

УДК 598.2:576.895.1+591.111.1

ОСОБЕННОСТИ ПАРАЗИТИРОВАНИЯ СКРЕБНЕЙ *Polymorphus phippsi* (PALAEACANTHOCERPHALA: POLYMORPHIDAE) В КИШЕЧНИКЕ ПТИЦ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2021 г. М. М. Куклина*, @, В. В. Куклин*

*Мурманский морской биологический институт РАН, ул. Владимирская, 17, Мурманск, 183010 Россия

@E-mail: MM_Kuklina@mail.ru

Поступила в редакцию 20.06.2019 г.

После доработки 13.02.2020 г.

Принята к публикации 13.02.2020 г.

Исследованы аспекты локализации, физиологии пищеварения и взаимоотношений с окончательными хозяевами скребней *Polymorphus phippsi* (Kostylew, 1922) (Palaeacanthocephala: Polymorphidae) из кишечника морских птиц (обыкновенной гаги *Somateria mollissima* (Linnaeus, 1758), гаги-гребенушки *Somateria spectabilis* (Linnaeus, 1758) и серебристой чайки *Larus argentatus* (Pontoppidan, 1763), обследованных в различных районах Баренцева моря. Установлено, что *P. phippsi* паразитируют в дистальном отделе тонкого кишечника птиц. Интенсивность инвазии у обыкновенной гаги составляет 82 ± 35.2 (5–282) экз., у гаги-гребенушки — 31.5 ± 18.9 (1–115) экз., у птенцов серебристой чайки — 2.4 ± 0.4 (1–4) экз. Отмечено наличие процессов мембранного пищеварения с участием протеаз и гликозидаз, протекающих на поверхности тегумента скребней *P. phippsi*. Показано, что в местах прикрепления скребней в слизистой кишечника птиц повышается активность протеаз, увеличивается интенсивность процессов полостного и мембранного пищеварения с участием протеаз и гликозидаз.

Ключевые слова: скребни, морские птицы, пищеварение, протеазы, гликозидазы

DOI: 10.31857/S1026347021060123

Скребни, или “колючеголовые черви”, используют в качестве окончательных хозяев позвоночных животных, в том числе, и птиц, а местом их локализации служит тонкий кишечник (Taraschewski, 2005). Благодаря наличию мощного прикрепительного аппарата — крупного хоботка с многочисленными и острыми кутикулярными крючьями — эти паразиты могут представлять определенную угрозу для здоровья и даже жизни своих хозяев. Результаты изучения гельминтофауны погибших птиц давали многим исследователям основание предполагать, что высокая зараженность скребнями могла быть причиной смерти животных (Белопольская, 1952; Кулачкова, 1979; Itämiel *et al.*, 1980; Thieltges *et al.*, 2006; La Sala, Martorelli, 2007). В ходе экспериментального заражения скребнями *Filicollis anatis* (Schrank, 1788) установлены гистопатологические изменения в кишечнике домашних уток (Цветаева, 1959; Taraschewski, Hofmann, 1991). Авторы регистрировали в местах прикрепления скребней воспалительные реакции с участием лимфоцитов, гетерофилов и эозинофилов, нарушения целостности тканей и кровоподтеки, некротические процессы. При экспериментальном

заражении скребнями *Polymorphus minutus* (Goeze, 1782) отмечено снижение концентраций общего белка и белковых фракций в сыворотке крови птенцов обыкновенной гаги (Hollmèn *et al.*, 1999). Следует заметить, что по результатам экспериментальных работ и в ходе изучения птиц из природных популяций авторы неоднократно подчеркивали, что все особи, зараженные скребнями, отставали в росте и развитии, а на их теле отсутствовали жировые отложения (Белопольская, 1952; Цветаева, 1959; Кулачкова, 1979; Taraschewski, Hofmann, 1991; Hollmèn *et al.*, 1999). Высказывались предположения, что указанные выше изменения в кишечнике зараженных птиц связаны с уменьшением абсорбции нутриентов хозяина, нарушением секреторной и моторной функций кишечника (Цветаева, 1959; Кулачкова, 1979; Hollmèn *et al.*, 1999). Существует мнение, что причина гибели птиц в результате заражения гельминтами опосредована — паразитарная инвазия может играть роль дополнительного стрессового фактора (Taraschewski, Hofmann, 1991; Hollmèn *et al.*, 1999; Thieltges *et al.*, 2006; Tourangeau *et al.*, 2019). Авторы предполагают, что паразитические черви,

в том числе и скребни, способные конкурировать с птицами за пищевые ресурсы и энергию на сложных этапах годового цикла хозяев (миграции, насиживание яиц и вскармливание птенцов, суровые условия зимовки и т.д.), потенциально могут привести к голоданию, снижению пищевого статуса и гибели.

Скребни *Polymorphus phippsi* (Kostylew, 1922) (Palaeacanthocephala: Polymorphidae) входят в состав гельминтофауны многих видов морских птиц, гнездящихся в разных регионах Баренцева моря (Белопольская, 1952; Куклин, Куклина, 2005; Галактионов, Атрашкевич, 2015; Куклин, 2017). В качестве промежуточного хозяина они используют ракообразных *Gammarus oceanicus* (Segerstråle, 1947) и *G. setosus* (Dementieva, 1931) (Куклин, Маслич, 2011; Галактионов, Атрашкевич, 2015), а морские птицы (обыкновенная гага, стеллерова гага, люрик, морской песочник, бургомистр, морская и серебристая чайки, полярная крачка) выступают в роли окончательных хозяев (Куклин, Куклина, 2005; Галактионов, Атрашкевич, 2015; Куклин, 2017). При этом для указанного вида червей обыкновенная гага представляет собой облигатного дефинитивного хозяина, остальные птицы выполняют роль факультативных и/или элиминативных хозяев (Галактионов, Атрашкевич, 2015).

По современным сводкам, высокие показатели заражения скребнями *P. phippsi* характерны для обыкновенной гаги, гнездящейся на побережье Восточного Мурмана Баренцева моря (Куклин, Куклина, 2005). У этих птиц в указанном районе отмечена тотальная зараженность *P. phippsi* с интенсивностью инвазии до 350 экз. В гельминтофауне чаек рода *Larus* скребни *P. phippsi* регистрируются редко и представлены единичными экземплярами (Куклин, Куклина, 2005; Куклин, 2017).

Изучение особенностей паразитирования скребней *P. phippsi* в кишечнике птиц Баренцева моря (обыкновенная гага, гага-гребенушка, птенцы серебристой чайки) стало целью работы. Основное внимание при проведении исследования уделялось таким аспектам, как определение локализации скребней в тонком кишечнике птиц, показателей заражения и стадии зрелости червей, измерение активностей пищеварительных ферментов и оценка влияния инвазии на процессы пищеварения хозяев.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для настоящего исследования собран в ходе морских и береговых экспедиций. Обыкновенная гага *Somateria mollissima* (Linnaeus, 1758) ($n = 10$) и птенцы серебристой чайки *Larus argentatus* (Pontoppidan, 1763) ($n = 11$) добыты в июле 2008, 2010 и 2015 гг. в районе Восточного Мур-

мана на побережье Баренцева моря, гага-гребенушка *Somateria spectabilis* (Linnaeus, 1758) ($n = 7$) — в августе 2010 г. на острове Долгий Печорского моря.

Птиц вскрывали, вырезали желудочно-кишечный тракт, отделяли тонкий кишечник и желудок. По результатам анализа содержимого желудков птиц определяли рацион питания и рассчитывали относительную встречаемость пищевых объектов в желудках. Относительная встречаемость — это отношение количества встреч данной группы кормов к сумме встреч всех групп кормов.

Гельминтологическое вскрытие проводили по стандартным методикам (Галактионов и др., 1997; Куклин, 2013). Для всех обнаруженных скребней регистрировали место локализации в кишечнике птиц. Червей извлекали, подсчитывали их количество, а также определяли интенсивность инвазии (ИИ) — минимальное и максимальное количество особей паразита у каждого вида хозяев, среднее значение ИИ и ошибку среднего. Часть скребней использовали для определения систематического статуса, другую часть — для биохимического анализа.

Слизистая оболочка тонкого кишечника птиц двух видов (обыкновенной гаги и серебристой чайки) и скребни послужили материалом для биохимических исследований. При изучении процессов пищеварения, протекающих на поверхности кишечника птиц и тегумента скребней, использовали метод последовательной десорбции (Кузьмина, 1976). Участки кишечника и скребней помещали в 5 мл раствора Рингера для теплокровных животных и встряхивали в течение 30 с, получая фракцию Д₁ (ферменты из фракции Д₁ участвуют в полостном пищеварении). После этого участки кишечника и скребней переносили в 5 мл раствора Рингера и встряхивали в течение 45 мин, последовательно получая фракции Д₂, Д₃ и Д₄. Значения измеренных активностей ферментов во фракциях Д₂, Д₃ и Д₄ суммировали (в работе представлены как Д₂–Д₄). Ферменты из фракций Д₂–Д₄ участвуют в процессах мембранного пищеварения, протекающих на поверхности кишечника птиц и тегумента скребней. После получения фракций Д₁–Д₄ с участка кишечника снимали слизистую оболочку. Слизистую и скребней помещали в 5 мл раствора Рингера и гомогенизировали. Гомогенат слизистой кишечника птиц (Г) — это фракция, содержащая прочно фиксированные на энтероцитах кишечника ферменты, а гомогенат скребней — фракция, содержащая ферменты, прочно связанные с покровами паразитов, и ферменты их внутренних органов. Полученные фракции Д₁–Д₄, Г и слизистую кишечника замораживали, затем обрабатывали в лабораторных условиях.

Таблица 1. Относительная встречаемость кормовых объектов в желудках обследованных птиц, %

Кормовые объекты	Обыкновенная гага (n = 10)	Гага-гребенушка (n = 7)	Птенцы серебристой чайки (n = 11)
Двустворчатые моллюски	69.2	58.4	11.1
Полихеты	7.7	—	16.8
Гастроподы	—	8.3	—
Морские ежи	7.7	—	5.5
Рыба	7.7	—	11.1
Водоросли	7.7	33.3	—
Скорлупа яиц	—	—	5.5
Наземные растения	—	—	27.8
Насекомые	—	—	5.5
Пищевые отходы	—	—	16.7

В пробах измеряли активность пищеварительных ферментов — протеаз и гликозидаз. 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) определяли методом Ансона в модификации Л. Н. Алексеенко по приросту тирозина (Anson, 1938; Алексеенко, 1968). 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) измеряли по приросту гексоз модифицированным методом Нельсона (Уголев, Иезуитова, 1969). В качестве субстрата использовали 1.8%-ный раствор растворимого крахмала. Субстраты были приготовлены на растворе Рингера для теплокровных животных.

По итогам измерений был рассчитан коэффициент соотношения активности гликозидаз к активности протеаз — Г/П, который используется для характеристики пищеварительного процесса.

Обработка полученных данных выполнена с помощью статистического пакета Microsoft Excel и STATISTICA 10. Результаты представлены в виде средних значений и их ошибок. Достоверность различий между сравниваемыми параметрами определяли по непараметрическому критерию Уилкоксона и с использованием однофакторного дисперсионного анализа. Изменения активностей пищеварительных ферментов в слизи кишечника обыкновенной гаги в зависимости от ИИ скребнями оценивали с помощью корреляционного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В ходе настоящего исследования установлено, что в рационе питания обыкновенной гаги и гаги-гребенушки доминирующее положение занимают

двустворчатые моллюски (прежде всего мидии *Mytilus edulis* (Linnaeus, 1758) (табл. 1). Спектр питания птенцов серебристой чайки широк и включает кормовые объекты как морского, так и наземного происхождения, а также пищевые отходы.

В результате гельминтологических вскрытий выявлено, что скребни *P. phippsi* локализуются в дистальном отделе тонкого кишечника у всех исследованных видов птиц. Обнаружено, что в тонком кишечнике у обыкновенной гаги и гаги-гребенушки встречаются как половозрелые, так и неполовозрелые скребни, а у птенцов серебристой чайки — только неполовозрелые особи. Подсчитано, что ИИ скребнями *P. phippsi* у обыкновенной гаги составляет 82 ± 35.2 (5–282) экз., у гаги-гребенушки — 31.5 ± 18.9 (1–115) экз., у птенцов серебристой чайки — 2.2 ± 0.4 (1–4) экз.

Биохимический анализ показал, что в местах прикрепления скребней в слизистой кишечника у всех исследованных видов птиц повышается активность протеаз (табл. 2). Увеличение активности гликозидаз отмечено в слизистой зараженных гаг-гребенушек (в 1.8 раза), а у птенцов серебристой чайки зарегистрировано снижение активности гликозидаз (в 2.4 раза) по сравнению с аналогичными показателями контрольных участков. Кроме того, значения коэффициента Г/П снижались в местах локализации скребней в кишечнике у всех видов птиц, особенно заметно величина коэффициента уменьшалась в тонком кишечнике птенцов серебристой чайки (в 3.75 раза) по сравнению с контролем.

Наряду с этим установлено, что интенсивность мембранного пищеварения (D_2 – D_4) с участием протеаз и гликозидаз повышается в дистальном отделе кишечника обыкновенных гаг, инвазированных скребнями, по сравнению с контрольными показателями (табл. 3) ($p < 0.05$). Кроме того, в кишечнике уток, зараженных скребнями, про-

Таблица 2. Активность гликозидаз и протеаз в тонком кишечнике морских птиц

Морские птицы	Активность протеаз (ммоль тирозина/г мин)	Достоверность различий	Активность гликозидаз (ммоль глюкозы/г мин)	Достоверность различий *	Г/П
Обыкновенная гага	$\frac{0.37 \pm 0.03}{0.62 \pm 0.04^*}$	$F_{3,9} = 12.6,$ $p < 0.001$	$\frac{0.72 \pm 0.04}{0.92 \pm 0.05}$	$F_{3,9} = 2.6,$ $p < 0.11$	$\frac{1.9}{1.5}$
Гага-гребенушка	$\frac{1.3 \pm 0.15}{3.6 \pm 0.59^*}$	$F_{4,24} = 6.47,$ $p < 0.017$	$\frac{2.4 \pm 0.36}{4.3 \pm 0.51^*}$	$F_{4,24} = 4.97,$ $p < 0.0035$	$\frac{1.8}{1.2}$
Серебристая чайка	$\frac{2.2 \pm 0.3}{3.4 \pm 0.29^*}$	$F_{5,3} = 15.47,$ $p < 0.001$	$\frac{2.6 \pm 0.2}{1.1 \pm 0.08^*}$	$F_{5,3} = 13.3,$ $p < 0.0013$	$\frac{1.2}{0.32}$

Примечание. Над чертой значения активностей ферментов в участках слизистой кишечника, где паразиты отсутствуют, под чертой — в участках, где локализуются паразиты; * — различия достоверны относительно значений активностей ферментов в участках слизистой кишечника, где паразиты отсутствуют.

цессы полостного пищеварения (D_1) с участием ферментов гидролиза углеводов идут наиболее активно. В кишечнике птенцов серебристой чайки при заражении скребнями зарегистрировано протекание как мембранного (D_2 – D_4), так полостного (D_1) пищеварения с участием гликозидаз, при этом у чаек, свободных от инвазии скребнями, указанные процессы не отмечены (Куклина, Куклин, 2016). В гомогенате кишечника (Г) зараженных чаек отмечено значительное снижение активности гликозидаз (в 10.4 раза) по сравнению с контрольными параметрами ($p < 0.05$). В то же время в гомогенате обыкновенных гаг и серебристых чаек при инвазии скребнями активности протеаз увеличиваются в 2.7 и 4.0 раза соответственно относительно показателей контрольных участков ($p < 0.05$).

Установлено, что на тегументе скребней *P. phippsi* протекают процессы мембранного пищеварения с участием протеаз и гликозидаз (табл. 3). Сравнительный анализ показал, что на тегументе неполовозрелых скребней из кишечника и обыкновенной гаги, и серебристой чайки процессы мембранного пищеварения с участием протеаз осуществляются при одинаковой активности указанных ферментов. Активность же гликозидаз при мембранном пищеварении на тегументе скребней из кишечника чаек значительно превышает аналогичные показатели на покровах скребней из кишечника обыкновенной гаги ($p < 0.05$). В то же время выявлено снижение активности протеаз в теле (Г) неполовозрелых скребней из кишечника птенцов серебристой чайки более, чем в 2 раза, по сравнению с половозрелыми и неполовозрелыми скребнями из кишечника обыкновенной гаги ($p < 0.05$).

Полученные данные свидетельствуют о том, что на поверхности тегумента (D_2 – D_4) и в теле (Г) половозрелых скребней из кишечника гаги процессы пищеварения с участием гликозидаз протекают более интенсивно, чем у неполовозрелых скребней, паразитирующих в том же хозяине — активность гликозидаз в теле половозрелых скребней в 3.4 раза превышает значение аналогичного показателя для неполовозрелых особей ($p < 0.05$).

По результатам корреляционного анализа не установлено достоверной зависимости изменения активности протеаз и гликозидаз от количества скребней в кишечнике обыкновенной гаги. Коэффициент корреляции между АГ и ИИ скребнями составил 0.23, между АП и ИИ скребнями — 0.3.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Высокие показатели ИИ скребнями *P. phippsi* зарегистрированы для обыкновенной гаги и гаги-гребенушки, в то время как находки *P. phippsi* в кишечнике птенцов серебристой чайки единичны. Если следовать общим представлениям о связи между инвазией гельминтами и рационом питания животных, то часть содержимого желудков у исследованных птиц должны составлять ракообразные (Bustnes, Galaktionov, 2004; Skirnisson, 2015). Тем не менее, ракообразные в составе кормов исследованных гаг и чаек не обнаружены. Вероятно, заражение скребнями произошло намного раньше отлова птиц, а остатки раков быстро переварились. По всей видимости, инвазия скребнями *P. phippsi* с высокими показателями заражения у гаг по сравнению с серебристыми чайками может быть связана, в первую очередь, с пищевыми

Таблица 3. Активности протеаз и гликозидаз во фракциях, десорбируемых с поверхности пищеварительно-транспортных систем птиц и тегумента скребней

Поверхность	Хозяин	D ₁	D ₂₋₄	Г
Активность протеаз (ммоль тирозина/г мин)				
Кишечник	Обыкновенная гага	$\frac{0.19 \pm 0.02}{0.24 \pm 0.01}$	$\frac{0.1 \pm 0.01}{0.22 \pm 0.01^*}$	$\frac{0.06 \pm 0.005}{0.16 \pm 0.01^*}$
Кишечник	Серебристая чайка	$\frac{1.24 \pm 0.1}{1.9 \pm 0.04^*}$	$\frac{0.84 \pm 0.1}{0.98 \pm 0.1}$	$\frac{0.15 \pm 0.01}{0.6 \pm 0.02^*}$
Тегумент (неполовозрелые скребни)	Обыкновенная гага	0.17 ± 0.08	0.23 ± 0.02	0.23 ± 0.03
Тегумент (половозрелые скребни)	Обыкновенная гага	0.24 ± 0.06	0.1 ± 0.01**	0.21 ± 0.02
Тегумент (неполовозрелые скребни)	Серебристая чайка	0.61 ± 0.04	0.18 ± 0.01	0.1 ± 0.01**
Активность гликозидаз (ммоль глюкозы/г мин)				
Кишечник	Обыкновенная гага	$\frac{0.27 \pm 0.01}{0.55 \pm 0.03^*}$	$\frac{0.25 \pm 0.01}{0.47 \pm 0.02^*}$	$\frac{0.2 \pm 0.01}{0.17 \pm 0.01}$
Кишечник	Серебристая чайка	$\frac{0}{0.53 \pm 0.01}$	$\frac{0}{0.31 \pm 0.01}$	$\frac{2.6 \pm 0.2}{0.25 \pm 0.01^*}$
Тегумент (неполовозрелые скребни)	Обыкновенная гага	0.09 ± 0.05	0.02 ± 0.005	0.64 ± 0.15
Тегумент (половозрелые скребни)	Обыкновенная гага	0.21 ± 0.002	0.04 ± 0.001**	2.2 ± 0.007**
Тегумент (неполовозрелые скребни)	Серебристая чайка	0	0.53 ± 0.02**	0.94 ± 0.04

Примечание. Над чертой значения активностей ферментов в участках слизистой кишечника, где паразиты отсутствуют, под чертой — в участках, где локализуются паразиты; * — различия достоверны относительно значений активностей ферментов во фракциях кишечника, где паразиты отсутствуют; ** — различия достоверны относительно значений активностей ферментов во фракциях тегумента неполовозрелых скребней из кишечника обыкновенной гаги.

предпочтениями птиц. По данным литературы, рацион питания обыкновенной гаги и гаги-гребенушки в Баренцморском регионе включает главным образом мидий, а также иглокожих, полихет и ракообразных (Состояние ..., 2003). В то же время серебристые чайки очень пластичны в плане выбора кормовых объектов (Состояние ..., 2003). Представленные нами данные даже по небольшому числу обследованных птенцов серебристой чайки также свидетельствуют об их широком спектре питания. Дефицит одного из видов корма серебристые чайки могут с легкостью заменить на другие объекты питания как морского, так и наземного происхождения. Гаги не обладают такой способностью, и их кормовые территории, как правило, ограничены зоной морской литорали и сублиторали (Состояние ..., 2003).

Кроме того, в кишечнике обыкновенной гаги и гаги-гребенушки обнаружены как половозрелые, так и неполовозрелыми скребни, в то время, как в кишечнике птенцов серебристой чайки — только неполовозрелые особи. Указанные различия

могут быть связаны со специфичностью гельминтов к окончательным хозяевам, особенностями пищеварения птиц, их рационом и, соответственно, количеством питательных веществ, необходимых для нормального развития скребней до половозрелого состояния. При этом сравнительный анализ показал, что активность протеаз в теле неполовозрелых скребней *P. phippsi* из кишечника птенцов серебристых чаек в два раза ниже активности протеаз в теле скребней *P. phippsi* из кишечника обыкновенной гаги независимо от стадии зрелости червей. Согласно данным научной литературы, влияние протеаз вызывает лизис тканей и образование капсул в кишечной стенке специфичных хозяев, что способствует более прочной фиксации гельминтов (Polzer, Taraschewski, 1994). Можно предположить, что низкая активность протеолитических ферментов в теле скребней *P. phippsi*, найденных у чаек, препятствует их глубокому закреплению в кишечнике этих птиц, что, возможно, также приводит к замедлению развития гельминтов. Вероятно, это может быть одной из причин, по

которой скребни *P. phippsi* редко достигают половой зрелости в кишечнике чаек рода *Larus* и не могут эффективно использовать их в качестве облигатных дефинитивных хозяев (Галактионов, Атрашкевич, 2015).

Независимо от вида хозяина и стадии зрелости скребни *P. phippsi* паразитируют в дистальном отделе тонкого кишечника. Ранее замечено, что дистальный отдел кишечника птиц обладает наиболее стабильными условиями для жизнедеятельности гельминтов (Crompton, Nesheim, 1976; Куклина, Куклин, 2019). Кроме того, неоднократно отмечалось, что местоположение скребней в желудочно-кишечном тракте позвоночных животных ограничено областью, в которой активно протекают процессы абсорбции нутриентов (моносахаридов, аминокислот и т.д.), а также может определяться конкурентными взаимоотношениями с другими видами гельминтов (Crompton, Nesheim, 1976; Holmes, 2002). Следует заметить, что в местах локализации *P. phippsi* процессы полостного и мембранного пищеварения с участием протеаз и гликозидаз в кишечнике исследованных птиц протекают с высокой интенсивностью. Можно предположить, что заражение скребнями приводит к активации процессов полостного и мембранного пищеварения в кишечнике хозяина, и тем самым черви дополнительно обеспечивают себя доступными питательными веществами, необходимыми для существования.

Известно, что пищеварительная система у скребней отсутствует, и питательные вещества они поглощают всей поверхностью тела (Hibbard, Cable, 1968; Taraschewski, Mackenstedt, 1991). Результаты представленного исследования показали, что на поверхности тегумента скребней адсорбируются пищеварительные ферменты хозяина и протекают процессы мембранного пищеварения с участием протеаз и гликозидаз. При этом активность протеаз у неполовозрелых особей выше аналогичного показателя половозрелых скребней, что, вероятнее всего, связано с тем, что молодым скребням необходимо больше питательных веществ и энергии для роста, развития и полового созревания.

Влияние инвазии скребнями на активность протеаз и гликозидаз в слизистой дистального отдела морских птиц заслуживает отдельного рассмотрения. Хоботок скребней *P. phippsi* вооружен 14–18 рядами кутикулярных крючьев (по 5–7 крючьев в ряду), длина острия которых составляет 0.046–0.071 мм (Хохлова, 1986). При этом хоботок половозрелых особей внедряется в кишечник птиц вплоть до серозной оболочки (Taraschewski, 2000; Г. И. Атрашкевич, личное сообщение). Механическое повреждение мембран энтероцитов крючьями скребней приводит к выходу внутриклеточ-

ных ферментов, что, видимо, в итоге и приводит к повышению значений активности протеаз в слизистой кишечника птиц. Аналогичные изменения активности пищеварительных ферментов ранее отмечены у позвоночных животных (рыб и птиц), в кишечнике которых паразитировали ленточные черви, обладающие прикрепительным аппаратом заякоривающего типа (Извекова, Куклина, 2014). Динамика активности гликозидаз была более сложной — в кишечнике гаг-гребенушек этот показатель увеличивался, у серебристых чаек снижался, у обыкновенных гаг не претерпевал статистически достоверных изменений (табл. 2). Возможно, это связано со степенью «притертости» взаимоотношений в системе паразит — хозяин, соотношением количества молодых и половозрелых скребней в каждой особи птиц и временем, прошедшем с момента заражения до начала проведения исследований. Следует также отметить, что адсорбция ферментов гидролиза углеводов активнее протекает на тегументе неполовозрелых скребней.

* * *

Установлено, что скребни *P. phippsi* паразитируют в дистальном отделе кишечника морских птиц (обыкновенной гаги, гаги-гребенушки, серебристой чайки). Высокие показатели ИИ *P. phippsi* зарегистрированы для обоих видов гаг, в которых гельминты достигают половозрелого состояния. В кишечнике птенцов серебристой чайки обнаружены лишь неполовозрелые особи *P. phippsi* в небольшом количестве (1–4 экз.). Независимо от стадии зрелости и систематического статуса хозяина, на поверхности тегумента скребней протекают процессы мембранного пищеварения с участием протеаз и гликозидаз. Кроме того, при инвазии скребнями в слизистой кишечника у всех видов птиц повышается активность протеаз, активируются процессы полостного и мембранного пищеварения с участием протеаз и гликозидаз. Следует заметить, что особенности инвазий и паразитирования скребней *P. phippsi* определяются рационом питания хозяина, а также пищеварительной активностью ферментов.

Работа выполнена в рамках государственного задания ММБИ РАН.

Авторы выражают благодарность администрации и сотрудникам Кандалакшского государственного природного заповедника за помощь в проведении полевых работ, заведующему лабораторией экологии гельминтов Института биологических проблем Севера ДВО РАН Г.И. Атрашкевичу за помощь в подготовке рукописи и ценные указания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Л.Н. Определение активности протеиназ по расщеплению белковых субстратов // Совр. методы в биохимии. М.: Медицина, 1968. Т. 2. С. 117.
- Белопольская М.М. Паразитофауна морских водоплавающих птиц // Учен. записки ЛГУ. 1952. Вып. 28. № 141. С. 127–180.
- Галактионов К.В., Куклин В.В., Ишкулов Д.Г., Галкин А.К., Марасаев С.Ф., Марасаева Е.Ф., Прокофьев В.В. К гельминтофауне птиц побережья и островов Восточного Мурман (Баренцево море) // Экология птиц и тюленей в морях северо-запада России. Апатиты, 1997. С. 67–153.
- Галактионов К.В., Атрашкевич Г.И. Специфика циркуляции паразитов морских птиц в высокой Арктике на примере паразитарной системы скребня *Polymorphus phippsi* (Palaeacanthocephala: Polymorphidae) // Паразитология. 2015. Т. 49. № 6. С. 393–411.
- Извекова Г.И., Куклина М.М. Заражение цестодами и активность пищеварительных гидролаз позвоночных животных // Успехи соврем. биологии. 2014. Т. 134. № 3. С. 304–315.
- Кузьмина В.В. Применение метода последовательной десорбции α -амилазы с отрезка кишки при изучении мембранного пищеварения у рыб // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16. С. 944–946.
- Куклин В.В. Модифицированная методика изготовления тотальных препаратов паразитических плоских червей // Рос. паразитологический журнал. 2013. № 4. С. 66–67.
- Куклин В.В. Комплексный и сравнительный анализ гельминтофауны массовых видов колониальных морских птиц Мурманского побережья // Зоологический журнал. 2017. Т. 96. № 1. С. 3–20.
- 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.
- Куклин В.В., Куклина М.М. Особенности локализации ленточных червей в тонком кишечнике серебристой чайки (*Larus argentatus*) // Зоологический журнал. 2019. Т. 98. № 3. С. 268–277.
- Куклин В.В., Маслич М.А. Паразитофауна ракообразных семейства Gammaridae Мурманского побережья Баренцева моря // ДАН. 2011. Т. 477. № 5. С. 709–713.
- Кулачкова В.Г. Гельминты как причина смертности обыкновенной гаги в вершине Канда拉克ского залива // Экология и морфология гаг в СССР. М.: Наука, 1979. С. 119–125.
- Состояние популяции морских птиц, гнездящихся в регионе Баренцева моря / Под ред. Анкер-Нильсена Т., Бакена В., Стрема Х., Головкина А.Н., Бианки В.В., Татаринковой И.П. Тромсе: Норвежский полярный ин-т., 2003. 216 с.
- Уголев А.М., Иезуитова Н.Н. Определение активности инвертазы и других дисахаридаз / Исследование пищеварительного аппарата у человека (обзор современных методов). Л.: Наука, 1969. С. 187–192.
- Хохлова И.Г. Акантоцефалы наземных позвоночных животных фауны СССР. М.: Наука, 1986. 272 с.
- Цветашева Н.П. Патоморфологические изменения в кишечнике уток при филоколлезе // Труды ВИГИС. 1959. Т. 6. С. 338–346.
- Anson M. The estimation of pepsin, tripsin, papain and cathepsin with hemoglobin // J. Gener. Phys. 1938. V. 22. № 1. P. 79–89.
- Bustnes J.O., Galaktionov K.V. Evidence of a state-dependent trade-off between energy intake and parasite avoidance in Steller's eiders // Canad. J. Zool. 2004. V. 82. P. 1566–1571.
- Crompton D.T.W., Nesheim M.C. Host-parasite relationships in the alimentary tract of domestic birds // Adv. Parasitology. 1976. V. 14. P. 95–194.
- Iäemies J., Valtonen E.T., Fagerholm H.-P. *Polymorphus minutus* (Acanthocephala) infestation in eiders and its role as a possible cause of death // Ann. Zool. Fennici. 1980. V. 17. P. 285–289.
- 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. Parasit. 1968. V. 54. № 3. P. 517–523.
- Hollmèn T., Lehtonen J.T., Sankari S., Soveri T., Hario M. An experimental study on the effects of polymorphiasis in common eider ducklings // J. Wildlife Diseases. 1999. V. 35. № 3. P. 466–473.
- Holmes J.C. Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). I. General effects and comparison with crowding // J. Parasitol. 2002. V. 88. № 3. P. 434–439.
- La Sala L.F., Martorelli S.R. Intestinal acanthocephaladiosis in Olrog's Gulls (*Larus atlanticus*): *Profilicollis chasmagnathi* as possible cause of death // J. Wildlife Diseases. 2007. V. 43. № 2. P. 269–273.
- Polzer M., Taraschewski H. Proteolytic enzymes of *Pomphorhynchus laevis* and in three other acanthocephalan species // J. Parasitol. 1994. V. 80. № 1. P. 45–49.
- Skimisson K. Association of helminth and food consumption in common eiders *Somateria mollissima* in Iceland // J. Sea Research. 2015. V. 104. P. 41–50.
- Taraschewski H. Host-parasite interactions in Acanthocephala: a morphological approach // Advan. Parasitol. 2000. V. 46. P. 1–176.
- Taraschewski H. Acanthocephala (thorny or spiny-headed worms) // Marine parasitology. Ed. K. Rohde. 2005. P. 116–121.
- Taraschewski H., Hofmann U. Host-parasite interface of *Filicollis anatis* (Palaeacanthocephala) in domestic ducks // Diseases. Aquat. Organisms. 1991. V. 11. P. 155–162.
- Taraschewski H., Mackenstedt U. Autoradiographic and morphological investigations on the uptake and incorporation of tritiated lysin by acanthocephalans // Parasit. Research. 1991. V. 77. P. 536–541.
- Thieltges D.W., Hussel B., Baeckgarad H. Endoparasites in common eiders *Somateria mollissima* from birds killed by an oil spill in the northern Wadden Sea // J. Sea Research. 2006. V. 55. P. 301–308.
- 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. V. 42. № 2. P. 307–315.

The Peculiarities of Parasiting *Polymorphus phippsi* (Palaeacanthocephala: Polymorphidae) in the Intestines of Seabirds in the Barents Sea

M. M. Kuklina^{1, #} and V. V. Kuklin¹

¹Murmansk Marine Biological Institute RAS, Vladimirskaia str. 17, Murmansk, 183010 Russia

[#]e-mail: MM_Kuklina@mail.ru

Aspects of localization, physiology of digestion and relationships with the final hosts of the acanthocephalan *Polymorphus phippsi* (Kostylew, 1922) (Palaeacanthocephala: Polymorphidae) from the intestines of seabirds (common eider *Somateria mollissima* (Linnaeus, 1758), comb eider *Somateria spectabilis* (Linnaeus, 1758) and herring gull *Larus argentatus* (Pontoppidan, 1763) from various regions of the Barents Sea are examined. It was established that *P. phippsi* parasitizes in the distal small intestine of birds. The invasion intensity in common eider is 82 ± 35.2 (5–282) specimens, in comb eider – 31.5 ± 18.9 (1–115), in chicks of herring gull – 2.4 ± 0.4 (1–4). The membrane digestion processes involving proteases and glycosidases occurring on the surface of the tegument of *P. phippsi* were noted. It is shown that the proteases activity increases at the sites of attachment of acanthocephalans in the intestinal mucosa of birds, and the intensity of the processes of cavity and membrane digestion with the participation of proteases and glycosidases increases.

Keywords: acanthocephalans, seabirds, digestion, proteases, glycosidases