

УДК 598.2:576.895.1

DOI: 10.31016/1998-8435-2021-15-1-32-41

Оригинальная статья

Совместное паразитирование *Lateriporus teres* (Cestoda: Dilepididae) и *Polymorphus phippi* (Palaeacanthocephala: Polymorphidae) в тонком кишечнике обыкновенной гаги

Марина Михайловна Куклина, Вадим Владимирович Куклин

Мурманский морской биологический институт Российской академии наук, 183010, г. Мурманск, ул. Владимирская, 17, e-mail: kuklina@mmbi.info

Поступила в редакцию: 27.07.2020; принята в печать: 12.01.2021

Аннотация

Цель исследований: изучение особенностей паразитирования в кишечнике обыкновенной гаги цестод *Lateriporus teres* Krabbe, 1869 (Cestoda: Dilepididae) и скребней *Polymorphus phippi* Kostylew, 1922 (Palaeacanthocephala: Polymorphidae) при совместной инвазии и оценка общей пищеварительной активности в желудочно-кишечном тракте птиц, зараженных указанными гельминтами.

Материалы и методы. Используя методы биохимического анализа, определяли активность пищеварительных ферментов (протеаз и гликозидаз) и интенсивность пищеварения с участием этих ферментов в кишечнике обыкновенной гаги. Измеряли пищеварительную активность ферментов в стробиле гельминтов, а также оценивали интенсивность мембранного пищеварения на поверхности их тегумента.

Результаты и обсуждение. Установлено, что при совместном заражении цестоды *L. teres* встречались главным образом в проксимальных отделах кишечника птиц, скребни *P. phippi* – в дистальных отделах. Показано, что на поверхности тела цестод и скребней происходили процессы мембранного пищеварения с участием протеаз и гликозидаз. При этом, интенсивность белкового обмена у обоих гельминтов была одинаковой, а активность гликозидаз была выше на тегументе *L. teres*. Установлено, что активность гликозидаз в теле скребней в 6 раз превышала активность гликозидаз в стробиле цестод. В участках кишечника, где были локализованы цестоды *L. teres*, отмечено понижение активности протеаз и гликозидаз. В отделах, где паразитировали скребни *P. phippi*, в слизистой оболочке кишечника повышалась активность протеаз. Суммарная активность протеаз и гликозидаз вдоль всей длины кишечника у обыкновенных гаг, зараженных *L. teres* и *P. phippi*, уменьшалась по сравнению с птицами, свободными от инвазии этими гельминтами.

Ключевые слова: обыкновенная гага, *Somateria mollissima*, *Lateriporus teres*, *Polymorphus phippi*, тонкий кишечник, активность протеаз, активность гликозидаз

Прозрачность финансовой деятельности: Никто из авторов не имеет финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах

Конфликт интересов отсутствует

Для цитирования: Куклина М. М., Куклин В. В. Совместное паразитирование *Lateriporus teres* (Cestoda: Dilepididae) и *Polymorphus phippi* (Palaeacanthocephala: Polymorphidae) в тонком кишечнике обыкновенной гаги // Российский паразитологический журнал. 2021. Т. 15. № 1. С. 32–41.

<https://doi.org/10.31016/1998-8435-2021-15-1-32-41>

© Куклина М. М., Куклин В. В., 2021



Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0 License.
The content is available under Creative Commons Attribution 4.0 License.

Original article

Coexistence of *Lateriporus teres* (Cestoda: Dilepididae) and *Polymorphus phippii* (Palaeacanthocephala: Polymorphidae) in the intestine of common eider

Marina M. Kuklina, Vadim V. Kuklin

Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences,
17 Vladymirskay street, Murmansk, 183010, e-mail: kuklina@mmbi.info

Received on: 27.07.20; accepted for printing on: 12.01.2021

Abstract

The purpose of the research is studying the peculiarities of parasite infection of the cestodes *Lateriporus teres* Krabbe, 1869 (Cestoda: Dilepididae) and acanthocephalans *Polymorphus phippii* Kostylew, 1922 (Palaeacanthocephala: Polymorphidae) during coexistence in the intestine of the common eider, particularly, the localization of these parasites, the activity of protein and carbohydrate metabolism enzymes on the tegument of the worms, the degree of parasite influence on the host digestion, as well as to assess total digestive activity in the gastrointestinal tract of birds infected with these helminths.

Materials and methods. Using methods of biochemical analysis, the activity of digestive enzymes (protease and glycosidase) and the intensity of a digestion with the participation of these enzymes along the intestine of the common eider were determined. The digestive activity of enzymes in the body of helminthes was measured, and the intensity of membrane digestion on the surface of their tegument was estimated.

Results and discussion. During coexistence, *L. teres* were observed mainly in the proximal parts of the intestine of the birds, *P. phippii* in the distal parts. Membrane digestion, involving the action of proteases and glycosidases, occurred on the surface of the tegument of both cestodes and acanthocephalans. The protein metabolism intensity in both helminth species was nearly the same, but the glycosidase activity was higher on the tegument of *L. teres*. The glycosidase activity in the body of the acanthocephalans exceeded that in the cestodes strobile six times. In the intestine parts inhabited by *L. teres*, both protease and glycosidase activity decreased. In the intestine parts where *P. phippii* parasitized, protease activity increased in the intestinal mucosa of the common eider. The total activity of protease and glycosidase along the entire length of the intestine in common eider infected with *L. teres* and *P. phippii* was lower compared to the uninfected birds.

Keywords: common eider, *Somateria mollissima*, *Lateriporus teres*, *Polymorphus phippii*, intestine, activities of the proteases, activities of the glycosidases

Financial Disclosure: No author has a financial or property interest in any material or method mentioned

There is no conflict of interests

For citation: Kuklina M. M., Kuklin V. V. Coexistence of *Lateriporus teres* (Cestoda: Dilepididae) and *Polymorphus phippii* (Palaeacanthocephala: Polymorphidae) in the intestine of common eider. *Rossiyskiy parazitologicheskiy zhurnal = Russian Journal of Parasitology*. 2021; 15 (1): 32–41. (In Russ.).

<https://doi.org/10.31016/1998-8435-2021-15-1-32-41>

© Kuklina M. M., Kuklin V. V., 2021

Введение

Тонкий кишечник позвоночных животных служит средой обитания для самых разных групп паразитических червей, включая цестод и скребней. Несмотря на разный систематический статус и филогенетическую удаленность друг от друга, эти гельминты имеют ряд общих особенностей в плане поглощения пи-

тательных веществ. У них отсутствует пищеварительная система, а абсорбция нутриентов хозяина происходит через поверхность наружного покрова паразитов – тегумента [6, 20, 28, 31]. В связи с этим, можно предположить, что цестоды и скребни могут занимать схожие экологические ниши в кишечнике хозяина и активно конкурировать за пищевые ресурсы.

Ранее было показано, что при совместной инвазии ленточные черви и скребни могут интенсивно перемещаться вдоль кишечника хозяина в поисках более комфортных условий для роста и развития, а конкуренция за питательные вещества (главным образом за углеводы) приводила к тому, что размеры и масса у гельминтов были ниже, чем при моноинвазиях [15, 21]. На примере изучения скребней *Moniliformis dubius* и цестод *Hymenolepis diminuta* экспериментально установлено, что при конкуренции определенное преимущество имели скребни, благодаря их способности поглощать широкий спектр моносахаридов [26, 30].

Одним из наиболее удобных модельных объектов для изучения аспектов совместного паразитирования цестод и скребней может служить обыкновенная гага (*Somateria mollissima*). Как и многие типичные бентофаги, обыкновенная гага имеет богатую и разнообразную гельминтофауну, а количественные показатели инвазии многими паразитами достигали высоких значений и у взрослых особей, и у птенцов [24, 34]. Исследования такого рода особенно актуальны в связи с повышенным интересом к экологии и паразитологии гаг в настоящее время. Воздействие гельминтов нуждается в детальной оценке как в качестве самостоятельного фактора, влияющего на высокую смертность птиц в условиях высоких северных широт [23, 24, 34], так и дополнительного пресса, который может иметь важное значение для выживания особей, пострадавших, например, от нефтяного загрязнения [25, 32].

Цель работы – изучение особенностей паразитирования в кишечнике обыкновенной гаги цестод *Lateriporus teres* (Cestoda: Dilepididae) и скребней *Polymorphus phippsi* (Palaeacanthocephala: Polymorphidae) при совместной инвазии (локализация, активность ферментов белкового и углеводного обмена на поверхности тела гельминтов, степень влияния на пищеварение хозяев) и оценка общей пищеварительной активности в желудочно-кишечном тракте птиц, зараженных указанными гельминтами.

Материалы и методы

Материал собран в ходе береговых экспедиций в районе Восточного Мурмана (Гавриловские острова) в июле 2010 и 2015 гг. Объек-

тами исследования служили взрослые особи обыкновенной гаги *S. mollissima* (n = 12). Птиц усыпляли с помощью хлороформа, вскрывали, вырезали желудочно-кишечный тракт и отделяли тонкий кишечник.

Тонкий кишечник делили на четыре равных по длине отдела, обозначенных в тексте, на рисунках и в таблице под номерами 1, 2, 3 и 4. Каждый отдел подвергался паразитологическому и биохимическому анализу.

Из отдела тонкого кишечника извлекали гельминтов, которых подсчитывали и фиксировали по стандартным паразитологическим методикам, а впоследствии готовили тотальные препараты [7] и проводили видовое определение с использованием микроскопа Микмед 2 (Россия). По результатам паразитологического анализа у каждой гаги для каждого отдела кишечника определено число обнаруженных в нем экземпляров цестод *L. teres* и скребней *P. phippsi* – интенсивность инвазии (ИИ). Для всей выборки вычислены средние значения ИИ в отдельных фрагментах, которые использовались при анализе результатов.

Для биохимических исследований использовали слизистую оболочку тонкого кишечника уток, стробилы цестод *L. teres* и тела скребней *P. phippsi*. При изучении процессов пищеварения (полостного и мембранного), протекающих на пищеварительно-транспортной поверхности кишечника обыкновенных гаг и тегументах гельминтов, применяли метод последовательной десорбции [5]. В результате процедуры получены фракции Д₁, Д₂, Д₃, Д₄ и гомогенаты Г [9], которые замораживали и обрабатывали в лабораторных условиях. Следует отметить, что во фракции Д₁ содержатся ферменты, участвующие в полостном пищеварении, а во фракциях Д₂, Д₃ и Д₄ – ферменты, участвующие в мембранном пищеварении. Активности ферментов из фракций Д₂, Д₃ и Д₄ суммировали, а результаты вычислений представили в форме единого показателя Д₂₋₄. Гомогенат слизистой оболочки кишечника гаг – это фракция, содержащая прочнофиксированные на энтероцитах ферменты, а гомогенаты цестод и скребней – фракции, содержащие прочносвязанные с покровами паразитов ферменты и ферменты их внутренних органов.

Активность протеаз (АП) (активность трипсина КФ 3.4.21.4, химотрипсина КФ

3.4.21.1 и дипептидаз КФ 3.4.13.1 – 3.4.13.11) измеряли по методу Anson [13]. В качестве субстрата использовали 1%-ный раствор казеина. Активность гликозидаз (АГ) (суммарная активность амилазы КФ 3.2.1.1, глюко-амилазы КФ 3.2.1.3 и ферментов группы мальтаз КФ 3.2.1.20) определяли при помощи метода Нельсона [27]. 1,8%-ный раствор растворимого крахмала использовали в качестве субстрата для измерения активности гликозидаз. Все субстраты приготовлены на растворе Рингера для теплокровных животных без глюкозы. Ферментативные реакции проводили при 40°C в течение 1 ч. АП выражали в мМ тирозина в 1 г ткани за 1 мин (ммоль тирозина/г мин), АГ – в мМ глюкозы в 1 г ткани за 1 мин (ммоль глюкозы/г мин).

При определении суммарной активности протеаз (САП) и гликозидаз (САГ) проведено сложение показателей активности соответствующих ферментов из четырех отделов.

Статистическая обработка результатов выполнена с помощью пакета программ Excel. Данные приведены в виде средних значений и ошибок средних значений. Сравнительный анализ показателей зараженных и незараженных обыкновенных гаг, а также ленточных червей и скребней проводили с использованием непараметрического критерия Уилкоксона.

Результаты и обсуждение

В результате гельминтологического анализа определили, что в кишечнике трех птиц паразиты отсутствовали. У остальных 9 уток отмечено совместное паразитирование цестод *L. teres* и скребней *P. phippsi*. Установлено, что цестоды обитали главным образом в отделах 1 и 2 тонкого кишечника гаг (рис. 1). В отделе 3 у двух птиц обнаруживали только обрывки стробил и отдельные членики *L. teres*. Скребни *P. phippsi* паразитировали в двух последних отделах (3 и 4). Максимальные средние значения ИИ *L. teres* зарегистрированы в отделе 1 кишечника ($13,25 \pm 3,5$ экз.), а *P. phippsi* ($53,8 \pm 22,9$ экз.) – в отделе 3.

Активности пищеварительных ферментов в слизистой оболочке кишечника незараженных обыкновенных гаг изме-

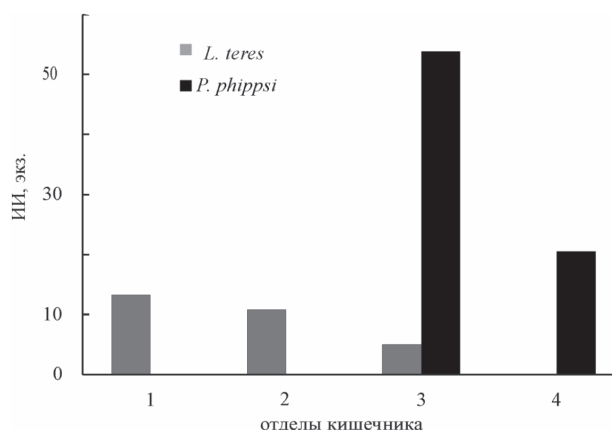


Рис. 1. Распределение цестод *L. teres* и скребней *P. phippsi* вдоль тонкого кишечника обыкновенной гаги

нялись в проксимально-дистальном направлении (рис. 2). Максимальные значения АП и АГ зарегистрированы в отделе 1. Процессы полостного (D_1) и мембранного (D_{2-4}) пищеварения с участием протеаз интенсивнее протекали также в проксимальных отделах 1 и 2 (табл.). При этом, у незараженных гаг полостное и мембранное пищеварение с участием гликозидаз в дистальных отделах кишечника не зарегистрировано.

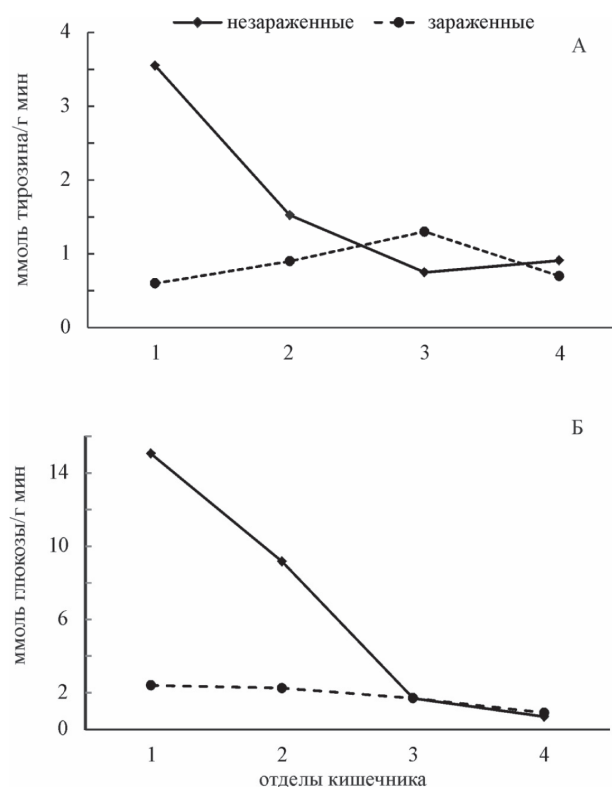


Рис. 2. Изменения активностей протеаз (А) и гликозидаз (Б) в слизистой оболочке кишечника незараженных и зараженных обыкновенных гаг

Активность пищеварительных ферментов (протеаз и гликозидаз) во фракциях, десорбированных с пищеварительно-транспортных поверхностей кишечника обыкновенной гаги и тегумента цестод *L. teres* и скребней *P. phippsi* и в гомогенатах

Поверхность	Десорбированные фракции		
	Д ₁	Д ₂₋₄	Г
	Активность протеаз, ммоль тирозина/г мин		
Отделы 1 и 2 кишечника	1,8±0,6 0,31±0,03*	0,5±0,03 0,26±0,01*	0,28±0,02 0,17±0,008
Тегумент <i>L. teres</i>	2,8±0,51	0,15±0,03	0,33±0,08
Отделы 3 и 4 кишечника	0,4±0,01 0,64±0,03	0,2±0,01 0,6±0,02*	0,25±0,02 0,45±0,04*
Тегумент <i>P. phippsi</i>	0,21±0,05**	0,19±0,02	0,23±0,04
Активность гликозидаз, ммоль глюкозы/г мин			
Отделы 1 и 2 кишечника	9,0±0,5 1,4±0,1*	1,9±0,2 1,0±0,014*	1,7±0,1 0,3±0,03*
Тегумент <i>L. teres</i>	0,6±0,025	0,1±0,03	0,25±0,08
Отделы 3 и 4 кишечника	0 0,56±0,09	0 0,48±0,07	0,7±0,03 0,18±0,03
Тегумент <i>P. phippsi</i>	0,24±0,08**	0,03±0,004**	1,5±0,28**

Примечание: Над чертой – показатели незараженных обыкновенных гаг, под чертой – показатели зараженных обыкновенных гаг; * – различия достоверны относительно показателей незараженных обыкновенных гаг; ** – различия достоверны относительно показателей цестод *L. teres*.

Сравнительный анализ показал, что у зараженных гаг суммарная активность пищеварительных ферментов в слизистой оболочке кишечника почти вдвое ниже суммарной активности пищеварительных ферментов у незараженных птиц. САП у зараженных обыкновенных гаг составила 3,5±0,19 ммоль тирозина/г мин, в то время как САП у незараженных уток – 6,7±0,55 ммоль тирозина/г мин ($P < 0,05$). САГ у зараженных птиц оказалась ниже САГ у незараженных уток в 3,6 раза (7,2±0,25 ммоль глюкозы/г мин и 26,0±3,0 ммоль глюкозы/г мин соответственно) ($P < 0,05$).

Установлено, что в местах локализации цестод *L. teres* (в отделах 1 и 2) АП и АГ снижались по сравнению с контрольными значениями ($P < 0,05$) (рис. 2). При инвазии скребнями *P. phippsi* АП повышалась в отделе 3 кишечника относительно аналогичных показателей у незараженных птиц ($P < 0,05$), а изменения АГ в отделах 3 и 4 кишечника не имели достоверных различий относительно контрольных значений.

Наряду с этим установлено, что процессы полостного и мембранного пищеварения с участием протеаз и гликозидаз в проксимальных отделах кишечника (1 и 2), т. е. в местах локализации ленточных червей *L. teres*, протекали с меньшей интенсивностью по сравнению

с незараженными утками ($P < 0,05$) (табл.). В то же время, в местах прикрепления скребней *P. phippsi* (отделы 3 и 4 кишечника) отмечено повышение активности протеаз при мембранном пищеварении хозяев и зарегистрированы процессы полостного и мембранного пищеварения с участием гликозидаз.

Кроме того, на поверхности тегумента ленточных червей *L. teres* и скребней *P. phippsi* протекали процессы мембранного пищеварения с участием протеаз и гликозидаз (табл.). Значения АП, участвующих в мембранном пищеварении (Д₂₋₄) на поверхности цестод и скребней, не имели достоверных отличий. Процессы мембранного пищеварения с участием гликозидаз на поверхности тегумента цестод протекали с большей интенсивностью, чем на поверхности скребней ($P < 0,05$). Максимальные значения АП отмечены во фракции Д₁, десорбированной с тегумента ленточных червей, а наивысшие значения АГ характерны для гомогената скребней. Следует заметить, что активность легкодесорбированных протеаз (Д₁) на поверхности тегумента ленточных червей превышал аналогичный показатель скребней более, чем в 10 раз, а АГ в теле скребней была в 6,0 раз выше АГ в стробиле цестод ($P < 0,05$).

Цестоды *L. teres* и скребни *P. phippsi* – типичные и широко распространенные паразиты обыкновенной гаги Баренцевоморского региона и Северной Атлантики [1, 8, 23, 34]. Заражение птиц происходит при поедании ими промежуточных хозяев гельминтов – бокоплавов р. *Gammarus* (для *P. phippsi*) и амфипод *Amphitoe rubricate* (для *L. teres*) [11, 12]. Обыкновенная гага служит для этих гельминтов облигатным дефинитивным хозяином, и поэтому при невысоких значениях ИИ они не оказывают выраженного негативного воздействия на птиц. Однако, значение паразитологического пресса часто возрастает при синергическом взаимодействии гельминтов в случаях совместного заражения, поскольку при этом нарушаются процессы пищеварения и усиливается эффект «отнятия пищи».

Установлено, что цестоды *L. teres* и скребни *P. phippsi* занимали строго определенные экологические ниши в кишечнике обыкновенной гаги. В проксимальном отделе кишечника паразитировали цестоды, а в дистальном отделе – скребни. Наряду с этим, в проксимальном отделе кишечника незараженных обыкновенных гаг зарегистрирована максимальная активность протеаз и гликозидаз, участвующих в процессах полостного и мембранного пищеварения. Возможно, установленный факт может играть определяющую роль в выборе места локализации ленточных червей в кишечнике уток. По результатам ранее проведенных исследований показано, что проксимальный отдел кишечника по целому ряду параметров (близость и доступность нутриентов, большая концентрация ферментов хозяина) представляет собой достаточно комфортное место для паразитирования гельминтов [10, 14, 21]. В то же время, проксимальный отдел кишечника птиц характеризуется сильной перистальтикой и высокой активностью протеаз, что может угрожать целостности и выживанию червей. Дистальный же отдел обыкновенных гаг – место локализации скребней *P. phippsi*, по мнению авторов, представляет собой нишу со стабильными физиологическими условиями обитания [10, 17].

В результате проведенных ранее экспериментов установлено, что в проксимальном отделе кишечника домашних уток отмечена значительная динамика состава свободных аминокислот в зависимости от рациона питания, что может составить затруднения для

полноценного развития обитающих там гельминтов [16, 17]. В то же время, в дистальном отделе кишечника указанные показатели стабильны, и более того, в этом же отделе отмечены высокие концентрации аминокислот. Исследователи предположили, что дистальный отдел кишечника уток с потенциально постоянным составом аминокислот, доступных для абсорбции, представляет собой комфортную среду обитания именно для скребней [16, 17].

В ходе нашего исследования установлено, что на тегументах и у цестод *L. teres*, и у скребней *P. phippsi* протекали процессы мембранного пищеварения с участием протеаз и гликозидаз. Сравнительный анализ показал, что АГ, участвующих в мембранном пищеварении на поверхности тегумента скребней *P. phippsi*, в несколько раз ниже аналогичного показателя у цестод *L. teres*, но АГ в теле скребней значительно превышает АГ в стробиле цестод. По всей видимости, скребни обладают преимуществом в абсорбции моносахаридов относительно цестод, поэтому процессы мембранного пищеварения на окончательных этапах гидролиза углеводов для скребней менее актуальны. Ранее установлены различия в механизмах транспорта глюкозы и ее аккумуляции скребнями *M. dubius* и цестодами *H. diminuta* из кишечника крыс [29, 30]. Абсорбция глюкозы тегументом цестод происходит за счет активного Na-зависимого транспорта. Поглощение же моносахаридов скребнями осуществляется за счет облегченной диффузии, имеет широкую специфичность субстратов и не зависит от наличия ионов натрия. Установленные отличия связаны с цитологическими особенностями абсорбционных пищеварительно-транспортных поверхностей цестод и скребней [18, 19, 33]. На основании имеющихся результатов можно сделать предположение, что механизмы абсорбции моносахаридов, особенности структуры тегумента, а также интенсивность процессов мембранного пищеварения, протекающих на поверхности гельминтов, играют роль факторов, определяющих локализацию ленточных червей и скребней в кишечнике окончательных хозяев.

Наряду с этим, в ходе представленной работы установлено, что инвазии *L. teres* и *P. phippsi* по-разному влияли на пищеварение обыкновенных гаг. С одной стороны, отмечено снижение активности протеаз и гликозидаз в местах локализации цестод. С другой

стороны, выявлено повышение активности протеаз при паразитировании скребней. Снижение активности протеаз и гликозидаз в слизистой оболочке кишечника при заражении *L. teres*, вероятно, связано с тем, что ленточные черви адсорбируют часть ферментов хозяина на поверхности тегумента, а также частично ингибируют их активность. В ходе экспериментальных работ установлено, что гомогенаты цестод способны инактивировать протеолитические ферменты из слизистой оболочки кишечника позвоночных животных и коммерческий трипсина [4]. Вероятно, снижение активности протеаз в слизистой оболочке кишечника хозяина связано с этими явлениями. Повышение активности протеаз в слизистой оболочке обыкновенной гаги в местах локализации скребней *P. phippisi*, по-видимому, вызвано повреждением клеток кишечника прикрепительным аппаратом скребней, обладающим многочисленными острыми кутикулярными крючьями, и появлением внутриклеточных ферментов в просвете кишечника. Аналогичные изменения неоднократно отмечали в слизистой оболочке кишечника позвоночных животных при инвазии гельминтами, сколексы которых оснащены прикрепительным аппаратом заякоривающегося типа [2, 3].

Несмотря на повышение АП в месте паразитирования скребней, суммарная активность пищеварительных ферментов у зараженных обыкновенных гаг значительно ниже, чем у незараженных. Снижение активности протеаз и гликозид в кишечнике гаг может оказывать значительное влияние на процессы гидролиза нутриентов, их усвояемость и поглощение, что в конечном итоге определяет общее физиологическое состояние птиц, их развитие и выживаемость. Считается, что одно из самых главных неблагоприятных последствий паразитарной инвазии многоклеточными паразитами – хроническое снижение потребления и усвоение пищи у их хозяев. Сочетание сильного паразитологического пресса и физиологического стресса уже становилось причиной высокой смертности в колонии обыкновенных гаг, гнездящихся на побережье Балтийского моря [24]. Исследователями у мертвых птиц отмечены истощение, атрофия мышц и внутренних органов, пустые желудки, а также высокая ИИ скребнями *Polymorphus minutus* [24]. Клиническая картина плазмы крови за-

раженных обыкновенных гаг свидетельствовала о длительном голодании птиц и воспалительных реакциях в организме [22, 24]. Биохимические показатели (концентрации общего белка, альбумина, глюкозы и активность амилазы) указывали на III стадию голодания гаг, связанную с катаболизмом белков [24]. Вероятно, инвазия гельминтами может представлять собой опосредованную причину голода уток, снижению их массы тела и в некоторых случаях гибели.

Заключение

Тонкий кишечник обыкновенной гаги служит местом обитания для цестод *L. teres* и скребней *P. phippisi*. При совместном паразитировании они занимают определенные ниши: *L. teres* локализуется в проксимальном отделе кишечника, а *P. phippisi* – в дистальном. Распределение цестод и скребней вдоль кишечника, по-видимому, связано с их различными пищевыми потребностями, пищеварительной активностью при гидролизе и поглощении углеводов, а также может определяться активностью пищеварительных ферментов хозяина. Несмотря на то, что *L. teres* и *P. phippisi* оказывают разное влияние на пищеварительную активность в различных отделах кишечника обыкновенных гаг, суммарная активность гликозидаз и протеаз у зараженных особей ниже контрольных значений. Снижение пищеварительной активности при инвазии гельминтами может иметь негативные последствия для физиологического состояния обыкновенных гаг.

Исследования проведены в ходе выполнения государственного задания ММБИ КНЦ РАН (№ в ГЗ 0228-2018-0008).

Благодарности

Авторы выражают благодарность администрации и сотрудникам Кандалакшского государственного природного заповедника за помощь в проведении полевых работ.

Литература

1. Галактионов К. В., Атрашкевич Г. И. Специфика циркуляции паразитов морских птиц в высокой Арктике на примере паразитарной системы скребня *Polymorphus phippisi* (Palaecanthocephala: Polymorphidae) // Паразитология. 2015. № 6 (49). С. 393–411.

2. Извекова Г. И., Куклина М. М. Заражение цестодами и активность пищеварительных гидролаз позвоночных животных // Успехи соврем. биологии. 2014. № 3 (134). С. 304–315.
3. Извекова Г. И., Соловьев М. М. Особенности влияния цестод, паразитирующих в кишечнике рыб, на активность протеиназ хозяев // Известия РАН. Серия биол. 2016. № 2. С. 182–187.
4. Извекова Г. И., Куклина М. М., Фролова Т. В. Инактивация протеолитических ферментов цестодами // Доклады академии наук. 2017. № 4 (475). С. 469–472.
5. Кузьмина В. В. Применение метода последовательной десорбции α -амилазы с отрезка кишки при изучении мембранного пищеварения у рыб // Вопр. ихтиологии. 1976. № 5 (16). С. 944–946.
6. Кузьмина В. В., Извекова Г. И., Куперман Б. И. Особенности физиологии питания цестод и их хозяев – рыб // Успехи соврем. биологии. 2000. № 4 (120). С. 384–394.
7. Куклин В. В. Модифицированная методика изготовления тотальных препаратов паразитических плоских червей // Российский паразитологический журнал. 2013. № 4. С. 66–67.
8. Куклин В. В., Куклина М. М. Гельминты птиц Баренцева моря: фауна, экология, влияние на хозяев. Апатиты: изд-во Кольского научного центра РАН, 2005. 289 с.
9. Куклина М. М., Куклин В. В. *Wardium cirrosa* (Cestoda: Aploparaksidae) локализация в кишечнике серебристой чайки и влияние на пищеварительную активность хозяина // Паразитология. 2017. № 3 (51). С. 213–223.
10. Куклина М. М., Куклин В. В. Особенности локализации ленточных червей в тонком кишечнике серебристой чайки (*Larus argentatus*) // Зоологический журнал. 2019. № 3 (98). С. 268–277.
11. Успенская А. В. Паразитофауна бентических ракообразных Баренцева моря. М.-Л.: изд-во АН СССР, 1963. 128 с.
12. Хохлова И. Г. Акантоцефалы наземных позвоночных фауны СССР. М.: Наука, 1986. 278 с.
13. Anson M. The estimation of pepsin, tripsin, papain and cathepsin with hemoglobin. J. Gener. Phys. 1938; 1 (22): 79–83.
14. Bush A. O., Holmes J. C. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: an interactive community. Can. J. Zool. 1986; 64: 142–152.
15. Crompton D. T. W. The sites occupied by some parasitic helminths in the alimentary tract of vertebrates. Biol. Rev. 1973; 48: 27–83.
16. Crompton D. W. T., Nesheim M. C. Amino acid patterns during digestion in the small intestine of ducks. J. Nutrition. 1969; 99: 43–50.
17. Crompton D. W. T., Nesheim M. C. Lipid, bile acid, water and dry matter content of the intestinal tract of domestic ducks with reference to the habitat of *Polymorphus minutus* (Acanthocephala). J. Exp. Biol. 1970; 52: 427–445.
18. Dalton J. P., Skelly P., Halton D. W. Role of the tegument and gut in nutrient uptake by parasitic platyhelminths. Can. J. Zool. 2004; 82: 211–232.
19. Heckmann R. A., Amin O. M., El-Naggar A. M. Micropores of Acanthocephala, a scanning electron microscopy study. Sci. Parasitol. 2013; 3 (14): 105–113.
20. Hibbard K. M., Cable R. M. The uptake and metabolism of tritiated glucose, tyrosine, and thymidine by adult *Paulisentis fractus* van Cleave and Bangham, 1949 (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae). J. Parasitol. 1968; 3 (54): 517–523.
21. Holmes J. C. Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dulus* (Acanthocephala), I. General effects and comparison with crowding. J. Parasitol. 1961; 47: 209–216.
22. Hollmèn T., Lehtonen J. T., Sankari S., Soveri S., Hario M. An experimental study on the effects of polymorphiasis in common eider ducklings. J. Wildlife Diseases. 1999; 3 (35): 466–473.
23. Garbus S.-E., Lyngs P., Christensen J. P., Buchmann K., Eulaers I., Mosbech A., Dietz R., Gilchrist H.G., Sonne C. Common Eider (*Somateria mollissima*) body condition and parasitic load during a mortality event in the Baltic Proper. Avian biology research. 2018; 3 (11): 167–172.
24. Garbus S.-E., Christensen J. P., Buchmann K., Jessen T. B., Lyngs P., Jacobsen M. L., Garbus G., Lind E., Garbus P. G., Madsen J. J., Thorup K., Sonne C. Haematology, blood biochemistry, parasites and pathology of common Eider (*Somateria mollissima*) males during a mortality event in the Baltic. Science of the total Environment. 2019; 683: 559–567.
25. Khan R. A., Chandra C. V., Earle P. J., Robertson G. J., Ryan P., Jamieson S. Influence of petroleum hydrocarbons on the endoparasitic helminths of the common eider, *Somateria mollissima*, from Newfoundland. Helminthology. 2011; 85: 430–434.
26. Keymer A., Crompton D. W. T., Walters D. E. Parasite population biology and host nutrition: dietary fructose and *Moniliformis* (Acanthocephala). Parasitology. 1983; 87: 265–278.

27. Nelson N. A photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose. *J. Biol. Chem.* 1944; 375–380.
28. Pappas P. W., Read C. P. Membrane transport in helminth parasites: a review. *Exp. Parasitology.* 1975; 37: 469–530.
29. Starling J. A. Tegumental carbohydrate transport in intestinal helminths: correlation between mechanisms of membrane transport and the biochemical environment of absorptive surfaces. *Trans. Amer. Micros. Soc.* 1975; 4 (94): 508–523.
30. Starling J. A., Fisher F. M. Carbohydrate transport *Monifliformis dulus* (Acanthocephala). I. The kinetics and specificity of hexose absorption. *Parasitology.* 1975; 61: 977–990.
31. Taraschewski H., Mackenstedt U. Autoradiographic and morphological investigations on the uptake and incorporation of tritiated lysin by acanthocephalans. *Parasitology research.* 1991; 77: 536–541.
32. Thielges D. W., Hussel B., Backgard H. Endoparasites in common eiders *Somateria mollissima* from birds killed by an oil spill in the northern Wadden Sea. *J. Sea Research.* 2006; 55: 301–308.
33. Thompson D. P., Geary T. C. The structure and function of helminth surfaces. *Biochemistry and molecular biology of parasites.* Ed. Marr J.J., Müller M. Academic Press Ltd. 1995; 203–232.
34. Tourangeau J., Provencher J. F., Gilchrist H. G., Mallory M. L., Forbes M. R. Sources of variation in endohelminth parasitism of common eiders over-wintering in the Canadian Arctic. *Polar Biology.* 2019; 2: 307–315.
5. Kuzmina V. V. Application of the method of sequential desorption of α -amylase from a segment of the intestine in the study of membrane digestion in fish. *Voprosy`ixtiologii = Questions of ichthyology.* 1976; 5 (16): 944–946. (In Russ.)
6. Kuzmina V. V., Izvekova G. I., Kuperman B. I. Features of the physiology of nutrition of cestodes and their hosts, fish. *Uspekhi Sovremennoj Biologii = Advances in Modern Biology.* 2000; 4 (134): 304–315. (In Russ.)
7. Kuklin V. V. Modified technique for total parasitic flatworm preparations. *Rossijskij parazitologicheskij zhurnal = Russian Parasitological Journal.* 2013; 4: 66–67. (In Russ.)
8. Kuklin V. V., Kuklina M. M. Helminths of birds of the Barents sea: fauna, ecology, influence on hosts. *Apatity,* 2005; 289. (In Russ.)
9. Kuklina M. M., Kuklin V. V. *Wardium cirrosa* (Cestoda: Aploparaksidae): localization in intestine of herring gull and impact on digestive activity of host. *Parazitologiya = Parasitology.* 2017; 3 (51): 213–223. (In Russ.)
10. Kuklina M. M., Kuklin V. V. Features of the localization of cestodes in the small intestine of the European herring gull (*Larus argentatus*). *Zoologicheskij zhurnal = Zoological Journal.* 2019; 3 (98): 268–277. (In Russ.)
11. Uspenskaya A. V. Parasitofauna of benthic crustaceans of the Barents Sea. *Moscow-Leningrad: AS USSR,* 1963; 128. (In Russ.)
12. Khokhlova I. G. Acanthocephalas terrestrial vertebrate fauna of the USSR. *Moscow: Nauka,* 1986; 278. (In Russ.)
13. Anson M. The estimation of pepsin, tripsin, papain and eatepsin with hemoglobin. *J. Gener. Phys.* 1938; 1 (22); 79–83.
14. Bush A. O., Holmes J. C. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: an interactive community. *Can. J. Zool.* 1986; 64: 142–152.
15. Crompton D. T. W. The sites occupied by some parasitic helminthes in the alimentary tract of vertebrates. *Biol. Rev.* 1973; 48: P. 27–83.
16. Crompton D. W. T., Nesheim M. C. Amino acid patterns during digestion in the small intestine of ducks. *J. Nutrition.* 1969; 99: 43–50.
17. Crompton D. W. T., Nesheim M. C. Lipid, bile acid, water and dry matter content of the intestinal tract of domestic ducks with reference to the habitat of *Polymorphus minutus* (Acanthocephala). *J. Exp. Biol.* 1970; 52: 427–445.
18. Dalton J. P., Skelly P., Halton D. W. Role of the tegument and gut in nutrient uptake by parasitic platyhelminths. *Can. J. Zool.* 2004; 82: 211–232.

References

1. Galaktionov K. V., Atrashkevich G. I. Patterns in circulation and transmission of marine bird parasites in high arctic: a case of *Polymorphus phippsi* (Palaeacanthocephala: Polymorphidae). *Parazitologiya = Parasitology.* 2015; 6 (49): 393–411. (In Russ.)
2. Izvekova G. I., Kuklina M. M. Infection with cestodes and activity of digestive hydrolases of vertebrate animals. *Uspekhi Sovremennoj Biologii = Advances in Modern Biology.* 2014; 134: 304–315. (In Russ.)
3. Izvekova G. I., Soloviev M. M. Characteristics of the effect of cestodes parasitizing in the fish intestine on the activity of host proteinases. *Biology Bulletin.* 2016; 43: 182–187.
4. Izvekova G. I., Kuklina M. M., Frolova T. V. Inactivation of proteolytic enzymes by cestodes. *Doklady Biological sciences.* 2017; 4 (475): 161–164.

19. Heckmann R. A., Amin O. M., El-Naggar A. M. Micropores of Acanthocephala, a scanning electron microscopy study. *Sci. Parasitol.* 2013; 3 (14): 105–113.
20. Hibbard K. M., Cable R. M. The uptake and metabolism of tritiated glucose, tyrosine, and thymidine by adult *Paulisentis fractus* van Cleave and Bangham, 1949 (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae). *J. Parasitol.* 1968; 3 (54): 517–523.
21. Holmes J. C. Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dulus* (Acanthocephala), I. General effects and comparison with crowding. *J. Parasitol.* 1961; 47: 209–216.
22. Hollmèn T., Lehtonen J. T., Sankari S., Soveri S., Hario M. An experimental study on the effects of polymorphiasis in common eider ducklings. *J. Wildlife Diseases.* 1999; 3 (35): 466–473.
23. Garbus S.- E., Lyngs P., Christensen J. P., Buchmann K., Eulaers I., Mosbech A., Dietz R., Gilchrist H. G., Sonne C. Common Eider (*Somateria mollissima*) body condition and parasitic load during a mortality event in the Baltic Proper. *Avian biology research.* 2018; 3 (11): 167–172.
24. Garbus S.- E., Christensen J. P., Buchmann K., Jessen T. B., Lyngs P., Jacobsen M. L., Garbus G., Lind E., Garbus P. G., Madsen J. J., Thorup K., Sonne C. Haematology, blood biochemistry, parasites and pathology of common Eider (*Somateria mollissima*) males during a mortality event in the Baltic. *Science of the total Environment.* 2019; 683: 559–567.
25. Khan R. A., Chandra C. V., Earle P. J., Robertson G. J., Ryan P., Jamieson S. Influence of petroleum hydrocarbons on the endoparasitic helminths of the common eider, *Somateria mollissima*, from Newfoundland. *Helminthology.* 2011; 85: 430–434.
26. Keymer A., Crompton D. W. T., Walters D. E. Parasite population biology and host nutrition: dietary fructose and *Moniliformis* (Acanthocephala). *Parasitology.* 1983; 87: 265–278.
27. Nelson N. A photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose. *J. Biol. Chem.* 1944: 375–380.
28. Pappas P. W., Read C. P. Membrane transport in helminth parasites: a review. *Exp. Parasitology.* 1975; 37: 469–530.
29. Starling J. A. Tegumental carbohydrate transport in intestinal helminths: correlation between mechanisms of membrane transport and the biochemical environment of absorptive surfaces. *Trans. Amer. Micros. Soc.* 1975; 4 (94): 508–523.
30. Starling J. A., Fisher F. M. Carbohydrate transport *Moniliformis dulus* (Acanthocephala). I. The kinetics and specificity of hexose absorption. *Parasitology.* 1975; 61: 977–990.
31. Taraschewski H., Mackenstedt U. Autoradiographic and morphological investigations on the uptake and incorporation of tritiated lysin by acanthocephalans. *Parasitology research.* 1991; 77: 536–541.
32. Thielges D. W., Hüssel B., Backgard H. Endoparasites in common eiders *Somateria mollissima* from birds killed by an oil spill in the northern Wadden Sea. *J. Sea Research.* 2006; 55: 301–308.
33. Thompson D. P., Geary T. C. The structure and function of helminth surfaces. Biochemistry and molecular biology of parasites. Ed. Marr J. J., Müller M. *Academic Press Ltd.* 1995; 203–232.
34. Tourangeau J., Provencher J. F., Gilchrist H. G., Mallory M. L., Forbes M. R. Sources of variation in endohelminth parasitism of common eiders over-wintering in the Canadian Arctic. *Polar Biology.* 2019; 2: 307–315.