

Научная статья
УДК 595.122.2:594.3
doi:10.37614/2949-1185.2025.4.2.008

ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ММБИ РАН В 2020–2024 ГОДАХ

Вадим Владимирович Куклин, Марина Михайловна Куклина

Мурманский морской биологический институт Российской академии наук, г. Мурманск, Россия

kuklin@mmbi.info, kuklina@mmbi.info

Аннотация

Представлены результаты паразитологических исследований Мурманского морского биологического института РАН с 2020 по 2024 гг.: анализ географического и гостального распределения гельминтов птиц Баренцева моря; сезонно-возрастные изменения гельминтофауны серебристых чаек (нелетающих птенцов, слетков и взрослых птиц) Кольского залива; основные тенденции многолетней динамики гельминтофауны и физиологического состояния моевок (на примере гнездовой колонии на п-ове Рыбачий) на фоне климатических изменений с 2006 по 2020 гг. Дана оценка современного состояния гельминтофауны моевок северной части Карского моря. Приведены результаты паразитологического обследования на литорали Мурманского побережья беспозвоночных животных (брюхоногих моллюсков и амфипод), служащих промежуточными хозяевами гельминтов морских птиц. Показано влияние гельминтной инвазии на активность пищеварительных ферментов морских птиц (обыкновенных гаг, гаг-гребенушек, серебристых чаек, атлантического глупыша). В результате экспериментальных и лабораторных исследований определена активность ферментов белкового обмена в кишечнике птенцов серебристой чайки при инвазии пятью видами цестод.

Ключевые слова:

морские птицы, брюхоногие моллюски, амфиподы, цестоды, трематоды, нематоды, скребни, Баренцево море, Карское море, Мурманское побережье

Original article

PARASITOLOGICAL RESEARCHES OF MMBI RAS IN 2020–2024

Vadim V. Kuklin, Marina M. Kuklina

Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Science, Murmansk, Russia

kuklin@mmbi.info, kuklina@mmbi.info

Abstract

The results of parasitological studies of the Murmansk Marine Biological Institute Russian Academy of Sciences, in the period from 2020 to 2024 are presented: the analysis of the geographical and hostal distribution of helminthes of birds the Barents Sea; seasonal and age-related changes in the helminthes fauna of the herring gull (flightless chicks, fledglings, and adult birds) in the Kola Bay; the main trends of the long-term dynamics of the helminthes fauna and the physiological state of the black-legged kittiwake (on the example of a breeding colony on the Rybachy Peninsula) against the background of climatic changes in the period from 2006 to 2020. The current state of the helminthes fauna of the black-legged kittiwakes in the northern part of the Kara Sea has been assessed. The results of a parasitological examination of invertebrates (gastropods and amphipods) as intermediate hosts for seabirds helminthes on the littoral of the Murmansk coast are presented. The effect of helminthic infection on the activity of digestive enzymes of seabirds (common eiders, king eiders, herring gulls, northern fulmars) has been showed. As a result of experimental and laboratory studies, of the activity of protein metabolism enzymes in the intestines of herring gull chicks by infection of five different species of cestodes have been carried out.

Keywords:

seabirds, gastropods, amphipods, cestodes, trematodes, nematodes, acanthocephalans, Barents Sea, Kara Sea, Murmansk coast

За прошедшее пятилетие (2020–2024 гг.) сотрудники лаборатории орнитологии и паразитологии Мурманского морского биологического института РАН проводили активное исследование паразитов морских птиц в экосистемах северных морей, изучали их видовой состав и распределение, а также взаимоотношения в системе «паразит–хозяин».

Паразитологические исследования морских птиц

Анализ географического распространения и гостального распределения гельминтов птиц Баренцева моря, циркулирующих в пелагических и прибрежных биоценозах. В морских экосистемах (включая арктические) круг хозяев и географические ареалы паразитов исторически ограничены генеалогическими и экологическими связями. Формируясь по определенным законам во времени и пространстве, гельминтофауна каждого вида может иметь элементы с самым разным географическим распространением – от повсеместного и биполярного до локально-очагового. Особенности распределения могут быть связаны с относительным эволюционным возрастом паразито-хозяйинной системы, степенью подвижности хозяев и продолжительностью коэволюции паразитов и хозяев. Исследования в области познания путей и направлений расселения гельминтов и на региональном, и на глобальном уровнях представляют большой интерес.

Паразитофауне морских птиц в плане изучения исторической биогеографии до определенного времени уделялось незначительное внимание. Впоследствии рост объема первичного материала и использование современных методов эмпирических и филогенетических исследований позволили определить базовые временные рамки и эволюционно-экологические механизмы формирования паразитофауны птиц в Голарктике (концепция арктических рефугиумов) (Hoberg, Adams, 2000). Однако на тот момент информация о составе и структуре фауны гельминтов птиц Баренцева моря была неполной и фрагментарной. Анализ современных данных по паразитам баренцевоморской орнитофауны в рамках упомянутой концепции может существенно расширить представление о биогеографии гельминтов, циркулирующих в морских биоценозах.

По итогам исследований установлено, что из 53 видов гельминтов с морскими жизненными циклами в качестве единственного эндемика Баренцева моря можно выделить цестоду *Tettrabothrius morschtini* (Mugav'eva, 1968). 52 вида гельминтов зарегистрировано в Северной Атлантике, 48 – в Северной Пацифике (Kuklin, 2022). Встречаемость изученных паразитов в других регионах была не столь массовой (в Южной Атлантике и Австрало-Новозеландской области отмечено по 6 видов, в восточном секторе российской Арктики и Антарктике – по 5, в Южной Пацифике – 4, в бассейне Индийского океана – 3).

Амфибореальное распространение большинства паразитов, по всей видимости, – следствие существования единого трансарктического ареала многих промежуточных и окончательных хозяев гельминтов в плиоцене после открытия Берингова пролива, а также схожих абиотических условий в Северной Атлантике и Северной Пацифике в указанный период. В дальнейшем в связи с развитием в Арктическом бассейне ледников, восстановлением Берингийского моста суши и океанических трансгрессий атлантические и тихоокеанские популяции паразитов и хозяев оказались разделены, хотя поток генов между ними мог возобновляться в межледниковые периоды плейстоцена. Поэтому географическая изоляция не вызвала заметной диверсификации у большинства гельминтов. Ускоренное видообразование в Северной Атлантике происходило только у отдельных видов трематод (микрофаллид группы «*pygmaeus*»), для которых были характерны узкая специфичность к промежуточным хозяевам и короткие сроки жизни половозрелых стадий в окончательных хозяевах.

Биполярное распространение некоторых видов гельминтов может быть обусловлено и эволюционно-историческими, и экологическими причинами. Паразиты, специфичные для чаек, вероятно, были перенесены южнее экватора из Голарктики предковой формой доминиканской чайки, которая имеет североатлантическое происхождение, но в плейстоцене переселилась в Южное полушарие. В настоящее время аналогичные процессы могут иметь место в случаях дальних перелетов некоторых птиц (куликов, крачек) после гнездового периода в районы зимовки. Результаты исследования показали, что при наличии в новых регионах подходящих промежуточных хозяев гельминты могут впоследствии перейти к паразитированию уже у представителей аборигенной авифауны, использующих те же кормовые объекты, что и перелетные птицы.

Нельзя исключать, что некоторые виды гельминтов переселились вместе с окончательными хозяевами в обратном направлении – из приантарктических районов в Голарктику (например, нематоды родов *Seuratia* и *Stegophorus* с глупышами после дивергенции северного и южного видов в плиоцене).

Из общего числа изученных паразитов в Южном полушарии не отмечены виды, завершающие свое развитие в морских утках, а в бассейне Индийского океана – те формы, в циркуляции которых принимают участие ракообразные семейства Gammaridae. Очевидно, отсутствие окончательных (в первом случае) и промежуточных (во втором случае) хозяев служит непреодолимым барьером для распространения гельминтов со сложными жизненными циклами.

Гельминтофауна серебристых чаек *Larus argentatus* (Pontoppidan, 1763) Кольского залива. Изучены сезонно-возрастные изменения гельминтофауны серебристых чаек *Larus argentatus* (нелетающих птенцов, слетков и взрослых птиц) Кольского залива (Kuklin, Kuklina, 2021). Для оценки степени зараженности птиц использовали такие количественные показатели как экстенсивность инвазии (ЭИ) и индекс обилия (ИО). Экстенсивность инвазии определяли как отношение числа птиц, зараженных паразитом данного вида, к общему числу птиц в выборке, индекс обилия – отношение общего числа экземпляров каждого вида гельминтов к общему числу обследованных особей птиц. У серебристых чаек в районе исследований обнаружено 27 видов гельминтов (11 – трематод, 10 – цестод, 5 – нематод, 1 – скребней). У нелетающих птенцов в июне зарегистрировано 15 видов паразитических червей, у слетков в сентябре – 22 вида, у взрослых птиц в июне – 20 видов и в сентябре – 13 видов. Данные по видовому составу гельминтофауны и значения количественных параметров инвазии чаек представлены в табл. 1.

Изучение сезонно-возрастной динамики гельминтофауны морских птиц, гнездящихся вблизи урбанизированных территорий, позволило выявить ряд интересных аспектов. Птенцы серебристых чаек в гнездовых колониях островов Кольского залива в течение не менее 50 сут. с момента вылупления в плане питания полностью зависимы от родителей. Следствием этого можно считать тот факт, что птенцы и взрослые чайки имеют 11 общих видов паразитов. Однако в составе гельминтофауны взрослых птиц и нелетающих птенцов имеются и заметные качественные отличия. Для птенцов характерно практически полное отсутствие паразитов с пресноводными жизненными циклами, а также низкая зараженность гельминтами, циркулирующими в прибрежных морских экосистемах и использующих в качестве промежуточных хозяев относительно крупных беспозвоночных с твердыми наружными покровами. Вместе с тем у птенцов отмечена инвазия некоторыми паразитами, которые не встречаются у взрослых чаек, но являются обычными компонентами гельминтофауны других птиц (гаг и куликов). Основные причины обнаруженных различий – раздельный сбор кормов взрослыми чайками для себя и для птенцов и, возможно, слабое развитие иммунной системы молодых птиц.

Переход слетков к самостоятельному питанию приводит к тому, что видовой состав их гельминтофауны становится практически идентичным таковому у взрослых чаек (17 общих видов в июньской выборке и 13 – в сентябрьской выборке). При этом они не успевают полностью освободиться от инвазии некоторыми «детскими» гельминтами. Поэтому для слетков характерно наибольшее разнообразие паразитов. У молодых птиц по сравнению со взрослыми отмечены высокие значения количественных параметров инвазии гельминтами, использующими в качестве промежуточных хозяев малоподвижных беспозвоночных (мидий), и низкие показатели заражения паразитами, у которых эту роль играют мобильные организмы (ракообразные). Очевидно, эффективность сбора слетками разных кормовых объектов имеет заметные отличия. Вместе с тем к моменту подъема молодых птиц на крыло сезонная доступность некоторых пищевых объектов (в частности, морских полихет) уменьшается.

Возможно, что опосредованное влияние на инвазию чаек разных возрастных групп оказывает и использование птицами пищевых отходов. Такая кормовая стратегия, с одной стороны, исключает возможность заражения птенцов многими гельминтами, с другой – вызывает нарушения в физиологии молодых птиц и ослабляет их устойчивость к неспецифичным паразитам.

Таблица 1

Состав гельминтофауны и показатели заражения серебристых чаек Кольского залива

Table 1

Composition of the helminth fauna and rates of infestation in herring gulls from Kola Bay

Таксон	Июнь				Сентябрь			
	Нелетающие птенцы (n = 26)		Взрослые птицы (n = 22)		Слетки (n = 20)		Взрослые птицы (n = 9)	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
Trematoda								
<i>Cryptocotyle lingua</i> (Lühe, 1899)	61.54	6.19	59.09	6.41	75.00	21.50	77.78	16.67
<i>Cryptocotyle concave</i> (Creplin, 1825)	–	–	–	–	5.00	31.65	–	–
<i>Himasthla larina</i> (Ishkulov, Kuklin, 1998)	23.08	98.47	31.82	21.09	85.00	193.45	77.78	476.78
<i>Gymnophallus deliciosus</i> (Olsson, 1893)	3.85	0.08	36.36	6.82	45.00	17.05	88.89	20.22
<i>Microphallus piriformes</i> (Odhner, 1905)	7.69	20.35	31.82	170.09	65.00	2335.60	66.67	1136.90
Galaktionov, 1983								
<i>Microphallus pygmaeus</i> (Levinsen, 1881)	3.85	0.58	–	–	–	–	–	–
Odhner, 1905								
<i>Microphallus similis</i> (Jaegerskioeld, 1900)	–	–	13.64	0.77	15.00	30.70	11.11	39.00
<i>Maritrema arenaria</i> (Hadley, Castle, 1940)	–	–	9.09	0.45	20.00	0.55	11.11	0.78
<i>Plagiorchis laricola</i> (Skrjabin, 1924)	–	–	13.64	3.27	5.00	0.10	–	–
<i>Diplostomum indistinctum</i> (Guberlet, 1923)	–	–	13.64	0.73	15.00	0.25	–	–
<i>Notocotylus</i> sp.	–	–	–	–	10.00	0.25	–	–
Cestoda								
<i>Alcataenia dominicana</i> (Railiet, Henry, 1912)	–	–	63.64	32.45	20.00	11.95	55.56	11.67
<i>Alcataenia larina</i> (Krabbe, 1869)	50.00	12.38	13.64	2.32	15.00	1.95	–	–
<i>Arctotaenia tetrabothrioides</i> (Loennberg, 1890)	19.23	15.35	–	–	5.00	0.05	–	–
<i>Anomotaenia micracantha micracantha</i> (Krabbe, 1869)	–	–	4.55	0.05	–	–	–	–
<i>Paricterotaenia porosa</i> (Rudolphi, 1810)	–	–	9.09	0.32	–	–	–	–
<i>Microsomacanthus ductilis</i> (Linton, 1927)	26.92	149.23	59.09	53.50	15.00	1.35	11.11	0.44
<i>Wardium cirrosa</i> (Krabbe, 1869)	30.77	7.69	50.00	99.55	15.00	25.65	11.11	0.11
<i>Wardium fryei</i> (Mayhew, 1925)	11.54	0.58	45.45	10.32	25.00	63.95	22.22	138.89
<i>Tetrabothrius erostris</i> (Loennberg, 1889)	38.46	3.15	63.64	4.73	40.00	3.45	66.67	11.11
<i>Tetrabothrius cylindraceus</i> (Rudolphi, 1819)	–	–	9.09	0.23	15.00	7.50	22.22	24.67
Nematoda								
<i>Anisakis</i> sp. 1	–	–	4.55	0.05	–	–	–	–
<i>Paracuaria adunca</i> (Creplin, 1846)	30.77	1.92	50.00	3.23	70.00	8.20	66.67	5.44
Anderson, Wong, 1981								
<i>Cosmocephalus obvelatus</i> (Creplin, 1825)	–	–	–	–	5.00	0.05	–	–
<i>Stegophorus stellaepolaris</i> (Parona, 1901)	19.23	1.38	4.55	0.09	15.00	0.50	–	–
<i>Streptocara crassicauda</i> (Creplin, 1829)	3.85	0.08	–	–	–	–	–	–
Acanthocephala								
<i>Polymorphus phippii</i> (Kostylew, 1922)	15.38	0.42	–	–	5.00	0.05	–	–

Основные тенденции гельминтофауны и физиологическое состояние моевок (на примере гнездовой колонии на п-ове Рыбачий) на фоне климатических изменений с 2006 по 2020 гг. Установлено, что состав гельминтофауны, соотношение доминирующих видов паразитов и значения большинства количественных показателей инвазии моевок в гнездовой колонии на п-ове Рыбачий в 2006–2008 и 2018–2020 гг. не претерпели заметных изменений (Kuklin, Kuklina, 2022). В 2006–2008 годах у моевок на Городецких базарах обнаружено 11 видов гельминтов (4 – трематод, 3 – цестод, 4 – нематод) (табл. 2). Наивысшие значения ЭИ и ИО были характерны для цестод *A. larina* и *T. erostris*, а также для нематод *P. adunca*. Находки 5 видов паразитических червей были

одноразовыми. В 2018–2020 годах у птиц в этом районе также зарегистрировано 11 видов паразитов (3 – трематод, 3 – цестод, 5 – нематод). При этом самые высокие количественные показатели заражения отмечены для тех же видов, что и в 2006–2008 гг. Единичными были находки 6 видов. В то же время в 2018–2020 гг. зафиксировано заметное уменьшение индекса обилия массовых видов цестод (*A. larina* и *T. erostris*) по сравнению с показателями в 2006–2008 гг.

Таблица 2

Гельминтофауна моевок в колониях п-ова Рыбачий (Западный Мурман) в 2006–2008 и 2018–2020 гг.

Table 2

The helminth fauna of kittiwakes in the colonies of the Rybachy Peninsula (Western Murman) in 2006–2008 and 2018–2020

Таксон	2006–2008 гг. (n = 29)		2018–2020 гг. (n = 30)	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
Trematoda				
<i>Cryptocotyle lingua</i>	10.34	0.41	3.33	0.03
<i>Cryptocotyle concava</i>	3.45	0.03	3.33	0.03
<i>Diplostomum nordmanni</i>	3.45	0.03	–	–
<i>Diplostomum</i> sp.	–	–	3.33	0.03
<i>Mesorchis pseudoechinatus</i>	3.45	0.07	–	–
Cestoda				
<i>Alcataenia larina</i>	44.83	11.83	60.00	1.77
<i>Anomotaenia micracantha micracantha</i>	–	–	3.33	0.07
<i>Tetrabothrius erostris</i>	31.03	3.62	33.33	0.73
<i>Tetrabothrius cylindraceus</i>	3.45	0.55	–	–
Nematoda				
<i>Anisakis</i> sp.	10.34	0.17	3.33	0.03
<i>Paracuaria adunca</i>	44.83	1.83	33.33	0.80
<i>Stegophorus stellaepolaris</i>	6.90	0.93	13.33	0.23
<i>Contracaecum</i> sp.	3.45	0.03	13.33	0.13
<i>Capillaria contorta</i>	–	–	3.33	0.03

Одновременно с изучением гельминтофауны нами у моевок была взята кровь для анализа. У моевок лимфоциты и гетерофилы были доминирующими типами лейкоцитов (табл. 3). Сравнительный анализ показал наличие достоверных отличий в содержании гетерофилов, эозинофилов и моноцитов в крови моевок в разные периоды исследований. Установлено, что содержание гетерофилов и моноцитов увеличивалось, а содержание эозинофилов снижалось у моевок в 2018–2020 гг. по сравнению с аналогичными показателями птиц в 2006–2008 гг. В то же время отношение гетерофилов к лимфоцитам (Г/Л) у моевок в 2018–2020 гг. превышало таковое у птиц в 2006–2008 гг.

Результаты изучения паразитофауны и физиологии моевок в гнездовой колонии на п-ове Рыбачий не выявили устойчивых и однозначных взаимосвязей между инвазией и физиологическим состоянием клеток крови птиц, многолетним снижением их численности и климатическими изменениями в районе проведения исследований. С одной стороны, повышение содержания гетерофилов и уменьшение количества эозинофилов у моевок в 2018–2020 гг. по сравнению с 2006–2008 гг. на фоне повышения температуры воды и воздуха в течение указанного периода могут свидетельствовать об ухудшении общего состояния гнездовой популяции птиц под влиянием потепления. С другой стороны, не обнаружено признаков усиления паразитарного пресса на моевок – видовой состав гельминтофауны и значения количественных показателей инвазии не претерпели заметных изменений. Вместе с тем снижение ИО массовых видов цестод (*A. larina* и *T. erostris*) можно считать косвенным подтверждением изменения размерной структуры популяций промежуточных хозяев паразитов – пелагических ракообразных – в сторону доминирования более мелких форм. Изменение климата в сторону потепления в высоких широтах часто стимулирует подобные последствия в зоопланктонных сообществах. Соответственно, климатические флуктуации

могли вызвать определенные изменения устойчивости паразито-хозяйинных связей, но при этом не нарушили структуру паразитарных систем. Нелинейные реакции на изменения климата и кормовых условий в целом характерны для морских птиц Арктики (Arctic ..., 2015) и обусловлены локальным воздействием определенной группы факторов в конкретном регионе. Поэтому для получения более полной мозаики фундаментальных последствий изменений климата необходимо учитывать особенности биологии птиц и абиотических условий в разных гнездовых районах.

Таблица 3

**Лейкоцитарная формула крови и соотношение Г/Л миевки в колониях
п-ова Рыбачий (Западный Мурман) в 2006–2008 и 2018–2020 гг., %**

Table 3

**The leucocyte formula of blood and profiles and H/L ratio of kittiwakes in the colonies
of the Rybachy Peninsula (Western Murman) in 2006–2008 and 2018–2020, %**

Клеточные элементы	2006–2008 гг. (n = 29)	2018–2020 гг. (n = 30)	F-тест
Лимфоциты	49.6 ± 1.6 27–64	45.7 ± 0.7 33–60	$F_{3,9} = 3.7, p = 0.06$
Моноциты	0.4 ± 0.1 1–3	1.8 ± 0.24 1–7	$F_{3,9} = 15.3, p < 0.001$
Базофилы	0.36 ± 0.1 1–3	1.25 ± 0.2 1–6	$F_{3,9} = 3.4, p < 0.01$
Эозинофилы	20.4 ± 1.6 14–42	15.2 ± 0.9 6–34	$F_{3,9} = 8.8, p < 0.01$
Гетерофилы	29.3 ± 1.2 14–42	36.1 ± 0.8 17–47	$F_{3,9} = 14.2, p < 0.001$
Г/Л	0.63 ± 0.04 0.26–1.3	0.76 ± 0.02 0.3–1.3	$F_{3,9} = 7.5, p < 0.01$

ПРИМЕЧАНИЕ. Числитель – среднее значение $\pm$ ошибка среднего, знаменатель – минимальное и максимальное значения.

Видовой состав и оценка современного состояния гельминтофауны миевок *Rissa tridactyla* в северной части Карского моря. Нами изучен видовой состав гельминтофауны миевок (10 взрослых птиц и 10 птенцов) в северной части Карского моря (архипелаг Северная Земля и о. Визе) (Kuklin et al., 2023). Обнаружено 8 видов паразитических червей (1 вид трематод, 4 – цестод и 3 – нематод). Состав гельминтофауны птиц и значения количественных параметров инвазии представлены в табл. 4. Отмечено наличие 5 общих видов в гельминтофауне миевок Карского моря и северной части Новой Земли: цестоды *A. larina*, *A. micracantha micracantha*, *T. erostris* и *T. morschtini*, а также нематоды *S. stellaepolaris* (Kuklin et al., 2020). Впервые у морских птиц в высоких широтах Арктики зарегистрированы гельминты с пресноводными жизненными циклами (трематоды рода *Diplostomum* и нематоды *P. adunca*). Установлены различия в зараженности птиц разного возраста цестодами семейств Dilepididae (преобладают у половозрелых особей) и Tetrabothriidae (доминируют у птенцов). Установлено, что у взрослых птиц доминируют гельминты, у которых роль промежуточных хозяев играют планктонные ракообразные, а у птенцов – паразиты, в циркуляции которых участвуют рыбы. В качестве причин выявленных особенностей заражения птиц выделены кормовые предпочтения, распределение очагов инвазии и влияние абиотических факторов.

На формирование гельминтофауны миевок в северной части Карского моря оказывает влияние целый комплекс экологических факторов. С одной стороны, благодаря воздействию притока атлантических вод, в указанном районе в течение гнездового периода птиц кормовые условия и пищевой спектр (пелагические рыбы и ракообразные) во многом схожи с теми, которые характерны для северо-восточного сектора Баренцева моря. Поэтому в составе паразитофауны миевок Северной Земли и о. Визе отмечены виды, найденные ранее у птиц, гнездящихся на севере Новой Земли. С другой стороны, флуктуации гидрологического режима в Карском море, влияющие на распространение распресненных вод речного стока, могут способствовать проникновению в районы гнездования

птиц промежуточных хозяев, инвазированных личинками гельминтов, которые циркулируют в пресноводных экосистемах. Это, в свою очередь, может приводить к заражению птиц паразитами, совершенно нетипичными для высокоширотной Арктики (в данном случае – трематодами рода *Diplostomum*). Кроме того, экстремальные параметры внешней среды влияют на общее физиологическое состояние и иммунный статус птиц. По этой причине моевки не всегда могут быстро освобождаться от инвазии гельминтами, которыми заразились на местах зимовки. Указанное обстоятельство – наиболее вероятная причина высоких значений ЭИ нематодами *P. adunca* у взрослых птиц в районе проведения исследований.

Таблица 4

**Гельминты москвок *Rissa tridactyla* в северной части Карского моря
(Северная Земля и о. Визе), 2019–2020 гг.**

Table 4

**Helminths of kittiwakes (*Rissa tridactyla*) in the northern part of the Kara Sea
(Severnaya Zemlya and Weise Island), 2019–2020**

Таксон	Взрослые птицы (<i>n</i> = 10)			Птенцы (<i>n</i> = 10)		
	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.
Trematoda						
<i>Diplostomum</i> sp.	10.00	1	0.10	–	–	–
Cestoda						
<i>Alcataenia larina</i>	40.00	1–3	0.70	10.00	1	0.10
<i>Anomotaenia micracantha</i>	70.00	1–11	2.80	10.00	1	0.10
<i>Tetrabothrius erostris</i>	60.00	1–4	1.20	90.00	4–17	5.60
<i>Tetrabothrius morschtini</i>	–	–	–	20.00	3–11	1.40
Nematoda						
<i>Paracuarua adunca</i>	70.00	1–26	4.30	–	–	–
<i>Stegophorus stellaepolaris</i>	10.00	1	0.10	20.00	1	0.20
<i>Capillaria contorta</i>	10.00	1	0.10	–	–	–

**Паразитологические исследования беспозвоночных животных
как промежуточных хозяев гельминтов морских птиц**

По итогам анализа таксономической структуры гельминтофауны брюхоногих моллюсков и амфипод, а также показателей их инвазии установлены основные очаги заражения в различных районах Мурманского побережья Баренцева моря в мае–июле 2021 г. (рис. 1) (Плаксина, Куклина, 2022; Куклин, Куклина, 2024).



Рис. 1. Районы проведения паразитологической съемки литоральных брюхоногих моллюсков и ракообразных в прибрежье Мурман (май–июль 2021 г.):

1 – губа Печенга, 2 – Кольский залив, 3 – губа Териберская, 4 – губы Ярнышная и Зеленецкая, 5 – губа Дворовая, 6 – губа Дроздовка, 7 – губа Ивановская

Fig. 1. The geographical location of the study areas of littoral gastropods and crustaceans on the Murmansk coast (May–July 2021):

1 – Pechenga Bay, 2 – Kola Bay, 3 – Teriberka Bay, 4 – Yarnyshnaya and Zelenetskaya bays, 5 – Dvorovaya Bay, 6 – Drozdovka Bay, 7 – Ivanovskaya Bay

У четырех видов литоральных моллюсков [*Littorina saxatilis* (Olivi, 1792), *L. obtusata* (L., 1758), *L. littorea* (L., 1758), *Nucella lapillus* (L., 1758)] Мурманского побережья обнаружены представители 10 таксонов трематод (табл. 5). Повсеместно

в прибрежье Мурмана встречаются личинки и партениты трематод *M. pygmaeus*, *M. piriformes* и *P. atomon*. Наибольшее видовое разнообразие гельминтов отмечено в Кольском заливе и губе Ивановская, наименьшее – в губе Дворовая. В большинстве районов Мурманского побережья условия для циркуляции отмеченных гельминтов в целом достаточно однородны. Выраженных трендов в распределении очагов заражения не отмечено.

Таблица 5

**Гельминтофауна литоральных моллюсков
на побережье Кольского полуострова (май–июль 2021 г.), %**

Table 5

Helminth fauna of the intertidal snails on the Kola Peninsula (May–July 2021), %

Вид паразита	<i>Littorina saxatilis</i>	<i>Littorina obtusata</i>	<i>Littorina littorea</i>	<i>Nucella lapillus</i>
<i>Microphallus pygmaeus</i> (Levinsen, 1881)	24.73	12.90	4.35	–
<i>Microphallus piriformes</i> (Odhner, 1905)	9.08	6.79	–	–
<i>Microphallus pseudopygmaeus</i> (Galaktionov, 2009)	0.69	0.23	–	–
<i>Himasthla</i> sp.	0.59	–	–	–
<i>Cryptocotyle lingua</i> (Creplin, 1825)	0.40	–	1.28	–
<i>Renicola parvicaudatus</i> (Stunkard, Shaw, 1931)	0.22	0.23	–	7.07
<i>Parvatrema homoeotectum</i> (James, 1964)	0.81	0.23	–	–
<i>Paramonostomum chabaudi</i> (Van Strydonck, 1965)	0.09	–	–	–
<i>Parapronocephalum symmetricum</i> (Belopolskaya, 1952)	0.03	–	–	–
<i>Podocotyle atomon</i> (Rudolphi, 1802) Odhner, 1905	2.77	0.46	0.26	–
Общая зараженность	40.03	21.04	6.14	7.07

Отмечены некоторые особенности распределения экстенсивности инвазии трематодами *M. pygmaeus* и *P. atomon* для моллюсков *L. saxatilis* в губах Печенга и Ивановская соответственно. Заслуживает внимания низкая зараженность этих литоральных гастропод в губе Печенга наиболее массовым видом трематод – микрофаллидами *M. pygmaeus* (табл. 6). С учетом того, что для *M. pygmaeus* характерен 2-хозяинный жизненный цикл (окончательные хозяева – морские утки рода *Somateria*), влияние абиотических факторов на циркуляцию указанных гельминтов очень ограничено, поскольку единственной стадией цикла, попадающей во внешнюю среду, являются яйца, покрытые плотными защитными оболочками (Галактионов, 1993). Вероятно, основной причиной незначительной инвазии моллюсков можно считать невысокую численность окончательных хозяев в указанном районе в период проведения исследований. В губе Печенга созданы неблагоприятные условия для пребывания и гнездования гаг (значительное распреснение и недостаток пищевых ресурсов; небольшое количество пологих участков на побережье, пригодных для строительства гнезд; высокий уровень антропогенного пресса благодаря наличию и интенсивному функционированию объектов марикультуры). Поэтому численность уток в губе Печенга летом обычно невелика (Иваненко, 2013). Соответственно, поток инвазионного начала в период активной циркуляции гельминтов (так называемого «окна трансмиссии») незначителен, что и нашло отражение в показателях зараженности моллюсков.

В качестве другой отличительной особенности инвазии моллюсков на Мурманском побережье следует указать относительно высокую зараженность гастропод *L. saxatilis* в губе Ивановская трематодами с 3-хозяинными жизненными циклами (прежде всего за счет экстенсивности инвазии видом *P. atomon*) (табл. 6). Возможно, это связано с тем, что указанная губа относится к водоемам «ковшового» типа, у которых затруднен активный водообмен с внешней морской акваторией. При этом гидрологическая изоляция нарастает от устья к кутовой части, что способствует стабильности состояния литорально-сублиторальных экосистем в вершине губы (Бобков и др., 2010) и, соответственно, облегчает контакты между первыми и вторыми промежуточными хозяевами. Вместе с тем, высокая зараженность литорин в губе Ивановская трематодами *P. atomon* может быть

связана и с наличием здесь популяции реликтовой формы трески (Макеенко, 2016), которая играет роль окончательного хозяина этих гельминтов и обеспечивает стабильный поток инвазионного начала (яиц трематод). Вероятно, это обусловлено различной интенсивностью потоков инвазионного начала от окончательных хозяев.

Таблица 6

**Экстенсивность инвазии моллюсков *Littorina saxatilis*
личинками и паренитами трематод
в различных районах Мурманского побережья (май–июль 2021 г.), %**

Table 6

**Prevalence of digeneans in the periwinkle *Littorina saxatilis*
in various areas of the Murmansk coast (May–July 2021), %**

Вид паразита	Районы Мурманского побережья						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
<i>Microphallus pygmaeus</i>	2.40	28.57	9.54	64.87	25.15	29.31	14.74
<i>Microphallus piriformes</i>	23.56	16.29	2.70	3.59	0.58	4.48	8.24
<i>Microphallus pseudopygmaeus</i>	0.48	1.12	0.95	1.03	–	–	0.16
<i>Himasthla</i> sp.	–	0.56	0.64	1.28	–	0.69	0.48
<i>Cryptocotyle lingua</i>	–	1.12	–	–	–	–	0.48
<i>Renicola</i> sp. (церкария)	0.48	–	0.64	–	–	–	0.32
<i>Quadriramus</i> sp. (церкария)	–	0.22	–	0.77	–	3.45	1.74
<i>Notocotylus</i> sp. (церкария)	–	0.33	–	–	–	–	–
<i>Parapronocephalum symmetricum</i>	–	–	–	–	–	0.34	–
<i>Podocotyle atomon</i>	0.48	1.56	1.12	1.54	0.58	1.38	8.87

ПРИМЕЧАНИЕ. I – губа Печенга, II – Кольский залив, III – губа Териберская, IV – губы Ярнышная и Зеленецкая, V – губа Дворовая, VI – губа Дроздовка, VII – губа Ивановская.

Наряду с этим проведено паразитологическое обследование амфипод семейства Gammaridae [*Gammarus oceanicus* (Segerstråle, 1947) и *G. duebeni* (Lilljeborg, 1852)], обитающих на литорали губ Печенга, Териберская, Ярнышная и Ивановская (рис. 1). Установлено, что в состав гельминтофауны гаммарид входят личиночные стадии 6 видов гельминтов (табл. 7). Обнаружены и идентифицированы метацеркарии трематод *P. atomon* и *P. reflexa* (Creplin, 1825) Odhner, 1905, цистицеркоиды цестод *Microsomacantus* sp, личинки нематод сем. Spiruridae и акантеллы скребней *P. phippsi* и *E. gadi* (Müller, 1776). Окончательными хозяевами *P. atomon*, *P. reflexa* и *E. gadi* служат морские рыбы (Полянский, 1955; Успенская, 1963), а *Microsomacantus* sp. и *P. phippsi* завершают свое развитие в морских птицах – утках и чайках (Белопольская, 1952). Точную идентификацию нематод семейства Spiruridae провести не удалось, так как обнаруженные личинки представлены I и II стадиями.

В губе Печенга у гаммарид обнаружены исключительно гельминты, завершающие свое развитие в рыбах. В состав паразитофауны гаммарусов из районов губ Териберская, Ярнышная и Ивановская входят гельминты, которые используют в качестве окончательных хозяев как морских рыб, так и морских птиц (табл. 7). Максимальные значения параметров инвазии цистицеркоидами цестод *Microsomacantus* sp. зарегистрированы у гаммарусов обоих видов, обитающих на литорали губы Териберская. Наивысшие значения показателей инвазии акантеллами скребней *P. phippsi* отмечены у гаммарид обоих видов из района губы Ярнышная. Столь высокие показатели инвазии гаммарусов свидетельствуют об интенсивных трофических связях промежуточных (гаммарид) и окончательных хозяев (морских птиц) в вышеуказанных районах.

Таблица 7

Показатели зараженности гаммарусов *Gammarus oceanicus* и *Gammarus duebeni*, обитающих на литорали Мурманского побережья Баренцева моря, май–июль 2021 г.

Table 7

Parameters of infection of gammarus *Gammarus oceanicus* and *Gammarus duebeni* living on the littoral of the Murmansk coast of the Barents Sea, May–July 2021

Вид паразита	Губа Печенга			Губа Териберская			Губа Ярнышная			Губа Ивановская		
	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.
<i>Gammarus oceanicus</i>												
<i>Podocotyle atomon</i>	60.1	1–23	2.9	42.7	1–16	1.1	60.0	1–12	1.8	63.2	1–27	2.3
<i>Podocotyle reflexa</i>	–	–	–	0.46	1	0.005	–	–	–	–	–	–
<i>Microsomacantus</i> sp.	–	–	–	15.1	2–248	9.4	8.0	6–186	6.2	0.8	38	0.32
<i>Spirurida</i> sp.	–	–	–	13.3	1–7	0.25	13.0	1–2	0.16	41.0	1–5	0.7
<i>Polymorphus phippsi</i>	–	–	–	1.4	1	0.014	4.0	1	0.04	–	–	–
<i>Echinorhynchus gadi</i>	3.5	1	0.03	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Gammarus duebeni</i>												
<i>Podocotyle atomon</i>	38.6	1–16	1.7	17.0	1–7	0.47	62.5	1–9	1.4	39.1	1–8	0.8
<i>Podocotyle reflexa</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Microsomacantus</i> sp.	–	–	–	6.4	12–56	2.2	1.8	184	3.29	0.75	158	1.2
<i>Spirurida</i> sp.	–	–	–	–	–	–	14.3	1–2	0.2	37.6	1–11	0.7
<i>Polymorphus phippsi</i>	–	–	–	–	–	–	1.8	1	0.028	–	–	–

Биохимические аспекты влияния гельминтов на птиц

Исследованы аспекты локализации, физиологии пищеварения и взаимоотношений с окончательными хозяевами скребней *P. phippsi* Kostylew, 1922 из кишечника морских птиц (обыкновенной гаги, гаги-гребенушки и серебристой чайки), обследованных в различных районах Баренцева моря (Kuklina, Kuklin, 2021).

Установлено, что скребни *P. phippsi* паразитируют в дистальном отделе кишечника у исследованных видов птиц. Высокие показатели интенсивности инвазии *P. phippsi* зарегистрированы для обоих видов гаг, в которых гельминты достигают половозрелого состояния. В кишечнике птенцов серебристой чайки обнаружены лишь неполовозрелые особи *P. phippsi* в небольшом количестве (1–4 экз.). Независимо от стадии зрелости и систематического статуса хозяина на поверхности тегумента скребней протекают процессы мембранного пищеварения с участием протеаз и гликозидаз. При инвазии скребнями в слизистой кишечника у всех видов птиц повышается активность протеаз, активируются процессы полостного и мембранного пищеварения с участием протеаз и гликозидаз.

Влияние инвазии скребнями на активность протеаз и гликозидаз в дистальном отделе тонкого кишечника морских птиц заслуживает отдельного рассмотрения. Известно, что хоботок скребней *P. phippsi* вооружен 14–18 рядами кутикулярных крючьев (по 5–7 крючьев в ряду), длина острия которых составляет 0.046–0.071 мм (Хохлова, 1986). При этом хоботок половозрелых особей внедряется в кишечник птиц вплоть до серозной оболочки (Taraschewski, 2000; Г. И. Атрашкевич, личное сообщение). Биохимический анализ показал, что в местах прикрепления скребней в слизистой кишечника у всех исследованных видов птиц (обыкновенной гаги, гаги-гребенушки и серебристой чайки) повышалась активность протеаз (рис. 2). Механическое повреждение мембран энтероцитов крючьями скребней способствует выходу внутриклеточных ферментов, что, видимо, в итоге и приводит к повышению значений активности протеаз в слизистой кишечника птиц. Аналогичные изменения активности пищеварительных ферментов ранее отмечены у позвоночных животных (рыб

и птиц), в кишечнике которых паразитировали ленточные черви, обладающие прикрепительным аппаратом заякоривающего типа (Извекова, Куклина, 2014). Динамика активности гликозидаз была более сложной – в слизистой оболочке тонкого кишечника гаг-гребенушек этот показатель увеличивался, у серебристых чаек снижался, у обыкновенных гаг не претерпевал статистически достоверных изменений (рис. 2). Возможно, это связано со степенью «притертости» взаимоотношений в системе паразит–хозяин, соотношением количества молодых и половозрелых скребней в каждой особи птиц и временем, прошедшем с момента заражения до начала проведения исследований.

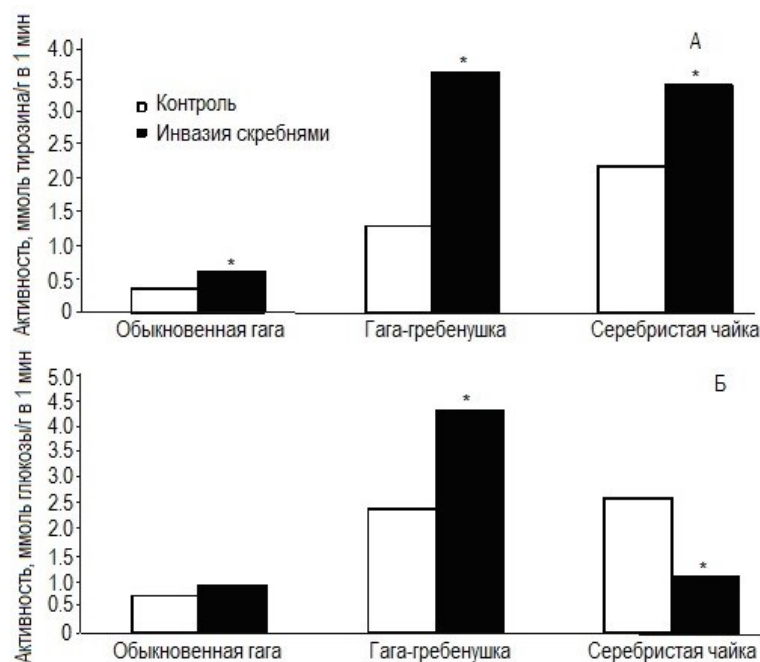


Рис 2. Активность протеаз (А) и гликозидаз (Б) в тонком кишечнике морских птиц ($p < 0.05$)
Fig. 2. The activity of proteases (A) and glycosidases (B) in the small intestine of seabirds ($p < 0.05$)

Паразитические черви, активно конкурируя с хозяевами-птицами за пищевые ресурсы и энергию, на сложных этапах годового цикла окончательных хозяев (миграции, насиживание яиц и вскармливание птенцов, зимовка в суровых условиях и т. д.) потенциально могут вызывать голодание, снижение пищевого статуса и даже гибель птиц. Благодаря наличию мощного прикрепительного аппарата, особую опасность для здоровья и жизни своих хозяев представляют скребни. Особенности инвазии и последствия паразитирования скребней *P. phippsi* определяются рационом питания хозяина, степенью физиологической «притертости» взаимоотношений в системе паразит–хозяин, а также пищеварительной активностью ферментов в кишечнике окончательных хозяев.

Нами также изучены особенности паразитирования (локализация, активность ферментов белкового и углеводного обмена на поверхности тела гельминтов, степень влияния на пищеварение хозяев) в кишечнике обыкновенной гаги цестод *Lateriporus teres* (Krabbe, 1869) Fuhrmann, 1907 и скребней *P. phippsi* при совместной инвазии, проведена оценка общей пищеварительной активности в желудочно-кишечном тракте зараженных птиц (Куклина, Куклин, 2021). Установлено, что активность гликозидаз в теле скребней в 6 раз превышала активность гликозидаз в стробиле цестод. В участках кишечника, где были локализованы цестоды *L. teres*, отмечено понижение активности протеаз и гликозидаз. В отделах, где паразитировали скребни *P. phippsi*, в слизистой кишечника повышалась активность протеаз.

При совместном паразитировании цестоды *L. teres* и скребни *P. phippsi* занимают определенные ниши: *L. teres* локализуются в проксимальном отделе кишечника, а *P. phippsi* – в дистальном.

Распределение цестод и скребней вдоль кишечника, по-видимому, связано с их различными пищевыми потребностями, пищеварительной активностью при гидролизе и поглощении углеводов, а также может определяться активностью пищеварительных ферментов хозяина. Несмотря на то, что *L. teres* и *P. phippsi* оказывают разное влияние на пищеварительную активность в различных отделах кишечника обыкновенных гаг, суммарная активность гликозидаз и протеаз у зараженных особей ниже контрольных значений. Снижение пищеварительной активности при инвазии гельминтами может иметь негативные последствия для физиологического состояния обыкновенных гаг.

Нами также рассмотрены особенности локализации цестоды *Tetrabothrius minor* (Lönnberg, 1893) Fuhrmann, 1899 в тонком кишечнике атлантического глупыша *Fulmarus glacialis* и цестод *Arctotaenia tetrabothrioides* (Loennberg, 1890), *Tetrabothrius erostris* (Loennberg, 1889), *Alcataenia larina* (Krabbe, 1869), *Microsomacanthus ductilus* (Linton, 1927) и *Wardium cirrosa* (Krabbe, 1869) в тонком кишечнике серебристой чайки *Larus argentatus* (Pontoppidan, 1763) (Kuklina, Kuklin, 2023; Куклина, Куклин, 2024). Следует отметить, что у атлантического глупыша зафиксирована моноинвазия цестодами *T. minor*, в то время как у серебристых чаек отмечены случаи совместного паразитирования вышеуказанными видами цестод.

Установлено, что в проксимальном фрагменте тонкого кишечника атлантического глупыша паразитировали неполовозрелые особи *T. minor* (табл. 8). В медиальном фрагменте обнаружены главным образом половозрелые цестоды *T. minor*, в их стробилах были членики со зрелыми яйцами. Цестоды *A. tetrabothrioides*, *T. erostris*, *A. larina* имели максимальную среднюю интенсивность инвазии в медиальных фрагментах тонкого кишечника птенцов серебристой чайки. В проксимальном фрагменте тонкого кишечника чаек в наибольшем количестве обнаружены *M. ductilus*, в дистальном фрагменте – *W. cirrosa*.

Таблица 8

Средняя интенсивность инвазии цестод в тонком кишечнике атлантического глупыша и птенцов серебристой чайки, экз.

Table 8

Mean intensity of cestodes in the small intestine of the northern fulmars and herring gull chicks, ind.

Вид цестод	Фрагменты тонкого кишечника		
	проксимальный	медиальный	дистальный
Атлантический глупыш			
<i>Tetrabothrius minor</i>	325.8±62.4	40.3±13.4	5.9±4.2
Серебристая чайка			
<i>Arctotaenia tetrabothrioides</i>	0.2±0.02	95.4±50.7	14.2±9.0
<i>Tetrabothrius erostris</i>	1.4±0.7	7.8±3.4	1.3±0.8
<i>Alcataenia larina</i>	3.2±1.8	16.1±6.4	3.1±1.4
<i>Microsomacanthus ductilus</i>	176.2±25.3	2.8±1.6	1.9±1.4
<i>Wardium cirrosa</i>	0.4±0.03	0.7±0.3	9.9±4.6

ПРИМЕЧАНИЕ. Приведена стандартная ошибка.

Установлено, что в местах локализации *T. minor* в тонком кишечнике атлантического глупыша протеолитическая активность снижена за счет уменьшения активности сериновых протеаз и металлопротеаз (Kuklina, Kuklin, 2023). В местах максимального скопления ленточных червей *M. ductilus*, *A. tetrabothrioides*, *T. erostris*, *A. larina* и *W. cirrosa* в тонком кишечнике птенцов серебристой чайки отмечено также достоверное уменьшение активности сериновых протеаз и повышение активности цистеиновых протеаз при инвазии цестодами *M. ductilus*, *A. larina* и *W. cirrosa* (Куклина, Куклин, 2024).

Экспериментальные исследования показали, что гомогенаты цестод *A. tetrabothrioides*, *T. erostris*, *A. larina* и *W. cirrosa* ингибировали активность коммерческого трипсина (Куклина, Куклин, 2024). Отмечена способность гомогенатов *T. minor* ингибировать активность протеаз из слизистой

оболочки кишечника глупыша и активность коммерческого трипсина разной концентрации (Kuklina, Kuklin, 2023). Более того, установлено, что все исследованные цестоды из тонкого кишечника серебристой чайки способны адсорбировать на поверхности тегумента протеолитические ферменты. Во всех фракциях, смытых с поверхности червей, определена активность протеаз. Следует отметить, что активность сериновых протеаз во всех десорбированных фракциях превышала активность металлопротеаз.

Снижение активности сериновых протеаз в тонком кишечнике атлантического глупыша и птенцов серебристой чайки отмечено в местах массовой локализации. Указанная тенденция (снижение сериновых протеаз в слизи хозяина при инвазии цестодами с максимальными значениями средней интенсивности инвазии) не зависела от морфометрических параметров червей и строения его прикрепительного аппарата. Аналогичные результаты зарегистрированы при заражении синца цестодами *Proteocephalus torulosus* (Batsch, 1786) (Фролова, Извекова, 2018), и, как предположили авторы, снижение активности сериновых протеаз связано с адсорбцией сериновых протеаз хозяина на поверхности тегумента цестод. Установлено, что цестоды *M. ductilus*, *A. tetrabothrioides*, *T. erostris*, *A. larina* и *W. cirrosa* адсорбировали на своей поверхности протеазы, большую часть из которых представляли сериновые протеазы. Известно, что на протяжении всей своей жизни паразиты, в том числе и цестоды, используют ресурсы, производимые хозяином (Dalton et al., 2004). Ленточные черви, лишённые пищеварительной системы, в тонком кишечнике позвоночных животных абсорбируют нутриенты (аминокислоты, моносахариды и др.) и адсорбируют на поверхности тегумента пищеварительные ферменты хозяина (Dalton et al., 2004; Izvekova et al., 2017).

Уменьшение активности сериновых протеаз в тонком кишечнике хозяина может быть вызвано ингибированием цестодами их активности. Экспериментальные исследования показали, что *T. minor*, *M. ductilus*, *A. tetrabothrioides*, *T. erostris*, *A. larina* и *W. cirrosa* способны инактивировать коммерческий трипсин, а гомогенат *T. minor* ингибирует активность протеаз из слизистой оболочки кишечника глупыша. Аналогичные результаты получены при изучении влияния цестод *E. rugosum*, *C. laticeps* и *T. nodulosus* из кишечника налима, леща и щуки соответственно на активность протеаз (Activity ..., 2019). Более того, авторами установлено, что не только экстракты цестод, но и инкубационная среда, в которой содержались цестоды, блокировала активности протеаз хозяина и коммерческого трипсина (Frolova, Izvekova, 2023). Из гомогената *T. nodulosus* выделили и описали два новых белка типа Кунитца, которые потенциально могут выступать в роли ингибиторов сериновых протеаз хозяина (Isolation ..., 2019).

Также повышение активности цистеиновых протеаз зафиксировано в медиальном фрагменте тонкого кишечника при инвазии *M. ductilus* и *A. larina*, в дистальном фрагменте при инвазии *W. cirrosa* и *A. larina*. Ранее установлено, что при инвазии цестодами *A. larina* моевки и *W. cirrosa* серебристой чайки в местах локализации общая протеолитическая активность также увеличивалась в слизи оболочки тонкого кишечника хозяина (Kuklina, Kuklin, 2011; Куклина, Куклин, 2017). Можно сделать предположение, что увеличение активности цистеиновых протеаз, в состав которых входят лизосомальные ферменты, происходит вследствие повреждения клеток эпителия крючьями прикрепительного аппарата вышеперечисленных цестод. Обнаруженное повышение активности цистеиновых протеаз согласуются с полученными данными при изучении инвазии щуки ленточными червями *T. nodulosus* (Izvekova, Solov'yev, 2016).

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.

Список литературы

1. Белопольская М. М. Паразитофауна морских водоплавающих птиц // Учен. зап. ЛГУ. 1952. Вып. 28, № 141. С. 127–180.
2. Бобков А. А., Стрелков П. П., Ильина А. Н. Приливная изменчивость океанологических условий сублиторали губы Ивановской // Вестн. СПбГУ. 2010. Сер. 7. Вып. 1. С. 86–99. URL: http://vestnik.unipress.ru/pdf10/s07/s07v1_10_S.pdf

3. Галактионов К. В. Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем (опыт анализа на примере представителей семейства Microphallidae). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1993. 198 с.
4. Иваненко Н. Ю. Орнитофауна Западного Мурмана на примере губы Печенга и Айновых островов // Птицы северных и южных морей России: фауна, экология / Отв. ред. П. Р. Макаревич. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2013. С. 64–102.
5. Извекова Г. И., Куклина М. М. Заражение цестодами и активность пищеварительных гидролаз позвоночных животных // Успехи совр. биол. 2014. Т. 134, № 3. С. 304–315.
6. Куклин В. В., Куклина М. М. Распределение очагов инвазии литоральных моллюсков партенитами и личинками трематод в губах и заливах Мурманского побережья в мае–июне 2021 г. // Тр. Кольского науч. центра РАН. Сер. Естественные и гуманитарные науки. 2024. Т. 3, № 3. С. 104–117. URL: <https://doi.org/10.37614/2949-1185.2024.3.3.010>
7. Куклина М. М., Куклин В. В. *Wardium cirrosa* (Cestoda: Aploparaksidae): локализация в кишечнике серебристой чайки и влияние на пищеварительную активность хозяина // Паразитология. 2017. Т. 51, № 3. С. 213–223.
8. Куклина М. М., Куклин В. В. Совместное паразитирование *Lateriporus teres* (Cestoda: Dilepididae) и *Polymorphus phippii* (Palaeacanthocephala: Polymorphidae) в тонком кишечнике обыкновенной гаги // Рос. паразитол. журн. 2021. Т. 15, № 1. С. 32–41. URL: <https://doi.org/10.31016/1998-8435-2021-15-1-32-41>
9. Куклина М. М., Куклин В. В. Влияние цестод, паразитирующих в тонком кишечнике птенцов серебристой чайки, на активность протеаз хозяина // Паразитология. 2024. Т. 58, № 4. С. 277–292. URL: <https://doi.org/10.31857/S0031184724040021>
10. Макеев Г. А. Генетическая изменчивость атлантической трески (*Gadus morhua* L.) на северо-востоке ареала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2016. 22 с.
11. Пласина М. П., Куклина М. М. Гельминтофауна гаммарид *Gammarus oceanicus*, *Gammarus duebeni* Мурманского побережья Баренцева моря // Тр. Кольского науч. центра РАН. 2022. Т. 4, № 13. Сер. Океанология. Вып. 10. С. 78–86. URL: <https://doi.org/10.37614/2307-5252.2022.4.10.008>
12. Полянский Ю. И. Материалы по паразитологии рыб северных морей СССР. Паразиты рыб Баренцева моря // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1955. Т. 19. С. 5–170.
13. Успенская А. В. Паразитофауна бентических ракообразных Баренцева моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 128 с.
14. Фролова Т. В., Извекова Г. И. Влияние заражения цестодой *Proteocephalus torulosus* Batsch, 1786 на активность ферментов в кишечнике синца (*Ballerus ballerus*) // Паразитология. 2018. Т. 52, № 4. С. 292–303. URL: <https://doi.org/10.7868/S0031184718040042>
15. Хохлова И. Г. Акантоцефалы наземных позвоночных фауны СССР. М.: Наука, 1986. 277 с.
16. Activity of proteolytic enzymes in the intestine of bream *Abramis brama* infected with cestodes *Caryophyllaeus laticeps* (Cestoda, Caryophyllidae) / T. V. Frolova, E. I. Izvekov, M. M. Solovyev, G. I. Izvekova // Comp. Biochem. Physiol., Part B. 2019. Vol. 235. P. 38–45. URL: <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2019.05.009>
17. Arctic warming: nonlinear impacts of sea-ice and glacier melt on seabird foraging / D. Gremillet, J. Fort, F. Amelineau, E. Zakharova, T. Le Bot, E. Sala, M. Gavrilov // Global Change Biol. 2015. Vol. 21, iss. 3. P. 1116–1123. URL: <https://doi.org/10.1111/gcb.12811>
18. Dalton J. P., Skelly P., Halton D. W. Role of the tegument and gut in nutrient uptake by parasitic platyhelminths // Can. J. Zool. 2004. Vol. 82. P. 211–232. URL: <https://doi.org/10.1139/z03-213>
19. Frolova T. V., Izvekova G. I. Metabolic adaptation of fish intestinal helminthes: inhibitory ability towards proteases in cestodes *Triaenophorus nodulosus* // J. Evol. Biochem. Physiol. 2023. Vol. 59, iss. 5. P. 370–377. URL: <https://doi.org/10.31857/S0044452923050042>
20. Hoberg E. P., Adams A. Phylogeny, history and biodiversity: understanding faunal structure and biogeography in the marine realm // Bull. Scand. Soc. Parasitol. 2000. Vol. 10, iss. 2. P. 19–37.
21. Isolation and partial structural characterization of new Kunitz-type trypsin inhibitors from the pike cestode *Triaenophorus nodulosus* / E. A. Rogozhin, M. M. Solovyev, T. V. Frolova, G. I. Izvekova // Mol. Biochem. Parasitol. 2019. Vol. 233. Article: 111217. URL: <https://doi.org/10.1016/j.molbiopara.2019.111217>

22. Izvekova G. I., Solovyev M. M. Characteristics of the effect of cestodes parasitizing the fish intestine on the activity of the host proteinases // Biol. Bull. 2016. Vol. 43, iss. 2. P. 146–151. URL: <https://doi.org/10.1134/S1062359016010076>
23. Izvekova G. I., Frolova T. V., Izvekov E. I. Adsorption and inactivation of proteolytic enzymes by *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda) // Helmintologia. 2017. Vol. 54, iss. 1. P. 3–10. URL: <https://doi.org/10.1515/helm-2017-0001>
24. Kuklin V. V. Biogeographical aspects of helminths parasitizing Barents Sea birds: spatial distribution and host preferences // Biol. Bull. 2022. Vol. 49, № 9. P. 1570–1592. URL: <https://doi.org/10.1134/s1062359022090175>
25. Kuklin V. V., Kuklina M. M. Age dynamics of helminth fauna of the herring gull (*Larus argentatus*) in Kola Bay, Barents Sea // Biol. Bull. 2021. Vol. 48, № 8. P. 1160–1169. URL: <https://doi.org/10.1134/S1062359021080173>
26. Kuklin V. V., Kuklina M. M. Dynamics of helminth fauna of black-legged kittiwake in the Russian Arctic in the context of climate changes // J. Helminthology. 2022. Vol. 96. P. 1–10. URL: <https://doi.org/10.1017/S0022149X22000219>
27. Kuklin V. V., Kuklina M. M., Ezhov A. V. Helminths of the black-legged kittiwake (*Rissa tridactyla* Linnaeus, 1758) and the brünnich's guillemot (*Uria lomvia* Linnaeus, 1758) in Russkaya Gavan Bay, Severny Island, Novaya Zemlya Archipelago // Rus. J. Mar. Biol. 2020. Vol. 46, № 6. P. 441–451. URL: <https://doi.org/10.1134/S1063074020060073>
28. Kuklin V. V., Kuklina M. M., Ezhov A. V. Helminth fauna of black-legged kittiwakes (*Rissa tridactyla*, Laridae, Charadriiformes) in the northern part of the Kara Sea // Biol. Bull. 2023. Vol. 50, № 9. P. 2147–2154. URL: <https://doi.org/10.1134/S1062359023090194>
29. Kuklina M. M., Kuklin V. V. Peculiarities of protein hydrolysis on the digestive transport surfaces of the intestine of the kittiwake *Rissa tridactyla* and *Alcataenia larina* (Cestoda, Dilepididae) parasitizing it // Biol. Bull. 2011. Vol. 38, iss. 5. P. 470–475. URL: <https://doi.org/10.1134/S1062359011050098>
30. Kuklina M. M., Kuklin V. V. The peculiarities of parasiting of *Polymorphus phippisi* (Palaeacanthocephala: Polymorphidae) in the intestines of seabirds from the Barents Sea // Biol. Bull. 2021. Vol. 48, № 6. P. 770–776. URL: <https://doi.org/10.1134/S1062359021060121>
31. Kuklina M. M., Kuklin V. V. Protease activity in the small intestine of the northern fulmar *Fulmarus glacialis* infested with *Tetrabothrius minor* (Cestoda, Tetrabothriidae) // J. Evol. Biochem. Physiol. 2023. Vol. 59, iss. 5. P. 1479–1487. URL: <https://doi.org/10.1134/S0022093023050022>
32. Taraschewski H. Host-parasite interactions in Acanthocephala, a morphological approach // Adv. Parasitol. 2000. Vol. 46. P. 1–179. URL: [https://doi.org/10.1016/s0065-308x\(00\)46008-2](https://doi.org/10.1016/s0065-308x(00)46008-2)

References

1. Belopol'skaya M. M. Parazitofauna morskikh vodoplavayushchikh ptits [Parasitofauna of marine waterfowl]. *Uchenye zapiski LGU* [Scientific notes of the Leningrad State University], 1952, Iss. 28, No. 141, pp. 127–180 (In Russ.).
2. Bobkov A. A., Strelkov P. P., Il'ina A. N. Prilivnaya izmenchivost' okeanologicheskikh usloviy sublitorali guby Ivanovskoy [Tidal variability of oceanological conditions of submarine landscapes on sublittoral of the Inlet Ivanovskaya]. *Vestnik SPbGU* [Bulletin of St. Petersburg State University], 2010, Series 7, No. 1, pp. 86–99 (In Russ.). Available at: http://vestnik.unipress.ru/pdf10/s07/s07v1_10_S.pdf
3. Galaktionov K. V. *Zhiznennye tsikly trematod kak komponenty ekosistem (opyt analiza na primere predstaviteley semeystva Microphallidae)* [Digenean life cycles as a components of ecosystems (an attempt of analysis by example of representatives of family Microphallidae)], Apatity, Publ. KSC RAS, 1993, 198 p. (In Russ.).
4. Ivanenko N. Yu. Ornitofauna Zapadnogo Murmana na primere guby Pechenga i Aynovykh ostrovov [Avifauna of West Murman by the example of Pechenga Bay and Islands of Ainov]. *Ptitsy severnykh i yuzhnykh morey Rossii: fauna, ekologiya* [Birds of northern and southern Russian seas: fauna, ecology], Apatity, Publ. KSC RAS, 2013, pp. 64–102 (In Russ.).

5. Izvekova G. I., Kuklina M. M. Zarazhenie tsestodami i aktivnost' pishchevaritel'nykh gidrolaz pozvonochnykh zhivotnykh [Infection with cestodes and activity of digestive hydrolases in vertebrates]. *Uspekhi sovremennoy biologii* [The successes of modern biology], 2014, Vol. 134, No. 3, pp. 304–315 (In Russ.).
6. Kuklin V. V., Kuklina M. M. Raspredelenie ochagov invazii litoral'nykh mollyuskov partenitami i lichinkami trematod v gubakh i zalivakh Murmanskogo poberezh'ya v mae–iyune 2021 g. [Distribution of foci of invasion of littoral mollusks by parthenites and larvae of trematodes in the lips and bays of the Murmansk coast in May–June 2021]. *Trudy Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN. Seriya: Estestvennye i gumanitarnye nauki* [Transactions of the Kola Science Centre of RAS. Series: Natural Sciences and Humanities], 2024, Vol. 3, No. 3, pp. 104–117 (In Russ.). Available at: <https://doi:10.37614/2949-1185.2024.3.3.010>
7. Kuklina M. M., Kuklin V. V. *Wardium cirrosa* (Cestoda: Aploparaksidae): lokalizatsiya v kishechnike serebristoy chayki i vliyaniye na pishchevaritel'nyuyu aktivnost' khozyaina [*Wardium cirrosa* (Cestoda: Aploparaksidae): localization in the intestine of the silver gull and influence on the digestive activity of the host]. *Parazitologiya* [Parasitology], 2017, Vol. 51, No. 3, pp. 213–223 (In Russ.).
8. Kuklina M. M., Kuklin V. V. Sovmestnoye parazitirovaniye *Lateriporus teres* (Cestoda: Dilepididae) i *Polymorphus phippii* (Palaeacanthocephala: Polymorphidae) v tonkom kishechnike obyknovennoy gagi [Co-parasitizing *Lateriporus teres* (Cestoda: Dilepididae) *Polymorphus phippii* of the year (Palaeacanthocephala: Polymorphidae) as a small intestine of the common eider]. *Rossiyskiy parazitologicheskii zhurnal* [Russ. J. Parasitol.], 2021, Vol. 15, No. 1, pp. 32–41 (In Russ.). Available at: <https://doi:10.31016/1998-8435-2021-15-1-32-41>
9. Kuklina M. M., Kuklin V. V. Vliyaniye tsestod, parazitiruyushchikh v tonkom kishechnike ptentsov serebristoy chayki, na aktivnost' proteaz khozyaina [The effect of cestodes parasitizing the small intestine of herring gull chicks on the activity of host proteases]. *Parazitologiya* [Parasitology], 2024, Vol. 58, No. 4, pp. 277–292 (In Russ.). Available at: <https://doi:10.31857/S0031184724040021>
10. Makeenko G. A. *Geneticheskaya izmenchivost' atlanticheskoy treski (Gadus morhua L.) na severo-vostoke areala*. Avtoreferat diss. kand. biol. nauk [Genetic variability of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in the northeast of the areal. PhD (Biology) diss.]. Moscow, 2016, 22 p. (In Russ.).
11. Plaksina M. P., Kuklina M. M. Gel'mintofauna gammarid *Gammarus oceanicus*, *Gammarus duebeni* Murmanskogo poberezh'ya Barentseva morya [Helminthofauna of gammarids *Gammarus oceanicus*, *Gammarus duebeni* of the Murmansk coast of the Barents Sea]. *Trudy Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN. Seriya: Okeanologiya, vypusk 10* [Transactions of the Kola Science Centre of RAS. Oceanology. Iss. 10], 2022, Vol. 4, No. 13, pp. 78–86 (In Russ.). Available at: <https://doi:10.37614/2307-5252.2022.4.10.008>
12. Polyanskiy Yu. I. Materialy po parazitologii ryb severnykh morey SSSR. Parazity ryb Barentseva morya [Materials on the parasitology of fishes of the northern seas of the USSR. Fish parasites of the Barents Sea]. *Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR* [Transactions of the Zoological Institute of USSR Academy of Sciences], 1955, Vol. 19, pp. 5–170 (In Russ.).
13. Uspenskaya A. V. *Parazitofauna benticheskikh rakoobraznykh Barentseva morya* [Parasitic fauna of benthic crustaceans of the Barents Sea]. Moscow, Leningrad, Publ. AS USSR, 1963, 128 p. (In Russ.).
14. Frolova T. V., Izvekova G. I. Vliyaniye zarazheniya cestodoy *Proteocephalus torulosus* Batsch, 1786 na aktivnost' fermentov v kishechnike sintsa (*Ballerus ballerus*) [The effect of infection with the cestode *Proteocephalus torulosus* Batsch, 1786 on the activity of enzymes in the intestines of the chinese (*Ballerus ballerus*)]. *Parazitologiya* [Parasitology], 2018, Vol. 52, No. 4, pp. 292–303 (In Russ.). Available at: <https://doi:10.7868/S0031184718040042>
15. Khokhlova I. G. *Akantotsefaly nazemnykh pozvonochnykh fauny SSSR* [Acanthocephalus of terrestrial vertebrates of the fauna of the USSR]. Moscow, Nauka, 1986, 277 p. (In Russ.).
16. Frolova T. V., Izvekov E. I., Solovyev M. M., Izvekova G. I. Activity of proteolytic enzymes in the intestine of bream *Abramis brama* infected with cestodes *Caryophyllaeus laticeps* (Cestoda, Caryophyllidae). *Comp. Biochem. Physiol., Part B*, 2019, Vol. 235, pp. 38–45. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2019.05.009>

17. Gremillet D., Fort J., Amelineau F., Zakharova E., Le Bot T., Sala E., Gavrilov M. Arctic warming: nonlinear impacts of sea-ice and glacier melt on seabird foraging. *Global Change Biol.*, 2015, Vol. 21, iss. 3, pp. 1116–1123. Available at: <https://doi.org/10.1111/gcb.12811>
18. Dalton J. P., Skelly P., Halton D. W. Role of the tegument and gut in nutrient uptake by parasitic platyhelminths. *Can. J. Zool.*, 2004, Vol. 82, pp. 211–232. Available at: <https://doi.org/10.1139/z03-213>
19. Frolova T. V., Izvekova G. I. Metabolic adaptation of fish intestinal helminthes: inhibitory ability towards proteases in cestodes *Triaenophorus nodulosus*. *J. Evol. Biochem. Physiol.*, 2023, Vol. 59, iss. 5, pp. 370–377. Available at: <https://doi.org/10.31857/S0044452923050042>
20. Hoberg E. P., Adams A. Phylogeny, history and biodiversity: understanding faunal structure and biogeography in the marine realm. *Bull. Scand. Soc. Parasitol.*, 2000, Vol. 10, iss. 2, pp. 19–37.
21. Rogozhin E. A., Solovyev M. M., Frolova T. V., Izvekova G. I. Isolation and partial structural characterization of new Kunitz-type trypsin inhibitors from the pike cestode *Triaenophorus nodulosus*. *Mol. Biochem. Parasitol.*, 2019, Vol. 233, Article: 111217. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.molbiopara.2019.111217>
22. Izvekova G. I., Solovyev M. M. Characteristics of the effect of cestodes parasitizing the fish intestine on the activity of the host proteinases. *Biol. Bull.*, 2016, Vol. 43, iss. 2, pp. 146–151. Available at: <https://doi.org/10.1134/S1062359016010076>
23. Izvekova G. I., Frolova T. V., Izvekov E. I. Adsorption and inactivation of proteolytic enzymes by *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda). *Helminthologia*, 2017, Vol. 54, iss. 1, pp. 3–10. Available at: <https://doi.org/10.1515/helm-2017-0001>
24. Kuklin V. V. Biogeographical aspects of helminths parasitizing Barents Sea birds: spatial distribution and host preferences. *Biol. Bull.*, 2022, Vol. 49, No. 9, pp. 1570–1592. Available at: <https://doi.org/10.1134/s1062359022090175>
25. Kuklin V. V., Kuklina M. M. Age dynamics of helminth fauna of the herring gull (*Larus argentatus*) in Kola Bay, Barents Sea. *Biol. Bull.*, 2021, Vol. 48, No. 8, pp. 1160–1169. Available at: <https://doi.org/10.1134/S1062359021080173>
26. Kuklin V. V., Kuklina M. M. Dynamics of helminth fauna of black-legged kittiwake in the Russian Arctic in the context of climate changes. *J. Helminthol.*, 2022, Vol. 96, pp. 1–10. Available at: <https://doi.org/10.1017/S0022149X22000219>
27. Kuklin V. V., Kuklina M. M., Ezhov A. V. Helminths of the black-legged kittiwake (*Rissa tridactyla* Linnaeus, 1758) and the Brünnich's guillemot (*Uria lomvia* Linnaeus, 1758) in Russkaya Gavan Bay, Severny Island, Novaya Zemlya Archipelago. *Rus. J. Mar. Biol.*, 2020, Vol. 46, No. 6, pp. 441–451. Available at: <https://doi.org/10.1134/S1063074020060073>
28. Kuklin V. V., Kuklina M. M., Ezhov A. V. Helminth fauna of black-legged kittiwakes (*Rissa tridactyla* Laridae, Charadriiformes) in the northern part of the Kara Sea. *Biol. Bull.*, 2023, Vol. 50, No. 9, pp. 2147–2154. Available at: <https://doi.org/10.1134/S1062359023090194>
29. Kuklina M. M., Kuklin V. V. Peculiarities of protein hydrolysis on the digestive transport surfaces of the intestine of the kittiwake *Rissa tridactyla* and *Alcataenia larina* (Cestoda, Dilepididae) parasitizing it. *Biol. Bull.*, 2011, Vol. 38, iss. 5, pp. 470–475. Available at: <https://doi.org/10.1134/S1062359011050098>
30. Kuklina M. M., Kuklin V. V. The peculiarities of parasitism of *Polymorphus phippsi* (Palaeacanthocephala: Polymorphidae) in the intestines of seabirds from the Barents Sea. *Biol. Bull.*, 2021, Vol. 48, No. 6, pp. 770–776. Available at: <https://doi.org/10.1134/S1062359021060121>
31. Kuklina M. M., Kuklin V. V. Protease activity in the small intestine of the northern fulmar *Fulmarus glacialis* infested with *Tetrabothrius minor* (Cestoda, Tetrabothriidae). *J. Evol. Biochem. Physiol.*, 2023, Vol. 59, iss. 5, pp. 1479–1487. Available at: <https://doi.org/10.1134/S0022093023050022>
32. Taraschewski H. Host-parasite interactions in Acanthocephala, a morphological approach. *Adv. Parasitol.*, 2000, Vol. 46, pp. 1–179. Available at: [https://doi.org/10.1016/s0065-308x\(00\)46008-2](https://doi.org/10.1016/s0065-308x(00)46008-2)

Информация об авторах

Куклин Вадим Владимирович – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник,
<https://orcid.org/0000-0002-7517-2056>

Куклина Марина Михайловна – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник,
<https://orcid.org/0000-0003-3293-6383>

Information about the authors

Vadim V. Kuklin – PhD (Biology), Principal Researcher, <https://orcid.org/0000-0002-7517-2056>

Marina M. Kuklina – PhD (Biology), Principal Researcher, <https://orcid.org/0000-0003-3293-6383>

Статья поступила в редакцию 26.03.2025; одобрена после рецензирования 14.04.2025; принята к публикации 25.04.2025.
The article was submitted 26.03.2025; approved after reviewing 14.04.2025; accepted for publication 25.04.2025.