

АКТИВНОСТЬ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ФЕРМЕНТОВ В ТОНКОМ КИШЕЧНИКЕ ТОНКОКЛЮВОЙ И ТОЛСТОКЛЮВОЙ КАЙР: ВЛИЯНИЕ ДИЕТЫ И ГЕЛЬМИНТНОЙ ИНВАЗИИ

© 2022 г. М. М. Куклина^{1,*}, В. В. Куклин¹

¹ Мурманский морской биологический институт РАН, Мурманск, Россия

*e-mail: MM_Kuklina@mail.ru

Поступила в редакцию 05.07.2022 г.

После доработки 21.09.2022 г.

Принята к публикации 27.09.2022 г.

Установлено, что в июне 2018 г. в период размножения спектр питания тонкоклювых кайр (*Uria aalge*) и толстоклювых кайр (*Uria lomvia*), гнездящихся на Гавриловских островах Баренцева моря, состоял из мелких рыб (мойва (*Mallotus villosus*), сайда (*Pollachius virens*) и молодь трески (*Gadus morhua*)) и ракообразных. В дистальном отделе тонкого кишечника у тонкоклювой кайры паразитировали цестоды *Alcotaenia armillaris*, а у толстоклювой кайры — *A. armillaris* и *Tetrabothrius erostris*. У тонкоклювой кайры в кишечнике общая активность аминопептидазы N была выше, а общая активность мальтазы выше в кишечнике толстоклювых кайр. Активность дисахаридаз в тонком кишечнике кайр в дистальном направлении снижалась, активность аминопептидазы N увеличивалась. В месте паразитирования цестод *A. armillaris* и *T. erostris* в дистальном отделе кишечника у толстоклювой кайры снижалась активность и аминопептидазы N, и мальтазы.

Ключевые слова: *Uria aalge*, *Uria lomvia*, тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра, аминопептидаза N, мальтаза, сахараза

DOI: 10.31857/S0044452922060067

Морские птицы (тонкоклювая кайра (*Uria aalge*) и толстоклювая кайра (*Uria lomvia*)) относятся к уникальным представителям морской орнитофауны, которые освоили три стихии — воздух, земля и вода. В период размножения кайры образуют многочисленные колонии на скалистых берегах островов и побережья Северного полушария, в том числе и в районах Мурманского побережья Баренцева моря [1]. Основной объект питания кайр — рыба, которую они добывают при нырянии [2]. При изучении морфологических характеристик близкородственных видов птиц (тонкоклювых и толстоклювых кайр) установлено, что способность кайр к маневрированию в воде тесно связана с их особенностями к добыванию пелагических рыб [3]. Spring подчеркивал, что толстоклювая кайра обладает более стабильным подводным плаванием и способна перемещаться на большие расстояния по сравнению с тонкоклювыми кайрами. Эти качества он рассматривал в качестве потенциала птиц указанного вида, который они могут использовать при добыче беспозвоночных животных и донных рыб. В связи с этим показатели активностей пищеварительных ферментов у двух видов кайр могут иметь различия в зависимости от особенностей питания [3].

Пищеварение морских птиц изучено мало. Ряд работ посвящен исследованию пищеварительных ферментов у буревестникообразных птиц (отр. Procellariiformes) и пингвинов (сем. Spheniscidae), которые участвуют в переваривании морских планктонных

х беспозвоночных — хитиназ и восковых эстераз [4, 5]. Опубликованы результаты определений активностей мальтазы, сахаразы и лактазы в тонком кишечнике у пяти видов морских птиц (хохлатого (*Eudyptes chrysocome*), королевского (*Aptenodytes patagonicus*) и папуанского (*Pygoscelis papua*) пингвинов, большого поморника (*Stercorarius skua*) и доминиканской чайки (*Larus dominicanus*)) [6]. Сведений об активности пищеварительных ферментов в слизистой кишечника толстоклювых и тонкоклювых кайр немного и они ограничены анализом общих показателей (в частности, общей протеолитической и гликозидазной активностей) [7]. При изучении пищеварения птиц исследователи часто используют значения активности ферментов (аминопептидазы N, мальтазы и сахаразы) для описания физиологии пищеварительной деятельности птиц на разных стадиях их развития, в период голодания и пищевого стресса, а также в зависимости от их спектра питания [8–12]. Установлено,

что активность сахаразы и мальтазы повышена в кишечнике птиц, в питании которых преобладают углеводы, а активность аминокептидазы N повышена в кишечнике птиц, в спектре питания которых доминируют белки [8–12].

Наряду с этим влияние паразитарной инвазии на пищеварение кайр также имеет большое значение. Многие гельминты используют в качестве среды обитания именно кишечник позвоночных животных (окончательных хозяев). В кишечнике черви достигают половозрелого состояния, активно питаются и выметывают большое количество яиц. При этом, в частности, у ленточных червей пищеварительная система отсутствует и они поглощают питательные вещества (аминокислоты, моносахариды и др.) всей поверхностью тела [13]. Кроме того, цестоды способны адсорбировать на тегументе ферменты из кишечника хозяина [14, 15]. Таким образом, гельминты могут представлять собой конкурентов для своих хозяев за пищевые ресурсы и быть причиной нарушений функций пищеварительной системы.

Определение активности аминокептидазы N, мальтазы и сахаразы в слизистой кишечника близкородственных видов птиц (тонкоклювой и толстоклювой кайры) стало целью представленного исследования. В качестве факторов, влияющих на пищеварительную активность, рассматривали кормовые предпочтения птиц и гельминтную инвазию.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование проведено на взрослых особях тонкоклювой кайры *U. aalge* (Linnaeus, 1758) и толстоклювой кайры *U. lomvia* (Pontoppidan, 1763), которые гнездятся на Гавриловских островах Баренцева моря (Мурманский регион, Россия, 69°09'30"N 35°57'0"E) на территории Кандалакшского государственного природного заповедника. Тонкоклювые ($n = 10$) и толстоклювые кайры ($n = 10$) отловлены с помощью орнитологической петли в июне 2018 г. Кайр добывали с разрешения Федеральной службы по надзору в сфере природопользования России (№ 01/2018). Все процедуры одобрены Кандалакшским государственным природным заповедником (Договор № 2018_19). Все процедуры, выполненные в исследованиях с участием животных, соответствовали этическим стандартам, утвержденным правовыми актами РФ, принципами Базельской декларации.

Птиц усыпляли хлороформом, взвешивали, определяли их пол и оценивали уровень жирности по четырехбалльной шкале [16]. Уровни жирности регистрировали следующим образом: 1 – истощенные птицы; 2 – отсутствие брюшного жира; 3 – наличие брюшного жира; 4 – брюшной жир, сильно выступающий над грудью.

Желудочно-кишечный тракт вырезали, отделяли желудок, печень, поджелудочную железу и тонкий кишечник. Тонкий кишечник взвешивали (г), промывали ледяным физиологическим раствором и с помощью пинцета осторожно удаляли брыжейки и жир, чтобы можно было его выпрямить. Тонкий кишечник делили на три отдела: проксимальный (от пилорического сфинктера) (ПО), медиальный (МО) и дистальный (ДО). Химус собирали и использовали для паразитологического анализа. Слизистую оболочку каждого отдела снимали шпателем для биохимического анализа. Длину и ширину каждого участка кишечника измеряли линейкой. Измерения проводились на гладкой стеклянной поверхности, которая была смочена физиологическим раствором. По результатам измерений определены значения длины тонкого кишечника (см) и площади поверхности тонкого кишечника (см²).

Печень и поджелудочную железу очищали от посторонних тканей и взвешивали (г).

Слизистую оболочку из каждого отдела кишечника гомогенизировали в 20 объемах ледяного физиологического раствора. Гомогенат разливали по нескольким пластиковым пробиркам, замораживали и хранили при температуре -20°C до дальнейшего исследования.

Активность аминокептидазы N (ЕС 3.4.11.2) определяли с использованием субстрата L-аланин-р-нитроанилида (Sigma, США) [17]. К 0.1 мл гомогената добавляли 1 мл раствора (2.04 мМ L-аланин-р-нитроанилида в 0.2 М фосфатном буфере ($\text{NaH}_2\text{PO}_4/\text{Na}_2\text{HPO}_4$, pH 7.0)). Реакцию инкубировали в течение 10 мин при 40°C , а затем останавливали 3 мл 2 М ледяной уксусной кислоты. Оптическую плотность раствора измеряли при 384 нм. Активность аминокептидазы N (мМ/мин/г ткани) определяли с использованием стандартной кривой р-нитроанилида.

Активности дисахаридаз измеряли по методу Дальквиста [18] в модификации Мартинесом дель Рио [19]. Активности мальтазы (ЕС 3.2.1.20) и сахаразы (ЕС 3.2.1.48) определяли с использованием субстрата 56 мМ растворов мальтозы и 56 мМ растворов сахарозы в 0.1 М малеат/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) [20]. Через 30 мин измеряли оптическую плотность раствора при 505 нм. Активность дисахаридаз (мМ/мин/г ткани) определяли с использованием стандартной кривой глюкозы.

Общую гидролитическую активность ферментов (аминокептидазы N, мальтазы и сахаразы) всего тонкого кишечника рассчитывали путем умно-

Таблица 1. Состав и относительная встречаемость кормов (%) в желудках *Uria lomvia* и *Uria aalge*, гнездящихся на Гавриловских островах Баренцева моря, июнь 2018 г.

Вид корма	<i>Uria lomvia</i>		<i>Uria aalge</i>	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
<i>N</i>	15		17	
Мойва (<i>Mallotus villosus</i>)	6	40.0	7	41.2
Сайда (<i>Pollachius virens</i>)	5	33.3	5	34.0
Треска (<i>Gadus morhua</i>)	4	26.7	2	11.8
Европейская песчанка (<i>Ammodytes tobianus</i>)	—	—	1	5.9
Атлантическая сельдь (<i>Clupea harengus</i>)	—	—	2	11.8

N – общее количество зарегистрированных кормов; *n* – количество зарегистрированных кормов определенной группы.

жения активности ферментов на 1 г ткани в каждом отделе на 1/3 общей массы тонкой кишки и суммирования по трем отделам.

Для определения спектра питания кайр изучали содержимое желудков. Желудок разрезали продольно по всей длине, вскрывали и промывали смесью морской и пресной воды в соотношении 1:1. Остатки добычи в каждом образце желудка определяли с использованием бинокулярного микроскопа EZ4D Leica (Германия). Отолиты, оставшиеся в желудке, идентифицировали на минимально возможном таксономическом уровне [21]. Отолиты из желудка каждой птицы помещали в пробирки, заполненные 70%-ным этиловым спиртом, для длительного хранения. На основании результатов рассчитывали относительную встречаемость различных групп кормов как отношение количества зарегистрированных кормов определенной группы к общему количеству зарегистрированных кормов всех групп: $F = n/N \times 100\%$, где *n* – количество зарегистрированных кормов определенной группы. *N* – общее количество зарегистрированных наименований всех групп кормов.

Паразитологический анализ проводили по стандартной методике. Цестод извлекали, промывали водой и фиксировали в 70%-ном этаноле. Фиксированных червей окрашивали муцикармином (Fluka, Германия) и помещали в канадский

бальзам. Систематическую принадлежность гельминтов определяли под световым микроскопом Микмед 2 (ЛОМО, Россия) при увеличении $\times 300$ с использованием идентификационных ключей [22]. Рассчитали количественные показатели заражения – интенсивность инвазии (ИИ), экстенсивность инвазии (ЭИ) и индекс обилия (ИО).

Результаты измерений активности ферментов представлены в виде среднего значения \pm ошибки средней ($\pm SE$). Проверку нормальности распределения выборки проводили с использованием критерия асимметрии и эксцесса. Достоверность различий между морфометрическими измерениями, значениями активностей ферментов у толстоклювых и тонкоклювых кайр, а также влияние гельминтой инвазии на активность ферментов оценивали по непараметрическому критерию Уилкоксона–Манна–Уитни ($p < 0.05$). Достоверность различий в активности ферментов между отделами кишечника у двух видов кайр определяли с использованием двухфакторного дисперсионного анализа с повторными измерениями. Связь между составом спектра питания и видами птиц изучали при помощи критерия Пирсона. Статистический анализ проводили с использованием программных пакетов Microsoft Excel и Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В желудках *U. aalge* и *U. lomvia* обнаружены только отолиты рыб. Мойва (*Mallotus villosus*), сайда (*Pollachius virens*) и треска (*Gadus morhua*) были самыми распространенными объектами питания у обоих видов кайр (табл. 1). Примечательно, что европейская песчанка (*Ammodytes tobianus*) и атлантическая сельдь (*Clupea harengus*) найдены только в желудках тонкоклювых кайр. Частота встречаемости обнаруженных видов рыб в спектре питания кайр не связана с видом птиц ($\chi^2_{5,1} = 0.21$, $df = 4$, $p = 0.27$).

В тонком кишечнике толстоклювых кайр паразитировали цестоды *A. armillaris* и *T. erostris*, у тонкоклювых кайр зафиксированы только *A. armillaris* (табл. 2). Цестоды *A. armillaris* обнаружены в дистальном отделе тонкого кишечника у обоих видов птиц. Цестода *T. erostris* также паразитировала в ди-

Таблица 2. Показатели инвазии в тонком кишечнике *Uria lomvia* и *Uria aalge*, гнездящихся на Гавриловских островах Баренцева моря, июнь 2018 г.

Вид цестоды	<i>Uria lomvia</i>			<i>Uria aalge</i>		
	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.
<i>Alcataenia armillaris</i>	40.0	1–8	1.2	30.0	1–8	1.3
<i>Tetrabothrius erostris</i>	30.0	1.0	0.3	—	—	—

Интенсивность инвазии (ИИ), экстенсивность инвазии (ЭИ) и индекс обилия (ИО).

Таблица 3. Морфометрические параметры *Uria lomvia* и *Uria aalge*, гнездящихся на Гавриловских островах Баренцева моря, июнь 2018 г.

Параметры	<i>Uria lomvia</i>	<i>Uria aalge</i>
Масса тела (г)	1014.8 ± 14.2	1087.4 ± 18.0*
Уровень жирности	2.7 ± 0.28	3.0 ± 0.14
Масса печени (г)	60.8 ± 1.6	59.5 ± 1.3
Масса поджелудочной железы (г)	5.2 ± 0.42	4.0 ± 0.22
Масса тонкого кишечника (г)	39.4 ± 1.9	33.8 ± 2.6
Площадь поверхности тонкого кишечника (см ²)	191.0 ± 4.9	163.5 ± 3.6*
Длина тонкого кишечника (см)	116.0 ± 3.2	94.7 ± 1.2*

* Достоверные различия между двумя видами кайр ($p < 0.05$).

Таблица 4. Общая гидролитическая активность ферментов *Uria lomvia* и *Uria aalge*

Активность ферментов	<i>Uria lomvia</i>	<i>Uria aalge</i>
Аминопептидаза N	9.0 ± 0.7	12.9 ± 1.3 *
Мальтаза	11.3 ± 1.2	7.8 ± 0.8 *
Сахараза	1.2 ± 0.2	1.1 ± 0.1
Аминопептидаза N/ мальтаза	0.9 ± 0.09	1.7 ± 0.13 *

* Достоверные различия между двумя видами кайр ($p < 0.05$).

стальном отделе тонкого кишечника толстоклювой кайры.

Сравнительный анализ некоторых морфометрических параметров двух видов кайр показал, что масса тела достоверно выше у тонкоклювой кайры ($p < 0.05$) (табл. 3). Длина и площадь поверхности тонкого кишечника были выше у толстоклювой кайры ($p < 0.05$). Значения уровня жирности, массы печени, поджелудочной железы и тонкого кишечника не имели достоверных различий у обоих видов кайр.

Общая активность аминопептидазы N была выше в тонком кишечнике тонкоклювой кайры ($p < 0.05$) (табл. 4). В свою очередь, общая активность мальтазы была выше в тонком кишечнике толстоклювой кайры ($p < 0.05$). Соотношение активностей аминопептидазы N и мальтазы у тонкоклювой кайры было более чем в 1.8 раза выше, чем у толстоклювой кайры ($p < 0.05$). Общая активность сахаразы не имела существенных различий как у *U. aalge*, так и у *U. lomvia* ($p < 0.05$).

Активность аминопептидазы N в тонком кишечнике увеличивалась в проксимально-дистальном направлении как у *U. aalge*, так и у *U. lomvia* (рис. 1а). Сравнительный анализ показал, что значения активности аминопептидазы N у тонкоклювой кайры были выше вдоль тонкого кишечника

аналогичных показателей у толстоклювой кайры (ПО: $F_{2,1} = 3.2, p < 0.01$; МО: $F_{4,1} = 12.9, p < 0.01$; ДО: $F_{2,1} = 2.9, p < 0.01$). Активность мальтазы и сахаразы снижалась от проксимального отдела к дистальному у птиц обоих видов (рис. 1б, в). Активность мальтазы в проксимальном отделе кишечника толстоклювой кайры была выше, чем у тонкоклювой кайры ($F_{2,1} = 3.5, p < 0.01$). В медиальном отделе у толстоклювой кайры установлена более высокая активность сахаразы, чем у тонкоклювой кайры ($F_{2,1} = 2.3, p < 0.05$).

Активности аминопептидазы N и мальтазы в дистальных отделах кишечника толстоклювых кайр, зараженных цестодами *A. armillaris*, снижались по сравнению с показателями незараженных птиц ($p < 0.05$) (рис. 2а, 3а). При инвазии цестодами *T. erostris* активность аминопептидазы N и мальтазы в дистальных отделах кишечника зараженных толстоклювых кайр также уменьшалась, а активность мальтазы в проксимальном отделе увеличивалась относительно показателей контроля ($p < 0.05$) (рис. 2а, 3а). Показатели активности сахаразы в кишечнике у толстоклювых кайр при инвазии не имели достоверных отличий по сравнению с аналогичными параметрами у кайр, свободных от инвазии (рис. 4а). Не обнаружено статистических различий в значениях активности аминопептидазы N, мальтазы и сахаразы во всех отделах тонкого кишечника между незараженными тонкоклювыми кайрами и тонкоклювыми кайрами, зараженными *A. armillaris* (рис. 2б, 3б, 4б).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По анализу содержимого желудков толстоклювой и тонкоклювой кайр, гнездящихся на Гавриловских островах Баренцева моря, установлено, что рыба (мойва, песчанка, треска) составляет основу спектра питания у обоих видов птиц. При рассмотрении результатов паразитологического вскрытия можно заключить, что и толстоклювая кайра, и тонкоклювая кайра наряду с этим питались и ракообразными. Это следует из того факта, что в тонком кишечнике обоих видов птиц обнаружены цестоды *A. armillaris*. Известно, что цистецеркоиды цестод *A. armillaris* используют ракообразных (например, эвфаузиид *Euphausia similis*) в качестве промежуточных хозяев и попадают в кишечник кайр при поедании ими амфипод и эвфаузиид [23]. Согласно результатам ранее проведенных исследований, тонкоклювые кайры питаются главным образом рыбой, а в спектр питания толстоклювой кайры входят и рыба, и раки [1, 2, 24]. В то же время известно, в частности, что крупный пелагический планктон (эвфаузииды *Thysanoessa* sp.) был основной добычей обоих видов кайр, гнездящихся близ о. Медвежий в центральной части Баренцева моря [25]. Mehlum предположил, что в соответствии с теорией оптимального

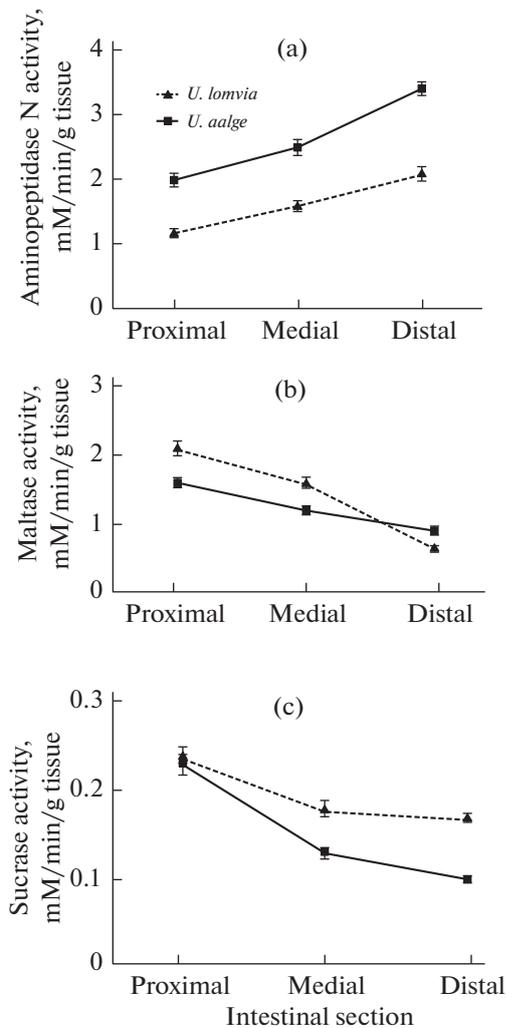


Рис. 1. Активность аминопептидазы N (a), мальтазы (b) и сахаразы (c) в трех отделах тонкого кишечника *U. lomvia* ($n = 10$) и *U. aalge* ($n = 10$). Представлены средние значения (\pm SE) для *U. lomvia* (треугольник) и *U. aalge* (квадрат).

кормления кайры добывают крупную и высококалорийную добычу (мойву) для вскармливания птенцов, а сами питаются ракообразными в годы с низким обилием рыбы [25]. Но, не смотря на установленную схожесть в спектре питания у толстоклювой и тонкоклювой кайры в представленной работе, пищеварительная активность и некоторые морфологические параметры тонкого кишечника имели статистически достоверные различия.

Активность аминопептидазы N выше у тонкоклювой кайры, активность мальтазы выше у толстоклювой кайры (табл. 3). На активность пищеварительных ферментов птиц влияют множество факторов, но определяющее значение специалисты отводят составу кормов [11, 12, 17, 26, 27]. Исследователи предположили, что модуляция активности пищеварительных ферментов представляет

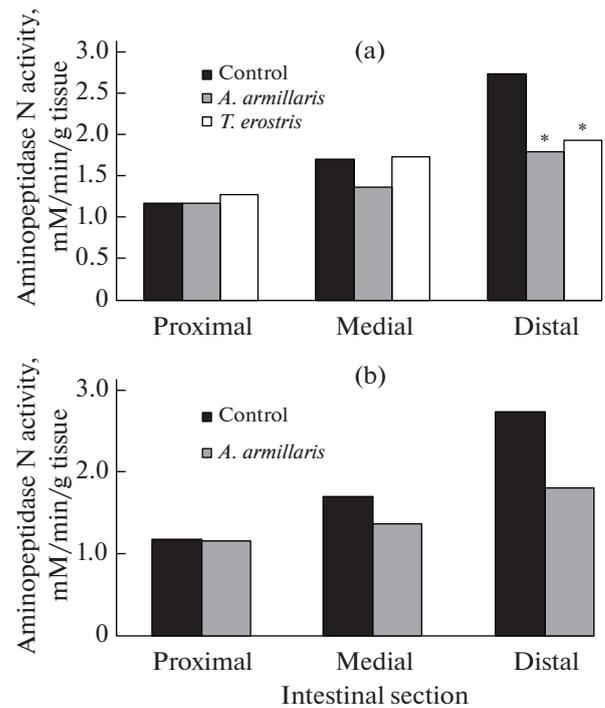


Рис. 2. Влияние заражения *Alcaetania armillaris* и *Tetrabothrius erostris* на активность аминопептидазы N. Активность аминопептидазы N представлена в трех отделах тонкого кишечника *U. lomvia* (a) и *U. aalge* (b). Указаны средние значения (\pm SE) незараженных кайр (контроль) и кайр, зараженных *A. armillaris* и *T. erostris*. Отмечено снижение активности аминопептидазы N в дистальном отделе тонкого кишечника у *U. lomvia*, зараженной *A. armillaris* ($p < 0.05$) и *T. erostris* ($p < 0.05$).

механизм, с помощью которого желудочно-кишечный тракт может реагировать на изменения в составе и качестве кормов [26]. Так, была предложена теория адаптивной модуляции, согласно которой активности пищеварительных ферментов должны соответствовать уровню субстрата, чтобы полностью переварить доступные питательные вещества, избегая при этом синтеза ненужных (невостребованных) ферментов [26]. Экспериментальные исследования показали, что с увеличением содержания азота в диете молодых особей крякв (*Anas platyrhynchos*), воробьиных (сем. Passeridae) и славковых (сем. Sylviidae) птиц повышается активность аминопептидаз в тонком кишечнике [17, 28, 29]. Зависимость активности карбогидраз в тонком кишечнике при диете с высоким содержанием углеводов отмечена для обыкновенных перепелов (*Coturnix coturnix*) и домашних кур (*Gallus gallus*) [29]. Измеряя активность аминопептидазы N, мальтазы и сахаразы в кишечнике птиц, было предложено использовать соотношение значений активностей аминопептидазы N и мальтазы [17, 27]. Этот параметр отражает относительную способность птиц гидролизовать белки по сравнению с углеводами, а также, по рекомендации Сабата,

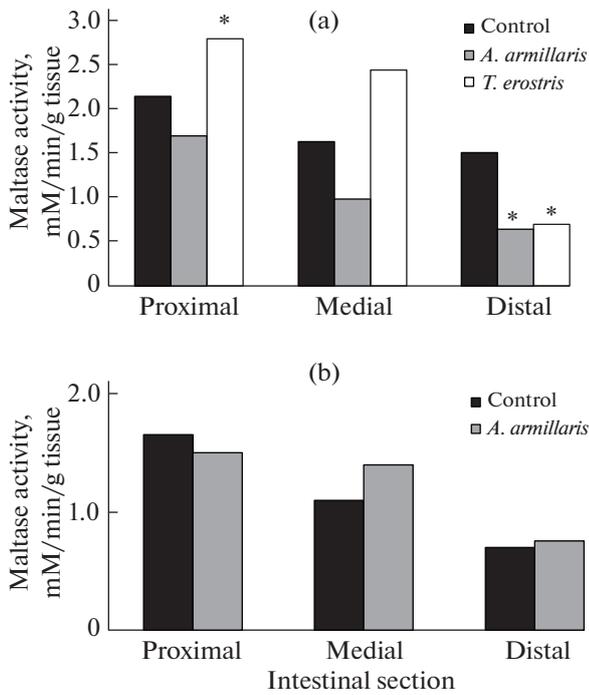


Рис. 3. Влияние *Alcataenia armillaris* и *Tetrabothrius erostris* на активность мальтазы. Активность мальтазы представлена в трех отделах тонкого кишечника *U. lomvia* (a) и *U. aalge* (b). Указаны средние значения (\pm SE) для незараженных кайр (контроль) и кайр, зараженных *A. armillaris* и *T. erostris*. Отмечены увеличение активности мальтазы в проксимальном отделе показано для *U. lomvia*, зараженной *T. erostris* ($p < 0.05$) и снижение активности мальтазы в дистальном отделе показано для *U. lomvia*, зараженной *A. armillaris* ($p < 0.05$) и *T. erostris* ($p < 0.05$).

может быть показателем относительного содержания белков и углеводов в диете птиц из природных популяций [27]. Соотношение между активностями аминопептидазы N и мальтазы у тонкоклювой и толстоклювой кайр выше, чем у травоядных и всеядных птиц, и сопоставимо с таковой у чилийского водяного печника (*Cinclodes nigrofumosus*), спектр питания которого составляют ракообразные и морские беспозвоночные [27]. Так как невозможно всесторонне оценить спектр питания тонкоклювой и толстоклювой кайр из природных популяций, то можно с высокой долей вероятности предположить, что в диете обоих видов присутствовали объекты с высоким содержанием белка. Сравнительный анализ показал, что соотношение активностей аминопептидазы N и мальтазы у тонкоклювой кайры превышает аналогичный параметр у толстоклювой кайры (табл. 3). Следовательно, гидролиз белков в тонком кишечнике тонкоклювой кайры протекал интенсивнее, что, по-видимому, связано с более высоким содержанием белка в их диете по сравнению с толстоклювой кайрой.

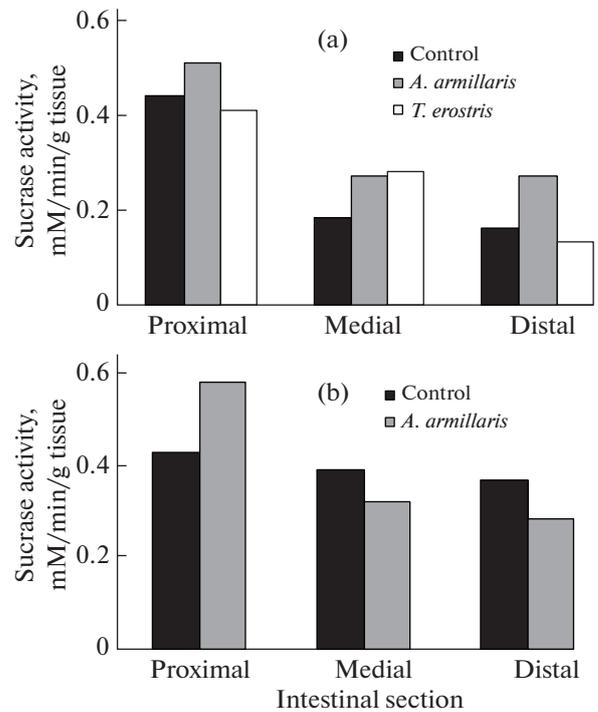


Рис. 4. Влияние *Alcataenia armillaris* и *Tetrabothrius erostris* на активность сахаразы. Активность сахаразы представлена в трех отделах тонкого кишечника *U. lomvia* (a) и *U. aalge* (b). Указаны средние значения (\pm SE) для незараженных кайр (контроль) и кайр, зараженных *A. armillaris* и *T. erostris*. Не обнаружено достоверных различий между значениями активности сахаразы у незараженных кайр и кайр, зараженных цестодами *T. erostris* и *A. armillaris*.

Активность пищеварительных ферментов – это не единственное условие, влияющее на эффективность питания и усвоение птицами питательных веществ. Различия во времени удержания пищи в желудочно-кишечном тракте также играют значительную роль в усвоении питательных субстратов [30].

По типу питания морских птиц, принадлежащих к семейству Alcidae (в том числе тонкоклювых и толстоклювых кайр), относят к видам-специалистам и рассматривают их как животных, предпочитающих определенный вид кормов (рыба) [31]. В отличие от видов-универсалов (серебристая чайка (*Larus argentatus*) и моевка (*Rissa tridactyla*), спектр питания которых широк и разнообразен, у толстоклювой и тонкоклювой кайр длина тонкого кишечника короче, а время переваривания и усвоения пищи менее продолжительное [31]. Согласно выводам Hilton и соавт. исследования, сам факт употребления высококалорийных кормов (рыбы) компенсирует ее более низкую усвояемость по сравнению с птицами, имеющими более длинный кишечник (чем короче тонкий кишечник, тем меньше время переваривания и усвоение пищи в

нем) [31]. В ходе нашего исследования установлено, что длина тонкого кишечника и площадь его поверхности у тонкоклювой кайры меньше, чем у толстоклювой кайры (табл. 2). При этом, как уже отмечалось выше, тонкоклювая кайра имеет более узкую пищевую специализацию и потребляет главным образом рыбу. У толстоклювых кайр, имеющих более длинный тонкий кишечник, пищеварение вероятно медленное и более эффективное, но при этом они активнее, чем тонкоклювые кайры, добывают менее качественные и калорийные корма (прежде всего ракообразных). Представленные результаты подтверждают теорию, выдвинутую Хилтоном и соавторами, об особенностях пищеварения морских птиц и морфологии кишечника [31, 32].

В целом на распределение активности ферментов вдоль тонкого кишечника птиц влияют многие факторы (спектр питания, сезон, возраст, период жизненного цикла, а также морфологические особенности различных частей тонкого кишечника) [8, 10, 28, 33–35]. У многих видов птиц активность дисахаридаз снижается вдоль тонкого кишечника в проксимально-дистальном направлении. Как предполагали исследователи, это связано с уменьшением концентрации пищевого субстрата в тонком кишечнике [36]. Для аминопептидаз обнаружена обратная зависимость [8, 10, 34, 35]. У тонкоклювой и толстоклювой кайр прослежена аналогичная тенденция. Активности мальтазы и сахаразы в слизистой снижались в проксимально-дистальном направлении вдоль тонкого кишечника, активность аминопептидазы N, напротив, повышалась.

В дистальном отделе тонкого кишечника у толстоклювой кайры паразитировали цестоды *A. armillaris* и *T. erostris*, а у тонкоклювой кайры – только *A. armillaris*. Снижение активности аминопептидазы N и мальтазы в месте локализации *A. armillaris* и *T. erostris* зарегистрировано в слизистой тонкого кишечника только у толстоклювых кайр. Ранее в местах локализации *T. erostris* зарегистрировано снижение активности протеаз у моевки и серебристой чайки независимо от возраста. У птенцов серебристых чаек, зараженных *T. erostris*, отмечено снижение активности протеаз вдоль всей длины тонкого кишечника [14]. У птенцов моевки при инвазии *T. erostris* уменьшалась активность гликозидаз как в месте локализации червей, так и вдоль всего кишечника [37]. Снижение активности пищеварительных ферментов, главным образом, ферментов гидролиза белков связывают со способностью червей в кишечнике ингибировать активность протеаз хозяина [38, 39]. Так, например, гомогенаты *T. erostris* из тонкого кишечника моевки и серебристой чайки инактивировали активность трипсина от 62.2 до 79.6% и активности протеаз слизистой из тонкого кишечника птиц от 16.4 до 37.8% [38]. Можно предположить, что снижение

активности ферментов гидролиза белков (аминопептидазы N) в слизистой тонкого кишечника толстоклювых кайр вызвано ингибированием ее активности цестодами *A. armillaris* и *T. erostris*. Вероятно, ленточные черви *A. armillaris* и *T. erostris* выступают в качестве конкурентов для толстоклювых кайр не только за пищевые ресурсы, но и в некоторой степени способны влиять на активность пищеварительных ферментов.

В результате исследования установлено, что инвазия цестодами *A. armillaris* не влияет на активность пищеварительных ферментов в тонком кишечнике тонкоклювых кайр. По литературным данным известно, что указанным видом *A. armillaris* заражены преимущественно толстоклювые кайры [40, 41]. Если инвазия *A. armillaris* и фиксируется у тонкоклювых кайр, то значения ее показателей значительно ниже параметров заражения толстоклювых кайр [42]. В представленной работе показатели инвазии (ИИ, ИО) у тонкоклювых и толстоклювых кайр не имели достоверных отличий (табл. 2). В связи с тем, что из 10 особей тонкоклювой кайры только три заражены цестодами *A. armillaris*, выводы о влиянии паразитарной инвазии на пищеварительную активность птиц носят предварительный характер. Хотя обнаруженные отличия в особенностях пищеварения (длина и площадь тонкого кишечника, активности аминопептидазы N и мальтазы) у двух близкородственных видов кайр, вероятно, могут определять степень влияния гельминтов на процессы пищеварения.

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.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена по теме “Морские птицы Арктики и Субарктики: биология, физиология, паразитология” (№ госрегистрации 121091600102-3) в рамках государственного задания ММБИ РАН.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *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 Res* 26: 113–117. <https://doi.org/10.1111/j.1751-8369.2007.00015.x>
2. *Anker-Nilssen T, Bakken V, Strøm H, Golovkin AN, Bianki VV, Tatarinkova IP* (2000) The Status of Marine Birds Breeding in the Barents Sea Region; Norsk Polarinstitutt: Tromsø, Norway, 213 pp.
3. *Spring L* (1971) A comparison of functional and morphological adaptations in the common murre (*Uria aalge*) and thick-billed murre (*Uria lomvia*). *The Condor* 73: 1–27. <https://doi.org/10.2307/1366120>
4. *Jackson S, Place AR, Seiderer LJ* (1992) Chitin digestion and assimilation by seabirds. *The Auk* 109: 758–770. <https://doi.org/10.2307/4088151>
5. *Place AR* (1992) Comparative aspects of lipid digestion and absorption: physiological correlates of wax ester digestion. *Am J Physiology-Regulatory* 263: 464–471. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.1992.263.3.R464>
6. *Kerry KR* (1969) Intestinal disaccharidase activity in a monotreme and eight species of marsupials (with an added note on the disaccharidases of five species of seabirds). *Comp Biochem Physiol* 29: 1015–1022. [https://doi.org/10.1016/0010-406X\(69\)91003-2](https://doi.org/10.1016/0010-406X(69)91003-2)
7. *Kuklina MM, Kuklin VV* (2012) Activity of digestive enzymes of thick-billed guillemot (*Uria lomvia*) and common guillemot (*U. aalge*) invaded by cestodes. *J Evol Biochem Physiol* 48: 272–279. <https://doi.org/10.1134/S0022093012030036>
8. *Chediack JG, Fures 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*). *Compar Biochem Physiol Part A*. 163: 103–110. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2012.05.189>
9. *Gatica-Sosa C, Brzek P, Chedlack JG, Cid FD, Karasov WH, Caviedes-Vidal E* (2016) Differential transcriptional responses underlie dietary induction of intestinal carbohydrase activities in house sparrow nestlings. *Animal Physiology and Animal Nutrition*. 100: 236–242. <https://doi.org/10.1111/jpn.12354>
10. *Garro C, Brun A, Caviedes-Vidal E* (2017) Aminopeptidase activity is related to the amino acids composition of the food to passerine birds. *PeerJ Preprints* e3443v2 <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.3443v2>.
11. *Ramirez-Otarola N, Naya DE, Sabat P* (2018) Seasonal changes in digestive enzymes in five bird species. *Canad J Zool* 96: 707–712. <https://doi.org/10.1139/cjz-2017-0350>
12. *Newman J, Maurer M, Forbey JS, Brittas R, Iohansson Ö, Nielsen Ö, Willebrand T, Kohl KD* (2021) Low activities of digestive enzymes in the guts of herbivorous grouse (Aves: Tetraoninae). *J Ornithol* 162: 477–485. <https://doi.org/10.1007/s10336-020-01835-z>
13. *Dalton JP, Skelly P, Halton DW* (2004) Role of the tegument and gut in nutrient uptake by parasitic plathyhelminths. *Can J Zool* 82: 211–232. <https://doi.org/10.1139/z03-213>
14. *Kuklina MM, Kuklin VV* (2016) 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: 82–88. <https://doi.org/10.1134/S1995082916010107>
15. *Izvekova GI, Frolova TV, Izvekov EI* (2017) Adsorption and inactivation of proteolytic enzymes by *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda). *Helmintologia* 54: 3–10. <https://doi.org/10.1515/helm-2017-0001>
16. *Ashford RW* (1971) Blood parasites and migratory fat at lake Chad. *Ibis* 113: 100–101. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1971.tb05127.x>
17. *Ramirez-Otarola N, Narváez C, Sabat P* (2011) Membrane-bound intestinal enzymes of passerine birds; dietary and phylogenetic correlates. *Compar Physiol Part B* 181: 817–827. <https://doi.org/10.1007/s00360-011-0557-3>
18. *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)
19. *Martínez del Rio C* (1990) Dietary, phylogenetic, and ecological correlates of intestinal sucrose and maltase activity in birds. *Physiol Zool* 63: 87–1011. <https://doi.org/10.1086/physzool.63.5.30152625>
20. *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>
21. *Campana SE* (2004) Photographic atlas of fish otoliths of the Northwest Atlantic oceans. National Research Council Canada, Ottawa 284 p.
22. *Ryzhikov KM, Rusavy B, Khokhlova IG, Tolkatchova LM, Kornychuk VV* (1985) Helminths of Fish-Eating Birds of the Palaearctic Region II. Cestoda and Acanthocephales. *Academia Praha* 412 p.
23. *Shimazu T* (1975) On the parasitic organisms in a krill, *Euphausia similis*, from Suruga Bay. V. Larval cestodes. *Jap J Parasitol* 24: 122–128.
24. *Ежов АВ* (2019) Реакций моевок (*Rissa tridactyla*) и кайр (*Uria aalge* и *U. lomvia*) Мурман на многолетнюю нестабильность кормовой базы в Баренцевом море. *Вестник ТвГУ Сер “Биол экол”* 53: 72–82. [*Ezhov AV* (2019) Murman kittiwake (*Rissa tridactyla*) and guillemot (*Uria aalge* и *U. lomvia*) reaction on the long-term instability of food availability in Barents Sea. *Herald of Tver St Univ. Series: Biol Ecol* 53: 72–82. (In Russ)].
25. *Mehlum F* (2001) Crustaceans in the diet of adult common and Brünnich's guillemots *Uria aalge* and *U. lomvia* in the Barents Sea during the breeding period. *Marine Ornithology* 29: 19–22.
26. *Karasov WH, Diamond JM* (1988) Interplay between physiology and ecology in digestion. *BioScience* 38: 602–611. <https://doi.org/10.2307/1310825>
27. *Sabat P* (2000) Intestinal disaccharidases and aminopeptidase-N in two species of Cinclodes (Passerine: Furnariidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 345–350. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2000000200009>
28. *Afik DL, Caviedes-Vidal E, Martínez del Rio C, Karasov WH* (1995) Dietary modulation of intestinal hydrolytic en-

- zymes in yellow-rumped warblers. *Am J Physiol* 269: 420–423.
<https://doi.org/10.1152/ajpregu.1995.269.2.R413>
29. 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>
 30. Karasov WH (1996) Digestive plasticity in avian energetics and feeding ecology, p. 61–84. In C. Carey [ED.], *Avian energetics and nutritional ecology*. Chapman and Hall, New York.
https://doi.org/10.1007/978-1-4613-0425-8_3
 31. Hilton GM, Furness RW, Houston DC (2000 a) A comparative study of digestion in North Atlantic seabirds. *J Avian Biol* 31: 36–46.
 32. Hilton GM, Furness RW, Houston DC (2000 b) The effects of diet switching and mixing on digestion in seabirds. *Funct Ecol* 14:145–154.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.00403.x>
 33. Martínez del Río C, Brugger E, Rios JL, Vergara ME, Witmer M (1995) An experimental and comparative study of dietary modulation of intestinal enzymes in European Starlings (*Sturnus vulgaris*). *Physiol Biochem Zool* 68:490–511.
<https://doi.org/10.1086/physzool.68.3.30163781>
 34. McWilliams SR, Caviedes-Vidal E, Karasov WH (1999) Digestive adjustments in Cedar Waxwings to high feeding rate. *J Exp Zool* 283: 394–407.
[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-010X\(19990301/01\)283:4/5<394::AID-JEZ9>3.0.CO;2-0](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-010X(19990301/01)283:4/5<394::AID-JEZ9>3.0.CO;2-0)
 35. Sabat P, Gonzalez SP (2003) Digestive enzymes in two species of marine cinclodes (Passeriformes: Furnariidae). *The Condor* 105: 830–833.
<https://doi.org/10.1093/condor/105.4.830>
 36. Hume ID (1998) Optimization in design of the digestive system. In E.R. Weibel, C.R. Taylor, L. Bolis [Eds.]. *Principles of animal design*. Cambridge Univ Press, Cambridge UK. 212–219.
 37. Kuklina MM, Kuklin VV (2018) Effect of cestodal infestation on the distribution pattern of digestive enzyme activities along the small intestine of the kittiwake. *J Evol Biochem Physiol* 54: 257–263.
<https://doi.org/10.1134/S0022093018040051>
 38. Izvekova GI, Kuklina MM, Frolova TV (2017) Inactivation of proteolytic enzymes by cestodes. *Doklady Biological Sciences* 475: 161–164.
<https://doi.org/10.1134/S0012496617040081>
 39. Frolova TV, Izvekov EI, Solovyev MM, Izvekova GI (2019) Activity of proteolytic enzymes in the intestine of bream *Abramis brama* infected with cestodes *Caryophyllaeus laticeps* (Cestoda, Caryophyllidae). *Comp Biochem Physiol Part B* 235: 38–45.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2019.05.009>
 40. Куклин ВВ, Куклина ММ (2005) Гельминты птиц Баренцева моря: фауна, экология, влияние на хозяев. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН. 289 с. [Kuklin VV, Kuklina MM (2005) Helminths of birds of the Barents Sea: fauna, ecology, impact on the hosts. Apatity: Publ. KSC RAS. 289 p. (In Russ)].
 41. Muzaffar SB (2009) Helminths of murre (Alcidae: *Uria* spp.): markers of ecological change in the marine environment. *J Wildlife Diseases* 45: 672–683.
<https://doi.org/10.7589/0090-3558-45.3.672>
 42. Kuklin VV (2017) Comprehensive and comparative analysis of the helminth fauna of the dominant colonial seabird species on the Murman coast. *Biological Bulletin* 44: 827–843.
<https://doi.org/10.1134/S1062359017080118>

Activity of Digestive Enzymes in the Small Intestine of Common Murres and Thick-Billed Murres: Effect of Diet Composition and Helminth's Infection

M. M. Kuklina^{a,#} and V. V. Kuklin^a

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

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

It was found that the diet of common murres and thick-billed murres nesting on the Gavrilovsky Islands of the Barents Sea consisted of small fish (capelin, pollack and juvenile cod) and crustaceans during the breeding season in June 2018. Cestodes *Alcataenia allmillaris* were parasitized in the distal section of the small intestine of the common murres, and *A. armillaris* and *Tetrabothrius erostris* were parasitized in the distal section of the small intestine of the thick-billed murres. The total aminopeptidase N activity in the intestine of the common murres was higher than thick-billed murres, and the total maltase activity was higher in the intestine of the thick-billed murres than common murres. The activity of disaccharidases of both species murres decreased along small intestine in the distal direction, the activity of aminopeptidase N increased. At the site of infection of cestodes *A. armillaris* and *T. erostris*, the activity of both aminopeptidase N and maltase decreased in the distal section of the small intestine of thick-billed murres.

Keywords: Common murre, Thick-billed murre, *Uria aalge*, *Uria lomvia*, aminopeptidase N, maltase, sucrase, diet, cestodes