

УДК 598.2:576.895.1+591.111.1

## ОСОБЕННОСТИ ЛОКАЛИЗАЦИИ ЛЕНТОЧНЫХ ЧЕРВЕЙ В ТОНКОМ КИШЕЧНИКЕ СЕРЕБРИСТОЙ ЧАЙКИ (*LARUS ARGENTATUS*)

© 2019 г. М. М. Куклина<sup>1</sup>, \*, В. В. Куклин<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН,  
Мурманск 183010, Россия

\*e-mail: kuklina@mmbi.info

Поступила в редакцию 02.03.2018 г.

После доработки 06.06.2018 г.

Принята к публикации 19.07.2018 г.

Исследовано распределение пяти видов ленточных червей (Cestoda) вдоль тонкого кишечника серебристой чайки (*Larus argentatus*) в Баренцевоморском регионе. Установлено, что *Alcataenia dominicana* (Dilepididae), *Tetrabothrius erostris* (Tetrabothriidae), *Microsomacanthus ductilis* (Hymenolepididae) чаще всего паразитируют в проксимальном отделе, *Wardium cirrosa* (Aploparaksidae) – в дистальном отделе кишечника. В медиальном отделе все вышеперечисленные виды червей локализуются гораздо реже, но при этом здесь обычно встречается *Diphyllobothrium dendriticum* (Diphyllobothriidae). Представлены морфо-физиологические характеристики кишечника чаек как среды обитания паразитов и параметры обмена веществ цестод. Установлена зависимость изменения показателей заражения *A. dominicana*, *T. erostris* и *M. ductilis* вдоль кишечника от активности протеаз и интенсивности процессов пищеварения с участием этих ферментов. Показано, что локализация *D. dendriticum* в медиальном отделе кишечника связана с активностью гликозидаз. Для *W. cirrosa* определена достоверная отрицательная корреляция между динамикой интенсивности инвазии цестодами и активностью пищеварительных ферментов (как протеаз, так и гликозидаз) вдоль кишечника. Рассчитано, что снижение активности гликозидаз и протеаз в стробиле цестод коррелирует с повышением активностей гликозидаз и протеаз вдоль кишечника серебристых чаек. Выявлены основные причины, определяющие места локализации ленточных червей в кишечнике серебристой чайки.

**Ключевые слова:** *Larus argentatus*, серебристая чайка, кишечник, активность пищеварительных ферментов, ленточные черви

DOI: 10.1134/S0044513419020119

Видовой состав гельминтофауны серебристой чайки (*Larus argentatus*) Баренцева моря богат и разнообразен (Куклин, Кисова, 2007; Куклин, 2017). У птиц, гнездящихся на Мурманском побережье, обнаружен 41 вид паразитических червей (трематод 17, цестод 16, нематод 6, скребней 2) (Куклин, 2017). Из 16 видов ленточных червей наивысшие значения количественных параметров инвазии характерны для цестод: *Alcataenia dominicana* (Dilepididae), *Tetrabothrius erostris* (Tetrabothriidae), *Microsomacanthus ductilis* (Hymenolepididae) и *Wardium cirrosa* (Aploparaksidae). Так, более половины обследованных серебристых чаек из районов Западного Мурмана заражены *T. erostris* (61.11%) и *A. dominicana* (51.81%), а индекс обилия ленточных червей *W. cirrosa* достигает 70.37 экз. (Куклин, 2017). Кроме того, в последние годы в гельминтофауне серебристых чаек Мурманского побережья нередко регистрируется цестода *Diphyllobothrium dendriticum* (Diphyllobothriidae) (Куклина, 2015). При этом и в случаях мо-

ноинвазий, и при комплексном заражении для каждого вида гельминтов характерны отличительные особенности в плане локализации в тех или иных участках пищеварительной системы птиц.

Анализ распределения паразитов в желудочно-кишечном тракте позвоночных животных позволяет определить закономерности их расселения в микронизмах кишечника (MacKenzie, Gibson, 1970; Bush, Holmes, 1986; Haukisalmi et al., 1998). Тонкий кишечник представляет собой среду обитания с относительно благоприятными условиями для комфортного существования ленточных червей, поскольку локализация в этом участке пищеварительного тракта позволяет гельминтам иметь надежный источник нутриентов и постоянные условия среды. Но такой образ жизни имеет и ряд существенных издержек, связанных с воздействием пищеварительных ферментов, активной перистальтикой кишечника и иммунными реакциями хозяина на чужеродную

инвазию. Каждый из этих аспектов может играть определяющую роль при выборе места локализации ленточных червей в том или ином отделе кишечника хозяина. Наряду с этим предыдущие исследования показали, что распределение паразитов в тонкой кишке зависит от рациона питания хозяина, особенностей процессов пищеварения, физико-химических условий в различных отделах кишечника, а также определяется морфологическими и физиологическими особенностями и стадиями зрелости паразитов (Crompton, 1973; Holmes, 1973; Bush, Holmes, 1986; Nayunga, 1991; Naukisalmi et al., 1998). Буш и Холмс предположили, что характер распределения разных видов цестод в тонком кишечнике морской чернети (*Aythya affinis*) обусловлен абсорбционной способностью гельминтов (Bush, Holmes, 1986). Ленточные черви лишены пищеварительной системы, существуют за счет нутриентов хозяина и активно используют его пищеварительные ферменты (Dalton et al., 2004).

Изучение особенностей распределения ленточных червей *A. dominicana*, *T. erostris*, *M. ductilis*, *W. cirrosa* и *D. dendriticum* в тонком кишечнике серебристой чайки, а также выяснение причин, определяющих их выбор, были основными целями поставленного исследования. В данном аспекте рассматривались морфо-физиологические характеристики тонкого кишечника хозяина (серебристой чайки), особенности пищеварения червей, а также их морфология.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При проведении исследований использовался паразитологический материал (цестоды), полученный при обследовании серебристых чаек (*L. argentatus*) ( $n = 83$ ), а также ткани кишечника птиц. Птиц отлавливали на побережье Баренцева моря в ходе береговых экспедиций в период с 2005 по 2015 гг.

Чаек усыпляли с помощью хлороформа, вскрывали, вырезали желудочно-кишечный тракт и отделяли тонкий кишечник, который делили на три равных по длине отдела: проксимальный (передний), медиальный (средний) и дистальный (задний). Каждый отдел помещали на стеклянную поверхность, вскрывали, удаляли химус и собирали крупных гельминтов. Затем с использованием линейки и штангенциркуля измеряли длину и ширину кишечника (до 0.1 см), рассчитывали площадь поверхности ( $\text{см}^2$ ). С помощью скальпеля от мышечного слоя отделяли слизистую оболочку (за исключением отрезков длиной 2 см, которые использовались для биохимического анализа). Слизистую взвешивали (с точностью до 0.1 г) и рассчитывали отношение ее массы к площади поверхности ( $\text{г}/\text{см}^2$ ).

При паразитологическом анализе в кишечнике проводили поиск и подсчет обнаруженных цестод. В дальнейшем изготавливали тотальные микроскопические препараты, по которым производили идентификацию гельминтов. Для каждого вида ленточных червей рассчитывали среднее значение интенсивности инвазии. При этом параметры инвазии для каждого отдела кишечника определялись отдельно.

Одновременно производили отбор проб для биохимического анализа. В качестве материала использовали слизистую оболочку кишечника чаек и стробилы ленточных червей. При изучении процессов мембранного пищеварения, протекающих на пищеварительно-транспортной поверхности кишечника и тегумента цестод, применяли метод последовательной десорбции (Кузьмина, 1976). Для этого отрезки кишечника из разных отделов длиной 2 см и стробилы цестод помещали в 5 мл раствора Рингера для теплокровных животных без глюкозы, встряхивали на ротаторе Multi Bio RS-24 (Латвия) в течение 30 с и получали фракцию  $D_1$ . После чего отрезки кишечника и стробилы ленточных червей помещали в 15 мл раствора Рингера для теплокровных животных без глюкозы и встряхивали в течение 45 мин для получения фракции  $D_2$ . Затем с каждого отрезка кишечника снимали слизистую, взвешивали ее и это значение учитывали при общем расчете массы слизистой. Слизистую и стробилы цестод гомогенизировали в 5 мл раствора Рингера для теплокровных животных без глюкозы, получая гомогенат по каждому материалу (Г). Ферменты, активность которых проявляется во фракции  $D_1$ , локализованы в межворсиночном пространстве и участвуют в полостном пищеварении. Ферменты из фракции  $D_2$  адсорбированы на щеточной кайме энтероцитов кишечника и на поверхности тегумента цестод и участвуют в процессах мембранного пищеварения. Гомогенат слизистой кишечника птиц – это фракция, содержащая прочнофиксированные на энтероцитах ферменты, а гомогенат ленточных червей – фракция, содержащая прочносвязанные с покровами паразитов ферменты и ферменты их внутренних органов. Все полученные пробы замораживали и обрабатывали в лабораторных условиях.

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 дипептидазы КФ 3.4.13.1 – 3.4.13.11) определяли методом Ансона в модификации Л.Н. Алексеевко по приросту тирозина (Anson, 1938; Алексеевко, 1968). В качестве субстрата использовали 1%-ный раствор казеина. Активность протеаз выражали в ммоль тирозина в 1 г ткани за 1 мин. Активность

**Таблица 1.** Интенсивность инвазии (экз.) ленточными червями в отделах тонкого кишечника серебристых чаек

Вид цестод	N	Отделы кишечника		
		проксимальный	медиальный	дистальный
<i>Microsomacanthus ductilis</i>	32	84.1 ± 7.3 <sup>1</sup>	40.3 ± 3.2	—
<i>Alcataenia dominicana</i>	48	45.3 ± 7.0 <sup>1</sup>	8.5 ± 2.0	—
<i>Tetrabothrius erostris</i>	53	30.2 ± 3.7 <sup>1</sup>	13.4 ± 1.8	—
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i>	5	—	1.25 ± 0.25 <sup>1</sup>	—
<i>Wardium cirrosa</i>	41	—	20.6 ± 3.8	228.5 ± 41.5

Примечания. N — количество инвазированных птиц, экз. Прочерк — заражения нет.

<sup>1</sup> Различия достоверны относительно показателей *W. cirrosa* ( $p < 0.05$ ).

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 расщепленного крахмала. Активность гликозидаз выражали в ммоль глюкозы в 1 г ткани за 1 мин. Субстраты приготовлены на растворе Рингера для теплокровных животных.

Результаты исследования представлены в таблицах и на графиках в виде средних значений и их ошибок. Обработка полученных данных выполнена с помощью статистических пакетов программ Microsoft Excel и Statistica 10. Достоверность различий между сравниваемыми величинами оценивали по непараметрическому критерию Уилкоксона. Для установления зависимости между распределением ленточных червей (с учетом интенсивности инвазии) и активностью гликозидаз и протеаз вдоль кишечника серебристых чаек использовали метод корреляционного анализа.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

По результатам паразитологического вскрытия и анализа видового состава цестодофауны серебристых чаек установлено, что из 83 экз. исследованных птиц инвазированы цестодами 76 особей. Отмечено, что *A. dominicana*, *T. erostris* и *M. ductilis* обитают в проксимальном и медиальном отделах кишечника хозяина, *D. dendriticum* — в медиальном, *W. cirrosa* — в медиальном и дистальном (табл. 1). При этом *A. dominicana*, *T. erostris* и *M. ductilis* чаще локализуются в проксимальном отделе, а *W. cirrosa* — в дистальном отделе. Следует отметить, что значения ИИ *W. cirrosa* из дистального отдела превышают ИИ *A. dominicana*, *T. erostris* и *M. ductilis* из проксимального отдела в 5.0, 7.6 и 2.7 раза соответственно ( $p < 0.05$ ).

Из общего числа обследованных птиц у 9 особей зафиксированы моноинвазии *T. erostris*, у пяти — *A. dominicana*, у трех — *M. ductilis*, у четырех — *W. cirrosa*. Максимальные значения ИИ цестодами

*A. dominicana*, *T. erostris*, *M. ductilis* зарегистрированы в проксимальном отделе, а наивысшие параметры ИИ *W. cirrosa* — в дистальном. Распределение червей при моноинвазиях с учетом их ИИ представлен на рис. 1 (А–Г). Одновременное паразитирование четырех вышеперечисленных видов червей отмечено у 8 особей серебристых чаек. У остальных птиц зафиксированы разнообразные варианты смешанного заражения. Следует отметить, что у серебристых чаек с моноинвазиями и при смешанном заражении четырьмя видами цестод распределение гельминтов вдоль кишечника хозяина не изменяется (рис. 1, Д). Установлено, что все четыре вида червей встречаются и в медиальном отделе, но значения ИИ в указанном участке невысоки.

Для сравнительного анализа в качестве контрольных значений использовали показатели серебристых чаек ( $n = 7$ ), свободных от инвазии паразитами. Морфо-физиологические параметры тонкого кишечника таких птиц представлены в табл. 2. Отмечено, что у них масса слизистой и площадь поверхности кишечника уменьшаются в проксимально-дистальном направлении. Так, масса слизистой и площадь поверхности из дистального отдела ниже (в 2.4 и 1.6 раза соответственно) аналогичных показателей проксимального отдела кишечника ( $p < 0.05$ ). Активность пищеварительных ферментов вдоль тонкого кишечника распределена иначе. Суммарная АГ имеет максимальное значение в медиальном отделе, а суммарная АП — в проксимальном отделе кишечника. В дистальном отделе кишечника птиц значения АГ и АП минимальны ( $p < 0.05$ ). Процессы полостного ( $D_1$ ) и мембранного ( $D_2$ ) пищеварения с участием ферментов гидролиза углеводов наиболее интенсивно протекают на поверхности кишечника в медиальном отделе ( $p < 0.05$ ). В то же время наличие вышеуказанных процессов в дистальном отделе кишечника не обнаружено. Полостное пищеварение ( $D_1$ ) с участием ферментов гидролиза белков и примерно с одинаковой интенсивностью зафиксировано во всех отделах тонкого кишечника. Значения АП при мембран-

**Таблица 2.** Морфо-физиологические характеристики тонкого кишечника серебристых чаек, свободных от инвазии гельминтами

Показатель	Отделы кишечника		
	проксимальный	медиальный	дистальный
Масса слизистой кишечника, г	6.31 ± 0.49	4.01 ± 0.22 <sup>1</sup>	2.58 ± 0.14 <sup>1</sup>
Длина отделов кишечника, см	38.3 ± 0.9	38.2 ± 0.9	42.9 ± 1.5
Площадь поверхности кишечника, см <sup>2</sup>	107.24 ± 3.4	80.22 ± 2.7	68.62 ± 2.1 <sup>1</sup>
Отношение массы слизистой к площади поверхности кишечника, г/см <sup>2</sup>	0.059 ± 0.006	0.05 ± 0.007	0.037 ± 0.001 <sup>1</sup>
Активность гликозидаз, ммоль глюкозы/г мин			
Д <sub>1</sub>	0.95 ± 0.05	2.7 ± 0.3 <sup>1</sup>	0
Д <sub>2</sub>	0.4 ± 0.04	0.84 ± 0.012 <sup>1</sup>	0
Г	3.9 ± 0.8	2.5 ± 0.17	2.9 ± 0.2
Сумма	5.2 ± 0.49	5.9 ± 0.3	2.9 ± 0.2 <sup>1</sup>
Активность протеаз, ммоль тирозина/г мин			
Д <sub>1</sub>	1.2 ± 0.1	1.2 ± 0.1	1.1 ± 0.15
Д <sub>2</sub>	1.8 ± 0.12	1.7 ± 0.17	0.83 ± 0.08 <sup>1</sup>
Г	0.38 ± 0.03	0.3 ± 0.03	0.11 ± 0.01 <sup>1</sup>
Сумма	3.4 ± 0.08	3.2 ± 0.09	2.0 ± 0.2 <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Различия достоверны относительно параметров проксимального отдела ( $p < 0.05$ ).

ном пищеварении (Д<sub>2</sub>) были максимальными в проксимальном и медиальном отделах и в 2.2 раза превышали аналогичные параметры, характерные для дистального отдела ( $p < 0.05$ ).

Корреляционный анализ между параметрами птиц, свободных от инвазии, и распределением цестод разных видов при моноинвазиях позволил выявить ряд статистически достоверных закономерностей, которые могут иметь значение при выборе гельминтами мест для локализации. Показано, что существует положительная корреляция между увеличением массы слизистой кишечника и активностью протеаз с одной стороны, и повышением значений ИИ ленточными червями *A. dominicana*, *T. erostris* и *M. ductilis* с другой ( $r = 0.63$ ,  $r = 0.75$ ,  $r = 0.8$  соответственно,  $p < 0.05$ ). Кроме того, установлено наличие зависимости между величиной ИИ *A. dominicana*, *T. erostris* и *M. ductilis* в кишечнике чаек и интенсивностью полостного ( $r = 0.72$ ,  $r = 0.52$ ,  $r = 0.66$  соответственно,  $p < 0.05$ ) и мембранного ( $r = 0.78$ ,  $r = 0.6$ ,  $r = 0.72$  соответственно,  $p < 0.05$ ) пищеварения с участием ферментов гидролиза белков. Для *W. cirrosa* выявлена достоверная отрицательная корреляция (при повышении ИИ уменьшается масса слизистой вдоль кишечника и снижается активность пищеварительных ферментов (как протеаз, так и гликозидаз) ( $r = -0.91$ ,  $r = -0.97$ ,  $r = -0.99$  соответственно,  $p < 0.05$ ). В то же время установлено, что активность гликозидаз была макси-

мальной в медиальном отделе, и именно в этом участке кишечника обычно паразитируют *D. dendriticum* ( $r = 0.68$ ,  $p < 0.05$ ). Аналогичная закономерность по отношению к дифиллоботридам выявлена для интенсивности процессов полостного ( $r = 0.94$ ,  $p < 0.05$ ) и мембранного пищеварения с участием ферментов гидролиза углеводов ( $r = 0.88$ ,  $p < 0.05$ ).

Результаты исследования пищеварительной активности ферментов, локализующихся в стробиле ленточных червей и на поверхности их тегумента, представлены в табл. 3. Установлено, что активность гликозидаз и протеаз в стробиле цестод (Г) *A. dominicana*, *T. erostris*, *M. ductilis* и *D. dendriticum* ниже аналогичных показателей у *W. cirrosa* ( $p < 0.05$ ). При этом минимальные значения активности пищеварительных ферментов зарегистрированы в стробиле *D. dendriticum*. Так, АГ у *D. dendriticum* в среднем ниже в 1.8 раза АГ цестод из проксимального отдела кишечника (*A. dominicana*, *T. erostris*, *M. ductilis*) и в 2.9 раза ниже АГ *W. cirrosa* ( $p < 0.05$ ). Аналогичные различия отмечены и при изучении АП в стробиле *D. dendriticum* ( $p < 0.05$ ). Активности пищеварительных ферментов в стробиле трех видов ленточных червей, паразитирующих в проксимальном отделе (*A. dominicana*, *T. erostris*, *M. ductilis*), не имеют достоверных различий. Установлено, что процессы мембранного пищеварения (Д<sub>2</sub>) с участием ферментов гидролиза углеводов на поверх-

**Таблица 3.** Активность гликозидаз и протеаз во фракциях, десорбированных с тегумента ленточных червей и в гомогенате их стробил

Вид цестод	Отдел кишечника	Д <sub>2</sub>	Г
<i>Microsomacanthus ductilis</i>	Проксимальный	$\frac{0.026 \pm 0.001}{0.84 \pm 0.1^1}$	$\frac{0.6 \pm 0.09^{1,2}}{0.36 \pm 0.023^{1,2}}$
<i>Alcaetania dominicana</i>	Проксимальный	$\frac{0.053 \pm 0.001^1}{1.3 \pm 0.09^1}$	$\frac{0.5 \pm 0.12^{1,2}}{0.44 \pm 0.12^{1,2}}$
<i>Tetraphobothrius erostris</i>	Проксимальный	$\frac{0.046 \pm 0.001^1}{0.53 \pm 0.001^1}$	$\frac{0.56 \pm 0.04^{1,2}}{0.52 \pm 0.2^{1,2}}$
<i>Diphylobothrium dendriticum</i>	Медиальный	$\frac{0.02 \pm 0.001}{0.155 \pm 0.001}$	$\frac{0.3 \pm 0.03^2}{0.29 \pm 0.01^2}$
<i>Wardium cirrosa</i>	Дистальный	$\frac{0}{0.84 \pm 0.02^1}$	$\frac{0.87 \pm 0.07^1}{0.77 \pm 0.06^1}$

Примечания. Над чертой – значения активности гликозидаз (ммоль глюкозы/г мин), под чертой – значения активности протеаз (ммоль тирозина/г мин).

<sup>1</sup> Различия достоверны относительно показателей *D. dendriticum* ( $p < 0.05$ ).

<sup>2</sup> Различия достоверны относительно показателей *W. cirrosa* ( $p < 0.05$ ).

ности тегумента *W. cirrosa* отсутствуют. В то же время интенсивность процессов мембранного пищеварения с участием ферментов белкового обмена на поверхности тегумента *W. cirrosa* не имеет статистически достоверных отличий от аналогичных параметров у цестод, паразитирующих в проксимальном отделе. На поверхности тегумента *D. dendriticum* процессы мембранного пищеварения с участием гликозидаз и протеаз протекают с наименьшей активностью по сравнению с аналогичными параметрами остальных цестод ( $p < 0.05$ ). Снижение активности гликозидаз и протеаз в стробиле червей коррелируют с повышением активностей гликозидаз и протеаз вдоль кишечника серебрястых чаек ( $r = -0.97$ ,  $r = -0.9$  соответственно,  $p < 0.05$ ).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Исследователи неоднократно обращались к анализу локализации гельминтов в желудочно-кишечном тракте позвоночных животных (рыб, птиц, млекопитающих). Но лишь некоторые работы посвящены изучению распределения ленточных червей в кишечнике хозяина в зависимости от морфологических и физиологических характеристик пищеварительного тракта, а также биологии самих паразитов (Извекова и др., 2011; Mettrick, Dunkley, 1969; Hopkins, 1970; Laurie, 1971; McVicar, 1979; Mettrick, 1980; Sukhdeo, Mettrick, 1984; Naukisalmi et al., 1998; Friggens, Brown, 2005; Ribas et al., 2009). Наиболее полно в этом аспекте изучены цестоды *Hymenolepis diminuta* из тонкого кишечника крыс. Установлено, что локализация *H. diminuta* определяется пищевым рационом хозяина, физиологическими

особенностями пищеварения, а также стадией зрелости червей и интенсивностью инвазии (Mettrick, Dunkley, 1969; Hopkins, 1970; Mettrick, 1980; Sukhdeo, Mettrick, 1984). Ряд исследований посвящен гельминтам хрящевых рыб из природных популяций (Laurie, 1971; McVicar, 1979; Friggens, Brown, 2005). Установлено, что специфика выбора места обитания в кишечнике химеры (*Hydrolagus colliei*) у двух видов цестод – *Gyrocotyle fimbriata* и *G. parvispinosa* – обусловлена способностью гельминтов абсорбировать моносахариды с различной скоростью (Laurie, 1971). Также показано, что распределение цестод в спиральном клапане у кукушкиного ската (*Raja naevus*) определяется дорсально-вентральной ориентацией кишечника в полости тела, особенностями анатомического строения кишечника, кислотностью среды, градиентом углеводов и внутривидовым взаимодействием ленточных червей (McVicar, 1979). По результатам работ, посвященных изучению зависимости размера тела цестод от градиента нутриентов в тонком кишечнике землероек, полевок и леммингов, предложена модель распределения энергии (Naukisalmi et al., 1998). Наряду с этим показано, что локализация цестод *Caryophyllaeus laticeps* в кишечнике леща (*Abramis brama*) не зависит от изменения уровней активности пищеварительных ферментов в слизистой, а места обитания *Taenia parva* в кишечнике обыкновенной генетты (*Genetta genetta*) не определяются их половой зрелостью и стадией развития (Извекова и др., 2011; Ribas et al., 2009).

Как отмечают многие исследователи, распределение ленточных червей в желудочно-кишечном тракте позвоночных животных видоспецифично (Crompton, 1973, 1997; Bush, Holmes, 1986;

Fruggens, Brown, 2005). На основании полученных результатов очевидно, что в кишечнике серебристых чаек исследованные виды паразитов занимают определенные ниши. Проксимальный отдел кишечника чаек представляет собой место локализации трех видов цестод — *A. dominicana*, *T. erostris*, *M. ductilis*, а дистальный отдел — для *W. cirrosa*. В медиальном отделе паразитируют главным образом крупные особи *D. dendriticum*, а также гельминты, обычно приуроченные к проксимальному либо дистальному отделам, но с низкими показателями ИИ. Видимо, существует несколько возможных причин, определяющих местоположение цестод в кишечнике серебристых чаек.

Кишечник позвоночных животных для паразитов вообще и для ленточных червей в частности представляет собой среду существования, строго ограниченную по объему и условиями обитания (Holmes, 1973). Кромптон и Меттрик свои заключения об особенностях распределения гельминтов в кишечнике позвоночных животных основывали на предположении о том, что среда кишечника в целом представляет собой сложный линейный градиент условий и параметров (Crompton, 1973; Mettrick, 1980). Они предполагали существование различий в степени развития мускулатуры кишечной стенки, структуре поверхности слизистой оболочки и изменений ее физико-химических свойств вдоль длины кишечника. В данном случае для тонкого кишечника серебристых чаек отмечены изменения массы слизистой и площади поверхности в проксимально-дистальном направлении. По направлению от проксимального отдела кишечника к дистальному отделу снижается и толщина слоя слизистой, и диаметр просвета кишечника. Активность пищеварительных ферментов зарегистрирована во всех отделах кишечника чаек, однако в проксимально-дистальном направлении отмечен градиент снижения активности протеаз. Вместе с тем аналогичной тенденции в распределении активности гликозидаз не обнаружено: максимальные значения этих ферментов установлены для медиального отдела.

Исследователи по итогам ранее проведенных работ неоднократно отмечали, что основную роль при выборе гельминтами мест локализации играют доступность питательных веществ и ферментов хозяина (Crompton, 1973; Mettrick, 1980; Bush, Holmes, 1986; Naukisalmi et al., 1998). Безусловно, проксимальный отдел кишечника богат нутриентами, и это способствует комфортному существованию ленточных червей, но одновременно именно в этом отделе моторика кишечника наиболее интенсивна (Crompton, 1973; Duke, 1997). Сравнительный анализ показал, что местоположение цестод *A. dominicana*, *T. erostris* и *M. ductilis* коррелирует с наличием толстого слоя слизистой,

активностью ферментов гидролиза белков, а также интенсивностью полостного и мембранного пищеварения. В то же время, согласно полученным результатам, медиальный отдел кишечника серебристой чайки представляет собой комфортную нишу для паразитирования *D. dendriticum* — возможно, благодаря высокой активности ферментов углеводного обмена в этом участке кишечника. Для отдела, где локализуется *W. cirrosa*, характерны тонкий слой слизистой, низкая активность пищеварительных ферментов, отсутствие процессов полостного и мембранного пищеварения с участием гликозидаз. Таким образом, из пяти исследованных видов цестод характер локализации лишь трех (*A. dominicana*, *T. erostris*, *M. ductilis*) соответствует общепринятым понятиям о месте выбора гельминтами наиболее комфортных ниш в кишечнике позвоночных животных, обусловленных близостью к питательным веществам хозяина и высокой активностью пищеварительных ферментов.

Несколько иной подход к объяснению выбора мест локализации паразитов в тонком кишечнике позвоночных животных предложили Буш и Холмс (Bush, Holmes, 1986). При изучении гельминтофауны морской чернети (*A. affinis*) они условно разделили цестод на две группы с учетом их способности адсорбировать ферменты хозяина и поглощать его нутриенты. Исследователи выделили слабых и сильных абсорбентов. Слабые абсорбенты — мелкие цестоды из семейства Hymenolepididae и крупные неполовозрелые лентецы — паразитируют преимущественно в проксимальном отделе. Сильные абсорбенты — крупные ленточные черви из семейства Dilepididae — встречаются главным образом в медиальном отделе. С учетом морфологических характеристик ленточных червей из кишечника серебристой чайки, обнаруженных в ходе настоящего исследования, проведен анализ распределения указанных паразитов согласно классификации Буша и Холмса. Мелких цестод *M. ductilis* из проксимального отдела, принадлежащих к сем. Hymenolepididae, можно с уверенностью отнести к слабым абсорбентам. Небольшие размеры этих гельминтов отвечают основному требованию (табл. 4). По сравнению с *M. ductilis* размеры ленточных червей *A. dominicana* и *T. erostris* были крупные, но они значительно уступают морфометрическим параметрам *D. dendriticum*. С учетом этого обстоятельства можно предположить, что неполовозрелые особи *A. dominicana* и *T. erostris* локализуются в проксимальном отделе, а по мере роста и созревания перемещаются в медиальный отдел. Аналогичная тенденция описана ранее для *Fimbriaria fasciolaris* из тонкого кишечника морской чернети (*A. affinis*) (Bush, Holmes, 1986).

В соответствии с классификацией Буша и Холмса *D. dendriticum*, как сильный абсорбент,

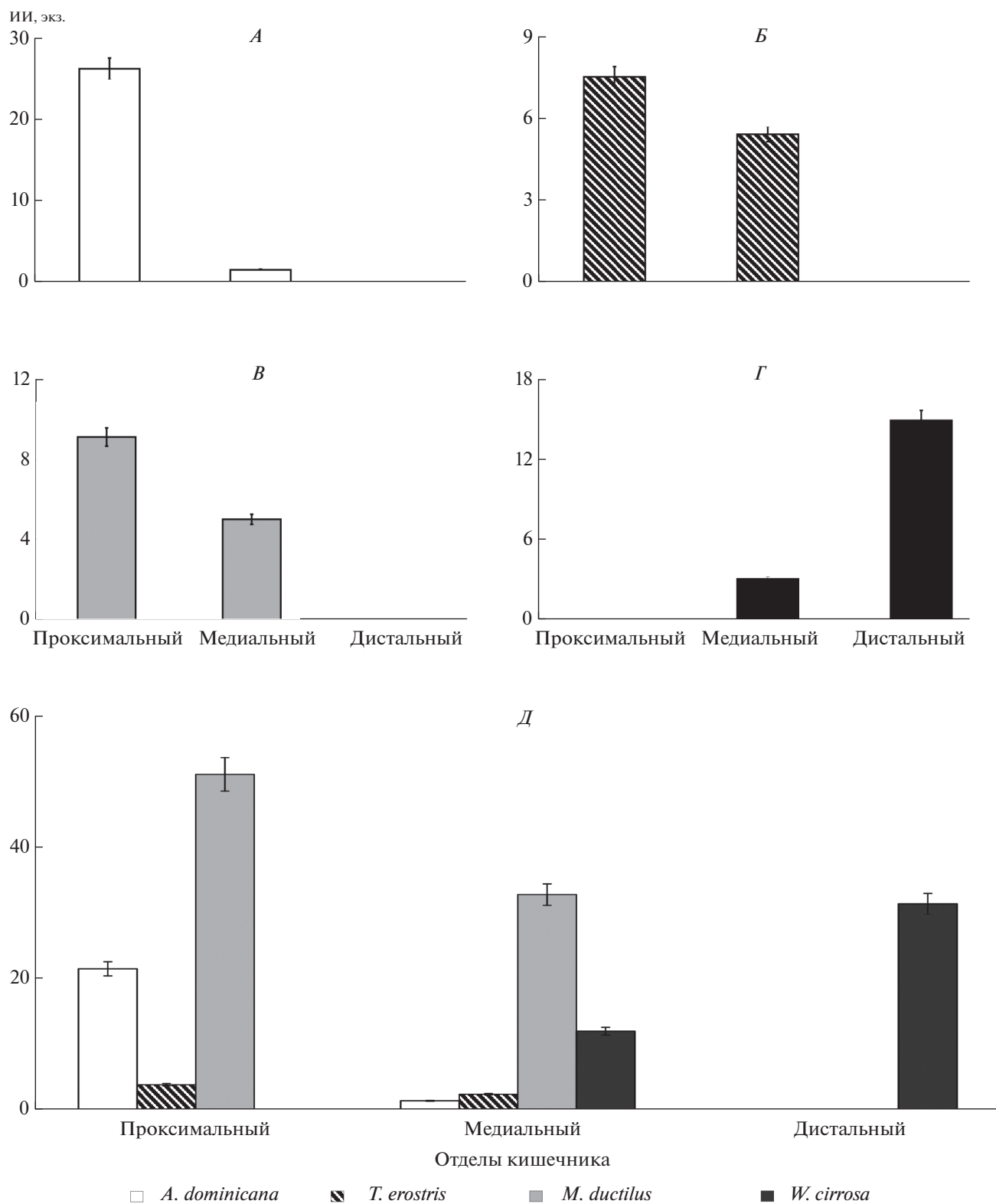
**Таблица 4.** Морфологические характеристики ленточных червей, паразитирующих у серебристых чаек Баренцева моря

Вид цестод	Длина стробилы, мм	Диаметр сколекса, мм	Прикрепительный аппарат	Источник
<i>Microsomacanthus ductilis</i>	15–25	0.18–0.28	Четыре присоски, 10 крючьев длиной 0.034–0.04 мм	Ryzhikov et al., 1985; наши данные
<i>Alcaetania dominicana</i>	20–100	0.39–0.62	Четыре присоски, 20–22 крючьев длиной 0.034–0.038 мм	Ryzhikov et al., 1985; наши данные
<i>Tetrabothrius erostris</i>	80–250	0.26–0.49	Четыре ботридии размером 0.25 × 0.12 мм	Темирова, Скрыбин, 1978; Ryzhikov et al., 1985; наши данные
<i>Diphylobothrium dendriticum</i>	390–1000	1.0–1.68	Две ботрии размером 1.68 × 0.65 мм	Фрезе, 1977; Делямуре и др., 1985; наши данные
<i>Wardium cirrosa</i>	100–180	0.18–0.21	Четыре присоски, 10 крючьев длиной 0.022–0.024 мм	Бондаренко, Контримавичус, 2006; наши данные

локализуется преимущественно в медиальном отделе кишечника птиц. Плероцеркоиды дифиллоботриид попадают в кишечник птиц и с прямым током пищевых масс перемещаются в дистальный отдел кишечника (Фрезе, 1977). По мере роста и развития дифиллоботрииды достигают медиального отдела, который для этих цестод представляет собой нишу с максимально комфортными условиями обитания. Высокая активность гликозидаз хозяина и небольшое число конкурентов за пищевые ресурсы со стороны других видов червей обеспечивают быстрый рост и развитие *D. dendriticum* в кишечнике серебристой чайки. Согласно экспериментальным данным, на 6-е сутки развития длина червя достигает 41–61 см, а на 16-е сутки – > 1 м (Фрезе, 1977). Более того, обитание в медиальном отделе чаек предохраняет дифиллоботриид от последствий обратной перистальтики проксимального отдела кишечника, которая, по мнению ряда авторов, существенно воздействует на успешность развития многих видов червей в желудочно-кишечном тракте птиц (Crompton, Nesheim, 1976; Duke, 1997). По всей вероятности, эта физиологическая особенность птиц может представлять определенную угрозу как для целостности стробил дифиллоботриид в связи с их крупными размерами, так и для их стабильной локализации в кишечнике хозяина, поскольку эти цестоды не имеют надежных органов прикрепления – присосок, крючьев и хоботка (табл. 4). Следует отметить, что *D. dendriticum* у млекопитающих обычно обнаруживается в проксимальном отделе кишечника, а у птиц такое наблюдается лишь при высокой интенсивности инвазии (Пронина и др., 2009).

Выбор места локализации *W. cirrosa* – дистальный отдел кишечника серебристых чаек – не укладывается в схемы и классификации, предложенные ранее (Crompton, 1973; Mettrick, 1980;

Bush, Holmes, 1986). Однако, например, при изучении миграции ленточных червей *Raillietina georgiensis* в тонком кишечнике индюков исследователи отмечали, что именно в дистальном отделе более стабильные условия для жизнедеятельности (Crompton, Nesheim, 1976). Известно, что у всех птиц существует градиент движения пищевых масс вдоль кишечника с более сильной перистальтикой в проксимальном отделе по сравнению с дистальным (Duke, 1989). В результате исследования установлено, что дистальный отдел кишечника серебристых чаек характеризуется небольшим слоем слизистой, низкой активностью пищеварительных ферментов и невысокой интенсивностью процессов пищеварения. На основании имеющихся данных можно сделать предположение, что *W. cirrosa*, паразитируя в дистальном отделе кишечника, обладает рядом преимуществ перед другими видами цестод из проксимальных и медиальных отделов. С одной стороны, низкая активность ферментов хозяина снижает степень их воздействия на стробилы червей. С другой стороны, конкуренция за пищевые ресурсы хозяина со стороны других видов паразитов отсутствует. Более того, сравнительный анализ показал, что из всех исследованных цестод, паразитирующих в кишечнике серебристой чайки, для стробил *W. cirrosa* характерна наиболее высокая активность гликозидаз и протеаз (табл. 3). Кроме того, прикрепительный аппарат у *W. cirrosa* обладает скромными возможностями для закоривания в стенке кишечника (табл. 4). Но при этом даже небольшой сколекс с 10 мелкими крючьями и четырьмя присосками способен закрепиться в тонком слое слизистой, а слабая моторика кишечника дает возможность надежно удержаться в месте прикрепления. Показано, что со снижением массы слизистой вдоль кишечника птиц увеличивается индекс обилия червей *W. cirrosa*. Видимо,



**Рис. 1.** Распределение ленточных червей по отделам тонкого кишечника серебристых чаек при моноинвазиях *A. dominicana* (А), *T. erostris* (Б), *M. ductilis* (В), *W. cirrosa* (Г) и при смешанном заражении одновременно четырьмя видами (Д).



благодаря этим обстоятельствам показатели зараженности серебристых чаек указанными цестодами весьма высоки. Из 83 особей серебристых чаек 41 птица была инвазирована *W. cirrosa*, а ИИ *W. cirrosa* в дистальном отделе значительно превышает показатели других видов цестод, локализующихся в проксимальном и медиальном отделах.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Массовые виды ленточных червей занимают определенные ниши в тонком кишечнике серебристых чаек, гнездящихся на Мурманском побережье. Максимальные значения инвазии для *A. dominicana*, *T. erostris* и *M. ductilis* зарегистрированы в проксимальном отделе, для *W. cirrosa* — в дистальном отделе. В медиальном отделе кишечника вышеперечисленные виды гельминтов также встречаются, но показатели ИИ у них в этом отделе намного ниже. При этом в медиальном отделе нередко отмечается инвазия крупными цестодами *D. dendriticum*. Причины, определяющие локализацию паразитов, носят комплексный характер. Высокие показатели заражения *A. dominicana*, *T. erostris* и *M. ductilis* в проксимальном отделе кишечника чаек обусловлены близостью питательных веществ, активностью пищеварительных ферментов и интенсивностью процессов пищеварения с их участием. Локализация крупных ленточных червей *D. dendriticum* в медиальном отделе, по-видимому, связана с высокой активностью ферментов гидролиза углеводов и незначительной перистальтикой стенок кишечника. Небольшая толщина слизистой в дистальном отделе кишечника, а также морфо-физиологические особенности *W. cirrosa* (маленький сколекс при относительно крупных размерах стробил, высокие активности собственных пищеварительных ферментов) способствуют комфортному существованию указанных цестод в дистальном отделе тонкого кишечника.

### БЛАГОДАРНОСТИ

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

Работа выполнена в рамках государственного задания ММБИ КНЦ РАН.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Л.Н., 1968. Определение активности протеиназы по расщеплению белковых субстратов // Современные методы в биохимии. Т. 2. М.: Медицина. С. 117.

- Бондаренко С.К., Контримавичус В.Л., 2006. Аппо-раксиды диких и домашних птиц. Основы цестодологии. М.: Наука. 443 с.
- Делямуре С.Л., Скрябин А.С., Сердюков А.М., 1985. Основы цестодологии. Дифиллоботрииды — ленточные гельминты человека, млекопитающих и птиц. М.: Наука. 199 с.
- Извекова Г.И., Соловьев М.М., Извеков Е.И., 2011. Влияние *Saryophyllaeus laticeps* (Cestoda, Caryophyllidea) на активность пищеварительных ферментов // Известия РАН. Серия биологическая. № 1. С. 61–67.
- Кузьмина В.В., 1976. Применение метода последовательной десорбции  $\alpha$ -амилазы с отрезка кишки при изучении мембранного пищеварения у рыб // Вопросы ихтиологии. Т. 16. № 5. С. 944–946.
- Куклин В.В., 2017. Комплексный и сравнительный анализ гельминтофауны массовых видов колониальных морских птиц Мурманского побережья // Зоологический журнал. Т. 96. № 1. С. 3–20.
- Куклин В.В., Кисова Н.Е., 2007. Гельминты чаек рода *Larus* Баренцева моря // Вестник Южного Научного Центра. Т. 3. № 2. С. 64–71.
- Куклина М.М., 2015. Взаимоотношения в системе паразит–хозяин на примере *Diphyllobothrium dendriticum* (Cestoda: Diphyllobothriidae) — серебристая чайка *Larus argentatus* // Доклады Академии Наук. Т. 463. № 1. С. 116–119.
- Пронина С.В., Мазур О.Е., Пронин Н.М., Комарова Е.В., Качина Е.А., 2009. Патоморфология органов пищеварительной системы дефинитивных хозяев при инвазии ленточком чаечным *Diphyllobothrium dendriticum* в эксперименте // Ветеринарная медицина и морфология животных. Т. 16. № 3. С. 14–19.
- Темирова С.И., Скрябин А.С., 1978. Основы цестодологии. Т. IX. Тетработриаты и мезоцестоидаты — ленточные гельминты птиц и млекопитающих. М.: Наука. 231 с.
- Уголев А.М., Иезуитова Н.Н., 1969. Определение активности инвертазы и других дисахаридаз // Исследование пищеварительного аппарата у человека (обзор современных методов). Л.: Наука. С. 187–192.
- Фрезе В.И., 1977. Лентецы Европы (экспериментальное изучение полиморфизма) // Цестоды и трематоды (морфология, систематика и экология). Труды ГЕЛАН. Т. 27. М.: Наука. С. 174–204.
- Anson M., 1938. The estimation of pepsin, tripsin, papain and cathepsin with hemoglobin // Journal of General Physiology. V. 22. № 1. P. 79–89.
- Bush A.O., Holmes J.C., 1986. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: an interactive community // Canadian Journal of Zoology. V. 64. P. 142–152.
- Crompton D.T.W., 1973. The sites occupied by some parasitic helminths in the alimentary tract of vertebrates // Biological Reviews. V. 48. P. 27–83.
- Crompton D.T.W., 1997. Birds as habitat for parasites // Host-parasites evolution general principles and avian models. Oxford: Oxford University Press. P. 252–270.
- Crompton D.T.W., Nesheim M.C., 1976. Host-parasite relationships in the alimentary tract of domestic birds // Advances in Parasitology. V. 14. P. 95–194.

- Dalton J.P., Skelly P., Halton D.W., 2004. Role of the tegument and gut in nutrient uptake by parasitic platyhelminths // Canadian Journal of Zoology. V. 82. P. 211–232.
- Duke G.E., 1989. Avian gastrointestinal motor function // Handbook of Physiology – The Gastrointestinal System. Part 2. Bethesda, MD: American Physiological Society. P. 1283–1300.
- Duke G.E., 1997. Gastrointestinal physiology and nutrition in wild birds // Proceedings of the Nutrition Society. V. 56. P. 1049–1056.
- Friggens M.M., Brown J.H., 2005. Niche partitioning in the cestode communities of the elasmobranchs // OIKOS. V. 108. P. 76–84.
- Haukisalmi V., Heino M., Kaitala V., 1998. Body size variation in tapeworms (Cestoda): adaptation to intestinal gradients? // OIKOS. V. 83. P. 152–160.
- Hayunga E.G., 1991. Morphological adaptations of intestinal helminths // The Journal of Parasitology. V. 77. I. 6. P. 865–873.
- Holmes J.C., 1973. Site selection by parasitic helminths: interspecific interactions, site segregation, and their importance to the development of helminths communities // Canadian Journal of Zoology. V. 51. P. 333–347.
- Hopkins C.A., 1970. Location-specificity in adult tapeworms with special reference to *Hymenolepis diminuta* in the rat // The Journal of Parasitology. V. 56. P. 561–564.
- Laurie J.S., 1971. Carbohydrate absorption by *Gyrocotyle fimbriata* и *Gyrocotyle parvispinosa* (Platyhelminthes) // Experimental Parasitology. V. 29. P. 375–385.
- MacKenzie K., Gibson D.I., 1970. Ecological studies of some parasites of plaice, *Pleuronectes platessa* L., and flounder, *Platichthys flesus* (L.) // Symposium of the British Society for Parasitology. V. 8. P. 1–42.
- McVicar A.H., 1979. The distribution of cestodes within the spiral intestine of *Raja naevus* Muller & Henle // International Journal for Parasitology. V. 9. P. 165–176.
- Metrick D.F., 1980. The intestine as an environment for *Hymenolepis diminuta* // Biology of the tapeworm *Hymenolepis diminuta*. New York: Academic Press. P. 281–356.
- Metrick D.F., Dunkley L.C., 1969. Variation in the size and position of *Hymenolepis diminuta* (Cestoda: Cyclophylidae) within the rat intestine // Canadian Journal of Zoology. V. 47. P. 1091–1101.
- Ribas A., Feliu C., Casanova J.C., 2009. Distribution of the cestode *Taenia parva* (Taeniidae) along the digestive tract of the common genet (*Genetta genetta*) // Helminthologia. V. 46. P. 35–38.
- Ryzhikov K.M., Rusavy B., Khokhlova I.G., Tolkatchova L.M., Kornychin V.V., 1985. Helminths of fish-eating birds of the palaeartic region II. Prague: Publ. House Czechoslovak Acad. Sci. 412 p.
- Sukhdeo M.V.K., Metrick D.F., 1984. Migrational responses of *Hymenolepis diminuta* to surgical alteration of gastrointestinal secretions // Parasitology. V. 88. P. 421–430.

## PECULIARITIES OF THE LOCALIZATION OF TAPEWORMS IN THE INTESTINE OF HERRING GULLS (*LARUS ARGENTATUS*)

M. M. Kuklina<sup>a</sup>, \* and V. V. Kuklin<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Murmansk Marine Biological Institute, Murmansk 183010, Russia

\*e-mail: kuklina@mmbi.info

The distribution of five species of tapeworms (Cestoda) along the intestine of herring gulls in the Barents Sea was studied. *Alcataenia dominicana* (Dilepididae), *Tetrabothrius erostris* (Tetrabothriidae), *Microsomacanthus ductilis* (Hymenolepididae) were determined to often parasitize the proximal department of the intestine, while *Wardium cirrosa* (Aploparaksidae) preferred its distal department. *Diphyllobothrium dendriticum* (Diphyllobothriidae) usually localized in the medial department; all above species of helminthes were also registered in the medial department, but much less often. The morphological and physiological parameters of the herring gull intestine as a habitat for parasites were presented. The length of the intestine, its surface area, mucus mass, and the activities of glycosidases and proteases for every intestine department were also determined. The activities of glycosidases and proteases in the strobile of tapeworms and on the surface of its tegument were measured. Reasons that determined the sites of cestode localization in the intestine of herring gulls were discussed.

**Keywords:** *Larus argentatus*, herring gull, intestine, activities of digestive enzymes, tapeworms