

УДК 577.151.64: 636.934:591.3

## ИЗОЭНЗИМЫ ЛАКТАТДЕГИДРОГЕНАЗЫ В ТКАНЯХ ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ПРОЦЕССЕ ПОСТНАТАЛЬНОГО ОНТОГЕНЕЗА

**А. Р. Унжаков, Е. П. Антонова, С. Н. Калинина**

*Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия*

Проведено электрофоретическое разделение изоферментов лактатдегидрогеназы (ЛДГ, КФ 1.1.1.27) в тканях почек, скелетной мышцы, легких и селезенки у имматуронатных щенков норок *Neovison vison* Schreber и песцов *Alopex lagopus* L. в возрасте 15, 25, 60, 90, 120, 150, 180 и 210 суток после рождения. У молодняка норок и песцов – представителей хищных млекопитающих – наиболее значимые возрастные перестройки в изоферментных спектрах ЛДГ в исследуемых тканях наблюдались в начальный период интенсивного роста и развития животных – в возрасте 15–90 суток. В тканях скелетных мышц, легких и селезенки у щенков норок обнаружено более высокое содержание М-субъединиц ЛДГ по сравнению с песцами в течение всего постнатального онтогенеза. Изоферментный профиль ЛДГ почек у 4-месячных щенков норок и песцов соответствовал таковому 7-месячных зрелых животных. Тканевая специфичность набора изоферментов ЛДГ отражает метаболический профиль тканей и выявляется уже на ранней стадии постнатального онтогенеза.

Ключевые слова: лактатдегидрогеназа; изоферменты; млекопитающие; *Carnivora*; постнатальный онтогенез.

### **A. R. Unzhakov, E. P. Antonova, S. N. Kalinina. LACTATE DEHYDROGENASE ISOENZYMES IN TISSUES OF CARNIVOROUS MAMMALS DURING POSTNATAL ONTOGENY**

The electrophoretic separation of isoenzymes of lactate dehydrogenase (LDH, EC 1.1.1.27) was performed in the kidneys, skeletal muscle, lungs and spleen in mink *Neovison vison* Schreber and blue fox *Alopex lagopus* L. pups at 15, 25, 60, 90, 120, 150, 180, and 210 days of age. Significant changes in the isoenzyme spectra of LDH in the tissues of mink and blue fox pups were observed in the initial period of the animals' intensive growth and development – at the age of 15–90 days. In the skeletal muscles, lungs and spleen, the content of M-subunits of LDH during postnatal ontogeny was higher in mink than in foxes. The isozyme profile of renal LDH in 4-month-old pups of mink and blue foxes corresponded to that of 7-month-old animals. The tissue specificity of the LDH isoenzyme pattern reflects the metabolic profile of the tissues and is detectable already in early developmental stages.

Key words: lactate dehydrogenase; isoenzymes; mammals; *Carnivora*; postnatal ontogeny.

## Введение

Период онтогенеза у живого организма охватывает весь его жизненный цикл от оплодотворения до смерти, у млекопитающих выделяют ряд возрастных этапов, которые характеризуются своими физиологическими и биохимическими особенностями. Прежде всего в этом цикле выделяют два основных периода – пренатальный, или эмбриональный, и постнатальный, или постэмбриональный [Берестов, Кожевникова, 1981]. Постнатальный период в свою очередь подразделяется на три этапа – роста, зрелости и старости. Период роста, который у норок и песцов продолжается до 6-месячного возраста, характеризуется интенсивным увеличением массы тела, усиленным формированием морфологических, физиологических и биохимических особенностей организма, присущих соответствующему виду животных [Берестов, Кожевникова, 1981].

Лактатдегидрогеназа (ЛДГ) широко используется в качестве модельного фермента при изучении биохимических адаптаций [Hochachka, Somero, 2002; Rossignol et al., 2003; Тютюнник и др., 2005; Ahmad, 2009; Sergina et al., 2015; Унжаков, Тютюнник, 2016]. Молекула фермента представляет собой тетрамер, состоящий из двух типов субъединиц Н (от англ. *heart* – сердце) и М (от англ. *muscle* – мышца), комбинация которых в разных вариантах дает пять изоферментов: ЛДГ-1 (Н4), ЛДГ-2 (Н3М1), ЛДГ-3 (Н2М2), ЛДГ-4 (Н1М3) и ЛДГ-5 (М4) [Hochachka, Somero, 2002; Унжаков, Тютюнник, 2016].

В этом контексте интересны в качестве модельных животных норки (*Neovison vison*) и песцы (*Alopex lagopus*), которые являются основными объектами промышленного звероводства. В отличие от большинства домашних и сельскохозяйственных животных они находятся на сравнительно начальных стадиях доместикации и, следовательно, сохранили стереотип метаболизма своих диких предков [Берестов, Кожевникова, 1981]. В естественной среде обитания у этих незрелорождающихся млекопитающих, относящихся к отряду Хищные (Carnivora), экологические условия жизни различаются: норки – полуводные представители умеренных широт, а песцы – наземные хищники Арктики [Тютюнник и др., 2005].

Биологической основой онтогенеза является переходный процесс в функциональных системах, характеризующийся определенными закономерностями, генетической основой которого является программированная регрессия одних генов и депрессия других [Новожи-

лов, 2009]. Появление изоферментов ЛДГ генетически детерминировано, их соотношение у взрослых животных является результатом последовательной экспрессии генов, контролирующей синтез тех или иных субъединиц в развитии [Корочкин и др., 1977; Райдер, Тейлор, 1983; Dowell, Fu, 1994; Ahmad, Hasnain, 2005], а окончательное распределение их в тканях взрослого организма является основным итогом биохимической дифференцировки. Промежуточные же спектры изоферментов органов, характерные для определенных этапов и постнатального развития, отражают особенности обмена в эти периоды [Райдер, Тейлор, 1983].

Поскольку распределение изоферментов ЛДГ может сильно варьировать в зависимости не только от типа ткани и вида животных, но и от стадии онтогенеза индивида, то целью настоящей работы явилось изучение возрастных изменений изоферментных спектров ЛДГ у норок и песцов в процессе постнатального онтогенеза.

## Материалы и методы

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук» с соблюдением международных принципов Директивы Евросоюза 2010/63/EU о гуманном отношении к животным и правил проведения работ с использованием экспериментальных животных.

Объектами исследований служили щенки американских норок *Neovison vison* Schreber и голубых песцов *Alopex lagopus* L., разводимые в условиях клеточного содержания. Норки и песцы принадлежали зверохозяйству ЗАО «Пряжинское» (Республика Карелия). Все экспериментальные процедуры с животными выполнялись в соответствии с требованиями Комиссии по этике Института биологии КарНЦ РАН. Все животные содержались в стандартных условиях, кормление и обеспечение водой *ad libitum*. Выявление возрастных особенностей изоферментных спектров ЛДГ в тканях почек, скелетной мышцы, легких и селезенки проводили у 15-, 25-, 60-, 90-, 120-, 150- и 210-суточных щенков норок и песцов.

Для исследования изоферментного спектра ЛДГ готовили гомогенаты тканей на 0,05 М фосфатном буфере (рН 7,0) и оставляли для экстракции фермента на 16–18 ч в холодильнике при +4 °С, затем центрифугировали при 6000 г в течение 15 мин. Разделение изоферментов ЛДГ осуществляли методом го-

горизонтального электрофореза на пластинках агарового геля по Вайму [Wieme, 1959] с использованием отечественного прибора ПЭФ-3 при напряжении 3–4 В/см и силе тока 50 мА/см. Продолжительность электрофореза составляла 90–120 мин. Методы выделения, разделения и определения изоферментов ЛДГ описаны нами ранее [Унжаков, Тютюнник, 2016]. Учитывая, что исследуемый фермент имеет тетрамерное строение, суммарное содержание Н- и М-субъединиц рассчитывали соответственно по формулам:

$$Н (\%) = \text{ЛДГ-1} (\%) + 0,75\text{ЛДГ-2} (\%) + 0,5\text{ЛДГ-3} (\%) + 0,25\text{ЛДГ-4} (\%);$$

$$М (\%) = 0,25\text{ЛДГ-2} (\%) + 0,5\text{ЛДГ-3} (\%) + 0,75\text{ЛДГ-4} (\%) + \text{ЛДГ-5} (\%).$$

Результаты исследований обработаны с применением пакетов программ MS Excel и Statgraphics и представлены в виде  $M \pm m$ . Сравнение проводили с применением непараметрического критерия (U) Вилкоксона – Манна – Уитни. Статистически значимыми считали различия при  $p < 0,05$ .

## Результаты и обсуждение

При анализе спектров изоферментов ЛДГ почек, скелетной мышцы, легких и селезенки у норок и песцов в период роста от 15 до 150 суток и в начальный период зрелости – 210 суток (табл. 1–4) выявляются как общие закономерности распределения электрофоретических фракций в соответствии с типом метаболизма тканей, так и различия, связанные с периодами постнатального развития. В исследуемых тканях животных фермент, как правило, представлен пятью молекулярными формами – от «быстрой» фракции ЛДГ-1 до «медленного» изофермента ЛДГ-5.

Почки выполняют жизненно важные функции, влияющие на состояние метаболизма в организме животного [Мостофи, Смит, 1972]. Основная из них – выведение из организма животного нелетучих продуктов метаболизма, токсинов. Не менее важна роль почек в поддержании баланса жидкости и электролитов, регуляции артериального давления, кислотно-щелочного гомеостаза, обмена кальция, эритропоэза [Василевский, 2004]. В связи с многочисленными функциями почки потребляют большое количество кислорода, чем объясняется их интенсивное кровоснабжение.

Кровоснабжение почек у животных осуществляется правой и левой почечными артериями, отходящими от брюшной аорты, кото-

рые в воротах органа делятся дихотомически на дорсальные и вентральные ветви. Внутриорганные артерии почек делятся на междольковые и дуговые, диаметр этих сосудов больше у полуводной норки, чем у других наземных видов плотоядных – собак, песцов [Тяглова, 2008]. Возрастные перестройки изоэнзимного профиля ЛДГ тканей почек норок в основном происходили в первые два месяца их жизни (табл. 1). Содержание анодных форм фермента (ЛДГ-1 и ЛДГ-2) было наибольшим в этом органе. Их суммарная доля варьировала от 54,7 % у 25-суточных до 64,7 % у 60-суточных щенков. Статистически значимые изменения изоэнзимного спектра ЛДГ почек норок наблюдались у 90-суточных щенков. В это время по сравнению с предыдущим возрастом (2 месяца) увеличилось содержание анодного изофермента ЛДГ-1 ( $p < 0,05$ ) при одновременном снижении катодного изоэнзима ЛДГ-5. Уже к 4-месячному возрасту (120 суток) изоферментный профиль ЛДГ почек норок был близок к таковому 7-месячных (210 суток) животных с созревшим волосяным покровом.

Для тканей почек щенков песцов в отличие от норок было характерным высокое суммарное содержание как анодных, так и катодных фракций фермента (табл. 2). У 15-суточных щенков суммарное содержание ЛДГ-4 и ЛДГ-5 составляло почти 50 %, тогда как содержание анодных фракций равнялось 32,8 %. Существенным было изменение этого соотношения у 25-суточных щенков песцов, в результате чего коэффициент отношения содержания ЛДГ-5/ЛДГ-1 снизился в 2 раза по сравнению с предыдущим возрастом. Значение данного коэффициента на протяжении всего онтогенеза держалось в пределах 0,7–0,9 и лишь у пятимесячных щенков поднялось до 1,2. Изоферментный профиль ЛДГ тканей почек 4-месячных песцов был близким к таковому 7-месячных животных. В тканях почек содержание анаэробных М-субъединиц ЛДГ у щенков песцов было выше, чем у норок, на протяжении всего онтогенеза.

Скелетные мышцы составляют около 40 % массы тела животных, выполняя жизненно важные функции в локомоции. Исследованная нами двуглавая мышца бедра *m. biceps femoris* содержит мышечные волокна двух типов с преобладанием быстрых гликолитических [Harrison et al., 1997; Ishida et al., 2017]. Эти мышцы используют преимущественно анаэробную систему энергообразования, способствующую образованию лактата.

В отличие от почек в скелетной мышце преобладали М-субъединицы ЛДГ на всех изученных этапах онтогенеза норок и песцов (табл. 1, 2).

Таблица 1. Возрастные изменения изоферментных спектров ЛДГ в тканях почек норок и песцов

Table 1. Age-related changes in the isoenzyme spectra of LDH in the tissues of the kidneys of minks and Arctic foxes

| Возраст, сутки<br>Age, days | Фракции / Fractions, % |              |              |             |            | %    |      |
|-----------------------------|------------------------|--------------|--------------|-------------|------------|------|------|
|                             | ЛДГ-1                  | ЛДГ-2        | ЛДГ-3        | ЛДГ-4       | ЛДГ-5      | Н    | М    |
|                             | LDH-1                  | LDH-2        | LDH-3        | LDH-4       | LDH-5      |      |      |
| Норки / Minks               |                        |              |              |             |            |      |      |
| 15 (n=5)                    | 30,8 ± 2,0             | 31,1 ± 0,7   | 26,4 ± 1,7   | 7,2 ± 0,8   | 4,5 ± 1,3  | 69,1 | 30,9 |
| 25 (n=6)                    | 26,8 ± 1,5             | 27,9 ± 1,0   | 25,8 ± 0,8   | 11,0 ± 1,3  | 8,5 ± 0,7  | 63,4 | 36,6 |
| 60 (n=5)                    | 34,0 ± 1,4             | 32,7 ± 0,3   | 21,2 ± 1,1   | 4,1 ± 0,5   | 8,0 ± 1,0  | 70,1 | 29,9 |
| 90 (n=6)                    | 42,2 ± 2,1*            | 33,3 ± 1,2   | 19,3 ± 2,4   | 4,0 ± 1,2   | 1,2 ± 0,9* | 77,8 | 22,2 |
| 120 (n=6)                   | 44,4 ± 2,0             | 33,7 ± 0,9   | 13,8 ± 2,3   | 3,5 ± 0,4   | 4,6 ± 1,2  | 77,4 | 22,6 |
| 150 (n=5)                   | 41,5 ± 1,6             | 35,8 ± 0,9   | 18,7 ± 1,0   | 1,9 ± 0,8   | 2,1 ± 0,6  | 78,2 | 21,8 |
| 210 (n=35)                  | 44,0 ± 1,4             | 31,4 ± 0,8   | 16,6 ± 1,1   | 4,2 ± 0,7   | 3,8 ± 0,5  | 76,9 | 23,1 |
| Песцы / Arctic foxes        |                        |              |              |             |            |      |      |
| 15 (n=5)                    | 19,7 ± 1,9             | 13,1 ± 1,7   | 18,0 ± 0,8   | 21,4 ± 2,1  | 27,8 ± 2,4 | 43,9 | 56,1 |
| 25 (n=5)                    | 28,4 ± 0,9**           | 20,6 ± 1,0** | 17,4 ± 0,8   | 13,0 ± 1,4* | 20,6 ± 0,7 | 55,8 | 44,2 |
| 60 (n=6)                    | 32,4 ± 1,7             | 16,4 ± 0,9   | 13,1 ± 0,9   | 13,2 ± 1,5  | 24,9 ± 1,1 | 54,6 | 45,4 |
| 90 (n=9)                    | 26,1 ± 0,7**           | 14,7 ± 0,8   | 18,8 ± 0,7** | 16,4 ± 0,6  | 24,0 ± 0,9 | 50,6 | 49,4 |
| 120 (n=6)                   | 35,9 ± 3,2             | 15,2 ± 3,4   | 7,0 ± 2,2**  | 10,8 ± 1,6  | 31,1 ± 4,9 | 53,5 | 16,5 |
| 150 (n=6)                   | 30,5 ± 1,3             | 13,5 ± 1,0   | 7,6 ± 1,1    | 11,5 ± 0,6  | 36,9 ± 2,3 | 47,3 | 52,7 |
| 210 (n=21)                  | 36,9 ± 1,4             | 15,0 ± 1,0   | 7,3 ± 0,6    | 10,1 ± 0,8  | 30,7 ± 1,9 | 54,3 | 45,7 |

Примечание. Здесь и в табл. 2–4 различия достоверны по отношению к предыдущему возрасту: \* –  $p < 0,05$ ; \*\* –  $p < 0,01$ ; \*\*\* –  $p < 0,001$ .

Note. Here and in Tab. 2–4 differences are significant in relation to the previous age: \* –  $p < 0,05$ ; \*\* –  $p < 0,01$ ; \*\*\* –  $p < 0,001$ .

Таблица 2. Возрастные изменения изоферментных спектров ЛДГ в тканях скелетной мышцы норок и песцов

Table 2. Age-related changes in the isoenzyme spectra of LDH in the skeletal muscle tissue of minks and Arctic foxes

| Возраст, сутки<br>Age, days | Фракции / Fractions, % |              |            |            |              | %    |      |
|-----------------------------|------------------------|--------------|------------|------------|--------------|------|------|
|                             | ЛДГ-1                  | ЛДГ-2        | ЛДГ-3      | ЛДГ-4      | ЛДГ-5        | Н    | М    |
|                             | LDH-1                  | LDH-2        | LDH-3      | LDH-4      | LDH-5        |      |      |
| Норки / Minks               |                        |              |            |            |              |      |      |
| 15 (n=5)                    | 0,7 ± 0,7              | 10,5 ± 2,    | 28,4 ± 2,8 | 29,8 ± 2,2 | 30,6 ± 3,5   | 30,2 | 69,8 |
| 25 (n=6)                    | 0,9 ± 0,4              | 7,4 ± 1,1    | 21,5 ± 1,5 | 33,5 ± 0,9 | 36,7 ± 2,0   | 25,6 | 74,4 |
| 60 (n=5)                    | 0,4 ± 0,3              | 5,3 ± 1,2    | 17,7 ± 2,0 | 23,0 ± 2,5 | 53,6 ± 4,3*  | 19,0 | 81,0 |
| 90 (n=6)                    | 0                      | 2,1 ± 0,8    | 16,7 ± 1,1 | 22,8 ± 2,3 | 58,4 ± 1,8   | 15,6 | 84,4 |
| 120 (n=6)                   | 0,8 ± 0,5              | 6,4 ± 2,3    | 17,2 ± 1,9 | 22,4 ± 3,5 | 53,2 ± 2,5   | 19,8 | 80,2 |
| 150 (n=5)                   | 0,5 ± 0,3              | 10,2 ± 1,0   | 25,3 ± 2,7 | 15,6 ± 1,4 | 48,4 ± 3,0   | 24,7 | 75,3 |
| 210 (n=35)                  | 2,4 ± 0,2              | 6,1 ± 0,7    | 16,6 ± 1,3 | 17,6 ± 0,9 | 57,3 ± 2,4   | 19,7 | 80,3 |
| Песцы / Arctic foxes        |                        |              |            |            |              |      |      |
| 15 (n=5)                    | 0                      | 2,8 ± 1,2    | 10,3 ± 2,9 | 20,1 ± 2,5 | 66,8 ± 3,2   | 12,3 | 87,7 |
| 25 (n=5)                    | 5,2 ± 2,3              | 11,0 ± 0,9** | 16,1 ± 1,9 | 15,8 ± 3,0 | 51,9 ± 3,3   | 25,4 | 74,6 |
| 60 (n=6)                    | 4,7 ± 1,0              | 12,6 ± 2,1   | 11,3 ± 1,7 | 13,0 ± 2,2 | 58,4 ± 3,5   | 23,0 | 77,0 |
| 90 (n=9)                    | 5,2 ± 0,7              | 14,7 ± 1,8   | 8,6 ± 1,3  | 9,2 ± 2,2  | 62,3 ± 3,8   | 22,8 | 77,2 |
| 120 (n=6)                   | 6,9 ± 1,7              | 9,6 ± 2,0    | 3,0 ± 0,9  | 10,8 ± 1,4 | 69,7 ± 4,2   | 18,3 | 81,7 |
| 150 (n=6)                   | 10,6 ± 2,0             | 14,0 ± 1,6   | 7,4 ± 2,0  | 13,9 ± 1,5 | 54,1 ± 1,9** | 28,3 | 71,7 |
| 210 (n=21)                  | 3,1 ± 1,4              | 17,1 ± 2,5   | 21,1 ± 2,4 | 12,7 ± 1,7 | 46,0 ± 5,3   | 29,7 | 70,3 |

Изоферментный спектр ЛДГ скелетных мышц норок в ходе индивидуального развития претерпевал изменения. В возрасте 15 суток примерно равным и значительным было содержание трех фракций – ЛДГ-3, ЛДГ-4, ЛДГ-5. Каждая из них составляла около 30 %. Наиболее существенные сдвиги наблюдались у щенков

в возрасте двух месяцев. В 60-суточном возрасте достоверно увеличилось количество изофермента ЛДГ-5 ( $p < 0,05$ ). С 2-месячного возраста спектр ЛДГ скелетных мышц становится довольно стабильным. У 3-месячных щенков изоферментный профиль ЛДГ не отличался от такового у взрослых норок.

У растущих щенков песцов, как и у норок, в изоферментном спектре ЛДГ тканей скелетных мышц преобладающим являлось суммарное содержание катодных форм ЛДГ. Но если у норок с возрастом доля ЛДГ-5 постепенно нарастала, то у песцов она преобладала во все исследуемые периоды онтогенеза (табл. 2). Начиная с 25-суточного возраста содержание М-субъединиц ЛДГ в скелетных мышцах у норок сохранялось более высоким, чем у песцов. Тенденция возрастных изменений содержания М-субъединиц ЛДГ в скелетных мышцах у норок и песцов была разнонаправленной. Так, если у норок содержание М-субъединиц ЛДГ в скелетных мышцах постепенно повышалось в онтогенезе, то у песцов – снижалось. Возможно, эти видовые различия связаны с экологическими особенностями видов.

Основным органом, обеспечивающим газообмен в организме млекопитающих, являются легкие [Гирфанов, Гирфанова, 2013]. Изоферментный профиль ЛДГ тканей легких во все возрастные этапы, начиная с 25-суточного возраста, у щенков норок и песцов в основном был представлен пятью фракциями фермента с преобладанием трех фракций – ЛДГ-3, ЛДГ-4 и ЛДГ-5 (табл. 3). Ранний онтогенез (до 60 суток) норок характеризовался низкими значениями или отсутствием в изоферментном профиле ЛДГ тканей легких первой фракции фермента (табл. 3). При этом у щенков

норок наибольшим было содержание ЛДГ-5 в изоферментном спектре ЛДГ в течение всего исследованного периода постнатального онтогенеза.

В подсосный период у 15- и 25-суточных песцов содержание изоферментов ЛДГ-3 и ЛДГ-5 в легких было приблизительно равным и значительным. В период после отсадки от матерей у двухмесячных щенков песцов в изоферментном спектре ЛДГ легких произошли существенные перестройки. В три раза увеличилось содержание ЛДГ-1 ( $p < 0,001$ ) и на треть по сравнению с месячным возрастом упало процентное содержание ЛДГ-3 при стабильном фоне ЛДГ-5. В результате этих перестроек коэффициент соотношения содержания ЛДГ-5/ЛДГ-1 в легких упал в 3 раза и стал наименьшим за весь период постнатального развития. Значимые перестройки изоферментного спектра ЛДГ легких наблюдались и у 4-месячных песцов, когда на треть увеличилось содержание ЛДГ-5 ( $p < 0,001$ ) и упало количество фракций ЛДГ-1 ( $p < 0,05$ ) и ЛДГ-2 ( $p < 0,05$ ). Изоферментный спектр ЛДГ легких шестимесячных щенков отличался от такового семимесячных песцов более высоким содержанием ЛДГ-5 и низким ЛДГ-1. В тканях легких также обнаружено более высокое содержание М-субъединиц ЛДГ у норок, чем у песцов, в течение всего исследованного периода постнатального онтогенеза (табл. 3).

Таблица 3. Изменения изоферментных спектров ЛДГ в тканях легких норок и песцов в процессе постнатального онтогенеза

Table 3. Changes in the isoenzyme spectra of LDH in the tissues of the lungs of minks and Arctic foxes during postnatal ontogenesis

| Возраст, сутки<br>Age, days | Фракции / Fractions, % |                |                |                |                | %    |      |
|-----------------------------|------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|------|------|
|                             | ЛДГ-1<br>LDH-1         | ЛДГ-2<br>LDH-2 | ЛДГ-3<br>LDH-3 | ЛДГ-4<br>LDH-4 | ЛДГ-5<br>LDH-5 | Н    | М    |
| Норки / Minks               |                        |                |                |                |                |      |      |
| 15 (n=5)                    | 0                      | 12,6 ± 2,7     | 28,5 ± 3,7     | 18,8 ± 1,5     | 40,2 ± 5,4     | 28,3 | 71,7 |
| 25 (n=6)                    | 1,1 ± 0,6              | 6,1 ± 2,1      | 20,4 ± 1,7     | 18,3 ± 2,4     | 54,2 ± 3,8     | 20,5 | 79,5 |
| 60 (n=5)                    | 7,8 ± 0,6              | 12,1 ± 1,1     | 17,7 ± 1,6     | 9,0 ± 1,2      | 53,4 ± 2,3     | 28,0 | 72,0 |
| 90 (n=6)                    | 2,1 ± 0,4              | 2,4 ± 1,6      | 19,1 ± 3,6     | 24,8 ± 3,0     | 51,7 ± 5,1     | 19,7 | 80,3 |
| 120 (n=6)                   | 2,6 ± 1,9              | 4,1 ± 1,7      | 16,7 ± 0,8     | 21,1 ± 1,4     | 55,5 ± 3,0     | 19,3 | 80,7 |
| 150 (n=5)                   | 1,9 ± 0,9              | 5,4 ± 1,2      | 26,3 ± 2,0     | 15,4 ± 2,4     | 50,9 ± 2,7     | 23,0 | 77,0 |
| 210 (n=35)                  | 3,1 ± 0,5              | 6,8 ± 1,1      | 29,7 ± 2,5     | 33,7 ± 3,1     | 26,7 ± 2,2     | 31,5 | 68,5 |
| Песцы / Arctic foxes        |                        |                |                |                |                |      |      |
| 15 (n=5)                    | 7,2 ± 1,9              | 18,3 ± 4,1     | 26,1 ± 2,3     | 16,7 ± 3,7     | 31,8 ± 2,6     | 38,1 | 61,9 |
| 25 (n=5)                    | 7,3 ± 2,0              | 24,8 ± 3,0     | 31,0 ± 1,0     | 11,7 ± 1,3     | 25,2 ± 3,4     | 44,3 | 55,7 |
| 60 (n=6)                    | 21,1 ± 2,8***          | 19,8 ± 1,6     | 21,1 ± 1,7**   | 12,9 ± 0,8     | 25,2 ± 2,6     | 49,7 | 50,3 |
| 90 (n=9)                    | 12,8 ± 0,8             | 19,2 ± 0,8     | 22,0 ± 0,9     | 17,2 ± 0,5     | 28,9 ± 1,3     | 42,5 | 57,5 |
| 120 (n=6)                   | 3,6 ± 1,6*             | 14,1 ± 1,7*    | 21,6 ± 1,3     | 17,5 ± 2,8     | 43,2 ± 1,9***  | 29,4 | 70,6 |
| 150 (n=6)                   | 6,7 ± 1,6              | 20,6 ± 0,4     | 22,9 ± 0,4     | 12,6 ± 1,0     | 37,2 ± 1,8     | 36,8 | 63,2 |
| 210 (n=21)                  | 17,0 ± 1,9             | 22,5 ± 0,9     | 21,8 ± 1,4     | 14,1 ± 1,3     | 24,7 ± 2,3     | 48,3 | 51,7 |

Селезенка является крупнейшим периферическим органом иммуногенеза, который во многом определяет иммунный статус: состояние врожденного и приобретенного иммунитета, гуморального и клеточного его звена, качество и количество лимфоидных клеток в организме животных и человека [Капитонова и др., 2007]. Этот непарный паренхиматозный орган способствует физиологической адаптации системы кровообращения к различным нагрузкам [Schulte-Hostedde et al., 2012; Аксёнова и др., 2018]. Особенно важную роль в депонировании клеток и выработке иммунитета селезенка играет в постнатальном онтогенезе [Капитонова и др., 2007]. Известно, что в селезенке происходит депонирование зрелых клеток крови, фагоцитоз инородных частиц, обезвреживание токсинов, созревание лимфоцитов и перерождение моноцитов в макрофаги. Кроме того, в селезенке разрушаются старые эритроциты и тромбоциты.

В изоферментном профиле ЛДГ тканей селезенки наблюдался высокий уровень трех фракций (ЛДГ-3, ЛДГ-4, ЛДГ-5) у норок и четырех фракций (ЛДГ-2, ЛДГ-3, ЛДГ-4, ЛДГ-5) у песцов на протяжении всех изученных этапов индивидуального развития (табл. 5). Ранний онтогенез у норок характеризовался отсутствием или следами ЛДГ-1 и высоким уровнем ЛДГ-5 в селезенке, в позднем онтогенезе чет-

ко проявилась первая фракция ЛДГ, а содержание ЛДГ-5 было ниже, чем в ранний период развития. Изоферментный спектр ЛДГ тканей норок был близок к дефинитивному уже у трехмесячных животных.

В изоферментном профиле ЛДГ тканей селезенки песцов присутствовали все пять фракций фермента (табл. 3). Во все возрастные периоды онтогенеза у песцов преобладающей являлась гибридная фракция ЛДГ-3, содержание которой варьировало от  $33,7 \pm 3,8\%$  у 15-суточных до  $41,2 \pm 1,1\%$  у 210-суточных животных. Существенные перестройки в изоферментном спектре ЛДГ тканей селезенки произошли у двухмесячных щенков. В этот период у них почти на треть снизилось количество ЛДГ-5 по сравнению с месячными щенками при одновременном увеличении фракции ЛДГ-1. В результате этих изменений коэффициент соотношения содержания ЛДГ-5/ЛДГ-1 снизился до 2,0 и стал на порядок ниже, чем у 15-суточных щенков (23,1).

Так же как и в почках, на протяжении всего онтогенеза содержание М-субъединиц ЛДГ в селезенке щенков норок было выше, чем у песцов (табл. 4). В селезенке у щенков норок оно постепенно нарастало к 30-суточному возрасту до 84,6 %, а в дальнейшем уменьшалось до 68,8 %. У песцов в этом органе в раннем онтогенезе наблюдалось снижение М-субъеди-

Таблица 4. Изменения изоферментных спектров ЛДГ в тканях селезенки норок и песцов в процессе постнатального онтогенеза

Table 4. Changes in the isoenzyme spectra of LDH in the tissues of the spleen of minks and Arctic foxes during postnatal ontogenesis

| Возраст, сутки<br>Age, days | Фракции / Fractions, % |                |                |                |                | %    |      |
|-----------------------------|------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|------|------|
|                             | ЛДГ-1<br>LDH-1         | ЛДГ-2<br>LDH-2 | ЛДГ-3<br>LDH-3 | ЛДГ-4<br>LDH-4 | ЛДГ-5<br>LDH-5 | Н    | М    |
| Норки / Minks               |                        |                |                |                |                |      |      |
| 15 (n=5)                    | 0,9 ± 0,1              | 7,6 ± 1,3      | 25,5 ± 3,2     | 29,4 ± 1,4     | 36,5 ± 5,1     | 26,8 | 73,2 |
| 25 (n=5)                    | 0                      | 3,6 ± 0,9      | 21,1 ± 3,4     | 26,7 ± 1,3     | 48,7 ± 4,0     | 19,9 | 80,1 |
| 60 (n=6)                    | 2,8 ± 0,8              | 8,7 ± 1,6      | 23,5 ± 1,1     | 22,4 ± 2,4     | 42,5 ± 4,2     | 26,7 | 73,3 |
| 90 (n=6)                    | 3,9 ± 1,0              | 9,5 ± 0,9      | 30,2 ± 2,0     | 20,2 ± 2,2     | 36,3 ± 2,9     | 31,2 | 68,8 |
| 120 (n=5)                   | 3,8 ± 0,8              | 9,4 ± 1,3      | 22,9 ± 2,2     | 25,4 ± 2,2     | 38,5 ± 1,5     | 28,7 | 71,3 |
| 150 (n=5)                   | 3,7 ± 1,1              | 13,2 ± 0,9     | 28,8 ± 1,3     | 23,7 ± 1,6     | 30,7 ± 2,8     | 33,9 | 66,1 |
| 210 (n=35)                  | 3,2 ± 0,4              | 19,0 ± 1,2     | 38,0 ± 1,4     | 25,8 ± 1,5     | 14,0 ± 1,7     | 42,9 | 57,1 |
| Песцы / Arctic foxes        |                        |                |                |                |                |      |      |
| 15 (n=5)                    | 1,3 ± 0,9              | 13,7 ± 2,9     | 33,7 ± 3,8     | 20,6 ± 2,0     | 30,7 ± 3,1     | 33,6 | 66,4 |
| 25 (n=6)                    | 5,7 ± 1,4              | 18,3 ± 2,6     | 35,3 ± 1,4     | 15,3 ± 1,3     | 25,3 ± 1,0     | 41,0 | 59,0 |
| 60 (n=6)                    | 8,8 ± 2,8              | 21,9 ± 1,3     | 35,3 ± 1,4     | 16,5 ± 2,0     | 17,6 ± 1,5*    | 46,9 | 53,1 |
| 90 (n=9)                    | 2,2 ± 0,4*             | 23,3 ± 0,8     | 35,4 ± 0,7     | 17,7 ± 1,0     | 21,4 ± 0,4     | 41,8 | 58,2 |
| 120 (n=6)                   | 2,9 ± 1,9              | 24,1 ± 2,6     | 37,4 ± 1,1     | 16,4 ± 1,8     | 19,2 ± 1,9     | 43,8 | 56,2 |
| 150 (n=6)                   | 3,7 ± 1,1              | 24,5 ± 0,9     | 34,9 ± 0,9     | 16,4 ± 0,9     | 20,4 ± 0,7     | 43,7 | 56,3 |
| 210 (n=21)                  | 2,7 ± 0,7              | 25,2 ± 1,5     | 41,2 ± 1,1     | 18,5 ± 0,8     | 12,4 ± 1,8     | 46,8 | 53,2 |

ниц ЛДГ, а затем после небольшого повышения происходила стабилизация их уровня.

Результаты нашего исследования показывают существование некоторых видовых и возрастных различий в распределении тканевых фракций ЛДГ в процессе постнатального онтогенеза у двух видов – норки и песца (табл. 1–4). Эти хищные млекопитающие относительно небольшие по размеру: средняя масса тела половозрелого самца песца 3,5 кг, самки – 3 кг; норки мельче: самцы – до 3 кг, самки – до 1,9 кг. Как и другие представители хищных, норки и песцы относятся к незрелорождающимся животным. Масса новорожденных норчат колеблется в пределах 6–10 г, щенков песцов – 60–90 г [Терновский, Терновская, 1994; Федорова, 2007; Чашухин, 2009]. Детеныши рождаются слепыми, беззубыми, лишены выраженного волосяного покрова. Глаза у норчат открываются примерно в месячном возрасте, а у щенков песцов уже на 14–15-е сутки. Молочные зубы прорезаются в 16–20-суточном возрасте. В конце четвертой декады от рождения молодняк норки становится способным к потреблению кормов животного происхождения. Темпы роста и развития высоки. Масса щенков песца в возрасте 1 мес. составляет 580–690 г (самки) и 630–750 г (самцы), в 2 мес. – соответственно 1,6–1,7 и 1,7–2,0 кг.

Известно, что процесс доместикации основных объектов пушного звероводства, представителей отряда Хищные – норки и песцов – продолжается всего 80–100 лет, но протекает во много раз быстрее, чем это было прежде с другими сельскохозяйственными и домашними животными [Берестов, Кожевникова, 1981; Федорова, 2007]. За период разведения эти млекопитающие претерпели ряд значительных изменений, прежде всего касающихся хозяйственно полезных признаков – окраска волосяного покрова, размеры и масса тела. Однако животные в основном сохранили динамический стереотип своих диких предков – сезонность размножения, линьки волосяного покрова, динамику метаболизма и специфику питания. Строгая сезонная цикличность размножения фермерских норок и песцов является одним из консервативных признаков, сохранившихся в ходе доместикации [Берестов, Кожевникова, 1981]. Моноэстричность (способность давать потомство только раз в год) этих животных – биологическое свойство, обеспечивающее выживаемость щенков только при рождении весной, быстром и интенсивном росте и развитии в летний период и полном созревании организма осенью. Считается, что основным внешним синхронизатором этого внутреннего биоритма

является свет, поскольку действие этого ключевого сигнального фактора было наиболее стабильным в течение всего периода эволюции [Клочков и др., 2010].

Различия в экологии видов в прошлом (среда обитания, тип питания и др.) отражаются на особенностях функционирования ряда физиологических систем фермерских норок и песцов. По образу жизни в природе норку логично относить к млекопитающим, приспособившимся к околководному обитанию в прибрежной зоне континентальных водоемов [Терновский, Терновская, 1994]. Она не только быстро передвигается по суше, пробегая в сутки более 20 км, но и хорошо плавает и ныряет. Норка способна проплывать под водой до 20–25 м, погружаться на глубину 3 м и даже глубже [Чашухин, 2009]. Высокая подвижность хищника связана с тем, что пища через относительно короткий кишечник проходит быстро, норке постоянно приходится преследовать новую добычу.

Онтогенетические изменения активности ферментов связаны с особенностями метаболизма, который в процессе индивидуального развития животных претерпевает закономерные количественные и качественные изменения. Это выражается в начальном коротком подъеме, а затем медленном неравномерном снижении напряженности биоэнергетики, изменении соотношения анаболизма и катаболизма и возрастании на протяжении жизни диспропорции между интенсивностью процессов синтеза и распада [Махинько, Никитин, 1975]. На первых этапах постнатального онтогенеза основным источником энергообеспечения является гликолиз. По мере взросления организма его доля в энергопродукции падает [Корниенко, 1979]. Такая зависимость характерна для тех органов, энергетическое обеспечение и функции которых в большей мере зависят от гликолитического распада углеводов.

Отмеченные нами в процессе постнатального онтогенеза тканевые особенности распределения изоферментов ЛДГ и различаются в зависимости от видовой принадлежности. Аэробные изоферменты ЛДГ, относящихся к Н-субъединицам, доминируют исключительно в тканях почек у норки. У песцов в тканях таких органов, как почки, легкие и селезенка, в которых периодически создаются как аэробные, так и анаэробные условия, одновременное присутствие Н- и М-субъединиц является наиболее выгодным – в этом случае большая часть молекул ЛДГ будет относиться к гибриднему типу. В скелетных мышцах с преимущественно анаэробной системой энергообразования преобла-

дают «мышечные» субъединицы у обоих исследованных видов хищных млекопитающих.

Таким образом, при сравнительном анализе изоферментных профилей ЛДГ органов исследованных млекопитающих обнаружены межвидовые особенности в распределении изоферментов – в преобладании анаэробных М-субъединиц ЛДГ в тканях скелетных мышц, легких и селезенки у полуводных норок по сравнению с наземными песцами в течение всего процесса постнатального онтогенеза. Повышенная способность к анаэробному ресинтезу АТФ и восстановительных эквивалентов, как видно, сложилась у норок в ходе длительной эволюции в связи с необходимостью функционирования в условиях вынужденной гипоксии при нырянии. Тканевая специфичность изоферментных спектров ЛДГ наблюдается у норок и песцов уже в первый месяц жизни и отражает метаболический профиль тканей. В период раннего онтогенеза норок и песцов (первые три месяца жизни) в основном завершается формирование изоферментных спектров ЛДГ исследуемых органов в соответствии с типом метаболизма тканей. При этом становление органных спектров изоферментов ЛДГ идет синхронно с созреванием ряда морфофункциональных систем у этих незрелорождающихся хищников [Аксёнова и др., 2018]. У щенков норок и песцов наиболее значимые перестройки изоферментных спектров ЛДГ в исследуемых тканях наблюдались в начальный период интенсивного роста и развития животных – в возрасте 15–90 суток.

*Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0073).*

## Литература

Аксёнова Г. Е., Логвинович О. С., Игнатъев Д. А., Коломийцева И. К. Динамика адаптивных изменений в селезенке гибернарующих сусликов *Spermophilus undulatus* // Биофизика. 2018. Т. 63, № 2. С. 311–317.

Берестов В. А., Кожевникова Л. К. Ферменты крови пушных зверей. Л.: Наука, 1981. 184 с.

Василевский И. Н. Структурно-функциональная характеристика почек у норок и песцов при применении кормовых добавок природных сорбентов: Автореф. дис. ... канд. вет. наук. Казань, 2004. 19 с.

Гирфанов А. И., Гирфанова Ф. Г. Топография междолевых вырезок в легких у песца голубого // Ученые записки Казанской ГАВМ. 2013. Т. 216. С. 100–103.

Капитонова М. Ю., Краюшкин А. И., Рябикина А. И., Нестерова А. А. Развитие селезенки в раннем пост-

натальном онтогенезе // Вестник Волгоградского ГМУ. 2007. № 4. С. 56–59.

Клочков Д. В., Гулевич Р. Г., Трапезов О. В. Фотопериодический сигнал как ключевой фактор во взаимоотношениях генотип-среда // Вестник ВОГиС. 2010. Т. 14, № 4. С. 729–746.

Корниенко И. А. Возрастные изменения энергетического обмена и терморегуляции. М.: Наука, 1979. 160 с.

Корочкин Л. И., Серов О. А., Пудовкин А. И., Аронштам А. А., Боркин Л. Я., Малецкий С. И., Полякова Е. В., Манченко Г. П. Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977. 275 с.

Махинько В. И., Никитин В. Н. Обмен веществ и энергии в онтогенезе // Возрастная физиология. Л.: Наука, 1975. С. 221–259.

Мостофи Ф. К., Смит Д. Е. Почки. М.: Медицина, 1972. 464 с.

Новожилов А. В. Динамика реологических и гематологических показателей крови у незрело- и зрелорождающихся животных в постнатальном онтогенезе: Дис. ... канд. биол. наук, СПб., 2009. 157 с.

Райдер К., Тейлор К. Изоферменты. М.: Мир, 1983. 106 с.

Терновский Д. В., Терновская Ю. Г. Экология кунцеобразных. Новосибирск: Наука, 1994. 223 с.

Тютюнник Н. Н., Кожевникова Л. К., Унжаков А. Р., Мелдо Х. И. Изоферментные спектры лактатдегидрогеназы органов пушных зверей различного экогенеза // Ж. эвол. биохим. и физиол. 2005. Т. 41, № 3. С. 240–246.

Тяглова И. Ю. Сравнительная макро-микроморфология нервно-сосудистого аппарата почек у плотоядных: собака, песец, норка и соболь: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2008. 17 с.

Унжаков А. Р., Тютюнник Н. Н. Изоферментные спектры лактатдегидрогеназы в тканях енотовидных собак *Nyctereutes procyonoides* в осенний период // Биофизика. 2016. Т. 61, № 4. С. 758–765.

Федорова О. И. Доместикационные преобразования в ходе промышленного разведения американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777) // Вестник ВОГиС. 2007. Т. 11, № 1. С. 91–98.

Чащухин В. А. Норка американская. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2009. 102 с.

Ahmad R. Functional and adaptive significance of differentially expressed lactate dehydrogenase isoenzymes in tissues of four obligatory air-breathing *Channa* species // Biol. 2009. Vol. 64, no. 1. P. 192–199. doi: 10.2478/s11756-009-0017-7

Ahmad R., Hasnain A. Ontogenetic changes and developmental adjustments in lactate dehydrogenase isoenzymes of an obligate air-breathing fish *Channa punctatus* during deprivation of air access // Comp. Biochem. Physiol. 2005. Vol. 140B. P. 271–278.

Dowell R. T., Fu M. C. Enzymatic method for quantitative lactate dehydrogenase isoenzyme composition in cardiac tissue utilization of the method to characterize newborn and adult rat heart // Exp. Pharmacol. 1994. Vol. 16, no. 2. P. 109–117.

Harrison A. P., Latorre R., Dauncey M. J. Postnatal development and differentiation of myofibres in functio-

nally diverse porcine skeletal muscles // *Reprod. Fertil. Dev.* 1997. Vol. 9. P. 731–740. doi: 10.1071/R97026

Hochachka P., Somero G. Biochemical adaptation. New-York: Oxford Univ. Press, 2002. 466 p.

Ishida A., Ashihara A., Nakashima K., Katsumata M. Expression of cationic amino acid transporters in pig skeletal muscles during postnatal development // *Amino Acids*. 2017. Vol. 49, no. 11. P. 1805–1814. doi: 10.1007/s00726-017-2478-2

Rossignol F., Solares M., Balanza E., Coudert J., Clottes E. Expression of lactate dehydrogenase A and B genes in different tissues of rats adapted to chronic hypobaric hypoxia // *J. Cell. Biochem.* 2003. Vol. 89, no. 1. P. 67–79. doi: 10.1002/jcb.10484

Schulte-Hostedde A. I., Bowman J., Nituch L. A. Dynamic spleen mass in wild and domestic American mink // *Biol. J. Linnean Soc.* 2012. Vol. 107. P. 624–631.

Sergina S., Antonova E., Ilyukha V., Lapinski S., Lis M., Niedbala P., Unzhakov A., Belkin V. Biochemical adaptations to dive-derived hypoxia/reoxygenation in semiaquatic rodents // *Comp. Biochem. Physiol.* 2015. Vol. 190. P. 37–45. doi: 10.1016/j.cbpb.2015.08.012

Wieme R. Studies on agar-gel electrophoresis, Techniques – Affidications. Brussels: Arscia Uitgaven N. V. Publ., 1959. 531 p.

Поступила в редакцию 31.01.2020

## References

Aksenova G. E., Logvinovich O. S., Ignat'ev D. A., Komiitseva I. K. Dinamika adaptivnykh izmenenii v selezenke giberniruyushchikh suslikov *Spermophilus undulatus* [The dynamics of adaptive changes in the spleen of the hibernating ground squirrel *Spermophilus undulatus*]. *Biofizika* [Biophysics]. 2018. Vol. 63, no. 2. P. 311–317.

Berestov V. A., Kozhevnikova L. K. Fermenty krovi pushnykh zveri [Blood enzymes of fur animals]. Leningrad: Nauka, 1981. 184 p.

Chashchukhin V. A. Norka amerikanskaya [American mink]. Moscow: KMK, 2009. 102 p.

Fedorova O. I. Domestikatsionnye preobrazovaniya v khode promyshlennogo razvedeniya amerikanskoi norki (*Mustela vison* Schreber, 1777) [Domestication transformations of the American mink (*Mustela vison* Schreber, 1777)]. *Vestnik VOGiS* [Vavilov J. Genetics Breeding]. 2007. Vol. 11, no. 1. P. 91–98.

Girfanov A. I., Girfanova F. G. Topografiya mezhdolevykh vyrezok v legkikh u pestsa golubogo [Topography of interlobar clippings in the lungs of the arctic fox]. *Uchenye zapiski Kazanskoi GAVM* [Proceed. Kazan St. Acad. Vet. Medicine n. a. N. E. Bauman]. 2013. Vol. 216. P. 100–103.

Kapitonova M. Yu., Krayushkin A. I., Ryabikina A. I., Nesterova A. A. Razvitie selezenki v rannem postnatal'nom ontogeneze [Spleen development in early postnatal ontogenesis]. *Vestnik Volgogradskogo GMU* [Journal of VolgSMU]. 2007. No. 4. P. 56–59.

Klochkov D. V., Gulevich R. G., Trapezov O. V. Fotoperiodicheskii signal kak klyuchevoi faktor vo vzaimootnosheniyakh genotip-sreda [Photoperiodic signal as a key factor in the genotype-environment relationship]. *Vestnik VOGiS* [Vavilov J. Genetics Breeding]. 2010. Vol. 14, no. 4. P. 729–746.

Kornienko I. A. Vozrastnye izmeneniya energeticheskogo obmena i termoregulyatsii [Age-related changes in energy metabolism and thermoregulation]. Moscow: Nauka, 1979. 160 p.

Korochkin L. I., Serov O. A., Pudovkin A. I., Aronshtam A. A., Borkin L. Ya., Maletskii S. I., Polyakova E. V., Manchenko G. P. Genetika izofermentov [Genetics of isoenzymes]. Moscow: Nauka, 1977. 275 p.

Makhin'ko V. I., Nikitin V. N. Obmen veshchestv i energii v ontogeneze [Metabolism and energy in ontogenesis]. *Vozrastnaya fiziol.* [Developmental Physiol.]. Leningrad: Nauka, 1975. P. 221–259.

Mostofi F. K., Smith D. E. Pochki [Kidneys]. Moscow: Meditsina, 1972. 464 p.

Novozhilov A. V. Dinamika reologicheskikh i gematologicheskikh pokazatelei krovi u nezrelo- i zrelorozhdayushchikhsya zhivotnykh v postnatal'nom ontogeneze [Dynamics of rheological and hematological blood parameters in immature and mature animals in postnatal ontogenesis]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg, 2009. 157 p.

Rayder K., Teylor K. Izofermenty [Isoenzymes]. Moscow: Mir, 1983. 106 p.

Ternovskii D. V., Ternovskaya Yu. G. Ekologiya kunitseobraznykh [Ecology of the Marteniformes]. Novosibirsk: Nauka, 1994. 223 p.

Tyutyunnik N. N., Kozhevnikova L. K., Unzhakov A. P., Meldo Kh. I. Isoenzyme spectra of lactate dehydrogenase in organs of fur-bearing animals of different ecogenesis. *J. Evol. Biochem. Physiol.* 2005. Vol. 41, no. 3. P. 301–309.

Tyaglova I. Yu. Sravnitel'naya makro-mikromorfologiya nervno-sosudistogo apparata pochek u plotoyadnykh: sobaka, pesets, norka i sobol' [Comparative macro-morphology of the neurovascular apparatus of the kidneys in carnivores: dog, arctic fox, mink, and sable]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Saransk, 2008. 17 p.

Unzhakov A. R., Tyutyunnik N. N. The isozyme spectra of lactate dehydrogenase in the tissues of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in the autumn. *Biophysics*. 2016. Vol. 61, no. 4. P. 640–646.

Vasilevskii I. N. Strukturno-funktsional'naya kharakteristika pochek u norok i pestsov pri primenenii kormovykh dobavok prirodnykh sorbentov [Structural and functional characteristics of the kidneys in minks and Arctic foxes when using feed additives of natural sorbents]: Summary of PhD (Cand. of Vet.) thesis. Kazan', 2004. 19 p.

Ahmad R. Functional and adaptive significance of differentially expressed lactate dehydrogenase isoenzymes in tissues of four obligatory air-breathing *Channa* species. *Biol.* 2009. Vol. 64, no. 1. P. 192–199. doi: 10.2478/s11756-009-0017-7

Ahmad R., Hasnain A. Ontogenetic changes and developmental adjustments in lactate dehydrogenase isoenzymes of an obligate air-breathing fish *Channa punctatus* during deprivation of air access. *Comp. Biochem. Physiol.* 2005. Vol. 140B. P. 271–278.

Dowell R. T., Fu M. C. Enzymatic method for quantitating lactate dehydrogenase isoenzyme composition in cardiac tissue utilization of the method to characterize newborn and adult rat heart. *Exp. Pharmacol.* 1994. Vol. 16, no. 2. P. 109–117.

Harrison A. P., Latorre R., Dauncey M. J. Postnatal development and differentiation of myofibres in functionally diverse porcine skeletal muscles. *Reprod. Fertil. Dev.* 1997. Vol. 9. P. 731–740. doi: 10.1071/R97026

Hochachka P., Somero G. Biochemical adaptation. New-York: Oxford Univ. Press, 2002. 466 p.

Ishida A., Ashihara A., Nakashima K., Katsumata M. Expression of cationic amino acid transporters in pig skeletal muscles during postnatal development. *Amino Acids.* 2017. Vol. 49, no. 11. P. 1805–1814. doi: 10.1007/s00726-017-2478-2

Rossignol F., Solares M., Balanza E., Coudert J., Clottes E. Expression of lactate dehydrogenase A and B

genes in different tissues of rats adapted to chronic hypobaric hypoxia. *J. Cell. Biochem.* 2003. Vol. 89, no. 1. P. 67–79. doi: 10.1002/jcb.10484

Schulte-Hostedde A. I., Bowman J., Nituch L. A. Dynamic spleen mass in wild and domestic American mink. *Biol. J. Linnean Soc.* 2012. Vol. 107. P. 624–631.

Sergina S., Antonova E., Ilyukha V., Lapinski S., Lis M., Niedbala P., Unzhakov A., Belkin V. Biochemical adaptations to dive-derived hypoxia/reoxygenation in semiaquatic rodents. *Comp. Biochem. Physiol.* 2015. Vol. 190 P. 37–45. doi: 10.1016/j.cbpb.2015.08.012

Wieme R. Studies on agar-gel electrophoresis, Techniques – Affidications. Brussels: Arscia Uitgaven N. V. Publ., 1959. 531 p.

Received January 31, 2020

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Унжаков Алексей Рудольфович

научный сотрудник лаб. экологической физиологии животных, к. б. н.  
Институт биологии КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: al.unzhakov@yandex.ru

### Антонова Екатерина Петровна

и. о. старшего научного сотрудника лаб. экологической физиологии животных, к. б. н.  
Институт биологии КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: antonova88ep@mail.ru

### Калинина Светлана Николаевна

заведующая лаб. экологической физиологии животных, к. б. н.  
Институт биологии КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: cvetnick@yandex.ru

## CONTRIBUTORS:

### Unzhakov, Aleksei

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: al.unzhakov@yandex.ru

### Antonova, Ekaterina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: antonova88ep@mail.ru

### Kalinina, Svetlana

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