

УДК 577.152.1 : 599 (470.22)

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИЗОФЕРМЕНТНЫХ СПЕКТРОВ ЛАКТАТДЕГИДРОГЕНАЗЫ В ТКАНЯХ ТРЕХ ИНВАЗИВНЫХ ВИДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ КАРЕЛИИ

А. Р. Унжаков^{1*}, Е. П. Антонова¹, С. Н. Калинина^{1,2}

¹ Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
*al.unzhakov@yandex.ru

² Петрозаводский государственный университет (просп. Ленина, 33, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910)

Инвазивные чужеродные виды являются одной из основных прямых причин глобальных изменений в экосистемах и утраты биоразнообразия во всем мире. Проблема внедрения в экосистемы чужеродных видов млекопитающих затрагивает такие аспекты биологических наук, как оценка возможного экологического риска для локальной экосистемы, различные механизмы адаптации и эволюции видов-вселенцев в новых условиях окружающей среды. Проведены исследования изоэнзимных спектров лактатдегидрогеназы (ЛДГ) в тканях сердца, почек, легких, селезенки, скелетной мышцы и печени у трех видов-вселенцев – ондатры, *Ondatra zibethicus* (Linnaeus, 1766), американской норки, *Neovison vison* (Schreber, 1777), и енотовидной собаки, *Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834), добытых на севере европейской части ареала. Исследованные виды изначально были распространены в Северной Америке (ондатра, американская норка) и на Дальнем Востоке (енотовидная собака), в прошлом столетии они успешно акклиматизировались в Карелии. Установлено, что содержание анаэробных фракций ЛДГ в легких, селезенке, скелетной мышце, печени у американской норки и ондатры – животных, приспособленных к водной среде обитания, было значительно выше по сравнению с аналогичным показателем у наземной енотовидной собаки. Исследованные виды млекопитающих за короткий срок интродукции адаптировались к новым абиотическим условиям среды северного региона, что связано с их физиологическими и биохимическими особенностями. Использование различных наборов изоферментов является одной из стратегий биохимических адаптаций животных и способствует раскрытию механизмов приспособления видов-вселенцев на современном этапе биологической эволюции, когда роль антропогенных факторов существенно возрастает.

Ключевые слова: изоферменты лактатдегидрогеназы; биологическая инвазия; млекопитающие; адаптация

Для цитирования: Унжаков А. Р., Антонова Е. П., Калинина С. Н. Распределение изоферментных спектров лактатдегидрогеназы в тканях трех инвазивных видов млекопитающих Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2023. № 7. С. 52–60. doi: 10.17076/eb1806

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (тема FMEN-2022-0003).

A. R. Unzhakov^{1*}, E. P. Antonova¹, S. N. Kalinina^{1,2}. DISTRIBUTION OF ISOENZYME SPECTRA OF LACTATE DEHYDROGENASE IN TISSUES OF INVASIVE MAMMAL SPECIES IN KARELIA

¹ Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *al.unzhakov@yandex.ru

² Petrozavodsk State University (33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

Invasive alien species are a major cause of global ecosystem change and biodiversity loss worldwide. The problem of the invasion of alien species of mammals into ecosystems is of relevance for such aspects of biological sciences as the assessment of possible ecological risk for the local ecosystem, various mechanisms of adaptation and evolution of invasive species in new environmental conditions. The isoenzyme spectra of lactate dehydrogenase (LDH) in tissues of the heart, kidneys, lungs, spleen, skeletal muscle, and liver were studied in three invasive mammal species: the muskrat *Ondatra zibethicus* (Linnaeus, 1766), the American mink *Neovison vison* (Schreber, 1777), and the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834), captured in the north of European Russia. The muskrat and American mink are both known to be native to North America; the raccoon dog, introduced from the Far East, has successfully acclimatized in Karelia. It was found that the content of anaerobic LDH fractions in the lungs, spleen, skeletal muscle, and liver of the American mink and muskrat, animal species adapted to the aquatic environment, was significantly higher than in the terrestrial raccoon dog. The studied mammals have adapted to the new abiotic environmental conditions of the northern region within a relatively short period since introduction, due to their physiological as well as biochemical characteristics. Using different sets of isoenzymes is one of the strategies of the animals' biochemical adaptations, which helps reveal the mechanisms of adaptation of invasive species in the current stage of biological evolution, when the role of anthropogenic factors has grown significantly.

Keywords: lactate dehydrogenase isoenzymes; biological invasion; mammals; adaptation

For citation: Unzhakov A. R., Antonova E. P., Kalinina S. N. Distribution of isoenzyme spectra of lactate dehydrogenase in tissues of invasive mammal species in Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2023. No. 7. P. 52–60. doi: 10.17076/eb1806

Funding. The study was funded from the Russian federal budget through state assignment to KarRC RAS # FMEN-2022-0003.

Введение

Биологические инвазии животных признаны глобальной угрозой, ведущей к необратимой утрате филогенетического биоразнообразия и функционирования экосистем на нашей планете [Дгебуадзе, 2014; Doherty et al., 2016; Ryšek et al., 2020; Mezzetto et al., 2021; Gross, 2022; Renault et al., 2022]. Инвазивные (инвазионные), или чужеродные виды – это виды, распространившиеся в результате деятельности человека за пределы своего естественного ареала. Биологическая эволюция продолжается в форме особого современного этапа, в котором роль антропогенных факторов растет и становится ведущей [Чашухин, 2007; Пучковский, 2016]. Проблема внедрения в экосистемы чужеродных видов млекопитающих весьма многогранна, она затрагивает такие аспекты биологических наук, как оценка возможного

экологического риска для локальной экосистемы, различные механизмы адаптации и эволюции видов-вселенцев в новых условиях окружающей среды [Чашухин, 2007; Пучковский, 2016; Семенченко, 2018].

По экспертной оценке российских ученых, на территории страны максимальный суммарный вред причиняют синантропные животные: крыса *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) и домовая мышь *Mus musculus* (Linnaeus, 1758); на втором месте ондатра *Ondatra zibethicus* (Linnaeus, 1766) и енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834), на третьем – американская норка *Neovison vison* (Schreber, 1777) [Дгебуадзе, 2014; Самые..., 2018]. Зарубежные эксперты разработали свою общую систему оценки воздействия на окружающую среду (GISS, Generic Impact Scoring System) и проанализировали 486 чужеродных видов различных таксонов, обитающих в Европе. Согласно

«черному списку» европейских исследователей, среди млекопитающих наибольшую озабоченность вызывают: *R. norvegicus* (2-е место), *O. zibethicus* (4-е), *N. vison* (19-е), *N. procyonoides* (66-е) [Nentwig et al., 2018].

Проблема биологической инвазии чужеродных видов затронула и территории Республики Карелия, где такие виды есть среди разных таксонов растительного и животного мира [Инвазивные..., 2021]. Данная работа посвящена изучению изоферментных спектров лактатдегидрогеназы (ЛДГ) трех видов млекопитающих, появившихся в составе фауны Карелии за последнее столетие, интродукция которых может иметь важные экологические и экономические последствия. Это американская норка и ондатра, происходящие из Северной Америки, и енотовидная собака, завезенная с Дальнего Востока, как известно, успешно акклиматизировавшиеся в естественных экосистемах Карелии [Данилов, 2009, 2017].

Лактатдегидрогеназа (ЛДГ, НФ 1.1.1.27) – фермент гликолиза, который, находясь на развилке путей метаболизма углеводов, связан с поддержанием в тканях определенного соотношения аэробной и анаэробной продукции АТФ. У большинства млекопитающих этот фермент в органах представлен пятью изоформами, каждая из которых является тетрамером, образующимся при различных сочетаниях четырех полипептидных цепей двух типов: «сердечного» – В или Н (от англ. *heart*) и «мышечного» – А или М (от англ. *muscle*). Относительные количества субъединиц М и Н тканей различного типа могут варьировать в широких пределах. Анодные фракции (ЛДГ-1 и ЛДГ-2) – изоферменты с большей электрофоретической подвижностью – образуются преимущественно из В-субъединиц, а катодные фракции (ЛДГ-5 и ЛДГ-4) – из А-субъединиц [Райдер, Тейлор, 1983]. Функция фермента связана с регуляцией соотношения кофермента НАД⁺ и его восстановленной формы НАДН, которое влияет на скорость многих каталитических реакций [Халилов и др., 2018; Епринцев и др., 2022]. Кроме того, ЛДГ широко используется в качестве модельного фермента при изучении биохимических адаптаций [Hochachka, Somero, 2002; Sergina et al., 2015]. Выполняя в клетках регуляторные функции и отражая направленность путей (анаэробный и аэробный) получения энергии, изоэнзимы ЛДГ обеспечивают специфический обмен веществ, характерный для каждого вида животных. Использование различных наборов изоферментов является одной из стратегий биохимических адаптаций животных [Hochachka, Somero, 2002; Sergina et al., 2015]. Это исследование

способствует раскрытию механизмов приспособления видов-вселенцев к новым условиям окружающей среды на современном этапе биологической эволюции, когда роль антропогенных факторов существенно возрастает [Дгебуадзе, 2014; Самые..., 2018; Семенченко, 2018].

Целью нашей работы был сравнительный анализ изучения распределения изоферментных спектров ЛДГ органов у трех инвазивных видов млекопитающих (американская норка, енотовидная собака, ондатра), добытых в Республике Карелия.

Материалы и методы

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

Объектами исследования были американская норка *M. vison* (n = 7), енотовидная собака *N. procyonoides* (n = 5) и ондатра *O. zibethicus* (n = 9), добытые на территории Республики Карелия. Изученные млекопитающие являются инвазивными видами для данного региона [Инвазивные..., 2021]. Образцы тканей до проведения биохимического анализа хранили в холодильной камере (–25 °С). Гомогенаты тканей готовили в 0,05 М фосфатном буфере (pH 7,0) и оставляли для экстракции фермента на 16–18 ч в холодильнике при +4 °С. На следующий день образцы центрифугировали при 6000 g в течение 15 минут, в супернатантах проводили разделение изоферментов ЛДГ методом горизонтального энзимэлектрофореза на пластинках агарового геля [Wieme, 1959; Sergina et al., 2015] с использованием прибора ПЭФ-3 (Россия) при напряжении 3–4 В/см и силе тока 50 мА/см. Продолжительность электрофоретического разделения составляла 90–120 мин.

Концентрация реактивов красящей смеси была следующей: фосфатный буфер (pH 7,4) – 0,05 М, феназинметасульфат (Ferak, Германия) – 0,13 мкМ, нитротетразолиевый синий (Sigma, США) – 0,25 мкМ, никотинамидадениндинуклеотид (MP Biomedicals, США) – 0,45 мкМ, лактат натрия (MP Biomedicals, США) – 3,57 мкМ. Общий объем смеси составлял 50 мл на кювету из расчета окраски восьми пластинок. Окрашивание проводили при 37 °С в течение 120 мин. Окрашенные пластинки промывали в проточной воде, фиксировали в 3%-м растворе уксусной кислоты в течение 5 мин, затем

высушивали на фильтровальной бумаге при комнатной температуре в течение суток.

После гистохимического окрашивания, фиксирования, высушивания и сканирования образцов проводили количественную оценку соотношения изоферментов ЛДГ с помощью компьютерной программы «Видеотест». Содержание каждого изофермента, а также В- и А-субъединиц ЛДГ выражали в процентах от их общего количества.

Результаты и обсуждение

В результате исследования у инвазивных представителей териофауны Республики Карелия обнаружено межвидовое сходство и различия в распределении изоферментных спектров ЛДГ в тканях исследованных органов (табл. 1–3). В отличие от низших позвоночных у млекопитающих в большинстве случаев на гистохимически окрашенных электрофореграммах тканей сердца, почек, легких, селезенки, печени, скелетной мышцы обнаружено наличие пяти изоферментов ЛДГ: от «медленной» катодной изоформы ЛДГ-5 до «быстрой» анодной ЛДГ-1. Тканевая специфичность набора изоферментов ЛДГ отражает метаболический профиль органов [Райдер, Тейлор, 1983; Hochachka, Somero, 2002; Sergina et al., 2015; Унжаков, Тютюнник, 2016].

У всех трех исследованных видов млекопитающих наибольшее содержание аэробных фракций изоферментов ЛДГ-1 и ЛДГ-2 выявлено в тканях сердца и почек (табл. 1–3). Суммарная доля этих изоэнзимов в сердечной мышце животных составляла у американской норки 69,9 %, у ондатры 79,5 %, у енотовидной собаки 85,7 %. При этом сумма анаэробных фракций ЛДГ-4+ЛДГ-5 была относительно низкой – 6,0 % (американская норка), 0,7 % (енотовидная собака), а у ондатры они отсутствовали.

Суммарное содержание аэробных фракций ЛДГ-1 и ЛДГ-2 в изоферментных спектрах почек у исследованных видов также было довольно высоким (табл. 1–3), но уровень В-субъединиц у полуводных животных был даже несколько выше, чем в сердце. Основной функцией почек является выведение из организма конечных продуктов метаболизма (воды и водорастворимых веществ). С экскреторной функцией тесно связана гомеостатическая функция регуляции ионного и кислотно-основного равновесия внутренней среды организма. Энергетическим источником работы почки, особенно ее мозгового вещества, является аэробный метаболизм, энергия которого расходуется на процессы клубочковой фильтрации, канальце-

вой реабсорбции и на образование концентрированной мочи. У американской норки способность почек к аэробнозису подтверждается относительно высоким суммарным содержанием анодных изоферментов ЛДГ-1 и ЛДГ-2. Следует отметить, что у добытых в природе представителей куньих относительная масса почек различается: у полуводной американской норки она выше (0,90 %), чем у наземного хорька (0,84 %) [Туманов, 2003].

По направленности метаболизма легкие и селезенка относятся к «промежуточной» группе тканей, содержащей равное соотношение «сердечных» и «мышечных» субъединиц ЛДГ [Унжаков, Тютюнник, 2016]. Однако анализ изоферментных спектров ЛДГ в тканях легких и селезенки у исследованных животных позволил выявить видоспецифичные особенности. Нами показано, что в изоферментных спектрах ЛДГ легких у полуводных инвазивных млекопитающих суммарное содержание анаэробных изоферментов ЛДГ-4 и ЛДГ-5 превышает долю аэробных у американской норки в 4,9 раза, а у ондатры в 3,9 раза (табл. 1, 3). Противоположная картина обнаружена в изоэнзимном профиле ЛДГ в легких у наземных енотовидных собак (табл. 2). Нами выявлено, что у этих животных сумма аэробных фракций (58,9 %) значительно выше суммы анаэробных (13,8 %).

Установлено, что в изоферментных спектрах ЛДГ селезенки полуводных инвазивных млекопитающих суммарное содержание анаэробных изоферментов ЛДГ-4 и ЛДГ-5 превышает долю аэробных у американской норки в 3,6 раза (табл. 1), а у ондатры в 2,7 раза (табл. 3). Противоположная картина отмечена в изоэнзимном профиле ЛДГ в селезенке у наземных енотовидных собак. Нами обнаружено, что у этих животных сумма аэробных фракций (55,5 %) значительно выше суммы анаэробных (12,2 %).

Известно, что у большинства наземных и водных млекопитающих в состоянии относительного покоя в селезенке депонируется большое количество красной крови в вязкой консистенции [Bakovic et al., 2003]. При значительной двигательной нагрузке или при нырянии плотно «укомплектованные» эритроциты активно выбрасываются из красной пульпы селезенки в кровоток [Schagatay et al., 2001]. Например, у тюленей за счет стимуляции симпатической нервной системы и активации α_1 -адренергических рецепторов, расположенных на гладких мышцах в капсуле селезенки, происходит сокращение этого органа и выброс эритроцитов в кровоток [Schagatay et al., 2001]. Значение селезенки как органа эритропоэза и депо эритроцитов, вероятно, видоспецифично.

Таблица 1. Распределение изоферментов ЛДГ в тканях американской норки

Table 1. Distribution of LDH isoenzymes in tissues of the American mink

Ткани Tissues	Изоферменты ЛДГ / Субъединицы (%) LDH isoenzymes / Subunits (%)						
	ЛДГ-1 LDH-1	ЛДГ-2 LDH-2	ЛДГ-3 LDH-3	ЛДГ-4 LDH-4	ЛДГ-5 LDH-5	В (H)	А (M)
Сердце Heart	32,9 ± 0,7	37,0 ± 0,5	24,1 ± 0,6	4,4 ± 0,3	1,6 ± 0,2	73,8	26,2
Почки Kidneys	44,0 ± 1,4	31,3 ± 0,8	16,6 ± 1,1	4,2 ± 0,7	3,8 ± 0,5	76,9	23,1
Легкие Lungs	4,0 ± 0,8	9,2 ± 1,0	22,6 ± 1,4	15,5 ± 0,9	48,7 ± 2,2	26,1	73,9
Селезенка Spleen	3,6 ± 0,6	11,7 ± 1,0	28,2 ± 0,8	20,7 ± 1,2	35,8 ± 1,4	31,7	68,3
Скелетная мышца Skeletal muscle	2,4 ± 0,2	6,1 ± 0,7	16,6 ± 1,3	17,6 ± 0,9	57,3 ± 2,4	19,7	80,3
Печень Liver	2,1 ± 0,4	4,2 ± 0,5	11,1 ± 0,9	12,2 ± 0,9	70,4 ± 1,1	13,9	86,1

Таблица 2. Распределение изоферментов ЛДГ в тканях енотовидной собаки

Table 2. Distribution of isoenzymes of LDH in tissues of the raccoon dog

Ткани Tissues	Изоферменты ЛДГ / Субъединицы (%) LDH isoenzymes / Subunits (%)						
	ЛДГ-1 LDH-1	ЛДГ-2 LDH-2	ЛДГ-3 LDH-3	ЛДГ-4 LDH-4	ЛДГ-5 LDH-5	В (H)	А (M)
Сердце Heart	48,3 ± 3,3	37,4 ± 1,0	13,5 ± 2,5	0,5 ± 0,4	0,2 ± 0,1	83	17
Почки Kidneys	46,0 ± 4,5	13,2 ± 0,7	15,3 ± 1,7	11,6 ± 1,5	13,8 ± 2,5	67	33
Легкие Lungs	19,7 ± 2,3	38,9 ± 2,0	27,6 ± 2,1	10,4 ± 2,4	3,4 ± 0,4	65	35
Селезенка Spleen	21,3 ± 0,4	34,2 ± 2,7	32,3 ± 0,7	9,0 ± 2,3	3,2 ± 1,3	65	35
Скелетная мышца Skeletal muscle	1,5 ± 0,4	18,3 ± 2,2	25,4 ± 0,7	18,0 ± 1,1	36,8 ± 1,8	32	68
Печень Liver	8,0 ± 1,2	19,1 ± 0,7	25,4 ± 1,7	16,8 ± 2,0	30,8 ± 2,4	39	61

Таблица 3. Распределение изоферментов ЛДГ в тканях ондатры

Table 3. Distribution of LDH isoenzymes in tissues of the muskrat

Ткани Tissues	Изоферменты ЛДГ / Субъединицы (%) LDH isoenzymes / Subunits (%)						
	ЛДГ-1 LDH-1	ЛДГ-2 LDH-2	ЛДГ-3 LDH-3	ЛДГ-4 LDH-4	ЛДГ-5 LDH-5	В (H)	А (M)
Сердце Heart	53,3 ± 1,2	36,6 ± 1,4	10,1 ± 1,6	0	0	85,8	14,2
Почки Kidneys	70,6 ± 3,2	26,6 ± 2,5	2,8 ± 1,0	0,1 ± 0,1	0	91,9	8,1
Легкие Lungs	4,2 ± 1,5	9,5 ± 1,3	32,9 ± 4,0	17,4 ± 2,6	36,1 ± 4,1	32,1	67,9
Селезенка Spleen	4,0 ± 0,5	13,6 ± 1,2	34,7 ± 2,2	24,1 ± 1,4	23,6 ± 3,0	37,6	62,4
Скелетная мышца Skeletal muscle	2,2 ± 1,5	7,4 ± 4,3	9,3 ± 3,9	13,1 ± 2,3	68,1 ± 3,9	15,7	84,3
Печень Liver	0	0	2,7 ± 1,9	21,4 ± 2,5	75,9 ± 3,7	6,7	93,3

Так, показано, что у лошадей, адаптированных к длительной физической нагрузке, или у тюленей, приспособленных к продолжительному нырянию, содержание эритроцитов в селезенке может достигать 50 % от общего их количества в организме. Известно, что только некоторые глубоководные виды отряда ластоногих обладают довольно массивной селезенкой в связи с функцией депонирования эритроцитов [Cabanac et al., 1997]. Интересно отметить, что у адаптированных к периодическому нырянию американских норок в изоферментном спектре ЛДГ селезенки преобладали анаэробные фракции ЛДГ-4 и ЛДГ-5. Можно предположить, что в ходе эволюции сформировалось несколько способов адаптации селезенки как органа-депо эритроцитов к повышенной физической нагрузке. Это может происходить за счет как существенного депонирования в данном органе красных кровяных элементов (у лошадей), так и значительного увеличения размера селезенки (у ластоногих), а у таких полуводных млекопитающих, как американская норка и ондатра, адаптация возможна за счет сдвига метаболизма в сторону анаэробного.

Млекопитающие, как правило, активно перемещаются в пространстве, поэтому у большинства этих животных из всех тканей наиболее развита мышечная. У позвоночных на ее долю в среднем приходится около трех четвертей от общей массы тела [Hochachka, Somero, 2002]. У млекопитающих в состоянии покоя на окислительные процессы в мышцах расходуется около 30 % всего потребляемого кислорода (т. е. приходится 30 % основного обмена). Во время тяжелой физической нагрузки происходит резкое повышение интенсивности обмена, связанное главным образом с увеличением метаболизма мышц. При максимальной нагрузке у животных общий обмен обычно возрастает примерно в 10 раз, а у высокоактивных выносливых видов, в частности у лошади, в 40 раз. По направленности метаболизма ЛДГ ткани скелетных мышц позвоночных принято относить к анаэробным тканям, хотя известно, что они содержат два типа волокон, обладающих гликолитическим и окислительным обменом [Унжаков, Тютюнник, 2016]. Содержание анаэробной фракции ЛДГ-5 в скелетной мышце у норок ($57,3 \pm 2,4$ %) и ондатр ($68,1 \pm 3,8$ %) было значительно выше по сравнению со значениями этого параметра у наземного представителя семейства псовых – енотовидной собаки ($36,8 \pm 1,8$ %) [Унжаков, Тютюнник, 2016].

Печень является важным органом метаболизма, и ее функция контролируется инсулином и другими гормонами [Rui, 2014; Епринцев

и др., 2022]. Глюкоза превращается в пируват посредством гликолиза в цитоплазме, а затем пируват окисляется в митохондриях с образованием АТФ посредством цикла трикарбоновых кислот и окислительного фосфорилирования. Энергетический обмен печени строго регулируется нейронными и гормональными сигналами. Многочисленные факторы транскрипции и коактиваторы, в том числе CREB, FOXO1, ChREBP, SREBP, PGC-1 α и CRTC2, регулируют экспрессию ферментов, катализирующих ключевые этапы метаболических путей, контролируя энергетический метаболизм печени.

Для изоферментного профиля ЛДГ печени ряда животных характерен сдвиг в сторону анаэробного метаболизма. Подтверждением этого является высокое относительное содержание анаэробных фракций ЛДГ-4 и ЛДГ-5 в изоферментном профиле ЛДГ, которое превышало 75 % у всех исследуемых видов, за исключением енотовидной собаки (табл. 1–3). В порядке увеличения содержания анаэробных А-субъединиц ЛДГ в печени виды животных располагались следующим образом: енотовидная собака, норка, ондатра. Содержание анаэробной фракции ЛДГ-5 в печени у животных, адаптированных к водной среде, а именно у норок ($70,4 \pm 1,1$ %) и ондатр ($75,9 \pm 3,7$ %), было значительно выше по сравнению с этим показателем у наземной енотовидной собаки ($30,8 \pm 2,4$ %).

Полуводные млекопитающие (американская норка и ондатра) обладают рядом приспособлений к специфическим условиям среды. Под водой они переходят на анаэробный тип обмена, так как потребление организмом кислорода уменьшается на 20–25 %. У этих животных наблюдается устойчивость к высоким концентрациям лактата. Это способствует тому, что у видов, ведущих полуводный образ жизни, в изоферментном спектре ЛДГ органов формируются специфические черты, связанные с особенностями существования в условиях периодической гипоксии [Sergina et al., 2015].

Проблема биологической инвазии чужеродных видов в естественные экосистемы довольно сложна и недостаточно изучена [Чащухин, 2007; Дгебуадзе, 2014; Пучковский, 2016; Doherty et al., 2016; Семенченко, 2018]. Она затрагивает различные аспекты: биологию и экологию видов, пути проникновения за пределы естественного ареала, оценку возможного экологического и экономического ущерба, механизмы адаптации животных к новым условиям обитания и другие. Для решения проблемы биологической инвазии еще требуется обобщение значительного объема исследований по анатомическим, физиологическим,

экологическим и биохимическим особенностям инвазивных видов. Без фундаментальных знаний о видах-вселенцах разработка каких-либо практических мер борьбы с чужеродными животными является бесперспективным занятием [Чашухин, 2007; Дгебуадзе, 2014; Пучковский, 2016; Doherty et al., 2016; Семенченко, 2018]. На основе существующих методов оценки рисков с использованием имеющихся баз данных «Чужеродные виды на территории России», литературных источников (<http://www.sevin.ru/invasjour>) и проведенных специальных исследований для европейской части России выделено 35 чужеродных видов, которые могут являться приоритетными мишенями для исследований и контроля [Дгебуадзе, 2014]. Среди млекопитающих к этой группе относятся 10 видов – ондатра *Ondatra zibethicus* L., мышшь полевая *Apodemus agrarius* Pallas, мышшь домовая *Mus musculus* L., крыса серая *Rattus norvegicus* Berkenhout, крыса черная *Rattus rattus* L., собака домашняя бродячая *Canis familiaris* L., собака енотовидная *Nyctereutes procyonoides* Gray, норка американская *Neovison vison* Schreber, речной бобр *Castor fiber* L., бобр канадский *Castor canadensis* Kuhl.

В настоящее время для каждого из видов-мишеней обобщается вся имеющаяся информация по их распространению, адаптированности к абиотическим и биотическим факторам среды, физиологии, биохимии, питанию, росту, плодовитости, продолжительности жизни и т. д. На основе комплексных исследований возможно создание моделей рисков вселения чужеродных видов на территорию европейской части России [Дгебуадзе, 2014]. Следует надеяться, что научные результаты, полученные в последние годы, не только обогатят фундаментальную биологию, но и найдут свое применение в реализации мероприятий по прогнозированию, контролю и предотвращению последствий инвазий чужеродных видов. Без этого экологическая безопасность остается под серьезной угрозой.

Таким образом, проанализировано распределение изоферментных спектров лактатдегидрогеназы (ЛДГ) в тканях сердца, почек, легких, селезенки, скелетной мышцы и печени у трех видов млекопитающих, которые являются чужеродными для северного региона России – ондатры (*O. zibethicus*), американской норки (*N. vison*) и енотовидной собаки (*N. procyonoides*). Установлено, что содержание анаэробных фракций ЛДГ в легких, селезенке, скелетной мышце, печени у американской норки и ондатры – видов животных, приспособленных к водной среде, было значительно выше по

сравнению с сухопутной енотовидной собакой. Вероятно, инвазивные млекопитающие адаптировались к новым условиям среды на Европейском Севере России (Республика Карелия) благодаря своим экологическим, анатомическим, морфологическим, физиологическим и биохимическим особенностям. Предполагается, что изученные нами особенности изоферментных спектров ЛДГ в тканях различных по экогенезу инвазивных млекопитающих будут расширять представления о механизмах адаптации животных к новым абиотическим условиям среды северного региона.

Авторы выражают благодарность сотрудникам лаборатории зоологии Института биологии КарНЦ РАН за предоставление биологического материала.

Литература

Данилов П. И. Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. 308 с.

Данилов П. И. Охотничьи звери Карелии (экология, ресурсы, управление, охрана). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2017. 388 с.

Дгебуадзе Ю. Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. Т. 7, № 1. С. 2–8.

Епринцев А. Т., Бондарева И. Р., Селиванова Н. В. Уровни экспрессии и активность изоферментов лактатдегидрогеназы печени крыс при аллоксановом диабете // Биомедицинская химия. 2022. Т. 68, № 1. С. 32–38. doi: 10.18097/PBMC20226801032

Инвазивные растения и животные Карелии / Ред. О. Н. Бахмет, А. В. Кравченко, О. Л. Кузнецов, Н. В. Михайлова, А. В. Полевой. Петрозаводск: ПИН, 2021. 223 с.

Самые опасные инвазионные виды России (Топ-100) / Ред. В. Г. Петросян, Ю. Ю. Дгебуадзе, Л. А. Хляп. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2018. 688 с.

Пучковский С. В. Современное состояние биоразнообразия – продолжение эволюции // Успехи современной биологии. 2016. Т. 136, № 5. С. 449–459.

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

Семенченко В. Чужеродные виды животных в естественных экосистемах Беларуси // Наука и инновации. 2018. № 7(185). С. 20–25.

Туманов И. Л. Биологические особенности хищных млекопитающих России. СПб.: Наука, 2003. 448 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.

Халилов Р. А., Джафарова А. М., Хизриева С. И., Абдуллаев В. Р. Кинетические и термодинамические характеристики лактатдегидрогеназы скелетных мышц гомойо- и гетеротермных животных при

низких температурах тела // Журн. эвол. биохим. и физиол. 2018. Т. 54, № 6. С. 413–420. doi: 10.1134/S0044452918060062

Чашухин В. А. Ондатра: причины и следствия биологической инвазии. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2007. 141 с.

Bakovic D., Valic Z., Eterovic D., Vukovic I., Obad A., Marinovic-Terzic I., Dujic Z. Spleen volume and blood flow response to repeated breath-hold apneas // *J. Appl. Physiol.* 2003. Vol. 95, no. 4. P. 1460–1466. doi: 10.1152/jappphysiol.00221.2003

Cabanac A., Folkow L. P., Blix A. S. Volume capacity and contraction control of the seal spleen // *J. Appl. Physiol.* 1997. Vol. 82, no. 6. P. 1989–1994. doi: 10.1152/jappphysiol.1997.82.6.1989

Doherty T. S., Glen A. S., Nimmo D. G., Ritchie E. G., Dickman C. R. Invasive predators and global biodiversity loss // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2016. Vol. 113, no. 40. P. 11261–11265. doi: 10.1073/pnas.1602480113

Gross M. How to stop species invasions // *Curr. Biol.* 2022. Vol. 32, no. 40. P. R1325–R1328. doi: 10.1016/j.cub.2022.11.065

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

Mezzetto D., Dartora F., Mori E. Feeding plasticity and temporal behavior of the alien American mink in Europe // *Acta Oecol.* 2021. Vol. 110, no. 5. Art. 103700. doi: 10.1016/j.actao.2020.103700

Nentwig W., Bacher S., Kumschick S., Pysek P., Vila M. More than “100 worst” introduced species in Europe // *Biol. Invasions.* 2018. Vol. 20, no. 6. P. 1611–1621. doi: 10.1007/s10530-017-1651-6

Pyšek P., Hulme P. E., Simberloff D., Bacher S., Blackburn T. M., Carlton J. T., Dawson W., Essl F., Foxcroft L. C., Genovesi P., Jeschke J. M., Kühn I., Liebhold A. M., Mandrak N. E., Meyerson L. A., Pauchard A., Pergl J., Roy H. E., Seebens H., van Kleunen M., Vilà M., Wingfield M. J., Richardson D. M. Scientists’ warning on invasive alien species // *Biol. Rev.* 2020. Vol. 95, no. 6. P. 1511–1534. doi: 10.1111/brv.12627

Renault D., Hess M. C. M., Braschi J., Cuthbert R. N., Sperandii M. G., Bazzichetto M., Chabrierie O., Thiébaud G., Buisson E., Grandjean F., Bittebiere A.-K., Mouchet M., Massol F. Advancing biological invasion hypothesis testing using functional diversity indices // *Sci. Total Environ.* 2022. Vol. 834. Art. 155102. doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.155102

Rui L. Energy metabolism in the liver // *Comp. Physiol.* 2014. Vol. 4, no. 1. P. 177–197. doi: 10.1002/cphy.c130024

Schagatay E., Andersson J. P., Hallen M., Pals-son B. Selected contribution: role of spleen emptying in prolonging apneas in humans // *J. Appl. Physiol.* 2001. Vol. 90, no. 4. P. 1623–1629. doi: 10.1152/jappphysiol.2001.90.4.1623

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, no. 1. 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.

References

Bakhmet O. N., Kravchenko A. V., Kuznetsov O. L., Mikhailova N. V., Polevoi A. V. (eds.). Invasive plants and animals of Karelia. Petrozavodsk: PIN; 2021. 223 p. (In Russ.)

Bakovic D., Valic Z., Eterovic D., Vukovic I., Obad A., Marinovic-Terzic I., Dujic Z. Spleen volume and blood flow response to repeated breath-hold apneas. *J. Appl. Physiol.* 2003;95(4):1460–1466. doi: 10.1152/jappphysiol.00221.2003

Cabanac A., Folkow L. P., Blix A. S. Volume capacity and contraction control of the seal spleen. *J. Appl. Physiol.* 1997;82(6):1989–1994. doi: 10.1152/jappphysiol.1997.82.6.1989

Chashchukhin V. A. Muskrat: causes and consequences of biological invasion. Moscow: KMK; 2007. 141 p.

Danilov P. I. Game animals of Karelia: ecology, resources, management, and protection. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2017. 388 p. (In Russ.)

Danilov P. I. New mammals in the European North of Russia. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2009. 308 p. (In Russ.)

Dgebuadze Yu. Yu. Invasions of alien species in Holarctic: some results and perspective of investigations. *Russian Journal of Biological Invasions.* 2014;7(1):2–8. (In Russ.)

Doherty T. S., Glen A. S., Nimmo D. G., Ritchie E. G., Dickman C. R. Invasive predators and global biodiversity loss. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2016;113(40):11261–11265. doi: 10.1073/pnas.1602480113

Eprintsev A. T., Bondareva I. R., Selivanova N. V. Expression levels and activity of rat liver lactate dehydrogenase isoenzymes in alloxan diabetes. *Biochemistry (Moscow). Series B: Biomedical Chemistry.* 2022;68(1):32–38. (In Russ.)

Gross M. How to stop species invasions. *Curr. Biol.* 2022;32(40):R1325–R1328. doi: 10.1016/j.cub.2022.11.065

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

Khalilov R. A., Dzhaferova A. M., Khizriyeva S. I., Abdullaev V. R. Kinetic and thermodynamic characteristics of lactate dehydrogenase in skeletal muscles of homeo- and heterothermic animals at low body temperatures. *J. Evol. Biochem. Physiol.* 2018;54(6):413–420. doi: 10.1134/S0044452918060062

Mezzetto D., Dartora F., Mori E. Feeding plasticity and temporal behavior of the alien American mink in Europe. *Acta Oecol.* 2021;110(5):103700. doi: 10.1016/j.actao.2020.103700

Nentwig W., Bacher S., Kumschick S., Pysek P., Vila M. More than “100 worst” introduced species in Europe. *Biol. Invasions.* 2018;20(6):1611–1621. doi: 10.1007/s10530-017-1651-6

Petrosyan V. G., Dgebuadze Yu. Yu., Khlyap L. A. (eds.). The most dangerous invasive species in Russia (Top-100). Moscow: KMK; 2018. 688 p. (In Russ.)

Puchkovskii S. V. Status of recent biodiversity is evolution continuation. *Biology Bulletin Reviews.* 2016;136(5):449–459. (In Russ.)

Ryder K., Taylor K. Isoenzymes. Moscow: Mir; 1983. 106 p. (In Russ.)

Pyšek P., Hulme P. E., Simberloff D., Bacher S., Blackburn T. M., Carlton J. T., Dawson W., Essl F., Foxcroft L. C., Genovesi P., Jeschke J. M., Kühn I., Liebhold A. M., Mandrak N. E., Meyerson L. A., Pauchard A., Pergl J., Roy H. E., Seebens H., van Kleunen M., Vilà M., Wingfield M. J., Richardson D. M. Scientists' warning on invasive alien species. *Biol. Rev.* 2020;95(6):1511–1534. doi: 10.1111/brv.12627

Renault D., Hess M. C. M., Braschi J., Cuthbert R. N., Sperandii M. G., Bazzichetto M., Chabrierie O., Thiébaud G., Buisson E., Grandjean F., Bittebiere A.-K., Mouchet M., Massol F. Advancing biological invasion hypothesis testing using functional diversity indices. *Sci. Total Environ.* 2022;834:155102. doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.155102

Rui L. Energy metabolism in the liver. *Comp. Physiol.* 2014;4(1):177–197. doi: 10.1002/cphy.c130024

Schagatay E., Andersson J. P., Hallen M., Pals-son B. Selected contribution: role of spleen emptying in prolonging apneas in humans. *J. Appl. Physiol.* 2001;90(4):1623–1629. doi: 10.1152/jappl.2001.90.4.1623

2018;7(185):20–25. (In Russ.)

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;190(1):37–45. doi: 10.1016/j.cbpb.2015.08.012

Tumanov I. L. Biological features of predatory mammals in Russia. St. Petersburg: Nauka; 2003. 448 p. (In Russ.)

Unzhakov A. R., Tyutyunnik N. N. The isozyme spectra of lactate dehydrogenase in the tissues of the raccoon dog nyctereutes procyonoides in the autumn. *Biophysic.* 2016;61(4):640–646.

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

Поступила в редакцию / received: 07.09.2023; принята к публикации / accepted: 05.10.2023.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Унжаков Алексей Рудольфович

канд. биол. наук, научный сотрудник

e-mail: al.unzhakov@yandex.ru

Антонова Екатерина Петровна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: antonova88ep@mail.ru

Калинина Светлана Николаевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: cvetnick@yandex.ru

CONTRIBUTORS:

Unzhakov, Alexey

Cand. Sci. (Biol.), Researcher

Antonova, Ekaterina

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Kalinina, Svetlana

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher