

**АКТИВНОСТЬ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ФЕРМЕНТОВ ОКУНЯ
Perca fluviatilis L. ПРИ ЗАРАЖЕНИИ ПЛЕРОЦЕРКОИДАМИ
Triaenophorus nodulosus (Pallas)**

© 2018 г. Т. В. Фролова^{1, *}, А. Н. Паршуков², Г. И. Извекова¹

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, Россия

²Институт биологии Карельского научного центра РАН,
185910 Петрозаводск, Республика Карелия, Россия

*e-mail: bianka28061981@gmail.com

Поступила в редакцию 26.11.2016 г.

Установлено, что заражение окуней старших возрастных групп плероцеркоидами *Triaenophorus nodulosus* снижает активность ферментов, обеспечивающих начальные этапы ассимиляции белковых компонентов пищи у рыб, но не влияет на активность гликозидаз. Это приводит к изменению соотношения активности ферментов указанных групп и, возможно, снижает эффективность питания рыб. Кроме того, показано снижение доли сериновых и металлопротеиназ, а также значительное увеличение доли неидентифицированных протеиназ в кишечнике зараженных рыб.

Ключевые слова: рыбы, цестоды, плероцеркоид *Triaenophorus nodulosus*, пищеварительные ферменты

DOI: 10.1134/S0320965218040058

ВВЕДЕНИЕ

Ленточные черви рода *Triaenophorus* — широко распространенные паразиты пресноводных рыб со сложным циклом развития, протекающим со сменой окончательного и двух промежуточных хозяев, обитающих в водной среде. Наиболее распространенный представитель рода *Triaenophorus nodulosus* (Pallas) имеет широкий круг вторых промежуточных хозяев и встречается в рыбах, относящихся к 17 семействам. Некоторые виды *Triaenophorus* представляют серьезную опасность, вызывая на стадии плероцеркоида массовые заболевания и гибель рыб, главным образом в прудовых хозяйствах [7]. Один из промежуточных хозяев *T. nodulosus* — окунь *Perca fluviatilis* L., в печени которого локализуются плероцеркоиды.

В разных водоемах наблюдается различная динамика зараженности *T. nodulosus* вторых промежуточных хозяев в зависимости от возраста. Так, в бассейне оз. Байкал зарегистрирован высокий уровень зараженности сеголетков окуня, что объясняется питанием их копеподами, зараженными процеркоидами. В отдельных случаях отмечено повышение зараженности в старших возрастных группах рыб [9]. Авторы объясняют это особенностями биологии окуня в различных водоемах и их трофическими связями с первыми промежуточными хозяевами. По их мнению, заражение рыб старших возрастов происходит как за счет по-

требления зоопланктона, так и в результате питания окуня планктофагами, в том числе собственной молоди с кишечниками, наполненными копеподами.

Считается, что при оптимальных условиях паразиты незначительно влияют на физиологические характеристики хозяев, но могут быть важным фактором отбора в специфических условиях окружающей среды или при стрессе. Так, в водной среде паразиты становятся значительным биотическим фактором естественного отбора при увеличении скорости течения или повышении температуры. Паразитарная нагрузка оказывает большое влияние на устойчивость к повышению окружающей температуры и на выносливость рыб [22].

Сведения о влиянии плероцеркоидов *T. nodulosus* на физиологические показатели организма промежуточного хозяина ограничены и касаются в основном сеголетков окуня [4, 19]. Гистологические методы позволили установить, что проникновение плероцеркоидов *T. nodulosus* в печень окуня и образование капсул вызывают слабо выраженные патогистологические изменения, связанные с повреждением и вытеснением клеток паренхимы. Двухслойная капсула вокруг плероцеркоидов, не препятствующая их нормальному развитию, формируется в печени через 15–20 сут после заражения [9].

Цель работы – определение влияния заражения плероцеркоидами *T. nodulosus* на активность пищеварительных гидролаз у старшей возрастной группы окуня.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследований служил окунь *Perca fluviatilis*, выловленный в сентябре 2015 г. в Ладожском озере. Исследовано 14 экз. окуня длиной 15.5–28.1 см и массой 67.8–424.4 г. Определена зараженность печени рыб плероцеркоидами *T. nodulosus*.

Рыб отлавливали сетями с шагом ячеи 14–30 мм, далее обездвигивали, разрушая головной мозг скальпелем. После этого на хладагенте вскрывали брюшную полость и извлекали кишечник, который затем замораживали в сосуде Дьюара с жидким азотом до -80°C и хранили до дальнейшего использования.

Для изучения активности пищеварительных гидролаз из целых кишечников окуней с помощью стеклянных гомогенизаторов фирмы Sartorius AG (Germany) на ледяной бане готовили гомогенат. Кишечники предварительно вскрывали и удаляли химус. Гомогенат разводили в соотношении 1 : 49 раствором Рингера для холоднокровных животных, г: 6 – NaCl, 0.14 – KCl, 0.54 – Na_2HPO_4 , 0.02 – KH_2PO_4 , 0.16 – MgSO_4 и 0.5 мл 10%-ного раствора CaCl_2 в 1 л дистиллированной воды, pH 7.4. Гомогенаты кишечников центрифугировали при 9000 об/мин в течение 5 мин при 4°C .

Суммарную активность протеиназ (активность трипсина КФ 3.4.21.4, химотрипсина КФ 3.4.21.1 и дипептидаз КФ 3.4.13.18) определяли с использованием в качестве субстрата 0.3% азо-казеина в трис-буфере, pH 7.5 [13]. Субстрат и ферментативно активный препарат инкубировали 60 мин при $20\text{--}22^{\circ}\text{C}$. Реакцию останавливали добавлением 1 мл 0.3 N раствора трихлоруксусной кислоты (ТХУ), образовавшийся осадок из негидролизованного белка удаляли центрифугированием при 9000 об/мин в течение 5 мин.

Для идентификации различных подклассов протеиназ в гомогенатах кишечника использовали следующие ингибиторы в объеме 50 мкл: 1) фенолметилсульфонилфлуорид (PMSF) – ингибитор сериновых протеиназ в концентрации 100 мМ в DM-SO (диметилсульфоксид), 2) этилендиаминтетрауксусная кислота (EDTA) – ингибитор металлопротеаз в концентрации 0.5 М в 1 М NaOH.

Единицы протеолитической активности (ЕА, $\Delta\text{E}_{440} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{мин}^{-1}$) вычисляли по формуле:

$$\text{ЕА} = \Delta \times 50 / m_k T,$$

где Δ – разница показаний спектрофотометра пробы с субстратом и холостой пробы (при 440 нм); 50 – конечное разведение гомогената (в 50 раз);

m_k – масса кишечника, г; T – время инкубации, мин. В холостую пробу вместо ферментативно активного препарата добавляли соответствующий объем раствора Рингера.

Амилолитическую активность, отражающую суммарную активность ферментов, гидролизующих крахмал (α -амилазы КФ 3.2.1.1, глюкоамилазы КФ 3.2.1.3 и мальтазы КФ 3.2.1.20) и активность сахаразы (КФ 3.2.1.48) определяли модифицированным методом Нельсона в работе [11] по приросту гексоз. В качестве субстрата при определении амилолитической активности использовали 1.8%-ный раствор растворимого крахмала, сахаразы (100 мМ сахарозы), приготовленные на растворе Рингера, pH 7.4. Активность ферментов (ЕА) выражали в микромолях глюкозы, образующихся за 1 мин инкубации ферментативно активного препарата и субстрата в расчете на 1 г влажной массы ткани (мкмоль/(г · мин)). Все биохимические определения проводили в трех повторностях.

Интенсивность развивающегося окрашивания, пропорционального активности ферментов, измеряли на спектрофотометре Lambda 25 “Perkin-Elmer” при 440 нм для протеиназ и 560 нм для амилолитической активности и активности сахаразы.

Результаты представлены в виде средних и их стандартных ошибок ($M \pm m$). Достоверность различий определяли с помощью непараметрического критерия Манна–Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В печени пяти окуней обнаружен плероцеркоид *T. nodulosus*. Длина и масса незараженных рыб (9 экз.) достоверно не отличались от таковых зараженных особей, соответственно для первых – 18.73 ± 0.96 см и 135.16 ± 21.98 г и для вторых – 20.4 ± 2.0 см и 179.08 ± 64.79 г.

Установлено, что активность протеиназ у незараженных рыб достоверно выше, чем у зараженных ($Z = 2.373$, $p = 0.018$). Кроме того, в зависимости от заражения по-разному сказывалось влияние ингибиторов на активность протеиназ (рис. 1). На основе полученных данных о влиянии ингибиторов на активность протеиназ вычислены доли различных подклассов протеиназ, функционирующих в кишечниках незараженных и зараженных окуней (рис. 2). У зараженных рыб доля сериновых протеиназ снижается с 70 до 58%, металлопротеиназ – с 27 до 5%. В то же время доля неидентифицированных протеиназ у зараженных рыб увеличивается с 1 до 36%.

Установлено, что заражение плероцеркоидами *T. nodulosus* существенно не влияло на активность гликозидаз в кишечнике окуня – отмечено незначительное снижение активности амилаз, активность сахаразы оставалась без изменений (рис. 3).

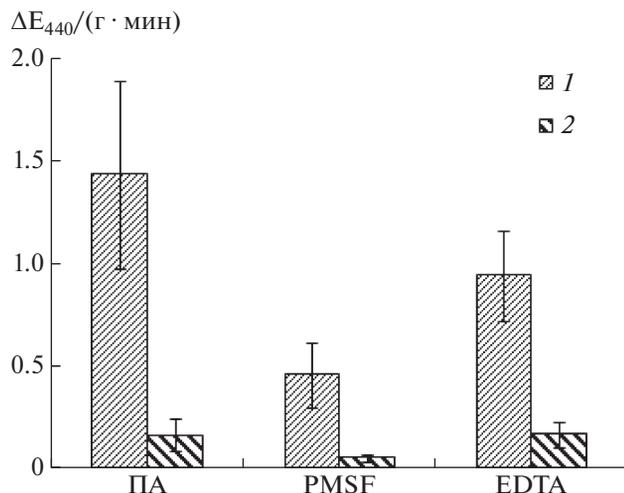


Рис. 1. Протеолитическая активность ($\Delta E_{440} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{мин}^{-1}$) в кишечнике окуня в зависимости от заражения плероцеркоидами *T. nodulosus* и влияние на нее ингибиторов протеиназ: ПА – общая протеолитическая активность, EDTA – ингибитор металлопротеаз, PMSF – ингибитор сериновых протеиназ. 1 – незараженные, 2 – зараженные.

Вычислены коэффициенты активности ферментов у исследованных групп рыб (см. табл. 1). У зараженных плероцеркоидами рыб все коэффициенты выше, чем у незараженных, однако А/С выше незначительно, в 1.1 раза, в то время как А/П и С/П – выше в 5.5 и 5.2 раза соответственно, что свидетельствует об изменении соотношения активности ферментов этих групп при заражении.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Окунь – самый массовый вид Ладожского озера, имеет две экологические формы – прибрежную и глубинную (пелагическую), – различающиеся по спектру питания, темпу роста и плодовитости. В возрасте 4+–5+ он достигает размера 19–22 см [3].

В Рыбинском водохранилище также обитают две экологические формы окуня (пелагическая и литоральная), различающиеся пространственным распределением, численностью, коммерческой ценностью и доступностью для промысла. Размеры окуня могут различаться у пелагической и литоральной группировок, длины 23–24 см он достигает в возрасте 3+–4+ [2].

Отдельными авторами на больших выборках окуня из бассейна оз. Байкал отмечена тенденция к снижению размеров и массы зараженных *T. nodulosus* окуней разных возрастов по сравнению с незараженными [9]. В небольших выборках разница была несущественной, но с увеличением числа исследованных особей возрастала. Воз-

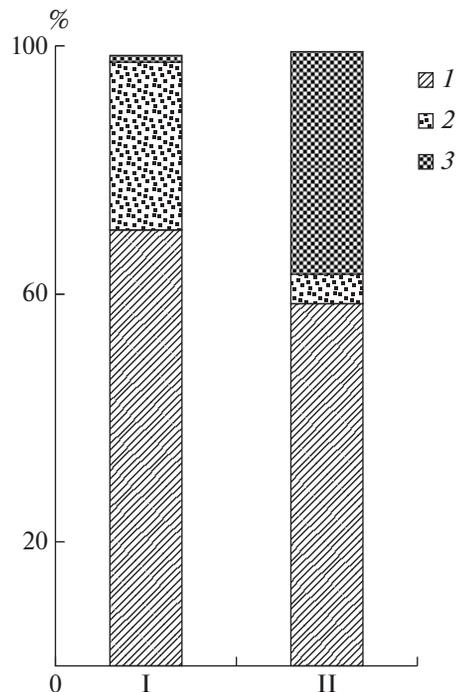


Рис. 2. Доли различных подклассов протеиназ в кишечнике окуня (%) в зависимости от заражения плероцеркоидами *T. nodulosus*. 1 – сериновые протеиназы, 2 – металлопротеиназы, 3 – неидентифицированные протеиназы. I – незараженные, II – зараженные.

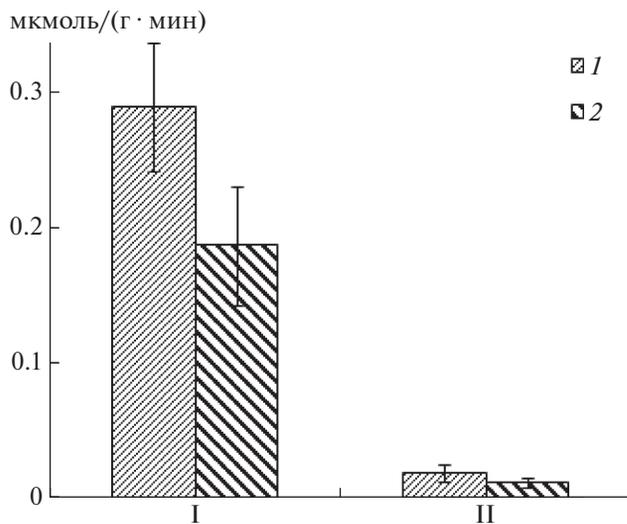


Рис. 3. Активность гликозидаз (мкмоль/(г·мин)) в кишечнике окуня в зависимости от заражения плероцеркоидами *T. nodulosus*: I – активность амилаз, II – активность сахаразы. 1 – незараженные, 2 – зараженные.

можно, отсутствие размерно-массовых различий между незараженными и зараженными окунями в нашем исследовании связано с небольшой выборкой. В озерах Карелии окунь, как основной объект в рационе щуки наряду с ершом, играет

Таблица 1. Значения коэффициентов активности ферментов у незараженных и зараженных *T. nodulosus* окуней

Группа рыб	А/П	С/П	А/С
Незараженные	0.20	0.01	16.43
Зараженные	1.11	0.06	17.53
Кз/Кн	5.6	6.0	1.1

Примечание. А/П – отношение активности амилаз к активности протеаз, С/П – активности сахаразы к активности протеаз, А/С – активности амилаз к активности сахаразы, Кз/Кн – отношение коэффициентов активности ферментов.

ведущую роль в поддержании численности *T. nodulosus*, а окуни старших возрастных групп, ведущие хищный образ жизни, служат резервуарными хозяевами для *T. nodulosus* [1].

Плероцеркоиды локализуются в печени, где происходит инкапсуляция паразита путем разрастания соединительной ткани вокруг него. Образование капсулы – защитная реакция хозяина на внедрение паразита [7]. По некоторым данным [19], плероцеркоиды в печени окуня могут жить не более двух лет. Отмечен разный уровень взаимной адаптации плероцеркоидов с хозяином в различных популяциях окуня, что определяется типом циркуляции гельминта в конкретных экосистемах [9]. Ответная реакция хозяев имеет прямую, но не пропорциональную связь с интенсивностью инвазии: чем менее специфичен паразит для хозяина, тем более сильные патологические изменения он вызывает даже при низкой интенсивности инвазии [8]. Благодаря высокой активности стенок капсулы, образующейся вокруг паразита в печени хозяина, и обилию капилляров она играет роль полупроницаемой оболочки, которая, с одной стороны, обеспечивает благоприятные условия для питания, роста и развития паразита, с другой – надежно защищает от его воздействия ткани хозяина [7].

Установлено [4], что заражение сеголетков окуня плероцеркоидами *T. nodulosus* существенно влияет на состояние печени хозяина. Инвазия вызывает увеличение ее сырой массы на 42% и снижение содержания глюкозы и гликогена на 42 и 34% соответственно, что свидетельствует об интенсивном использовании углеводов в организме рыб в ответ на заражение.

Снижение активности протеиназ у зараженных плероцеркоидами окуней согласуется с данными [19] о влиянии заражения на активность гидролаз в кишечнике сеголетков окуня. В частности, показано, что у зараженных плероцеркоидами *T. nodulosus* сеголетков активность протеолитических и гликолитических ферментов ниже, чем у незараженных, причем в переднем отделе кишечника активность пищеварительных гидролаз снижается особенно заметно.

У многих видов рыб, в том числе у окуня, вследствие тесного срастания поджелудочной железы с печенью, оба органа рассматриваются как гепатопанкреас, хотя их клетки независимы друг от друга. Клетки поджелудочной железы секретируют в кишечник протеолитические ферменты в неактивной форме (трипсиноген, химотрипсиноген, прокарбокисептидазы А и В), а также амилазу, липазу и нуклеазы в активном состоянии [10]. Кроме того, важную роль в процессах переваривания пищи у рыб, как и у других животных, играет мембранное пищеварение, осуществляемое на структурах щеточной каймы энтероцитов с помощью адсорбированных из полости кишечника панкреатических и собственно мембранных ферментов [12]. При этом гидролиз белков и полисахаридов осуществляется в основном в полости кишечника, а гидролиз дисахаридов – преимущественно на структурах его слизистой оболочки. Установлено, что сахаразы прочно связана с мембраной щеточной каймы энтероцитов и до 97–100% ее активности определяется в слизистой оболочке кишечника рыб [12]. Снижение активности гидролаз, как у сеголетков, так и у взрослых окуней, может быть связано с нарушениями в функционировании гепатопанкреаса у зараженных рыб и, как следствие, снижением синтеза и поступления зимогенов протеолитических ферментов и амилазы в кишечник. Однако на активность собственно мембранного фермента сахаразы заражение плероцеркоидами не влияет.

Один из информативных методов исследования протеиназ – ингибиторный анализ ферментов, позволяющий определить вклад различных подклассов протеиназ в общую протеолитическую активность, реализующуюся в пищеварительном тракте [23–25]. С помощью этого метода установлены различия в спектрах протеиназ у незараженных и зараженных рыб и преобладание у них активности сериновых протеиназ, представленных трипсином, химотрипсином и эластазой [24]. Данные работ [14, 15, 20, 21, 24] свидетельствуют о большой вариабельности доли сериновых протеиназ в общей протеолитической активности различных видов рыб. Снижение доли сериновых протеиназ, небольшое снижение активности амилаз (панкреатических ферментов) и отсутствие изменений в активности сахаразы у зараженных окуней подтверждает высказанное выше предположение о зависимости активности гидролитических ферментов кишечника от нарушения функционирования гепатопанкреаса. Влияние заражения взрослыми цестодами на изменение спектра протеиназ показано для некоторых видов рыб [6].

Ингибирование общей протеолитической активности EDTA указывает на присутствие протеиназ, для действия которых необходимы ионы металлов. Сведения по активности металлопро-

теиназ для разных видов рыб различны и колеблются от следовых количеств до весьма значительных величин [17, 23].

Кроме того, у зараженных взрослых окуней, как и у ранее исследованных сеголетков [19], изменяется соотношение активности ферментов. Однако, у сеголетков в большинстве случаев коэффициент Г/П (отношение активности гликозидаз, включающих активность панкреатических амилаз и сахаразы, к активности протеиназ) снижается в 2 раза [19], что указывает на более значительное влияние заражения *T. nodulosus* на синтез гликозидаз по сравнению с протеиназами у этой возрастной группы. У взрослых зараженных окуней коэффициенты А/П и С/П, напротив, значительно повышаются. По нашему мнению, это связано с возрастными изменениями в питании окуней. В Ладожском озере окунь становится хищником в возрасте 7+, а младшие возрастные генерации имеют смешанное питание [3]. В Рыбинском водохранилище окунь младших возрастных групп в основном питается различными беспозвоночными, а в возрасте 2+–4+ (в зависимости от места обитания) переходит на питание рыбой [2].

Большее влияние заражения плероцеркоидами на активность протеиназ по сравнению с активностью амилаз у взрослых окуней, по-видимому, связано с повышенной чувствительностью его протеолитических ферментов к действию различных факторов. Установлено [5], что активность протеиназ у рыб при заражении цестодами изменяется значительно, чем активность гликозидаз. Кроме того, показано, что протеиназы кишечника некоторых видов рыб более чувствительны к действию органических загрязняющих веществ [18] и тяжелых металлов [16] по сравнению с гликозидазами.

Выводы. Заражение окуней старших возрастных групп плероцеркоидами *T. nodulosus* снижает активность ферментов, обеспечивающих начальные этапы ассимиляции белковых компонентов пищи рыб, но не влияет на активность гликозидаз, что в свою очередь ведет к изменению соотношения активности этих ферментов и, очевидно, снижает эффективность питания рыб. Кроме того, показано снижение доли сериновых и металлопротеиназ, а также значительное увеличение доли неидентифицированных протеиназ в кишечнике зараженных рыб. Полученные данные расширяют и дополняют представления о закономерностях трофических взаимоотношений между паразитом и хозяином и о влиянии заражения плероцеркоидами на организм промежуточного хозяина.

Авторы выражают благодарность Н.П. Милянчуку за помощь в сборе ихтиологического материала. Работа выполнена в рамках государственного за-

дания № 0122-2014-0007 и при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 16-34-50011.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аникиева Л.В., Румянцев Е.А. Цестоды рыб озер Карелии // Проблемы цестодологии. СПб.: Рос. акад. наук; Паразитол. о-во; Зоол. ин-т, 2005. С. 40–62.
2. Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Столбунов И.А., Павлов Д.Д. Окунь // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ярославль: Филигрань, 2015. С. 331–347.
3. Дятлов М.А. Рыбы Ладожского озера (распространение, морфометрия, экология, промышленное использование). Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН, 2002. 281 с.
4. Извекова Г.И. Физиологическая специфика взаимоотношений между *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda) и его хозяевами – рыбами // Паразитология. 2001. Т. 35. № 1. С. 60–68.
5. Извекова Г.И., Соловьев М.М. Активность пищеварительных гидролаз рыб при заражении цестодами // Успехи соврем. биол. 2012. Т. 132. № 6. С. 601–610.
6. Извекова Г.И., Соловьев М.М. Особенности влияния цестод, паразитирующих в кишечнике рыб, на активность протеиназ хозяев // Изв. РАН. Сер. биол. 2016. № 2. С. 182–187.
7. Куперман Б.И. Ленточные черви рода *Triaenophorus* – паразиты рыб. Л.: Наука, 1973. 207 с.
8. Куровская Л.Я. Сопряженность процессов пищеварения в системе *Bothriocephalus acheilognathi*–каarp // Паразитология. 1991. Т. 25. № 5. С. 441–449.
9. Пронина С.В., Пронин Н.М. Взаимоотношения в системах гельминты–рыбы. М.: Наука, 1988. 176 с.
10. Сорвачев К.Ф. Основы биохимии питания рыб. М.: Легк. и пищ. пром-сть, 1982. 247 с.
11. Уголев А.М., Иезуитова Н.Н., Масевич Ц.Г. и др. Исследование пищеварительного аппарата у человека (обзор современных методов). Л.: Наука, 1969. 216 с.
12. Уголев А.М., Кузьмина В.В. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 238 с.
13. Alarcón F.J., Martínez T.F., Barranco P. et al. Digestive proteases during development of larvae of red palm weevil, *Rhynchophorus ferrugineus* (Olivier, 1790) (Coleoptera: Curculionidae) // Insect Biochem. Mol. Biology. 2002. V. 32. P. 265–274.
14. Dimes L.E., Garcia-Carreno F.L., Haard N.F. Estimation of protein digestibility-III. Studies on the digestive enzymes from the pyloric ceca of rainbow trout and salmon // Comp. Biochem. Physiol. 1994. V. 109A. № 2. P. 349–360.
15. Eshel A., Lindner P., Smirnoff P. et al. Comparative study of proteolytic enzymes in the digestive tracts of the European sea bass and hybrid striped bass reared in freshwater // Comp. Biochem. Physiol. 1993. V. 106A. № 4. P. 621–634.
16. Filippov A.A., Golovanova I.L. Separate and Joint Effect of Copper and Zinc *in vitro* on a Velocity of Carbohy-

- drate Hydrolysis in Freshwater Teleosts // *Inland Water Biol.*, 2010. V. 3, № 1, pp. 96–101. doi 10.1134/S199508291001013X
17. *Garcería-Carreño F.L., Albuquerque-Cavalcanti C. et al.* Digestive proteinases of *Brycon orbignyianus* (Characidae, Teleostei): characteristics and effects of protein quality // *Comp. Biochem. Physiol.* 2002. V. 132B. P. 343–352.
 18. *Golovanova I. L., Kuz'mina V. V., Chuiko G. M. et al.* Impact of polychlorinated biphenyls on the activity of intestinal proteinases and carbohydrases in juvenile roach *Rutilus rutilus* (L.) // *Inland Water Biol.*, 2011, V. 4, № 2, pp. 249–255. doi 10.1134/S1995082911020064
 19. *Izvekova G. I., Tyutin A. V.* Activity of Digestive Enzymes and Distribution of the Trematode *Bunodera luciopercae* (Müller) in the Intestine of Juvenile Perch Infected with Plerocercoids of *Triaenophorus nodulosus* (Pallas) // *Inland Water Biol.*, 2014, V. 7, № 2, pp. 167–171. doi 10.1134/S1995082914010076
 20. *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.
 21. *Kumar S., Garcia-Carreño F.L., Chakrabarti R. et al.* Digestive proteases of three carps *Catla catla*, *Labeo rohita* and *Hypophthalmichthys molitrix*: partial characterization and protein hydrolysis efficiency // *Aquaculture Nutrition*. 2007. V. 13. P. 381–388.
 22. *Lutterschmidt W.I., Schaefer J.F., Fiorillo R.A.* The ecological significance of helminth endoparasites on the physiological performance of two sympatric fishes // *Comp. Parasitol.* 2007. V. 74. № 2. P. 194–203.
 23. *Munilla-Morán R., Saborido-Rey F.* Digestive enzymes in marine species. I. Proteinase activities in gut from redfish (*Sebastes mentella*), seabream (*Sparus aurata*) and turbot (*Scophthalmus maximus*) // *Comp. Biochem. Physiol.* 1996. V. 113B. № 2. P. 395–402.
 24. *Natalia Y., Hashim R., Ali A., Chong A.* Characterization of digestive enzymes in a carnivorous ornamental fish, the Asian bony tongue *Scleropages formosus* (Osteoglossidae) // *Aquaculture*. 2004. V. 233. P. 305–320.
 25. *Siringan P., Raksakulthai N., Yongsawatdigul J.* Autolytic activity and biochemical characteristics of endogenous proteinases in Indian anchovy (*Stolephorus indicus*) // *Food Chemistry*. 2006. V. 98. P. 678–684.

Activity of Digestive Enzymes in Perch Infected with *Triaenophorus nodulosus* (Pallas) Plerocercoids

T. F. Frolova^{a, *}, A. N. Parshukov^b, and G. I. Izvekova^a

^a*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, 152742 Russia*

^b*Institute of Biology of Karelian Research Centre RAS, 185910 Petrozavodsk, Russia*

*e-mail: bianka28061981@gmail.com

It is revealed that the infection of older groups of perch with *T. nodulosus* plerocercoids reduces the activity of enzymes, ensuring the initial stages of the assimilation of protein components in fish food. The infection does not affect the activity of glycosidases. The infection changes the ratio of activities of the above groups of enzymes and possibly reduces feeding the efficiency of the fish. In addition, the proportion of serine proteinases and metalloproteinases decrease, while the percentage of unidentified proteases significantly increases in the gut of infected fish.

Keywords: fishes, cestodes, *Triaenophorus nodulosus*, plerocercoid, digestive enzymes