Mol. Sci.* 2021;22(12):6222.
11. Ballet N., Robert J.C., Williams P.E.V. *Vitamins in Forages. Forage evaluation in ruminant nutrition*. Eds. D.J. Givens, E. Owen, R.F.E. Axford, and H.M. Omed. CAB International; 2000: 399–432.
12. Lashkari S., Panah F.M., Weisbjerg M.R., Jensen S.K. Formation of RRR- α -tocopherol in rumen and intestinal digestibility of tocopherols in dairy cows. *Anim. Nutr.* 2023;9(15):350–363.
13. Иванов А.А. Регуляция метаболизма ретиноидов у молочных коров за счет перорального назначения биоэлементов. *Известия ТСХА*. 2007;1:122–132.
14. Traber M.G. Mechanisms for the prevention of vitamin E excess. *J. Lipid Res.* 2013;54(9):2295–2306.
15. Meacci E., Chirco A., Garcia-Gil M. Potential vitamin E signaling mediators in skeletal muscle. *Antioxidants*. 2024;13(11):1383.
16. Stephenson T., Crouse J., Hundertmark K., Keech M. Vitamin E, selenium, and reproductive losses in Alaskan moose. *Alces*. 2001;37(1):201–206.
17. Sampels S., Wiklund E., Pickova J. Influence of diet on fatty acids and tocopherols in *M. Longissimus Dorsi* from reindeer. *Lipids*. 2006;41(5):463–472.
18. Rodríguez-Estival J., Taggart M.A., Mateo R. Alterations in vitamin A and E levels in liver and testis of wild ungulates from a lead mining area. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 2011;60(2):361–371.
19. Dannenberger D., Nuernberg G., Nuernberg K., Hagemann E. The effects of gender, age and region on macro- and micronutrient contents and fatty acid profiles in the muscles of roe deer and wild boar in Mecklenburg-Western Pomerania (Germany). *Meat Sci.* 2013;94(1):39–46.
20. Soriano A., Sánchez-García C. Nutritional composition of game meat from wild species harvested in Europe. *Meat and Nutrition*. Ed. C.L. Ranabhat. Intech open; 2021:77–100.
21. Kalinina S.N., Ilyukha V.A., Komov V.T., Zaitseva I.A., Baishnikova I.V., Panchenko D.V., Antonova E.P. The mercury and low molecular-weight antioxidants levels in ungulates of the Republic of Karelia. *J. Evol. Biochem. Physiol.* 2024;60(2):515–525.
22. Клевезаль Г.А. *Принципы и методы определения возраста млекопитающих*. М.: Т-во науч. изд. КМК; 2007. 283 с.
23. Senoo H., Wake K., Wold H.L., Higashi N., Imai K., Moskaug J.O., Kojima N., Miura M., Sato T., Sato M., Roos N., Berg T., Norum K.R., Blomhoff R. Decreased capacity for vitamin A storage in hepatic stellate cells for arctic animals. *Comp. Hepatol.* 2004;3(Suppl. 1):S18.
24. Kuhnlein H.V., Barthel V., Farren A., Falahi E., Legge D., Receveur O., Berti P. Vitamins A, D, and E in Canadian Arctic traditional food and adult diets. *J. Food Comp. Anal.* 2006;19(6–7):495–506.
25. Hassan A.A., Sandanger T.M., Brustad M. Level of selected nutrients in meat, liver, tallow and bone marrow from semi-domesticated reindeer (*Rangifer t. tarandus* L.). *Int. J. Circumpolar. Health*. 2012;19(71):17997.
26. Кайзер А.А., Беглецов О.А., Марцёха Е.В., Кайзер Г.А. Качественный состав мяса лося (*Alces a. pfitzenmayeri* Zukowski) Таймырской популяции. *Достижения науки и техники АПК*. 2013;12:72–73.
27. Верещагин Н.К., Русаков О.С. *Копытные Северо-Запада СССР*. Л.: Наука; 1979. 309 с.
28. Формозов А.Н. *Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц*. М.: Изд-во МГУ; 1990. 286 с.
29. Данилкин А.А. *Оленьи = (Cervidae): (Cervidae)*. М.: ГЕОС; 1999. 552 с.
30. Наумова Е.И., Жарова Г.К., Чистова Т.Ю., Данилкин А.А. Редукция растительных волокон в пищеварительном тракте лося и благородного оленя. *Известия РАН. Сер. Биол.* 2012;(5):521–528.
31. Hofmann R.R., Nygren K. Morphophysiological specialization and adaptation of the moose digestive system. *Alces*. 1992;(Suppl. 1):91–100.
32. Анненкова О.М. *Особенности морфологии и васкуляризации многокамерного желудка оленя северного (Rangifer tarandus) и лося европейского (Alces alces)*. Автореф. дис. ... канд. вет. наук. СПб.: ФГОУ ВПО «Санкт-Петербургская государственная академия ветеринарной медицины»; 2007. 185 с.
33. Lock A.L., Harvatine K.J., Drackley J.K., Bauman D.E. Concepts in fat and fatty acid digestion in ruminants. *Proc. Intermountain Nutr. Conf.* 2006; 85–100.
34. Lashkari S., Panah F.M., Weisbjerg M.R., Jensen S.K. Formation of RRR- α -tocopherol in rumen and intestinal digestibility of tocopherols in dairy cows. *Anim. Nutr.* 2023;15:350–363.
35. Hofmann R. R., Nygren K. Ruminant mucosa as indicator of nutritional status in wild and captive moose. *Alces*. 1992;(Suppl.1):77–83.

36. Кошурникова М.А., Домский И.А., Березина Ю.А., Экономов А.В. Биохимические показатели крови лосей (*Alces alces* Linnaeus, 1758) из разных половозрастных групп. *Сельскохозяйственная биология*. 2023;58(2):288–301.
37. Zhao L., Zou X., Feng Z., Luo C., Liu J., Li H., Chang L., Wang H., Li Y., Long J., Gao F., Liu J. Evidence for association of mitochondrial metabolism alteration with lipid accumulation in aging rats. *Exp. Gerontol.* 2014;56:3–12.
38. Lorenzo J.M., Maggiolino A., Gallego L., Pareiro M., Perez Serano M., Dominguez R., Diaz A., Landete-Castillejos T., De Palo P. Effect of age on nutritional properties of Iberian wild red deer meat. *J. Sci. Food Agric.* 2019;99(4):1561–1567.
39. Volpelli L.A., Valusso R., Morgante M., Pittia P., Piasentier E. Meat quality in male fallow deer (*Dama dama*): Effects of age and supplementary feeding. *Meat Sci.* 2003;65(1):555–562.
40. Carazo A., Macáková K., Matoušová K., Krčmová L.K., Protti M., Mladěnka P. Vitamin A update: forms, sources, kinetics, detection, function, deficiency, therapeutic use and toxicity. *Nutrients*. 2021;13(5):1703.
41. Schweigert F.J. Research note: changes in the concentration of β -carotene, α -tocopherol and retinol in the bovine corpus luteum during the ovarian cycle. *Arch. Anim. Nutr.* 2003;57(4):307–310.
42. Sklan D. Carotene cleavage activity in the corpus luteum of cattle. *Int. J. Vitam. Nutr. Res.* 1983;53(1):23–26.
43. Левин Э.Д., Репях С.М. *Переработка древесной зелени*. М.: Лесн. пром-сть; 1984. 120 с.
44. Посметьев В.И., Макаренко А.В. Оценка целесообразности использования древесной зелени в народном хозяйстве. *Воронежский научно-технический вестник*. 2015;4(14):52–65.
45. Дарменова А.Г., Юсупов С.Р., Зухрабов М.Г. Состояние А-витаминного обмена и его влияние на воспроизводительную функцию коров. *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2017;5(67):247–248.
46. Wallert M., Ziegler M., Wang X., Maluenda A., Xu X., Yap M.L., Witt R., Giles C., Kluge S., Hortmann M., Zhang J., Meikle P., Lorkowski S., Peter K. α -Tocopherol preserves cardiac function by reducing oxidative stress and inflammation in ischemia/reperfusion injury. *Redox Biol.* 2019;26:101292.
47. Hassan A.A., Sandanger T.M., Brustad M. Selected Vitamins and essential elements in meat from semi-domesticated reindeer (*Rangifer tarandus tarandus* L.) in mid- and northern Norway: geographical variations and effect of animal population density. *Nutrients*. 2012;4(7):724–739.
48. Лукина Н.В., Орлова М.А., Бахмет О.Н., Тихонова Е.В., Тебенькова Д.Н., Казакова А.И., Крышень А.М., Горнов А.В., Смирнов В.Э., Шашков М.П., Ершов В.В., Князева С.В. Влияние растительности на характеристики лесных почв Республики Карелия. *Почвоведение*. 2019;(7):827–842.
49. Данилов П.И. *Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана*. М.: Наука; 2005. 340 с.
50. Курхинен Ю.П., Данилов П.И., Ивантер Э.В. *Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем*. М.: Наука; 2006. 208 с.
51. Шакун В.В., Панченко Д.В., Соловей И.А., Кришук И.А., Велигуров П., Машков Е., Ларченко А. Роль Оленьих (*Cervidae*) в формировании сосновых насаждений Европейской части южной тайги. *Norwegian Journal of Development of the International Science*. 2020;42(2):13–19.
52. Дымова О.В., Головки Т.К. 2019. Фотосинтетические пигменты в растениях природной флоры таежной зоны европейского северо-востока России. *Физиология растений*. 2019;66(3):198–206.
53. Ghosh U.K., Hossain M.S., Islam M.N., Khan M.A.R. Role of tocopherol in conferring abiotic stress tolerance in plants. *Antioxidant Defense in Plants*. Eds. T. Aftab and K.R. Hakeem. Singapore: Springer; 2022:215–233.
54. Vikøren T., Kristoffersen A.B., Lierhagen S., Handeland K.A. Comparative study of hepatic trace element levels in wild moose, roe deer, and reindeer from Norway. *J. Wildl. Dis.* 2011;47(3):661–672.
55. Stubbsjøen T., Sæther B.-E., Solberg E.J., Heim M., Rolandsen C.M. Moose (*Alces alces*) survival in three populations in northern Norway. *Can. J. Zool.* 2000;78(10):1822–1830.

Поступила в редакцию 17.07.2025

После доработки 01.12.2025

Принята в печать 08.12.2025

RESEARCH ARTICLE

The level of retinol and α -tocopherol in *Cervidae* species (Mammalia, Cetartiodactyla) in the Northwest of Russia

I.V. Baishnikova* , I.A. Zaitseva , S.N. Kalinina , D.V. Panchenko , T.N. Ilyina 

*Institute of biology of Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences,
Pushkinskaya str. 11, Petrozavodsk, 185910, Russia*

*e-mail: iravbai@mail.ru

The content of vitamins in the body is one of the most important indicators reflecting the level of nutrition of large ungulate mammals living on the northern periphery of their range in conditions of limited access to food resources in the cold period of the year. In this work, the content of retinol (vitamin A) and α -tocopherol (vitamin E) in the organs and tissues of wild

moose (*Alces alces*) of different ages and sexes, as well as European red deer (*Cervus elaphus*) and maral (*C. e. sibiricus*) kept in semi-free conditions in the Northwest of Russia (Republic of Karelia and Leningrad Region) was studied. Biological material was collected from animals harvested because of legal hunting during the hunting season from October to January. The level of vitamins in the studied animals was generally consistent with the values established for cervids living in other regions of the world, including those with a milder climate. Relatively low vitamin content identified in species of the genus *Cervus* warrants further investigation. In moose, no sex- or age-related differences were found in the content of vitamins A and E, except for a lower level of α -tocopherol in the kidneys of adult females compared to young ones. Pregnant females had a comparatively low retinol content in the examined organs and tissues. The effect of the region in which the moose were hunted on the content of retinol in the liver and α -tocopherol in the heart was found, which may be due to the natural and climatic features of the study areas, which determine the composition of phytocenoses and the forage nutritive value. The results obtained can be used to assess the status of large ungulates and their population level management plans.

Keywords: *retinol, α -tocopherol, cervids, moose, red deer, periphery of the range, adaptation*

Funding: This study was performed under the state assignment of Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences (FMEN-2022-0003).

Сведения об авторах

Баишникова Ирина Валерьевна — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. лаборатории экологической физиологии животных Института биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск. Тел.: (8142)57-31-07; e-mail: iravbai@mail.ru; ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5064-3731>

Зайцева Ирина Алексеевна — аспирант 2 курса, ведущий биолог лаборатории экологической физиологии животных Института биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск. Тел.: (8142)57-31-07; e-mail: ira.irmita@yandex.ru; ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6277-009X>

Калинина Светлана Николаевна — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. лаборатории экологической физиологии животных Института биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск. Тел.: (8142)573107; e-mail: cvetnick@yandex.ru; ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1906-092X>

Панченко Данила Владимирович — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. лаборатории зоологии Института биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск. Тел.: (8142)57-31-07; e-mail: danja@inbox.ru; ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1955-4196>

Ильина Татьяна Николаевна — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. лаборатории экологической физиологии животных Института биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск. Тел.: (8142)57-31-07; e-mail: ilyinatn59@mail.ru; ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8708-7775>