

УДК 597.562+577.151.03:595.121

АКТИВНОСТЬ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ФЕРМЕНТОВ НАЛИМА *Lota lota* (Linnaeus) В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЗАРАЖЕНИЯ *Eubothrium rugosum* (Batch) (Cestoda, Pseudophyllidea)

© 2013 г. Г. И. Извекова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н,

e-mail: izvekov@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 01.06.2011 г.

Выявлено неравномерное распределение активности основных пищеварительных гидролаз от переднего отдела кишечного тракта налима (*Lota lota* (Linnaeus)) к заднему. Установлено, что при заражении цестодами *Eubothrium rugosum* (Batch) активность протеиназ и гликозидаз слизистой оболочки кишечника налима снижается. Заражение сильнее сказывается на активности протеолитических ферментов. Активность пищеварительных ферментов хозяина снижается даже при низкой инвазии.

Ключевые слова: *Lota lota*, *Eubothrium rugosum*, пищеварительные ферменты.

DOI: 10.7868/S0320965213010063

ВВЕДЕНИЕ

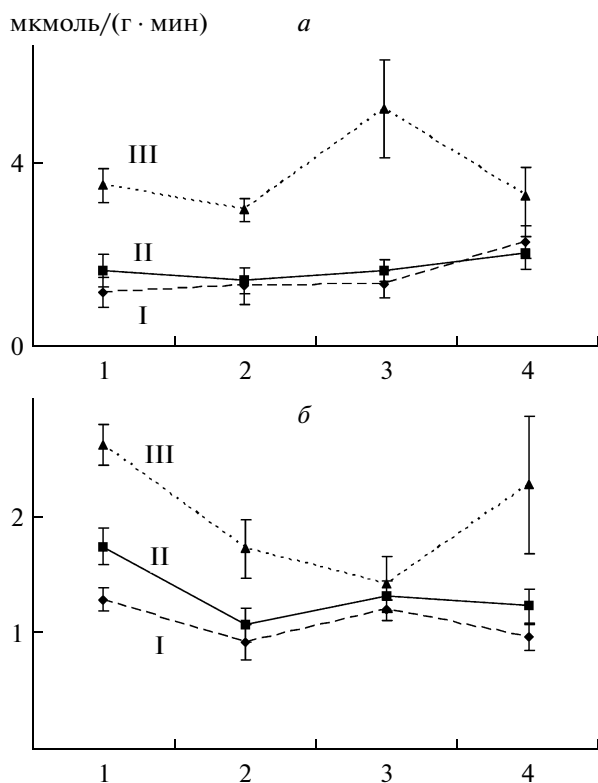
У рыб, как и у всех позвоночных животных, способность утилизировать перевариваемую пищу зависит от присутствия пищеварительных ферментов, характеризующихся определенной локализацией в слизистой кишечника и вдоль длины пищеварительного тракта. Как правило, распределение и уровень активности этих ферментов вдоль кишечника рыб варьируют в зависимости от типа питания и морфологии кишечника [8].

Для кишечника рыб описаны как проксимодистальные, так и радиальные градиенты активности различных гидролаз [8, 18]. Общих закономерностей в распределении большинства пищеварительных ферментов вдоль желудочно-кишечного тракта рыб не установлено. Кроме того, 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 неоднозначны [8, 14, 18, 28].

Одним из факторов, влияющих на уровень активности пищеварительных ферментов, может быть заражение паразитами, в частности цестодами. Работы, касающиеся влияния 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 [7].

Интерес к исследованию червей рода *Eubothrium* и их влияния на организм хозяина определяется тем, что эти гельминты паразитируют в кишечнике лососевых рыб, таких как атлантический лосось *Salmo salar* Linnaeus [27], радужная форель *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) и нерка *Oncorhynchus nerca* (Walbaum) [11]. Инфекция рыб цестодами рода *Eubothrium* обычно не вызывает серьезной патологии у хозяина, поскольку выживание последнего важно для завершения жизненного цикла паразита [23]. В то же время установлено, что рыбы, инфицированные *Eubothrium* sp., имеют более низкую скорость роста, чем неинфицированные и разница эта со временем увеличивается. Однако корреляции между количеством червей и массой рыбы не отмечено, что свидетельствует об изменении скорости роста лосося даже при низкой интенсивности инвазии [23, 27].

По типу питания налим – ихтиофаг–факультативный бентофаг. Наиболее активно налим питается в январе–феврале [8]. Обитающие в кишечнике налима *Eubothrium rugosum* (Batch) находятся на разных стадиях развития: половозрелые особи, взрослые с гонадами и без гонад. Значительная часть червей способна после частичной дестробиляции полностью регенерировать и достигать в кишечнике половой зрелости. Головной конец червей прикрепляется в пилорических придатках кишечника налима, а стробила выходит в его среднюю часть. Длина червей колеблется приблизительно от 150 до 300 мм [6].



Активность (ось ординат) протеиназ (а) и гликозидаз (б) в слизистой оболочке кишечника налима в зависимости от заражения *Eubothrium rugosum*: I–III – группы рыб; по оси абсцисс – отделы кишечника.

Исследована активность ферментов, осуществляющих гидролиз углеводов [1] и белков [2] на пищеварительно-транспортных поверхностях налима и *E. rugosum*. Скорость гидролиза большинства субстратов в кишечнике рыб выше, чем в тегументе цестод. Это проявляется в увеличении количества ферментативно-активных фракций, десорбированных с пищеварительно-транспортных поверхностей рыб, и более высокой активности этих фракций [1, 2, 17]. Изучение десорбционных характеристик гидролитических ферментов, функционирующих на пищеварительно-транспортных поверхностях рыб и паразитирующих в них цестод, позволило установить существенное влияние ферментов хозяина на характеристики ферментных систем паразита, выражающееся в общих закономерностях динамики этого процесса у рыб и гельминтов. Результаты исследования дают основание заключить, что паразитические черви используют для осуществления процессов мембранного пищеварения адсорбированные из полости кишечника ферменты. Это позволяет им успешно конкурировать с хозяином за продукты гидролиза [5, 17]. Данных по влиянию заражения *E. rugosum* на активность пищеварительных ферментов хозяина – налима нет.

Цель работы – исследовать распределение активности основных пищеварительных ферментов вдоль кишечника налима и установить, влияет ли заражение цестодами на уровни активности этих ферментов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования служили кишечники налима *Lota lota* (Linnaeus), не зараженного и зараженного цестодами *Eubothrium rugosum* (Batch). Налим отловлен в январе 2010 г. в Рыбинском водохранилище. Исследовано 18 особей, длина которых колебалась от 250 до 350 мм. У зараженных рыб определяли массу червей. По степени зараженности *E. rugosum* налимы были разделены на три группы: I – “сильно” зараженные с массой червей 1.06–2.85 г, II – “слабо” зараженные с массой червей 0.44–0.8 г, III – незараженные (5 экз.). У рыб извлекали кишечник, вскрывали, удаляли химус, затем делили кишечник на 4 отдела: 1 – пилорические придатки, 2–4 – отрезки кишечника по 3–4 см длиной. Из слизистой каждого отдела готовили гомогенат, в котором определяли активность пищеварительных гидролаз.

Активность гликозидаз (суммарная активность α -амилазы, КФ 3.2.1.1, глюкоамилазы, КФ 3.2.1.3 и ферментов группы мальтаз, КФ 3.2.1.20) определяли методом Нельсона [4]. В качестве субстрата использовали 1.8%-ный раствор растворимого крахмала, pH 7.5.

Общую протеолитическую активность (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 методом Ансона [10]. В качестве субстрата использовали 1%-ный раствор казеина, pH 7.5.

Субстраты для исследования ферментативной активности готовили на растворе Рингера для холоднокровных животных. Активность ферментов выражали в мкмоль/(г·мин). Оптическую плотность измеряли на спектрофотометре Lambda 25 при длине волны 560 нм для гликозидаз и 760 нм – для протеиназ.

Результаты обработаны с помощью статистического пакета “Microsoft Excel”.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

У исследованных рыб пищеварительные гидролазы распределяются в кишечнике неравномерно (см. рисунок). У незараженных рыб группы III в третьем отделе отмечено повышение активности протеиназ и снижение активности гликозидаз по сравнению с уровнями активности этих ферментов в других отделах кишечника ($p < 0.05$). У зараженных рыб групп I и II активность протеаз при значении pH 7.5 достоверно повышается, а гли-

козидаз понижается от первого к четвертому отделу кишечника ($p < 0.05$). Не отмечено существенных различий в уровнях активности ферментов у рыб групп I и II. Прослеживается тенденция к зависимости ферментативной активности от степени зараженности: чем сильнее заражение (больше масса гельминтов), тем ниже активность ферментов. Показано, что в большинстве отделов кишечника у незараженных налимов группы III уровни активности исследованных ферментов достоверно выше ($p < 0.05$) по сравнению с аналогичными показателями у зараженных рыб групп I и II. Достоверно не различается только активность протеиназ у зараженных и незараженных налимов в четвертом и гликозидаз – в третьем отделах.

Заражение цестодами сильнее сказывается на активности протеолитических ферментов слизистой кишечника налима. Так, в зависимости от отдела кишечника у незараженных рыб по сравнению с зараженными группы I активность протеиназ в 1.4–3.8 раза, группы II – в 1.6–3.2 раза выше. Активность гликозидаз у незараженных налимов только в 1.2–2.4 раза выше, чем в кишечнике рыб группы I и в 1.1–1.8 раза выше по сравнению с активностью гликозидаз в слизистой кишечника налимов группы II.

В серии специальных экспериментов определена протеолитическая активность во втором–четвертом отделах слизистой кишечника налима с гемоглобином в качестве субстрата при pH 3 (табл. 1). Так же, как и при pH 7.5, в четвертом отделе кишечника уровни активности протеиназ у зараженных и незараженных налимов существенно не различались. Во втором и третьем отделах у незараженных налимов протеолитическая активность была выше, чем у зараженных ($p < 0.05$). Кроме того, во втором и третьем отделах активность протеиназ, функционирующих при низких значениях pH, существенно зависела от степени заражения: в кишечнике налимов группы I она была ниже, чем в кишечнике налимов группы II. Следует отметить, что при pH 3 уровни активности протеиназ во всех отделах кишечника налима достоверно ниже, чем при pH 7.5 ($p < 0.05$).

Вычислен коэффициент Г/П (отношение активности гликозидаз к активности протеаз) для каждого отдела и суммарной активности слизистой кишечника в зависимости от заражения при значении pH 7.5 (табл. 2). Суммарный коэффициент Г/П при заражении цестодами увеличивается. В большинстве случаев в каждом из исследованных отрезков кишечника Г/П увеличивается при заражении, особенно заметно это проявляется в месте прикрепления червей – пилорических придатках. Исключение составляет четвертый отдел кишечника, в котором Г/П при усилении заражения уменьшается. Таким образом, заражение из-

Таблица 1. Активность протеиназ (мкмоль/(г · мин)) при pH 3 в слизистой оболочке кишечника налима в зависимости от заражения *Eubothrium rugosum*

Группа рыб	Отдел кишечника		
	2	3	4
I	0.60 ± 0.12	0.79 ± 0.20	1.17 ± 0.16
II	1.15 ± 0.14	1.28 ± 0.19	1.25 ± 0.14
III	1.80 ± 0.06	1.67 ± 0.03	1.01 ± 0.30

Таблица 2. Значения коэффициента Г/П в кишечнике налима в зависимости от заражения *Eubothrium rugosum*

Группа рыб	Отдел кишечника				Г/П суммарной активности
	1	2	3	4	
I	1.11	0.70	0.88	0.42	0.72
II	1.05	0.75	0.80	0.60	0.79
III	0.74	0.58	0.27	0.69	0.54

меняет соотношение уровней активности амилаз и протеаз в сторону снижения доли последних.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

У рыб основные пищеварительные ферменты проявляют активность на всем протяжении пищеварительного тракта [8, 14, 18]. Активность гидролаз подвержена значительной индивидуальной изменчивости: у рыб одного вида может варьировать не только уровень активности, но и характер распределения одноименных ферментов [8]. Проведенные исследования подтвердили неравномерное распределение активности пищеварительных ферментов вдоль кишечного тракта налима. 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 [8].

Протеиназы проявляют активность на протяжении всего кишечника налима как при pH 3, так и при pH 7.5. Значения pH среды в желудке и кишечнике, как и оптимальные значения активности функционирующих в них ферментов, различаются [8]. У некоторых видов рыб активность пепсина отмечена только в желудке [14]. Однако, по сведениям других авторов [26], пепсин проявляет достаточно высокую активность и в кишечнике. Можно предположить, что хотя активность протеиназ при различных значениях pH среды обнаружена на протяжении всего кишечника, ее

относительный вклад в пищеварение определяется уровнем рН среды в данном отделе пищеварительного тракта. Кроме того, показано, что значение рН среды больше влияет на активность пепсина, которая падает до нуля при рН 5, в то время как активность трипсиноподобных ферментов с оптимумом действия при рН 7–8 обнаруживается и при рН 3–5 [15].

Снижение активности исследованных ферментов у зараженного цестодами налима может быть обусловлено несколькими причинами. Во-первых, адсорбцией части ферментов на тегументе цестод. В результате адсорбции ферментов хозяина и их использования в процессах гидролиза пищевых веществ цестоды получают кинетические преимущества при поглощении образующихся мономеров [5]. Во-вторых, уменьшение активности протеолитических ферментов у зараженных рыб, по-видимому, связано с частичным их ингибированием на поверхности цестод, что рассматривается как один из механизмов защиты гельминтов от действия протеиназ хозяев [25]. Кроме того, заражение *E. crassum* (Bloch) радужной форели вызывает значительную редукцию в количестве бомбезина [11]. Бомбезин в желудочно-кишечном тракте стимулирует выброс гастрина, секрецию в поджелудочной железе и двигательную активность кишечника [9]. Возможно, что это еще одна из причин снижения ферментативной активности у зараженных рыб.

Полученные результаты согласуются со сведениями о снижении активности амилазы, протеазы и кислой фосфатазы в слизистой и содержимом кишечника сеголетков карпа при заражении *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti [7]. Автор работы [7] указывает, что активность амилазы и протеазы, функционирующих в полости кишечника, изменялась при заражении в большей степени, чем активность ферментов слизистой кишечника. В то же время активность щелочной фосфатазы не изменялась, а липазы — повышалась. Установленное снижение активности исследованных ферментов в слизистой кишечника зараженного *Eubothrium rugosum* налима также согласуется с полученными ранее данными по влиянию заражения *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas) на активность пищеварительных ферментов их хозяина — леща. Показано, что при заражении леща цестодами *C. laticeps* понижается активность протеиназ и липазы. Кроме того, при заражении изменяется соотношение активности различных подклассов протеиназ: увеличивается относительная активность металлопротеиназ и доля цистеиновых протеиназ [3].

Со снижением активности пищеварительных ферментов может быть связано снижение скорости роста зараженных рыб [11, 27]. Это предположение подтверждается также тем, что снижение

указанных показателей происходит даже при низкой интенсивности инвазии.

Заражение налима цестодой *Eubothrium rugosum* заметнее влияет на активность протеолитических ферментов. Об этом свидетельствуют как абсолютные значения активности исследованных ферментов, так и вычисленный коэффициент Г/П. Его используют для оценки соотношения активности амилалитических и протеолитических ферментов в кишечнике рыб. Этот показатель отражает тип питания рыб: у ихтиофагов он <1, у планкто- и бентофагов, как правило, >1 [8]. Вычисленные значения коэффициентов согласуются со значениями коэффициентов для хищных рыб, однако свидетельствуют о том, что заражение налима червями сказывается на соотношении уровней активности протеиназ и гликозидаз в сторону уменьшения доли протеиназ. В месте прикрепления червей (пилорических придатках) величина коэффициента Г/П у зараженных рыб >1, что указывает на более значительное влияние заражения в этом отделе кишечного тракта на ферменты, ответственные за гидролиз белковых компонентов пищи.

Имеющиеся сведения о влиянии цестод рода *Eubothrium* на жизнедеятельность хозяев — рыб достаточно противоречивы [11, 12, 16]. Так, некоторые авторы считают [11], что цестоды, паразитирующие в кишечнике рыб, не влияют на хозяина, если потребности в пище удовлетворены, а зараженные хозяева компенсируют негативное воздействие паразитов увеличением пищевой активности. Не найдено доказательств неблагоприятного действия *E. crassum* и *Proteocephalus* sp. на поглощение питательных веществ у радужной форели. Однако заражение *Eubothrium salvelini* Schrank серьезно сказывается на молодежи нерки, в том числе на скорости ее роста, выживании и плавательной способности [12]. Заражение *Eubothrium salvelini* связывают с хронической анемией арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) и высокой смертностью его молодежи на фермах [16]. Авторы работы [16] предполагают, что другие виды *Eubothrium* могут сходно влиять на своих хозяев, но механизмы этих влияний неизвестны.

Данные по влиянию заражения цестодами на пищеварительные процессы у крыс также неоднозначны. Так, плоские черви существенно не изменяют количество люминальных нутриентов [13]. Однако Меттрик [21] показал, что кишечные градиенты глюкозы, углеводов, аминокислот, белка и липидов у крыс, питающихся *ad libitum*, сильно отличаются в присутствии *Hymenolepis diminuta* Rudolphi от таковых у здоровых животных. Степень наблюдаемых различий свидетельствует о реальной конкуренции между слизистой оболочкой хозяина и тегументом червей за питательные вещества [22]. Количество исследований

по оценке активности кишечных ферментов у здоровых и зараженных животных немного. В них не отмечено существенных различий в ферментативной активности в зависимости от заражения хозяина. Активность трипсина и общая протеолитическая активность не различаются у инфицированных и здоровых крыс [24]. Исследование с использованием гистохимических методов не показало заметных различий в распределении амилазы у зараженных и незараженных крыс [19]. Заражение грызунов *H. diminuta* также не влияло на скорости кишечного транзита и переваривания углеводов из твердой пищи [20]. Для получения более полных сведений по влиянию заражения гельминтами на жизнедеятельность хозяина необходимы дальнейшие исследования с расширением круга объектов.

Выводы. Выявлен неравномерный характер распределения активности пищеварительных ферментов вдоль кишечника налима. При заражении цестодами *Eubothrium rugosum* существенно снижается как активность протеиназ, так и гликозидаз слизистой оболочки кишечника налима. Заражение сказывается на соотношении уровней активности исследованных ферментов в сторону уменьшения доли протеиназ. Активность протеолитических ферментов больше снижается в месте прикрепления червей — пилорических придатках. Снижение активности пищеварительных ферментов хозяина отмечено даже при низкой инвазии.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 10-04-00204-а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Извекова Г.И. Динамика десорбции карбогидраз с поверхности кишечника рыб и паразитирующих в них цестод // Паразитология. 1990. Т. 24. № 6. С. 485–492.
2. Извекова Г.И. Некоторые характеристики гидролиза белков на пищеварительно-транспортных поверхностях цестоды *Eubothrium rugosum* и кишечника ее хозяина — налима // Паразитология. 1991. Т. 25. Вып. 3. С. 244–249.
3. Извекова Г.И., Соловьев М.М., Извеков Е.И. Влияние *Saryophyllaeus laticeps* (Cestoda, Saryophyllidae) на активность пищеварительных ферментов леща // Изв. РАН. Сер. биол. 2011. № 1. С. 61–67.
4. Исследование пищеварительного аппарата у человека (обзор современных методов). Л.: Наука, 1969. 260 с.
5. Кузьмина В.В., Извекова Г.И., Куперман Б.И. Особенности физиологии питания цестод и их хозяев — рыб // Успехи соврем. биологии. 2000. Т. 120. № 4. С. 384–394.
6. Куперман Б.И. Функциональная морфология низших цестод. Л.: Наука, 1988. 167 с.
7. Куровская Л.Я. Сопряженность процессов пищеварения в системе *Bothriocephalus acheilognathi*—карп // Паразитология. 1991. Вып. 25. № 5. С. 441–449.
8. Уголев А.М., Кузьмина В.В. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. 238 с.
9. Хавинсон В.Х., Кветная Т.В. Регуляторные пептиды и гомеостаз // Рос. хим. журн. 2005. Т. 49. № 1. С. 112–117.
10. Anson M. The estimation of pepsin, tripsin, papain and cathepsin with hemoglobin // J. Gen. Physiol. 1938. V. 22. № 1. P. 79–83.
11. Bosi G., Shinn A.P., Giari L. et al. Changes in the neuromodulators of the diffuse endocrine system of the alimentary canal of farmed rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), naturally infected with *Eubothrium crassum* (Cestoda) // J. Fish Diseases. 2005. V. 28. P. 703–711.
12. Boyce N.P., Clarke W.C. *Eubothrium salvelini* (Cestoda: Pseudophyllidae) impairs seawater adaptation of migrant sockeye salmon yearlings (*Oncorhynchus nerka*) from Babine lake, British Columbia // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1983. V. 40. P. 821–824.
13. Brand T. Biochemistry of parasites. N.Y.; L.: Acad. Press, 1966. 447 p.
14. 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.
15. De la Parra A.M., Rosas A., Lazo J.P., Viana M.T. Partial characterization of the digestive enzymes of Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* under culture conditions // Fish. Physiol. Biochem. 2007. V. 33. P. 223–231.
16. Hoffmann R., Kennedy C.R., Meder J. Effect of *Eubothrium salvelini* Schrank, 1790 on Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in an alpine lake // J. Fish Diseases. 1986. V. 9. P. 153–157.
17. Izvekova G.I., Kuperman B.I., Kuz'mina V.V. Digestion and digestive-transport surfaces in cestodes and their fish hosts // Comp. Biochem. Physiol. 1997. V. 118A. № 4. P. 1165–1171.
18. Lundstedt L.M., Melo J.F.B., Moraes G. Digestive enzymes and metabolic profile of *Pseudoplatystoma orriscans* (Teleostei: Siluriformes) in response to diet composition // Comp. Biochem. Physiol. 2004. V. 137 B. P. 331–339.
19. 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. Amer. Microsc. Soc. 1976. V. 95. P. 183–188.
20. 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.
21. Mettrick 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.
22. Mettrick D.F., Podesta R.B. Ecological and physiological aspects of helminth—host interactions in the mam-

- malian gastrointestinal canal // *Adv. Parasitol. L.*; N. Y: Acad. Press, 1974. V. 12. P. 183–279.
23. *Mitchell C.G. Eubothrium* // *Aquaculture Inform. Ser.* 1993. № 14. P. 1–4.
24. *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.
25. *Pappas P.W., Read C.P.* Trypsin inactivation by intact *Hymenolepis diminuta* // *J. Parasitol.* 1972. V. 58. P. 864–871.
26. *Sabapathy U., Teo L.H.* A quantitative study of some digestive enzymes in the rabbitfish, *Siganus canaliculatus* and the sea bass, *Lates calcarifer* // *J. Fish Biol.* 1993. V. 42. P. 595–602.
27. *Saksvik M., Nilsen F., Nylund A., Berland B.* Effect of marine *Eubothrium* sp. (Cestoda: Pseudophyllidea) on the growth of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // *J. Fish. Diseases.* 2001. V. 24. P. 111–119.
28. *Sklan D., Prag T., Lupatsch I.* Structure and function of the small intestine of the tilapia *Oreochromis niloticus* × *Oreochromis aureus* (Teleostei, Cichlidae) // *Aquaculture Res.* 2004. V. 35. P. 350–357.

Activity of Digestive Enzymes in the Burbot *Lota lota* (Linnaeus) Infected by *Eubothrium rugosum* (Batch) (Cestoda, Pseudophyllidea)

G. I. Izvekova

Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 Borok, Russia

A non-uniform distribution was found in the activity of the major digestive hydrolases from the anterior to the posterior section of the burbot's intestine. In the burbot infected by cestodes *Eubothrium rugosum*, the activities of intestinal proteinases and glycosidases decreased. The invasion had a greater effect on the activity of proteolytic enzymes. The activity of the host digestive enzymes decreased even at a low invasion rate.

Keywords: *Lota lota*, *Eubothrium rugosum*, digestive enzymes