

УДК 597.554.3-169-7-51+577.15

ВЛИЯНИЕ *Caryophyllaeus laticeps* (Cestoda, Caryophyllidea) НА АКТИВНОСТЬ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ФЕРМЕНТОВ ЛЕЩА

© 2011 г. Г. И. Извекова*, М. М. Соловьев**, Е. И. Извеков*

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

**Институт систематики и экологии животных СО РАН, 630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

E-mail: izyevkov@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 11.05.2010 г.

Проведены сравнительные исследования активности основных пищеварительных гидролаз у леща, зараженного и не зараженного цестодами *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas, 1781). Показан неравномерный характер распределения активности ферментов и существование градиентов активности протеаз и липазы вдоль кишечника. При заражении леща цестодами понижается активность исследованных ферментов и изменяется процентное соотношение активности различных подклассов протеиназ. Не обнаружено связи между распределением червей вдоль кишечника и уровнями активности пищеварительных гидролаз.

У рыб, как и у всех позвоночных животных, способность утилизировать перевариваемую пищу зависит от присутствия пищеварительных ферментов, характеризующихся определенной локализацией в стенке и вдоль просвета кишечного тракта. Как правило, распределение и уровень активности этих ферментов вдоль кишечника рыб варьируют в зависимости от типа питания и морфологии кишечника (Уголев, Кузьмина, 1993). Поскольку общих закономерностей в распределении пищеварительных ферментов вдоль желудочно-кишечного тракта рыб не установлено, интерес к исследованию градиентов их активности не ослабевает (Deguara *et al.*, 2003; Lundstedt *et al.*, 2004; Sklan *et al.*, 2004).

Распределение ферментов в слизистой оболочке кишечника рыб неравномерно. Описаны как проксимно-дистальные, так и радиальные градиенты активности различных гидролаз. Многочисленные сведения о градиентах различных ферментов слизистой оболочки кишечника рыб одного вида, а также о распределении активности одного и того же фермента у рыб разных видов в значительной мере противоречивы (Уголев, Кузьмина, 1993). В то же время отмечены и некоторые закономерности в существовании градиентов. Так, мембранный гидролиз жиров осуществляется главным образом в проксимальном отделе кишечника и пилорических придатках, а гидролиз углеводных и белковых компонентов пищи — в медиальном и дистальном отделах кишечника (Кузьмина, 2005).

Одним из факторов, влияющих на уровень активности пищеварительных ферментов, может быть заражение паразитами, и в частности цестодами. Работы о влиянии паразитов на активность

пищеварительных ферментов хозяев немногочисленны, а приведенные в них сведения противоречивы. Заражение паразитами может ограничивать возможности приема пищи у хозяев, что влечет за собой изменение каталитической способности ферментов кишечника (Куровская, 1991).

Так, отмечено снижение сахарозной активности в слизистой оболочке кишечника крыс при паразитировании *Nippostrongylus brasiliensis*, *Eimeria nieschulzi* или совместной инвазии этих паразитов (Mayberry *et al.*, 1986). Показано, что кишечные градиенты глюкозы, углеводов, аминокислот, белка и липидов у крыс, питающихся *ad libitum*, сильно отличаются у зараженных *Hymenolepis diminuta* и здоровых животных (Mettrick, 1971). Степень наблюдаемых различий свидетельствует о реальной конкуренции между хозяином и паразитом за питательные вещества (Mettrick, Podesta, 1974).

В то же время обнаружено, что активность трипсина и общая протеолитическая активность (Pappas, 1978), также как распределение амилазы (Mead, 1976), у инфицированных *H. diminuta* и здоровых крыс не различаются. Установлено, что присутствие *H. diminuta* не влияло на скорость прохождения пищи по кишечнику, однако усвоение крахмала из жидкой пищи было выше у зараженных крыс по сравнению с незараженными. При кормлении хозяев твердой пищей влияние червей было минимальным (Mead, Roberts, 1972).

Аналогичные исследования, проведенные на рыбах, единичны. В этих работах показано снижение активности амилазы, протеазы и кислой фосфатазы в слизистой и содержимом кишечника сеголеток карпов при заражении *Bothriocephalus*

halus acheilognathi (Давыдов, Куровская, 1991; Куровская, 1991).

С целью анализа межвидовых отношений в сообществе гельминтов исследуется их распределение по пищеварительному тракту хозяев, и в частности рыб, однако без специального акцента на активность пищеварительных гидролаз (Жохов, 2004). Цестоиды *Caryophyllaeus laticeps* — доминирующий вид паразитических червей в кишечнике леща (Жохов, Фрезе, 2004). Не все участки кишечника в равной степени доступны или подходят для обитания гельминтов, однако причины этого не всегда очевидны. Вдоль пищеварительного тракта описаны различия в строении мускулатуры кишечных стенок, структуре поверхности слизистой и ее физико-химических свойств (Уголев, Кузьмина, 1993), содержании питательных веществ в химусе (Кузьмина и др., 2008), активности пищеварительных ферментов (Deguaga *et al.*, 2003; Lundstedt *et al.*, 2004; Sklan *et al.*, 2004). Все эти различия могут влиять на распределение гельминтов вдоль кишечника.

Цель работы — изучение распределения активности различных пищеварительных ферментов вдоль кишечника леща, установление степени влияния заражения цестоидами *C. laticeps* на уровень активности этих ферментов, а также исследование связи между распределением червей вдоль кишечника и активностью пищеварительных гидролаз.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования служил лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), не зараженный и зараженный цестоидами *C. laticeps* (Pallas, 1781). Лещ отловлен в июле—августе 2009 г. в Рыбинском водохранилище. Длина исследованных особей (по Смитту) колебалась от 355 до 405 мм. У рыб извлекали кишечник, вскрывали, удаляли химус, затем делили кишечник на 7 отделов по 4–5 см длиной. У зараженных рыб подсчитывали количество червей в каждом отделе. Из слизистой каждого отдела готовили гомогенат. Для этого к навеске слизистой добавляли 1 мл 0.1 М *трипс*-HCl буфера (pH 8.5), центрифугировали при 10000 g в течение 5 мин, супернатант сливали в новую пробирку, к осадку добавляли еще 0.5 мл буфера, повторно гомогенизировали и центрифугировали. После этого оба супернатанта объединяли и определяли активность пищеварительных ферментов. Суммарную активность протеиназ (активность трипсина КФ 3.4.21.4, химотрипсина КФ 3.4.21.1 и дипептидаз КФ 3.4.13.1–3.4.13.11) определяли с использованием 0.3%-ного азо-казеина (Sigma, США, № 11610-10G) в качестве субстрата (Alarcón *et al.*, 2002). Для идентификации различных подклассов протеиназ применяли ингибиторы: PMSF (фенил-метил-сульфонил-флуорид) — ин-

гибитор сериновых протеиназ, в концентрации 100 мМ в DMSO (диметилсульфоксид); EDTA (этилендиаминтетрауксусная кислота) — ингибитор металлопротеаз, в концентрации 0.5 М в 1 М NaOH и E-64 — ингибитор цистеиновых (тиоловых) протеиназ, в концентрации 1 мМ в дистиллированной воде. Активность амилазы (КФ 3.2.1.1) определяли методом Бернфелда (Deguaga *et al.*, 2003) с 1%-ным растворимым крахмалом в качестве субстрата. Активность липазы (неспецифические липазы КФ 3.1.1) определяли методом (Gawlicka *et al.*, 2000) с 0.4 мМ п-нитрофенилмирикатом в качестве субстрата. Активность эстераз (неспецифические эстеразы КФ 3.1.1) определяли с 0.27 мМ п-нитрофенилацетатом (Sigma № N-8130) в качестве субстрата (Prabhakaran, Kamble, 1995). Субстраты для определения общей протеолитической активности и активности α -амилазы готовили на 0.1 М *трипс*-HCl буфере (pH 8.5), для определения активности неспецифических эстераз — на 0.1 М фосфатном буфере (pH 8.5), для определения активности липазы использовали 24 мМ $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$ (pH 8.5) с добавлением 0.5% тритона X-100 в качестве детергента. Интенсивность развешиваемого окрашивания, пропорционального активности ферментов, измеряли на спектрофотометре СФ-46 (Россия). Активность исследованных ферментов выражали в условных единицах, усл. ед. (разность показаний спектрофотометра пробы с субстратом и холостой пробы на грамм влажной навески слизистой кишечника за минуту).

Результаты представлены в виде средних и их ошибок, для определения достоверных влияний использовали однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA, пакет Statistica 6.0). Переменными служили показатели ферментативной активности, а факторами — порядковые номера особей и отделов кишечника, а также наличие паразитов в этих отделах.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Установлено, что вдоль кишечника зараженных лещей цестоиды распределяются неравномерно (рис. 1). В 1-м отделе кишечника черви отсутствуют, наибольшее их количество обнаружено в 3-м и 4-м отделах.

Активность пищеварительных гидролаз проявляется на всем протяжении кишечника, как у зараженных, так и у незараженных особей (рис. 2, 3). При этом активность различных ферментов распределяется вдоль кишечника по-разному. Так, наибольшая общая протеолитическая активность у незараженных лещей обнаружена в 5–6-м отделах, от 1-го к 5-му отделу она увеличивается с 0.155 ± 0.031 до 0.427 ± 0.075 усл. ед. (рис. 2а). Более высокая активность амилазы у незараженных лещей отмечена в 3-м и 7-м отделах (0.1 ± 0.074 и 0.104 ± 0.012 усл. ед. соответственно), а самая низ-

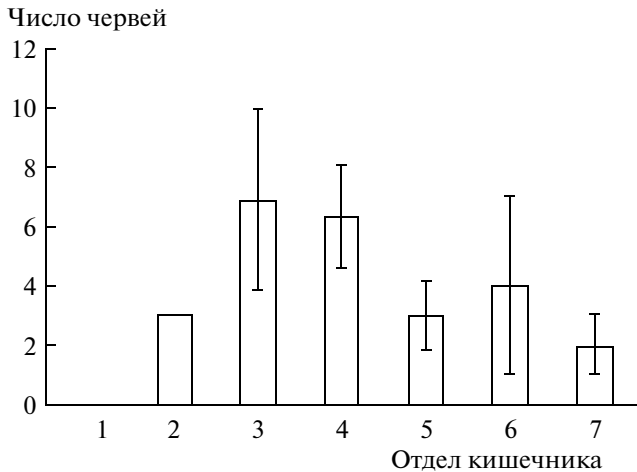


Рис. 1. Распределение *C. laticeps* вдоль кишечника леща.

кая — во 2-м (0.046 ± 0.014 усл. ед.) (рис. 2б). Активность липазы возрастает от 1-го (0.237 ± 0.043 усл. ед.) к 5-му отделу (0.605 ± 0.113 усл. ед.) и несколько снижается в 6-м и 7-м отделах (рис. 3а). Активность эстераз на протяжении всего кишечника колеблется в небольших пределах (0.23 ± 0.042 – 0.38 ± 0.126 усл. ед.) и несколько увеличивается в 7-м отделе (0.51 ± 0.07 усл. ед.) (рис. 3б).

Прослеживается тенденция к уменьшению активности пищеварительных гидролаз в большинстве отделов при заражении леща цестодами *C. laticeps* (рис. 2, 3). Однако связи между распределением червей вдоль кишечника и уровнями активности пищеварительных гидролаз не обнаружено.

Установлено, что при заражении леща цестодами не только снижается активность протеаз, но и изменяется соотношение активностей различных их подклассов в каждом исследованном отделе (рис. 4). У зараженных особей в большинстве отделов увеличивается относительное количество сериновых, цистеиновых и металлопротеиназ (особенно значительно — двух последних подклассов) и понижается доля прочих протеиназ. Наиболее заметно по соотношению различных подклассов протеиназ у незараженных и зараженных рыб отличаются 3-й и 4-й отделы кишечника. В этих же отделах отмечено большее количество червей (рис. 1). Так, у незараженных рыб в 3-м и 4-м отделах активность прочих протеиназ составляет около 66% в каждом, а у зараженных 22 и 3% соответственно. В то же время активность металлопротеиназ в этих отделах увеличивается с 2% у незараженных особей до 25–28% у зараженных.

Для оценки статистической достоверности полученных результатов был проведен однофакторный дисперсионный анализ, показавший, что активность ферментов существенно зависит от ин-

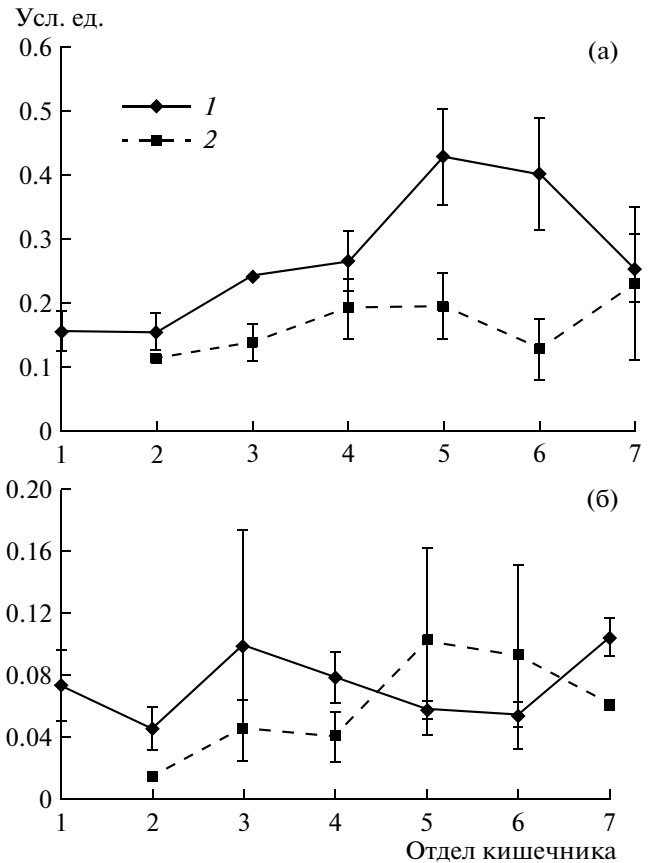


Рис. 2. Общая протеолитическая активность (а) и активность амилазы (б) в различных отделах кишечника не зараженных (1) и зараженных (2) *C. laticeps* лещей. По оси ординат — активность ферментов, усл. ед. для рис. 1, 2.

дивидуальных характеристик исследованных особей. Достоверное влияние этого фактора показано для всех исследованных ферментов: протеаз (дисперсионное отношение $F = 3.71$; $P = 0.002$), амилазы ($F = 7.918$; $P = 0.001$), липазы ($F = 4.126$; $P = 0.001$) и эстеразы ($F = 3.338$; $P = 0.004$). Установлено также, что активность протеаз ($F = 3.1778$; $P = 0.009$) и липаз ($F = 4.977$; $P = 0.001$) достоверно зависит от отдела кишечника, проявляя отчетливый проксимо-дистальный градиент. Кроме того, присутствие паразитов оказывает статистически значимое влияние на активность протеаз ($F = 6.28$; $P = 0.015$) и липаз ($F = 5.959$; $P = 0.018$) в зараженных отделах кишечника. И наконец, число паразитов достоверно связано с отделом кишечника ($F = 2.628$; $P = 0.026$). Таким образом, применение дисперсионного анализа позволило подтвердить некоторые из установленных закономерностей, которые при попарном сравнении средних значений не выходили за рамки тенденций.

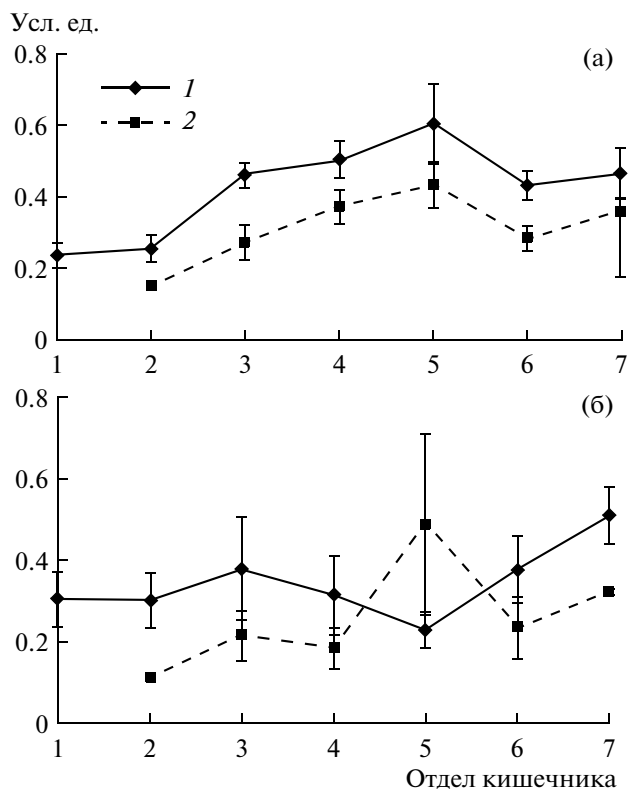


Рис. 3. Активность липаз (а) и эстераз (б) в различных отделах кишечника не зараженных (1) и зараженных (2) *C. laticeps* лещей.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Для наземных позвоночных характерна относительная функциональная специализация различных отделов тонкой кишки. Топография мембранного гидролиза и транспорта существенно меняется в онтогенезе. Кроме того, распределение ферментативных и транспортных активностей вдоль тонкой кишки связано с приспособлением ее отделов к различным нагрузкам (изменение состава пищи, скорости движения химуса и т.п.) (Уголев, 1972). У рыб основные пищеварительные ферменты проявляют активность на всем протяжении пищеварительного тракта (Уголев, Кузьмина, 1993; Tengjaroenkul *et al.*, 2000; Deguara *et al.*, 2003; Lundstedt *et al.*, 2004; Sklan *et al.*, 2004). В наших экспериментах активность протеиназ, амилазы, липаз и эстераз также обнаруживалась на всем протяжении кишечника.

Следует отметить, что в 5-м и 6-м отделах проявляется наибольший уровень активности протеолитических ферментов. Кроме того, в 5-м отделе зарегистрирована и наибольшая активность липаз, тогда как уровень активности амилазы в этих отделах по сравнению с предыдущими понижается. Для других видов рыб установлены иные

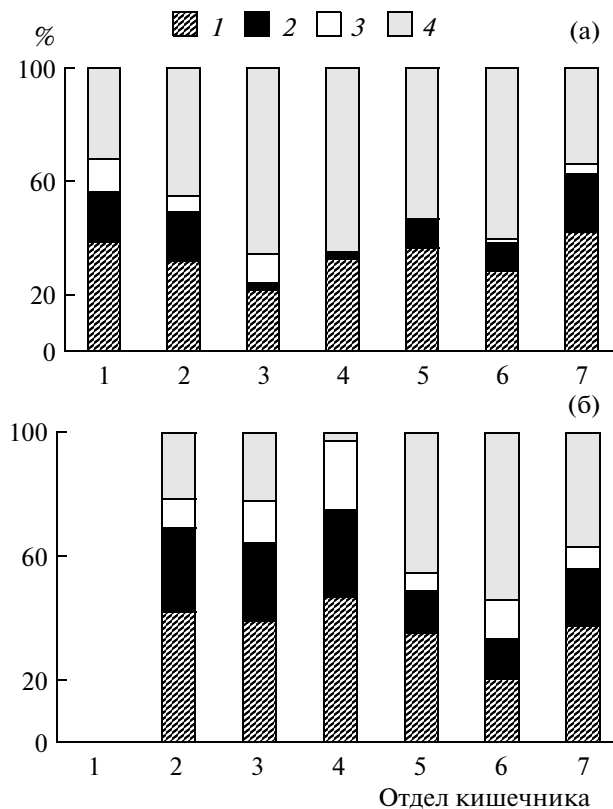


Рис. 4. Соотношение активностей различных подклассов протеиназ в кишечнике не зараженных (а) и зараженных (б) *C. laticeps* лещей, %.

1 – сериновые протеиназы, 2 – металлопротеиназы, 3 – цистеиновые протеиназы, 4 – прочие протеиназы.

особенности распределения активности ферментов вдоль пищеварительного тракта. Так, для гибридов тилапии (*Oreochromis niloticus* × *Oreochromis aureus*) показано, что активность панкреатических ферментов (липазы, трипсина и амилазы) уменьшается от проксимальных отделов тонкого кишечника к дистальным (Sklan *et al.*, 2004). У нильской тилапии *O. niloticus* L. наибольшая мальтазная активность отмечена в 3-м отделе кишечника, аминопептидазы и щелочной фосфатазы в первых трех отделах, более высокая активность липазы наблюдается в первых двух отделах, а неспецифических эстераз – в первых четырех. Полученные данные свидетельствуют о наиболее важной роли первых четырех отделов в переваривании и абсорбции нутриентов у этого вида тилапии (Tengjaroenkul *et al.*, 2000). В случае леща это скорее относится к 5–6-му отделам. Различия в распределении ферментативной активности у леща и тилапии может быть связано с длиной кишечника, которая у гибридной формы тилапии достигает 120 см, а длина каждого исследованного отдела – от 20 до 36 см (Sklan *et al.*, 2004). У леща же длина всего кишечника не превышает 35–40 см.

Установлено, что у дорады *Sparus aurata* активность трипсина, химотрипсина, карбоксипептидаз А и В снижается по направлению от пилорических придатков к заднему отделу кишечника, в то время как уровень активности амилазы остается примерно одинаковым (Deguara *et al.*, 2003). Отсутствие градиента активности амилазы вдоль кишечника у дорады согласуется с нашими данными по активности этого фермента у леща, в отличие от активности протеиназ, которая распределена вдоль кишечника этих видов рыб по-разному.

У хищного бразильского сома *Pseudoplatystoma orruscans* с хорошо развитым желудком и коротким кишечником исследован градиент основных пищеварительных ферментов при различном составе корма (Lundstedt *et al.*, 2004). Наивысшая протеолитическая активность обнаружена в желудке, амилазная – в желудке у рыб, содержащихся на диете с крахмалом, активность липазы проявляется вдоль всего пищеварительного тракта с наибольшими значениями в среднем отделе кишечника.

Установлен градиент распределения активности протеаз вдоль кишечника у рыб с различным типом питания. У хищника (обыкновенный сом *Silurus glanis*) показано увеличение активности от переднего отдела кишечника к заднему, у всеядного карпа *Cyprinus carpio* отмечено два пика активности (в первом и четвертом из пяти отделов), у растительноядного толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* активность снижается от первого к пятому отделу (Jónás *et al.*, 1983). В наших экспериментах с лещом-бентофагом распределение активности протеаз, скорее, ближе к распределению их у хищника – сома.

Неравномерность распределения пищеварительных ферментов вдоль кишечника характерна не только для полостных, но и для мембранно-связанных ферментов. Так, исследованы мембранно-связанные ферменты (мальтаза, сахараза и γ -глутамилтранспептидаза), а также щелочная фосфатаза, присутствующая как в наружной мембране, так и в кишечных энтероцитах. Это исследование проведено на трех видах рыб с различным типом питания (хищник – гибрид лаврака *Morone saxatilis* \times *Morone chrysops*, всеядная рыба – гибрид тилапии *O. niloticus* \times *O. aureus* и растительноядный толстолобик *H. molitrix*) (Harpaz, Uni, 1999). Активность сахаразы и мальтазы была наибольшей в среднем отделе, а низшая активность γ -глутамилтранспептидазы отмечена в первых отделах кишечника у всех исследованных рыб.

Полученные нами сведения о распределении активности амилазы в кишечнике леща согласуются с более ранними данными для этого вида рыб (Уголев, Кузьмина, 1993). При изучении α -амилазы установлено, что летом у бенто-

планктофагов градиент активности фермента отсутствует и его активность обнаруживается на всем протяжении желудочно-кишечного тракта рыб. При исследовании общей амилолитической активности у леща и карпа также не отмечено значительных изменений активности (Уголев, Кузьмина, 1993).

Наши данные по распределению активности пищеварительных ферментов вдоль кишечника леща, также как и сведения, накопленные в течение последнего десятилетия (Tengjaroenkul *et al.*, 2000; Deguara *et al.*, 2003; Lundstedt *et al.*, 2004; Sklan *et al.*, 2004 и др.), подтверждают сложившееся ранее представления о функционировании пищеварительных гидролаз у рыб (Уголев, Кузьмина, 1993). В частности, активность гидролаз подвержена значительной индивидуальной изменчивости: у рыб одного вида варьирует не только уровень активности, но и характер распределения одноименных ферментов. Этот факт согласуется с данными проведенного нами дисперсионного анализа.

Функциональная топография кишечника у рыб, даже в пределах достаточно однородной группы, может существенно изменяться, вплоть до смены характера градиента на противоположный. Благодаря своей исключительной пластичности, ферментативный аппарат слизистой кишечника выполняет немаловажную роль в эффективном питании рыб (Уголев, Кузьмина, 1993). Большое значение в формировании проксимо-дистальных градиентов в кишечнике имеет и состав пищи. Кроме того, онтогенетические исследования показали возможность быстрой перестройки градиентов у одного и того же животного. Известно, что функциональная топография кишки довольно пластична и определяется в каждый данный момент функциональным состоянием организма (Уголев, 1972). Противоречия в полученных разными авторами данных обусловлены многими факторами, в том числе типом питания рыб, их образом жизни, сезоном года, возрастом, методическими различиями, и в частности произвольным делением кишечника на отделы (Уголев, Кузьмина, 1993).

Как отмечено выше, на распределение гельминтов вдоль пищеварительного тракта рыб, и в частности леща, могут влиять такие факторы, как различия в строении мускулатуры и поверхности слизистой кишечника, а также градиент содержания питательных веществ. Например, для леща характерны нисходящий градиент липидов с максимумом в проксимальном отделе, максимум белка в медиальном отделе и отсутствие четкого градиента в содержании углеводов (Кузьмина и др., 2008). Столь же важным фактором может служить и распределение ферментативной активности вдоль кишечника. Однако нами не установле-

но четкой связи между распределением червей и активностью пищеварительных ферментов.

В то же время полученные данные свидетельствуют о снижении активности различных ферментов у зараженных рыб. Это может быть связано с адсорбцией части ферментов на тегументе цестод. В результате адсорбции ферментов хозяина и использования этих ферментов в процессах гидролиза пищевых веществ цестоды получают кинетические преимущества при поглощении образующихся мономеров (Извекова, 2006а). В случае протеиназ уменьшение их активности у зараженных лещей может также быть связано с частичным ингибированием протеиназ на поверхности цестод, что рассматривается как один из механизмов защиты гельминтов от воздействия протеиназ хозяев (Pappas, Read, 1972a, b).

Особо следует остановиться на изменении спектра протеиназ при заражении цестодами, которое сильнее всего выражено в 3-м и 4-м отделах с наибольшим числом червей. Протеолитические ферменты подразделяют на сериновые, тиоловые (цистеиновые), кислые протеиназы и металлоферменты, содержащиеся в активном центре атом металла (чаще Zn^{2+}). Использование ингибиторов протеиназ дает возможность идентифицировать различные их подклассы. К кислым протеиназам относится пепсин, функционирующий в желудке при низких значениях pH, к сериновым протеиназам — трипсин и химотрипсин, к металлоферментам — коллагеназа, большинство известных пептидаз и протеиназы, продуцируемые микроорганизмами, к цистеиновым протеиназам — внутриклеточный фермент катепсин В (Номенклатура ферментов, 1979). Предварительные эксперименты с ингибитором кислых протеиназ — пепстатинном, показавшие отсутствие кислых протеиназ у леща, позволили исключить их из анализа. Увеличение относительной активности металлопротеиназ у зараженных цестодами рыб может быть связано с количественными и качественными изменениями микрофлоры у них (Извекова, 2006б). У зараженных лещей также увеличивается доля цистеиновых протеиназ, и прежде всего внутриклеточной протеиназы — катепсина В. Это можно объяснить тем, что клетки эпителия кишечника повреждаются прикрепительными аппаратами цестод, вследствие чего высвобождаются внутриклеточные протеазы.

Обнаруженное уменьшение активности пищеварительных ферментов у зараженных лещей по сравнению с незараженными согласуется с данными о снижении активности амилазы, протеазы и кислой фосфатазы в слизистой и содержимом кишечника сеголеток карпа при заражении *V. acheilognathi*. Активность амилазы и протеазы, функционирующих в полости кишечника, изменялась при заражении в большей степени, чем ак-

тивность ферментов слизистой кишечника. В то же время активность щелочной фосфатазы не изменялась, а липазы — повышалась (Куровская, 1991).

Следует отметить, что полученные данные для рыб, зараженных цестодами, отличаются от сведений, известных для крыс, инфицированных *H. diminuta*. Для этих животных установлено, что активность трипсина и общая протеолитическая активность (Pappas, 1978), а также распределение амилазы (Mead, 1976) у инфицированных и здоровых крыс не различаются.

Проведенные исследования подтвердили неравномерный характер распределения активности пищеварительных ферментов вдоль кишечного тракта леща. У незараженных особей наибольшая активность протеаз зарегистрирована в 5-м и 6-м отделах кишечника, липаз — в 5-м, эстераз — в 7-м, амилазы — в 3-м и 7-м отделах. Установлено наличие проксимо-дистальных градиентов активности протеаз и липазы. При заражении леща цестодами *C. laticeps* активность исследованных ферментов понижается, и в первую очередь активность протеиназ и липазы. Кроме того, при заражении изменяется процентное соотношение активности различных подклассов протеиназ. В то же время не наблюдается соответствия между распределением активности пищеварительных гидролаз и распределением червей, максимальное число которых обнаружено в 3-м и 4-м отделах кишечника рыб.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 10-04-00204-а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Давыдов О.Н., Куровская Л.Я. Паразито-хозяйные отношения при цестодозах рыб. Киев: Наук. думка, 1991. 170 с.
- Жохов А.Е. Распределение гельминтов в пищеварительном тракте язя (*Leuciscus idus*): анализ межвидовых отношений // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 5. С. 515–525.
- Жохов А.Е., Фрезе В.И. Сравнительный анализ структуры сообществ кишечных гельминтов язя (*Leuciscus idus* L.) и леща (*Abramis brama* L.) в Рыбинском водохранилище // Успехи общей паразитологии: Тр. ИнПа РАН. Т. 44. М.: Наука, 2004. С. 90–102.
- Извекова Г.И. Пищевые адаптации у низших цестод — паразитов рыб // Успехи соврем. биологии. 2006а. Т. 126. № 6. С. 605–617.
- Извекова Г.И. Гидролитическая активность ферментов микрофлоры и ее роль в процессах пищеварения у леща и паразитирующего в его кишечнике *Caryophyllaeus laticeps* (Cestoda, Caryophyllidae) // Изв. РАН. Сер. биол. 2006б. № 3. С. 358–364.
- Кузьмина В.В. Физиолого-биохимические основы экзотрофии рыб. М.: Наука, 2005. 300 с.
- Кузьмина В.В., Живаев Н.Г., Ботяжова О.А. Биохимический состав химуса у рыб, различающихся по ти-

- пу питания // Биология внутр. вод. 2008. № 3. С. 88–92.
- Куровская Л.Я. Сопряженность процессов пищеварения в системе *Bothriocephalus acheilognathi* – карп // Паразитология. 1991. Вып. 25. № 5. С. 441–449.
- Номенклатура ферментов / Под ред. Браунштейна А.Е. М.: ВИНТИ, 1979. 324 с.
- Уголев А.М. Мембранное пищеварение. Полисубстратные процессы, организация и регуляция. Л.: Наука, 1972. 358 с.
- Уголев А.М., Кузьмина В.В. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. 238 с.
- Alarcón F.J., Martínez T.F., Barranco P., Cabello T., Díaz M., Moyano F.J. Digestive proteases during development of larvae of red palm weevil, *Rhynchophorus ferrugineus* (Olivier, 1790) (Coleoptera: Curculionidae) // Insect Biochem. Mol. Biol. 2002. V. 32. P. 265–274.
- Deguara S., Jauncey K., Agius C. Enzyme activities and pH variations in the digestive tract of gilthead sea bream // J. Fish Biol. 2003. V. 62. P. 1033–1043.
- Gawlicka A., Parent B., Horn M.H. et al. Activity of digestive enzymes in yolk-sac larvae of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*): indication of readiness for first feeding // Aquaculture. 2000. V. 184. P. 303–314.
- Harpaz S., Uni Z. Activity of intestinal mucosal brush border membrane enzymes in relation to the feeding habits of three aquaculture fish species // Comp. Biochem. Physiol. 1999. V. 124A. P. 155–160.
- Jónás E., Rágyanszki M., Oláh J., Boross L. Proteolytic digestive enzymes of carnivorous (*Silurus glanis* L.), herbivorous (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.) and omnivorous (*Cyprinus carpio* L.) fishes // Aquaculture. 1983. V. 30. P. 145–154.
- Lundstedt L.M., Melo J.F.B., Moraes G. Digestive enzymes and metabolic profile of *Pseudoplatystoma orruscans* (Teleostei: Siluriformes) in response to diet composition // Comp. Biochem. Physiol. 2004. V. 137B. P. 331–339.
- Mayberry L.F., Bristol J.R., Cajas O., Tellez G. Small intestinal sucrase activity during experimental infections with *Nippostrongylus brasiliensis* and/or *Eimeria nieschulzi* in rats // Z. Parasitenk. 1986. V. 72. № 4. P. 561–564.
- Mead R.W. Histochemical study on the distribution of amylase activity within the intestine of the rat and the effect of cestode (*Hymenolepis diminuta*) infection // Trans. Am. Microsc. Soc. 1976. V. 95. P. 183–188.
- Mead R.W., Roberts L.S. Intestinal digestion and absorption of starch in the intact rat: effects of cestode (*Hymenolepis diminuta*) infection // Comp. Biochem. Physiol. 1972. V. 41A. P. 749–760.
- Metrick D.F. *Hymenolepis diminuta*: the microbiota, nutritional and physico-chemical gradients in the small intestine of uninfected and parasitized rats // Can. J. Physiol. Pharmacol. 1971. V. 49. P. 972–984.
- Metrick D.F., Podesta R.B. Ecological and physiological aspects of helminth-host interactions in the mammalian gastrointestinal canal // Advances in Parasitology. London; New York: Acad. Press, 1974. V. 12. P. 183–279.
- Pappas P.W. Tryptic and protease activities in the normal and *Hymenolepis diminuta*-infected rat small intestine // J. Parasit. 1978. V. 64. P. 562–564.
- Pappas P.W., Read C.P. Trypsin inactivation by intact *Hymenolepis diminuta* // J. Parasitol. 1972a. V. 58. P. 864–871.
- Pappas P.W., Read C.P. Inactivation of α - and β -chymotrypsin by intact *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) // Biol. Bull. 1972b. V. 143. № 3. P. 605–616.
- Prabhakaran S.K., Kamble S.T. Purification and characterization of an esterase isozyme from insecticide resistant and susceptible strains of German Cockroach, *Blattella germanica* (L.) // Insect Biochem. Mol. Biol. 1995. V. 25. P. 519–524.
- Sklan D., Prag T., Lupatsch I. Structure and function of the small intestine of the tilapia *Oreochromis niloticus* \times *Oreochromis aureus* (Teleostei, Cichlidae) // Aquaculture Res. 2004. V. 35. P. 350–357.
- Tengjaroenkul B., Smith B.J., Caceci T., Smith S.A. Distribution of intestinal enzyme activities along the intestinal tract of cultured Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* L. // Aquaculture. 2000. V. 182. P. 317–327.

Effect of *Caryophyllaeus laticeps* (Cestoda, Caryophyllidea) upon Activity of Digestive Enzymes in Bream

G. I. Izvekova^a, M. M. Solovyov^b, and E. I. Izvekova^a

^aPapanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavlskaya oblast, Russia

e-mail: izvekov@ibiw.yaroslavl.ru

^bInstitute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, 630091 Novosibirsk, ulitsa Frunze, 11

Received May 11, 2010

The activities of the main digestive hydrolases were comparatively studied in bream infected and noninfected with cestodes *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas, 1781). It was shown that enzyme activities are distributed in the fish intestine in an irregular manner; the gradient of protease and lipase activities along the gut is presented. Following the infection of bream by cestodes, the activities of the studied enzymes decreased and the percentages of activities of various proteinase subclasses changed. No relation between the distribution of worms along the intestine and the levels of activities of digestive hydrolases was revealed.