

АКТИВНОСТЬ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ФЕРМЕНТОВ В ТОНКОМ КИШЕЧНИКЕ МОЕВОК *RISSA TRIDACTyla*, ГНЕЗДЯЩИХСЯ НА ПОБЕРЕЖЬЕ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2025 г. М. М. Куклина^{1,*}, В. В. Куклин¹

¹Мурманский морской биологический институт РАН, Мурманск, Россия

*e-mail: MM_Kuklina@mail.ru

Поступила в редакцию 01.11.2024 г.

После доработки 21.01.2025 г.

Принята к публикации 31.01.2025 г.

Исследованы моевки *Rissa tridactyla*, гнездящиеся на Мурманском побережье Баренцева моря. В слизистой оболочке тонкого кишечника птиц измерены активности пищеварительных ферментов (аминопептидазы N, мальтазы и сахаразы). По результатам изучения содержимого желудков определен спектр питания моевок, основу которого составили мойва, молодь трески и ракообразные. При этом у самок преобладали мойва и ракообразные, у самцов — молодь трески. Сравнительный анализ показал, что значения активностей пищеварительных ферментов не имели достоверных различий у самок и самцов. У птиц, в желудках которых обнаружены отолиты трески, мойвы и остатки ракообразных, зарегистрировано повышение активности сахаразы в слизистой оболочке тонкого кишечника по сравнению с активностью пищеварительных ферментов у птиц с пустыми желудками. Также установлен видовой состав гельминтов, паразитирующих в тонком кишечнике моевок, и рассчитаны их показатели инвазии. В передних фрагментах тонкого кишечника птиц зарегистрированы цестоды *Alcataenia larina* и *Tetrabothrius erostris*. В местах локализации *A. larina* повышалась активность аминопептидазы N и снижалась активность мальтазы относительно показателей незараженных моевок.

Ключевые слова: моевка, *Rissa tridactyla*, аминопептидаза N, мальтаза, сахараза, спектр питания, *Alcataenia larina*, *Tetrabothrius erostris*

DOI: 10.31857/S0044452925010059, **EDN:** CGTMTQ

ВВЕДЕНИЕ

Моевки *Rissa tridactyla* относятся к наиболее многочисленным представителям морских колониальных птиц, обитающих на мурманском побережье Баренцева моря [1–3]. Моевки, как и все морские птицы, большую часть своей жизни проводят в море и лишь в период размножения связаны сушей. У моевок, гнездящихся на островах и утесах скал побережья Баренцева моря, этот период длится с марта по август [1, 4]. Для птиц период размножения особенно напряженный и энергозатратный, так как связан с повышенной активностью взрослых особей (воспроизводство, инкубация яиц, вывод потомства и выкармливание птенцов). Многие исследователи отмечали, что в это время у взрослых гнездящихся моевок происходят значительные изменения в физиологическом состоянии [1, 5–11]. В первую очередь отмечается снижение массы тела птиц и внутренних органов [5–8, 11]. Уменьшение массы тела (гипотеза репродуктивного стресса)

авторы объясняли физиологическими изменениями в организме птиц, связанными с интенсивным кормлением птенцов и со снижением возможностями удовлетворять в полной мере свои собственные энергетические потребности [1, 7, 9]. Согласно гипотезе репродуктивного стресса, большая нагрузка на организм гнездящихся птиц приводит к изменению процессов пищеварения и понижению скорости базального метаболизма [7, 9, 11]. Более того, в этот период зафиксировано снижение содержания белка в мышечной ткани и уменьшение жировых запасов [5, 11]. Значительное уменьшение массы печени и почек у гнездящихся моевок также может указывать на некоторые изменения в их метаболизме [6]. С другой стороны, снижение массы тела птиц в период гнездования исследователи рассматривали как адаптацию (гипотеза запрограммированной анорексии), которая повышает успех размножения за счет снижения затрат на полет, а следовательно, и на добывание пищи [5]. Указанные изменения в

физиологическом состоянии моевок в гнездовой период тесно связаны с особенностями питания и пищеварения птиц. Известно, что в баренцевоморском регионе в гнездовой период основу рациона моевки составляли мойва, сельдь и песчанка [3, 12]. При дефиците вышеуказанных видов рыб птицы переходили на питание ракообразными, полихетами, моллюсками [12]. Таким образом, эффективная работа пищеварительной системы в период гнездования особенно важна и актуальна для птиц.

Инвазия гельминтами в желудочно-кишечном тракте моевки может быть дополнительным фактором негативного пресса на физиологическое состояние особей в период размножения. Ранее показано влияние инвазии цestодами на функции пищеварительной системы моевок [13, 14]. При заражении *Tetrabothrius erostris* (Cestoda: Tetrabothriidae) снижалась активность протеаз, а при заражении *Alcataenia larina* (Cestoda: Dilepididae) активность протеаз повышалась в тонком кишечнике взрослых моевок [14]. Кроме того, с увеличением интенсивности инвазии ленточными червями *A. larina* отмечено увеличение активности ферментов гидролиза белков [13]. Изменения биохимических параметров плазмы крови у моевок зарегистрированы при заражении как *T. erostris*, так и *A. larina* [15]. Снижение соотношения содержания альбумина к содержанию глобулинов при тетработриидной и дилепидидной инвазии у моевки свидетельствовали о наличии воспалительных процессов в организме. Более того, установлено, что при заражении *T. erostris* снижались концентрации меди, триацилглицеридов и повышалось содержание мочевой кислоты в плазме крови моевок [15]. Установленные изменения могут быть связаны с недостатком белкового питания и голодом птиц вследствие конкурентных взаимоотношений с цestодами за пищевые ресурсы.

Целью представленного исследования было изучение активности аминопептидазы N, мальтазы и сахаразы в слизистой оболочке тонкого кишечника моевки *R. tridactyla* в гнездовой период. В работе рассматривались сравнительные аспекты активностей пищеварительных ферментов относительно половой принадлежности птиц, особенностей их спектра питания, а также инвазии ленточными червями.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объект исследования

Моевка *Rissa tridactyla* ($n = 20$) послужила в качестве объекта исследования. Птиц отлавливали в июле в 2015, 2018 гг. на островах Гавриловского архипелага (Кандалакшский государственный природный заповедник). Моевок снимали с карнизов скал с использованием орнитологической петли, усыпляли хлороформом.

Птиц вскрывали, вырезали желудочно-кишечный тракт, отделяли желудок, пищевод и тонкий кишечник. Тонкий кишечник делили на четыре фрагмента (1, 2, 3 и 4), начиная от пилорического сфинкера. Каждый фрагмент тонкого кишечника вскрывали вдоль, удаляли химус и извлекали гельминтов, которых использовали для паразитологического анализа. Слизистую оболочку тонкого кишечника птиц снимали скребком для биохимических исследований.

Определение спектра питания

В желудке по обнаруженным остаткам определяли спектр питания птиц. Желудок разрезали продольно по всей длине, вскрывали и промывали смесью морской и пресной воды в соотношении 1:1. Остатки пищи в каждом образце желудка определяли с использованием бинокулярного микроскопа EZ4D Leica (Германия). По отолитам, обнаруженному в желудках моевки, идентифицировали видовой состав рыб на минимально возможном таксономическом уровне [16]. Отолиты из желудка каждой птицы фиксировали 70%-ным этиловым спиртом для длительного хранения. На основании результатов рассчитывали относительную встречаемость различных групп объектов питания (как отношение количества зарегистрированных объектов питания определенной группы к общему количеству зарегистрированных объектов питания всех групп): $F = n/N \times 100\%$, где n — количество зарегистрированных объектов питания определенной группы. N — общее количество зарегистрированных наименований всех групп объектов питания.

Паразитологический анализ

Цestод извлекали из тонкого кишечника моевки, промывали водой, фиксировали в 70%-ном этиловом спирте, окрашивали муцикармином (Fluka, Германия) и заключали в канадский бальзам. Систематический статус обнаруженных гельминтов устанавливали под световым микроскопом Микмед 2 (ЛОМО, Россия) при увеличении $\times 300$ с использованием определителей и сводок [17, 18]. Обнаружены и идентифицированы цestоды *T. erostris* и *A. larina*. Производили подсчет паразитов и рассчитывали значения средней интенсивности инвазии (СИИ) для каждого фрагмента тонкого кишечника.

Приготовление проб для определения активности пищеварительных ферментов

Навеску слизистой оболочки тонкого кишечника моевок взвешивали и гомогенизировали в 0.05 М трис-HCl буфере pH 7.5 в соотношении массы к объему 1:20. Полученные гомогенаты центрифугировали при 9000 об/мин в течение 5 мин при 4°C на

центрифуге Centurion Scientific CR4000R (Britain). Надосадочную жидкость переливали в пробирки, замораживали и использовали для биохимических исследований.

Определение активности пищеварительных ферментов

Активность аминопептидазы N (EC 3.4.11.2) определяли с использованием субстрата L-аланин-*p*-нитроанилида (Sigma, США) [19]. К 0.1 мл гомогената добавляли 1 мл раствора (2.04 мМ L-аланин-*p*-нитроанилида в 0.2 М фосфатном буфере ($\text{NaH}_2\text{PO}_4/\text{Na}_2\text{HPO}_4$, pH 7.0)). Пробы инкубировали в течение 10 мин при 40°C, реакцию останавливали 3 мл 2 М ледяной уксусной кислоты. Оптическую плотность раствора измеряли при длине волн 384 нм. Активность аминопептидазы N (мМ/мин/г ткани) определяли с использованием серии концентраций *p*-нитроанилида в качестве стандартной кривой.

Активности дисахариаз измеряли по методу Дальквиста [20] в модификации Мартинеса дель Рио [21]. Активности мальтазы (EC 3.2.1.20) и сахаразы (EC 3.2.1.48) определяли с использованием субстрата 56 мМ раствора мальтозы и 56 мМ раствора сахарозы в 0.1 М малаат/ NaOH , pH 6.5. Аликвоты по 0.1 мл гомогената инкубировали с 0.1 мл растворов мальтозы или 0.1 мл сахарозы в течение 10 мин при 40°C. Затем для определения концентрации глюкозы к инкубационной смеси добавляли 2.0 мл смеси ферментов (глюкооксидазы и пероксидазы) (глюкооксидазный метод, "Абрис+", Россия) [22]. Через 30 минут измеряли оптическую плотность раствора при 505 нм. Активность дисахариаз (мМ/мин/г ткани) определяли с использованием серии концентраций глюкозы в качестве стандартной кривой.

Сумму значений активностей ферментов в четырех фрагментах тонкого кишечника использовали в качестве показателя общей гидролитической активности аминопептидазы N, мальтазы и сахаразы.

Статистический анализ

Показатели активностей ферментов и СИИ представлены в виде среднего значения \pm стандартной ошибки ($\pm\text{SE}$). Зависимость спектра питания от пола птиц оценивали с помощью X^2 -критерия Пирсона. Сравнения между значениями активностей ферментов в слизистой оболочке тонкого кишечника моевки проводили с использованием непараметрического критерия Уилкоксона–Манна–Уйтни при уровне значимости $p < 0.05$. Влияние факторов (спектра питания, инвазии гельминтами) на активность пищеварительных ферментов оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа. При изучении взаимосвязи между показателями ИИ

цестодами, активностью ферментов и распределением их активности вдоль тонкого кишечника применяли ковариационный и регрессионный анализы. Статистический анализ выполнен с помощью программных пакетов "Microsoft Excel 2010" и STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc., Талса, Оклахома, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При анализе содержимого желудков моевок установлено, что их спектр питания составляли рыба (треска и мойва) и ракообразные (табл. 1). Кроме того, в желудках моевок обнаружены растительные остатки. У 7 птиц желудки были пустыми. Следует заметить, что в желудках самок обнаружены отолиты мойвы и остатки ракообразных. В желудках самцов моевки главным образом зафиксированы отолиты трески, а также отолиты мойвы и растительные остатки. Выявленна статистическая достоверная взаимосвязь между половой принадлежностью моевок и спектром их питания ($X^2_{7,8} = 16.0$, $df = 3$, $p < 0.05$).

В результате биохимического анализа показано, что значения общей активности пищеварительных ферментов (аминопептидазы N, мальтазы и сахаразы) в слизистой оболочке тонкого кишечника у самцов и самок моевки не имели существенных различий (табл. 2). Активность аминопептидазы N повышалась вдоль тонкого кишечника моевок в проксимально-дистальном направлении. Активности мальтазы и сахаразы изменились в обратном направлении вдоль тонкого кишечника птиц. Минимальные значения активностей дисахариаз зафиксированы в слизистой оболочке тонкого кишечника во фрагменте 4. Небольшие различия зарегистрированы для самцов и самок в отдельных фрагментах, но это не влияло на общую активность пищеварительных ферментов и на характер распределения вдоль тонкого кишечника. Так, установлено повышение активности аминопептидазы N в слизистой оболочке во фрагменте 3 тонкого кишечника у самцов, а также снижение активности сахаразы во фрагменте 1 по сравнению с аналогичными показателями у самок ($p < 0.05$).

Таблица 1. Состав и относительная встречаемость объектов питания (%) в желудках моевки *Rissa tridactyla* (самки, самцы)

Объект питания	Относительная встречаемость, %	
	Самки (n = 7)	Самцы (n = 13)
Треска	—	71.4
Мойва	50.0	14.3
Ракообразные	50.0	—
Растительные остатки	—	14.3

Таблица 2. Активность пищеварительных ферментов (аминопептидазы N, мальтазы и сахаразы) в тонком кишечнике моевки *Rissa tridactyla* (самки, самцы)

Показатель	Самки (n = 7)	Самцы (n = 13)
Активность аминопептидазы N, mM/ мин/ г ткани		
Фрагменты тонкого кишечника		
1	2.1 ± 0.26	2.2 ± 0.13
2	2.2 ± 0.19	2.2 ± 0.12
3	1.9 ± 0.14	2.6 ± 0.09 *
4	2.8 ± 0.23	3.1 ± 0.16
Общая активность	9.0 ± 0.8	10.1 ± 0.5
Активность мальтазы, mM/ мин/ г ткани		
Фрагменты тонкого кишечника		
1	4.5 ± 0.40	4.6 ± 0.38
2	4.0 ± 0.35	4.0 ± 0.34
3	3.5 ± 0.46	4.4 ± 0.30
4	3.2 ± 0.49	2.9 ± 0.29
Общая активность	15.2 ± 1.7	15.9 ± 1.31
Активность сахаразы, mM/ мин/ г ткани		
Фрагменты тонкого кишечника		
1	0.48 ± 0.02	0.29 ± 0.03 *
2	0.35 ± 0.02	0.36 ± 0.03
3	0.31 ± 0.01	0.35 ± 0.03
4	0.15 ± 0.03	0.18 ± 0.02
Общая активность	1.29 ± 0.10	1.18 ± 0.11

* Различия достоверны между показателями самок и самцов, $p < 0.05$

Предпринята попытка изучить активность пищеварительных ферментов в зависимости от содержимого желудков птиц. В связи с тем, что пищеварительная активность (активность аминопептидазы N, мальтазы и сахаразы) ни у самок, ни у самцов не имела достоверных отличий, для сравнительного анализа все моевки были разделены на четыре группы в соответствии с результатами анализа содержимого желудков. Выделены птицы с пустыми желудками, с наличием в желудках отолитов трески или мойвы и моевок с наличием в желудках остатков ракообразных. Установлено, что значения общей активности аминопептидазы N и мальтазы не имели достоверных различий у всех исследованных птиц независимо от содержимого их желудков (рис. 1). Повышение активности сахаразы зарегистрировано для всех моевок, в желудках которых обнаружены остатки объектов питания, по сравнению с активностью сахаразы у моевок с пустыми желудками ($p < 0.05$). Более того, установлено влияние спектра питания на показатели активности сахаразы ($F_{2,0} = 5.2$, $p < 0.01$). Не обнаружено достоверных различий между значениями активностей аминопептидазы

N, мальтазы и сахаразы в слизистой оболочке тонкого кишечника у моевок с наличием в желудках отолитов трески или мойвы и моевок с наличием в желудках остатков ракообразных.

В результате паразитологического исследования обнаружено, что моевки инвазированы цестодами *Alcataenia larina* и *Tetrabothrius erostris* (табл. 3). У птиц зарегистрированы случаи какmonoинвазии *A. larina* и *T. erostris*, так и случаи совместного паразитирования вышеуказанных видов ленточных червей в тонком кишечнике одного хозяина. Кроме того, зафиксированы особи, свободные от инвазии гельминтами. На основании полученных результатов всех исследованных птиц разделили на четыре группы. В I группу выделены незараженных моевок, их показатели использовали в качестве контрольных значений. Во II группу вошли моевки, инвазированные цестодами *A. larina*, в III группу — моевки, инвазированные *T. erostris*, в IV группу — моевки, в кишечнике которых паразитировали и *A. larina*, и *T. erostris*. Следует отметить, что передние фрагменты (1 и 2) тонкого кишечника моевки — основные места локализации обоих видов цестод.

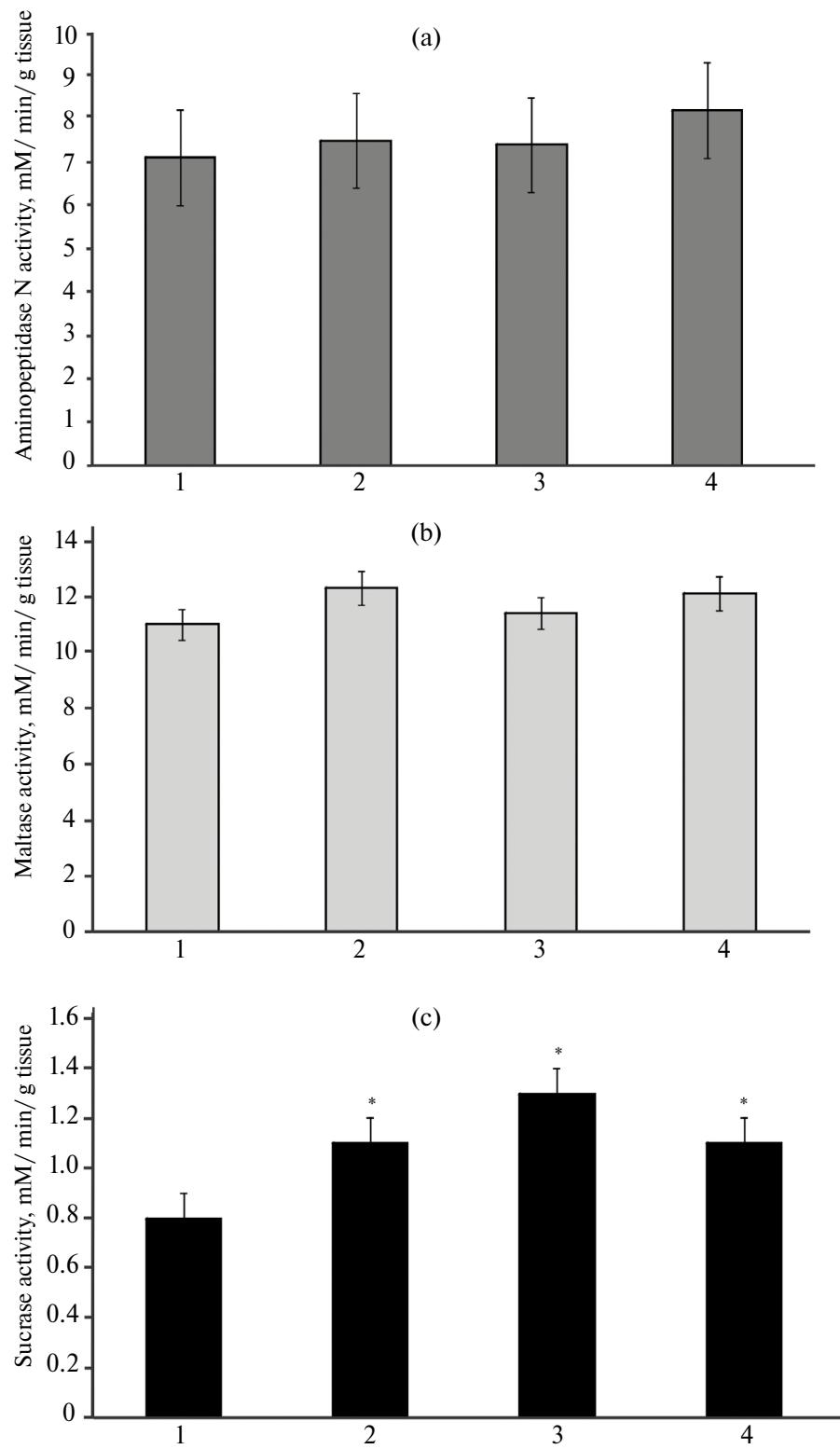


Рис. 1. Общая активность аминопептидазы N (а), мальтазы (б) и сахаразы (с) в слизистой оболочке тонкого кишечника моевки *Rissa tridactyla*. Обозначения по оси Ox: 1 — моевки с пустыми желудками; 2 — моевки, в желудках которых обнаружены отолиты трески; 3 — моевки, в желудках которых обнаружены отолиты мойвы; 4 — моевки, в желудках которых обнаружены остатки ракообразных. Увеличение активности сахаразы зарегистрировано у моевок из групп 2, 3 и 4 по сравнению с показателем моевок с пустыми желудками ($p < 0.05$).

Таблица 3. Показатели инвазии (СИИ, экз.) и активность пищеварительных ферментов в тонком кишечнике моевки при заражении цестодами *Alcataenia larina* и *Tetrabothrius erostris*

	I группа (n = 4)	II группа (n = 9)	III группа (n = 5)	IV группа (n = 2)
СИИ, экз.				
<i>Alcataenia larina</i>	—	3.1 ± 0.8	—	2.5 ± 0.3
<i>Tetrabothrius erostris</i>	—	—	3.0 ± 1.8	5.5 ± 1.8
Активность аминопептидазы N, мМ/мин/г ткани				
Фрагменты тонкого кишечника				
1	1.8 ± 0.23	2.4 ± 0.16 *	1.9 ± 0.11	3.8 ± 0.43 *
2	2.0 ± 0.29	2.9 ± 0.20 *	2.0 ± 0.16	2.0 ± 0.08
3	2.2 ± 0.05	2.7 ± 0.15	2.1 ± 0.26	2.4 ± 0.21
4	2.1 ± 0.23	3.2 ± 0.22 *	3.6 ± 0.17 *	3.4 ± 0.18 *
Общая активность	8.1 ± 0.23	11.2 ± 1.0 *	9.6 ± 0.48	11.6 ± 0.54 *
Активность малтазы, мМ/мин/г ткани				
Фрагменты тонкого кишечника				
1	5.2 ± 0.8	3.9 ± 0.38 *	4.3 ± 0.27	5.3 ± 1.4
2	3.1 ± 0.2	3.5 ± 0.25	3.6 ± 0.47	3.9 ± 1.3
3	4.1 ± 0.77	3.8 ± 0.32	4.2 ± 0.50	4.0 ± 0.3
4	3.0 ± 0.76	2.5 ± 0.3	3.2 ± 0.45	3.3 ± 1.0
Общая активность	15.4 ± 4.0	13.8 ± 1.7	15.2 ± 1.9	16.5 ± 3.5
Активность сахаразы, мМ/мин/г ткани				
Фрагменты тонкого кишечника				
1	0.34 ± 0.03	0.27 ± 0.04	0.42 ± 0.02	0.38 ± 0.06
2	0.33 ± 0.05	0.31 ± 0.02	0.36 ± 0.04	0.38 ± 0.09
3	0.42 ± 0.04	0.24 ± 0.03 *	0.34 ± 0.05	0.36 ± 0.02
4	0.24 ± 0.06	0.15 ± 0.02 *	0.15 ± 0.03 *	0.28 ± 0.01
Общая активность	1.28 ± 0.23	0.97 ± 0.1	1.27 ± 0.13	1.4 ± 0.05

* различия достоверны относительно показателей моевок из I группы, $p < 0.05$

— в тонком кишечнике моевки цестод не обнаружено

Сравнительный анализ показал, что у моевок, в кишечнике которых паразитировали цестоды *A. larina* (группы II и IV), повышалась активность аминопептидазы N относительно показателей контрольных значений ($p < 0.05$) (табл. 3). Указанные различия связаны с увеличением активности аминопептидазы N в местах локализации *A. larina* — во фрагментах 1 и 2 тонкого кишечника при моноинвазии и во фрагменте 1 при смешанном заражении ($p < 0.05$). Следует отметить, что значения активностей аминопептидазы N во фрагментах 4 у всех инвазированных птиц превышали аналогичные показатели птиц, свободных от инвазии ($p < 0.05$).

Общие активности дисахарида (мальтазы и сахаразы) не имели достоверных различий у всех исследованных групп зараженных моевок (табл. 3).

Тем не менее установлено, что местах локализации ленточных червей активность мальтазы (фрагмент 1) снижалась при инвазии *A. larina* ($p < 0.05$). Снижение активности сахаразы отмечено у моевок из группы II во фрагментах 3 и 4, а также у моевок из группы III во фрагменте 4 по сравнению с контрольными показателями ($p < 0.05$).

С использованием методов ковариационного и регрессионного анализов не установлена связь между показателями ИИ цестодами (*A. larina* и *T. erostris*) и значениями активности пищеварительных ферментов в слизистой оболочке тонкого кишечника. Кроме того, обнаружено влияние инвазии *A. larina* и *T. erostris* на активность пищеварительных ферментов (аминопептидазы N и сахаразы) в слизистой оболочке тонкого кишечника ($p < 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По результатам проведенного исследования установлено, что основу спектра питания моевки в районе проведения работ составляла рыба. В питании самцов преобладала треска, у самок — мойва. Наряду с этим у самок в желудках обнаружены и остатки ракообразных. Следует отметить, что моевки очень чувствительны к доступности пищи, поскольку питаются лишь несколькими видами кормов [23–25] и имеют ограниченную способность переключаться на альтернативную добычу из-за своих привычек питаться с поверхности [26]. В плане зависимости от состава и соотношения кормов моевка относится к умеренным полифагам [1]. Основной объект питания моевки представляет собой рыба (мойва, сельдь, треска, песчанка) в баренцевоморском регионе [1, 12, 23]. Более того, исследователи неоднократно подчеркивали, что при дефиците рыбы моевки активно переходят на добычу различных беспозвоночных животных — ракообразных, моллюсков и полихет [12]. В ходе представленного исследования в желудках моевок обнаружены как отолиты морских рыб (объектов с высоким содержанием белка), так и остатки ракообразных (объектов с высоким содержанием углеводов). Согласно гипотезе адаптивной модуляции, активность пищеварительных ферментов в слизистой оболочке тонкого кишечника моевки может изменяться в зависимости от их спектра питания [27]. Отмечено, что значения активностей аминопептидазы N и мальтазы в слизистой оболочке тонкого кишечника моевок не имели достоверных отличий у всех групп птиц. Установлено повышение активности сахаразы у моевок, в желудках которых обнаружены либо отолиты мойвы, либо отолиты трески, либо остатки ракообразных, по сравнению с активностью сахаразы у птиц с пустыми желудками. Если учесть, что рыба (белковая диета) — постоянный компонент спектра питания моевки в период размножения, то активность пищеварительных ферментов не имела различий в зависимости от вида рыб (мойва или треска). Наличие остатков ракообразных (углеводная диета) в желудках птиц также не отразилось на активности пищеварительных ферментов (мальтазы и аминопептидазы N) в тонком кишечнике моевки. Согласно той же гипотезе адаптивной модуляции, с изменением спектра питания птиц изменяются активности ферментов гидролиза белков и углеводов [27]. При изучении физиологии питания птиц многие авторы неоднократно отмечали пластичность пищеварительной системы и изменения активностей пищеварительных ферментов в зависимости от состава диеты [28–32]. Вместе с этим экспериментальные исследования показали, что при диете с высоким содержанием белков у домашнего воробья *Passer*

domesticus активность аминопептидазы N повышалась, а при диете с высоким содержанием углеводов активность карбогидраз (мальтазы и сахаразы) не изменялась [29]. В то же время повышение активности карбогидраз в слизистой оболочке тонкого кишечника отмечено у перепелов *Coturnix coturnix* и цыплят *Gallus gallus* при кормлении их высокоуглеродной диетой, а активность аминопептидазы N не изменялась при диете с высоким содержанием белка [31]. Однако оценка активности пищеварительных ферментов птиц из природных популяций в зависимости от спектра питания — уже совсем другая задача. Можно ли рассматривать птиц с пустыми желудками как особей, испытывающих голод? Недостаточное питание или голод — это распространенное явление в природе, и в ходе эволюции организм птиц приобрел необходимые механизмы. Известно, что при недостатке пищи снижается масса тела животного и внутренних органов, наблюдается атрофия слизистой оболочки кишечника и т.д. [33–35]. В одних работах зарегистрировано снижение активности дисахаридаз в слизистой оболочке кишечника домашних и перелетных птиц при голодании или ограниченном кормлении [33, 34]. В других исследованиях отмечена высокая активность дисахаридаз и аминопептидазы N в слизистой оболочке тонкого кишечника домовых воробьев *P. domesticus* при экспериментальном голодании [35]. Высокую активность ферментов в кишечнике птиц при голодании авторы пытались объяснить оптимизацией пищеварения животного во время повторного кормления. В представленном исследовании у моевок с пустыми желудками активности аминопептидазы N и мальтазы не отличалась от аналогичных показателей у моевок, в желудках которых содержались отолиты рыб или остатки ракообразных. Зарегистрировано лишь снижение активности сахаразы. При изучении пищеварительной активности у птиц исследователи неоднократно отмечали либо отсутствие активности сахаразы, либо ее незначительную активность в слизистой оболочке тонкого кишечника [19, 21, 30]. Активность сахаразы в слизистой оболочке тонкого кишечника моевки невысокая и значительно ниже активности мальтазы (рис). Предположительно, низкая активность сахаразы или ее отсутствие может быть связана с особенностями питания птиц и их кормовыми предпочтениями [21].

Результаты представленной работы показали, что инвазия цестодами *A. larina* приводит к изменениям в активности пищеварительных ферментов в слизистой оболочке тонкого кишечника моевки. У моевок, зараженных *A. larina*, отмечено повышение активности аминопептидазы N и снижение активности мальтазы. Изменения активности ферментов гидролиза белков неоднократно отмеча-

лись при цестодных инвазиях у рыб и морских птиц [14, 36–40]. Повышение общей протеолитической активности зарегистрировано при инвазии *A. larina* у взрослых моевок и их птенцов, при инвазии *Triaenophorus nodulosus* у щуки [14, 36, 37]. Повышение активности протеаз авторы связывали с особенностями прикрепительного аппарата червей. Сколексы цестод *A. larina* и *T. nodulosus* оснащены крупными крючьями и мощными присосками, которые при фиксации в кишечнике хозяина способны повредить мембранные клеток [18, 37]. Аминопептидаза N представляет собой интегральный мембранный белок энтероцитов тонкого кишечника [41]. Можно предположить, что при закреплении цестод *A. larina* в кишечнике хозяина нарушалась целостность клеточной мембраны, что приводило к повышению активности аминопептидазы N в просвете тонкого кишечника. Наряду с этим отмечены изменения активности ферментов углеводного обмена у исследованных моевок, зараженных *A. larina*, в местах локализации червей. Это может быть связано с особенностями биологии и питания ленточных червей. Цестоды представляют собой высокоспециализированных паразитов. На стадии взрослой стробилы в кишечнике позвоночных животных они заканчивают свое развитие (рост и размножение). Лишенные пищеварительной системы цестоды получают нутриенты за счет активной абсорбции низкомолекулярных веществ из внешней среды кишечника хозяина [42]. Установлено, что ленточные черви способны адсорбировать на поверхности своего тегумента ферменты хозяина [37–40]. Снижение активности мальтазы в слизистой оболочке тонкого кишечника при инвазии *A. larina*, по-видимому, можно объяснить этим установленным фактом. Ранние исследования неоднократно фиксировали снижение активности гликозидаз в слизистой оболочке тонкого кишечника серебристой чайки *Larus argentatus* при инвазии цестодами *Wardium cirrosa*, *T. erostris* и *Diphyllobothrium dendriticum* [38–40]. В ходе экспериментальных исследований обнаружено наличие активности гликозидаз во фракциях, десорбированных с поверхности вышеуказанных цестод [38–40]. Обнаруженные изменения в активности пищеварительных ферментов у моевок при инвазии цестодами *A. larina* и *T. erostris* незначительны, так как значения показателей СИИ невысокие. Тем не менее с увеличением интенсивности инвазии цестодами может усиливаться пресс на пищеварительную активность моевки в столь непростой период их жизненного цикла.

На основании полученных результатов можно сделать некоторые заключения. В период гнездования у моевки в южной части баренцевоморского региона основу спектра питания составляли мойва и ракообразные (у самок) и треска (у самцов). Ак-

тивность пищеварительных ферментов не имела достоверных отличий у самок и самцов. Активности ферментов гидролиза белков (аминопептидаза N) и углеводов (мальтазы) не зависела от содержащего желудков птиц. Активности аминопептидазы N и мальтазы в слизистой оболочке тонкого кишечника у моевки изменялись при инвазии цестодами *A. larina* в местах их локализации.

ВКЛАД АВТОРОВ

Идея работы (М.М.К.), планирование экспериментов (М.М.К.), сбор данных (М.М.К., В.В.К.), обработка данных (М.М.К., В.В.К.), написание и редактирование манускрипта (М.М.К., В.В.К.).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все процедуры, выполненные в исследованиях с участием животных, соответствовали этическим стандартам, утвержденным правовыми актами РФ, принципам Базельской декларации и рекомендациям Комиссии по биоэтике Мурманского морского биологического института Российской академии наук (Протокол № 6 от 30 октября 2024 г.).

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена по теме “Экология, физиология и паразитология птиц Арктического бассейна в условиях климатических и антропогенных трансформаций среды обитания” (№ госрегистрации 124013000721-1) в рамках государственного задания ММБИ РАН.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность администрации и сотрудникам Кандалакшского государственного природного заповедника за помощь в проведении полевых работ, научному сотруднику ММБИ РАН А.В. Ежову за помощь в сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Белопольский ЛО (1957) Экология морских колониальных птиц Баренцева моря. М.; Л.: Изд-во РАН. 460 с.
2. Krasnov YV, Barrett RT, Nikolaeva NG (2007) Status of black-legged kittiwakes (*Rissa tridactyla*), common guillemots (*Uria aalge*) and Brünnich's guillemots (*U. lomvia*) in Murman, north-west Russia, and Varanger, north-east Norw. Polar Research 26: 113–117. <https://doi.org/10.1111/j.1751-8369.2007.00015.x>.
3. Краснов ЮВ, Ежов АВ (2020) Состояние популяций морских птиц и факторы, определяющие их развитие в Баренцевом море. Труды Кольского научного центра РАН. Океанология 7 Апатиты: 225–244. <https://doi.org/10.37614/2307-5252.2020.11.4.011>

4. Anker-Nilssen T, Bakken V, Strøm H, Golovkin AN, Bianki VV, Tatarinkova IP (2003) The status of marine birds breeding in the Barents Sea Region. Tromso: Norsk Polarinstitutt. 216 p.
<https://doi.org/10.2307/1522196>
5. Golet GH, Irons DB (1999) Raising young reduces body condition and fat stores in black-legged kittiwakes. *Oecologia* 120: 530–538.
<https://doi.org/10.1007/s004420050887>
6. Langseth I, Moe B, Fyhn M, Gabrielsen GW, Bech C (2000). Flexibility of Basal Metabolic Rate in Arctic breeding Kittiwakes (*Rissa tridactyla*). In: Heldmaier, G., Klingenspor, M. (eds) Life in the Cold. Springer, Berlin, Heidelberg.
https://doi.org/10.1007/978-3-662-04162-8_48
7. Fyhn M, Gabrielsen GW, Nordøy ES, Moe B, Langseth I, Bech C (2001) Individual variation in field metabolic rate of kittiwakes (*Rissa tridactyla*) during the chick-rearing period. *Physiol Biochem Zool.* 74: 343–355.
<https://doi.org/10.1086/320419>
8. Bech C, Langseth I, Moe B, Fyhn M, Gabrielsen GW (2002) The energy economy of the arctic-breeding Kittiwake (*Rissa tridactyla*): a review. *Comp Biochem Physiol A Mol. Integr. Physiol.* 133: 765–770.
[https://doi.org/10.1016/s1095-6433\(02\)00153-8](https://doi.org/10.1016/s1095-6433(02)00153-8)
9. Moe B, Langseth I, Fyhn M, Gabrielsen GW, Bech C (2002) Changes in Body Condition in Breeding Kittiwakes *Rissa tridactyla*. *Journal of Avian Biology* 33: 225–234.
<http://www.jstor.org/stable/3677589>
10. Leclaire S, Helfenstein F, Degeorges A, Wagner RH, Danchin É (2010) Family size and sex-specific parental effort in black-legged kittiwakes. *Behaviour* 147: 1841–1862.
<http://www.jstor.org/stable/25799789>
11. Jacobs SR, Edwards DB, Ringrose J, Elliott KH, Weber JM, Gaston AJ (2011) Changes in body composition during breeding: Reproductive strategies of three species of seabirds under poor environmental conditions. *Comp Biochem Physiol Mol Biol* 158: 77–82.
<https://doi.org/10.1016/j.cbb.2010.09.011>
12. Краснов ЮВ, Николаева НГ (1998) Итоги комплексного изучения биологии моевки в Баренцевом море. В кн. Биология и океанография Карского и Баренцева морей (по трассе Севморпути). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН: 180–260.
13. Kuklina MM, Kuklin VV (2011) Peculiarities of protein hydrolysis on the digestive transport surfaces of the intestine of the kittiwake *Rissa tridactyla* and *Alcataenia larina* (Cestoda, Dilepididae) parasitizing it. *Biology Bulletin* 38: 470–475.
<https://doi.org/10.1134/S1062359011050098>
14. Kuklina MM, Kuklin VV (2018) Effect of Cestodal Infestation on the Distribution Pattern of Digestive Enzyme Activities along the Small Intestine of the Kittiwake (*Rissa tridactyla*). *J Evol Biochem Physiol* 54: 292–299.
<https://doi.org/10.1134/S0022093018040051>
15. Kuklina MM, Kuklin VV (2018) Hematological and Biochemical Parameters of the Helminth-Infested Kittiwake *Rissa tridactyla*. *Biol Bull Russ Acad Sci* 45: 564–569.
<https://doi.org/10.1134/S1062359018050102>
16. Campana SE (2004) Photographic atlas of fish otoliths of the Northwest Atlantic oceans. National Research Council Canada, Ottawa. 284 p.
17. Темирова СИ, Скрябин АС (1978) Основы цестодологии. Тетработриаты и мезоцистоидаты—ленточные черви гельминтов птиц и млекопитающих. М.: Изд-во Наука. 231 с.
18. Ryzhikov KM, Rusavy B, Khokhlova IG, Tolkatchova LM, Korniyuchin VV (1985) Helminths of Fish-Eating Birds of the Palaearctic Region II. Cestoda and Acanthocephales. Academia. Praha. 412 p.
19. Ramirez-Otarola N, Narváez C, Sabat P (2011) Membrane-bound intestinal enzymes of passerine birds; dietary and phylogenetic correlates. *Comparative Physiology B* 181: 817–827.
<https://doi.org/10.1007/s00360-011-0557-3>
20. Dahlqvist A (1968) Assay of intestinal disaccharidases. *Anal Biochem* 22: 99–107.
[https://doi.org/10.1016/0003-2697\(68\)90263-7](https://doi.org/10.1016/0003-2697(68)90263-7)
21. Martínez del Rio C (1990) Dietary, phylogenetic, and ecological correlates of intestinal sucrose and maltase activity in birds. *Physiological Zoology* 63: 987–1011.
<https://doi.org/0031-935X/90/6305-89107>
22. Trinder P (1969) Determination of glucose in blood using glucose oxidase with an alternative oxygen acceptor. *Ann. Clin. Biochem.* 6: 24–27.
<https://doi.org/10.1177/000456326900600108>
23. Краснов ЮВ, Матищов ГГ, Галактионов КВ, Савинова ТН (1995) Морские колониальные птицы Мурмана. Спб.: Наука. 224 с.
24. Barrett RT, Krasnov YV (1996) Recent responses to changes in stocks of prey species by seabirds breeding in the southern Barents Sea. *ICES J Marine Sci* 53: 713–722.
<https://doi.org/10.1006/jmsc.1996.0090>
25. Lewis S, Wanless S, Wright H, Harris M, Bull J, Elston DA (2001) Diet and Breeding Performance of Black-Legged Kittiwakes *Rissa tridactyla* at a North Sea Colony. *Marine Ecology Progress Series* 221: 277–284.
<https://doi.org/10.3354/meps221277>
26. Suryan RM, Irons DB, Benson J (2000) Prey switching and variable foraging strategies of black-legged kittiwakes and the effect on reproductive success. *The Condor* 102: 374–384.
<https://doi.org/10.1093/condor/102.2.374>
27. Karasov WH, Diamond JM (1988) Interplay between physiology and ecology in digestion. *BioScience* 38: 602–611.
<https://doi.org/10.2307/1310825>
28. Afik DL, Caviedes-Vidal E, Martínez del Rio C, Karasov WH (1995) Dietary modulation of intestinal hydrolytic enzymes in yellow-rumped warblers. *American Journal of physiology* 269: 420–423.
<https://doi.org/10.1152/ajpregu.1995.269.2.R413>
29. Caviedes-Vidal E, Afik D, Martinez del Rio C, Karasov WH (2000) Dietary modulation of intestinal enzymes of the house sparrow (*Passer domesticus*): testing an adaptive hypothesis. *Comparative Biochemistry and Physiology, A* 125: 11–24.
[https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(99\)00163-4](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(99)00163-4)

30. *Sabat P* (2000) Intestinal disaccharidases and aminopeptidase-N in two species of Cinclodes (Passerine: Furnariidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 345–350. <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2000000200009>.
31. *Kohl KD, Ciminari ME, Chedlack JG, Leafloor JO, Karasov WH, McWilliams SR, Caviedes-Vidal E* (2017) Modulation of digestive enzyme activities in the avian digestive tract in relation to diet composition and quality. *J. Comp. Physiol. B* 187: 339–351. <https://doi.org/10.1007/s00360-016-1037-6>
32. *Griego M, DeSimone J, Ramirez MG, Gerson AR* (2021) Aminopeptidase-N modulation assists lean mass anabolism during refuelling in the whitethroated sparrow. *Proc R Soc B* 288: 20202348. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2348>
33. *Lee KA, Karasov WH, Caviedes-Vidal E* (2002) Digestive response to restricted feeding in migratory yellow-rumped warblers. *Physiol Biochem Zool* 75: 314–323. <https://doi.org/10.1086/342003>
34. *Fassbinder-Orth C, Karasov WH* (2006) Effects of feed restriction and realimentation on digestive and immune function in the leghorn chick. *Poult. Sci.* 85: 1449–1456. <https://doi.org/10.1093/ps/85.8.1449>
35. *Chediack JG, Funes SC, Cid FD, Filippa V, Caviedes-Vidal E* (2012) Effect of fasting on the structure and function of the gastrointestinal tract of house sparrows (*Passer domesticus*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A. Molecular & Integrative Physiology* 163: 103–110. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2012.05.189>
36. *Извекова ГИ, Куклина ММ* (2014) Заражение цестодами и активность пищеварительных гидролаз позвоночных животных. Успехи современной биологии 134: 304–315. [Izvekova GI, Kuklina MM (2014) Infection by cestodes and activity of digestive enzymes in invertebrate hosts. *Biol Bull Rev* 134: 304–315. (In Russ)].
37. *Izvekova GI, Solovyev MM* (2016) Characteristics of the effect of cestodes parasitizing the fish intestine on the activity of the host proteinases. *Biol Bull* 43: 146–151. <https://doi.org/10.1134/S1062359016010076>
38. *Kuklina MM, Kuklin VV* (2016a) The activities of digestive enzymes as a determinant factor in the localization of *Tetrabothrius erostris* (Loennberg) (Cestoda: Tetrabothriidae) in the intestine of the herring gull *Larus argentatus* Pontoppidan. *Inland Water Biology* 9: 189–195. <https://doi.org/10.1134/S1995082916010107>
39. *Kuklina MM, Kuklin VV* (2016b) *Diphyllobothrium dendriticum* (Cestoda: Diphyllobothriidae) in the intestinal tract of the herring gull *Larus argentatus*: Localization and trophic parameters. *Biol Bull* 43: 329–334. <https://doi.org/10.1134/S1062359016040063>
40. *Куклина ММ, Куклин ВВ* (2017) *Wardium cirrosa* (Cestoda: Aploparaksidae): локализация в кишечнике серебристой чайки и влияние на пищеварительную активность хозяина. *Паразитология* 51: 213–223.
41. *Luan Y, Xu W* (2007) The structure and main functions of aminopeptidase N. *Current medicinal chemistry* 14: 639–647. [https://doi.org/10.2174/0929-867307\\$50.00+.00](https://doi.org/10.2174/0929-867307$50.00+.00)
42. *Dalton JP, Skelly P, Halton DW* (2004) Role of the tegument and gut in nutrient uptake by parasitic platyhelminths. *Can J Zool* 82: 211–232. <https://doi.org/10.1139/z03-213>.

ACTIVITY OF DIGESTIVE ENZYMES IN THE SMALL INTESTINE BLACK-LEGGED KITTIWAKES *RISSA TRIDACTYLA*, NESTING ON THE COAST OF THE BARENTS SEA

M. M. Kuklina^a and V. V. Kuklin^a

^a*Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academia Science, Murmansk, Russia*

The black-legged kittiwakes *Rissa tridactyla* nesting on the Murmansk coast of the Barents Sea have been studied. The activity of digestive enzymes (aminopeptidase N, maltase and sucrase) in the mucosa of the small intestine of birds was measured. The composition of the feeds of the black-legged kittiwakes was determined by the contents of their stomachs. Capelin, juvenile cod and crustaceans made up their diet. Capelin and crustaceans have been recorded in the diet of females, while males mainly have cod. Comparative analysis showed that the values of digestive enzyme activity had no significant differences in females and males. An increase in the activity of sucrase in the mucosa of the small intestine was recorded in birds in whose stomachs otoliths of cod, capelin and crustacean remains were found, compared with the activity of digestive enzymes in birds with empty stomachs. The species composition of helminths parasitizing in the small intestine of black-legged kittiwakes has been established, and their invasion rates have been calculated. The cestodes *Alcataenia larina* and *Tetrabothrius erostris* have been recorded in the proximal section of the small intestine of birds. In places of localization *A. larina* increased the activity of aminopeptidase N and decreased the activity of maltase relative to the indicators of uninfected black-legged kittiwakes.

Keywords: Black-legged kittiwake, *Rissa tridactyla*, aminopeptidase N, maltase, sucrase, *Alcataenia larina*, *Tetrabothrius erostris*