

УДК 576.122

Глубокоуважаемому
Алихану Мамедовичу
с уважением
Ахметов Канат Комбарович

На правах рукописи

Ахметов

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ
КОЖНО-МУСКУЛЬНОГО МЕШКА И ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ
СИСТЕМЫ ТРЕМАТОД РАЗЛИЧНЫХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ И
ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП**

03.00.19 – паразитология

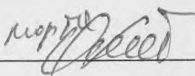
Автореферат диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Работа выполнена в Павлодарском государственном университете
им. С.Торайгырова

- Научный консультант: - доктор биологических наук,
профессор В.Я. Панин
- Официальные оппоненты: - доктор биологических наук
Жатканбаева Д.М.
- доктор биологических наук
Сидоров Е.Г.
- доктор биологических наук
Сабаншиев М.С.
- Ведущая организация: Семипалатинская государственная
медицинская академия

Защита состоится 29 апреля 2004 г. в 13 часов на заседании диссертационного совета Д 53.23.01 при Институте зоологии МОН РК по адресу: 480060, Алматы, Академгородок, пр. аль-Фараби, 93.
Факс (3272) 48-19-50
E-mail: instzoo@nursat.kz

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института зоологии МОН РК

Авторсферат разослан « 15 »  2004 г.

Ученый секретарь
Диссертационного совета,
доктор биологических наук



Казенас В. Л.

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы: Эволюция паразитов многоклеточных животных направлена на прогрессивное освоение экологической зоны – среды живых организмов, что ведет к сокращению зависимости от факторов внешней среды. Эта тенденция в эволюционном плане реализуется через повышение интеграции паразита со средой обитания. В связи с этим большое значение имеет раскрытие механизмов, обеспечивающих адаптацию к паразитическому образу жизни. Адаптационные приспособления паразита в целом и его отдельных систем могут быть исследованы только посредством функционально-морфологического подхода.

Накопленные в настоящее время материалы о морфофункциональной организации паразитических организмов не дают достаточных оснований для выяснения основных принципов эволюции конкретных систем, становления их функций, в том числе и физиологических. Для выяснения этих вопросов необходимы дальнейшие теоретические построения и гипотезы, основанные на фактическом материале.

Направленное использование установленных закономерностей будет способствовать разработке новых методов и путей борьбы с возбудителями паразитарных заболеваний человека и животных. В этом смысле особое место занимают исследования, касающиеся выяснения особенностей тонкого строения гельминтов. По мнению академика К.И.Скрябина[1962], подобные работы помогут решению вопросов филогенетического родства, эволюции и систематики отдельных групп гельминтов.

Паразитизм связан с принципиальными изменениями всех систем, обеспечивающих жизненные процессы в условиях среды организма хозяина. При этом ключевое значение в адаптации паразитов к среде обитания имеет перестройка покровных систем [Краснощёков, 1994]. Наружные покровы являются важной зоной контакта со средой обитания. Они обеспечивают защиту гельминтов от воздействия ферментной, иммунной и иных повреждающих факторов хозяина. Во многих случаях у представителей Plathelminthes покровные ткани участвуют и в трофических процессах.

У всех паразитических плоских червей покровы представлены тегументом, состоящим из наружной, внутренней и погруженной частей. Имеющиеся на сегодняшний день литературные данные [Threadgold,1963; Гинесинская,1968; Куперман,1988] говорят о том, что переход к паразитированию внутри хозяина связан с формированием синцитиальной структуры наружной части тегумента. Цитоплазматический слой обеспечивает его физиологическую и функциональную активность. Тем не менее, до настоящего времени неоднозначно выяснена роль функциональных основ активности наружного синцитиального слоя тегумента, не изучено изменение его гистохимической композиции в зависимости от таксономических и экологических особенностей. Известно, что тегумент способен к секреции в прилежащее “паразитно-хозяинное пространство” [Morris, Threadgold,1968; Шульц, Гвоздев,1972; Краснощёков с соавт.,1989; Крас-

нощек, Томиловская, 1989]. Синцитиальный характер наружных покровов трематод нельзя рассматривать традиционно, как пример морфофункционального упрощения и регресс в эволюции трематод. Цитоплазматическая организация тегумента трематод обеспечивает активизацию его обменных и регенерационных способностей [Wilson, Barnes, 1977; Hool, Arme, 1977], в обновлении которых участвуют различные секреторные тела, поступающие из погруженной части эпителия [Fujino, Ishii, 1979; Leitch et al. 1984; Mattheus, Mattheus, 1988; Hool, Mitchell, 1983]. Относительно химической и функциональной природы секреторных тел существуют противоречивые мнения.

Известно, что для трематод характерно наличие тегументарного пищеварения [Erasmus, Ohman, 1963; Гинецинская, 1968; Шульц, Гвоздев, 1972], но вопрос о функциональных основах способности тегумента к гидролизу и транспорту органических соединений решается не однозначно.

У трематод процессы кишечного пищеварения сосуществуют с тегументарным. Появление и развитие тегументарного пищеварения, при возможности обеспечения питания через сформированный пищеварительный тракт, нуждается в адекватной интерпретации. Пищеварительная система трематод многими авторами рассматривается как один из морфофункциональных комплексов адаптации к паразитическому образу жизни [Логачев, 1963; Гинецинская, 1968; Беклемишев, 1970; Шишова-Касточкина, 1971; Шульц, Гвоздев, 1972; Начева, 1985; 1991].

Процессы поглощения, осуществляемые через тегумент и через кишечник, имеют различия [Arme, 1988; Bjorkman, Thorsell, 1964].

Морфологические исследования кожномускульного мешка трематод включают и изучение особенностей мускулатуры. Мускулатура тела трематод изучена недостаточно. Общеизвестно, что она в своем составе имеет кольцевые, продольные, диагональные слои и паренхимные мышцы. Однако до сегодняшнего дня нет сведений о том, какие из перечисленных деталей характерны для всех трематод, а какие лишь для отдельных групп. По данным Oschmarin [1958], тело трематод дифференцировано на локомоторный и половой отделы. Такую дифференцировку принято называть первичной [Ошмарин, 1959; Ошмарин, Егорова, 1978]. Локомоторный отдел участвует в обеспечении фиксации и локомоции гельминта и занимает участок от переднего конца до заднего края брюшной присоски, половой отдел занимает оставшуюся часть тела и связан с половой продукцией. Некоторые группы трематод по тем или иным причинам утрачивают первичную дифференцировку тела [Ястребов, 1997; 1998]. Установление принципов устройства локомоторного аппарата трематод позволяет получить дополнительное представление о морфологических адаптациях к различным условиям существования и возможных путях их эволюции.

Цель и задачи исследования. Целью исследований является установление морфофункциональной роли кожномускульного мешка и пищеварительной системы трематод в процессе адаптации к паразитированию в

разных экологических условиях. В этой связи нами изучены в сравнительном аспекте тегумент, мускулатура тела, особенности пищеварительной системы трематод, относящихся к различным таксономическим и экологическим группам, паразитирующих в разных «эндостациях» и «гостальных биотопах хозяина».

Для решения этой проблемы были поставлены следующие задачи:

1. Изучить микроморфологию, ультраструктуру и гистохимию тегумента трематод, относящихся к различным экологическим и систематическим группам.

2. Выявить морфологические особенности мускулатуры тела трематод.

3. Выяснить роль тегумента трематод в обеспечении резистентности к иммунным и ферментным воздействиям хозяина.

4. Установить функциональные основы поступления питательных веществ через тегумент.

5. Уточнить морфофункциональные особенности пищеварительной системы трематод и их зависимость от локализации в организме хозяина.

6. Изучить микроморфологические, гистохимические и ультраструктурные особенности кишечника трематод различных экологических и систематических групп.

7. Провести анализ типов пищеварения (внутриклеточный, мембранный, внеклеточный) в зависимости от локализации в хозяине.

Научная новизна. В работе впервые получены оригинальные данные по морфофункциональной организации кожномускульного мешка и пищеварительной системы трематод.

На светооптическом и электронномикроскопическом уровне сделан анализ адаптационных изменений тканей кожно-мускульного мешка и пищеварительной системы трематод, относящихся к различным систематическим и экологическим группам.

Получены новые данные по морфофункциональным изменениям слоёв кожно-мускульного мешка трематод, обеспечивающих приспособление к условиям конкретных эндостагий.

Впервые установлено, что переходу трематод к эндопаразитизму способствовало формирование синцитиальной организации тегумента, обладающего определённым диапазоном изменчивости в зависимости от условий эндостагий.

Доказано действие лимитирующих факторов, которые определяют морфофункциональные изменения тегумента трематод.

На основании данных морфологических исследований 19 видов трематод установлены варианты устройства мышечной системы и его роль в адаптации гельминтов к условиям локализации.

Впервые дано конструктивно-морфологическое объяснение функционирования кожномускульного мешка трематод.

В результате морфологических, гистохимических и ультраструктурных исследований обоснована функциональная роль базальной мембраны

и базальной пластинки тегумента трематод. Обоснована роль базального комплекса в адаптации к условиям среды.

Установлено распределение субклеточных структур в кишечном эпителии при клеточном и синцитиальном типе организации гастродермиса у трематод различных экологических и систематических групп.

Впервые дано функционально–морфологическое объяснение эффективных механизмов пищеварения, связанных с особенностями питания гельминтов.

По результатам гистологического, электронномикроскопического и гистохимического исследований определены типы пищеварения и способы секреторной деятельности кишечного эпителия 21 видов трематод.

Уточнены универсальные механизмы трофической адаптации и функционирования кишечного эпителия, обеспечивающие эндопаразитический образ жизни гельминтов в организме окончательного хозяина. Установлены признаки метаболической активности кишечного эпителия трематод.

Теоретическая и практическая значимость работы. Теоретическое значение предлагаемых исследований заключается в возможности их использования при объективной оценке адаптационных изменений тканей трематод, связанных с паразитированием в различных органах позвоночных животных.

Данные, приведённые в работе, позволяют судить о том, что переход к эндопаразитизму связан с перестройкой покровных систем и кожно-мышечного мешка в целом. Это даёт основание рассматривать синцитий тегумента трематод как непрерывную клеточную структуру со свойственными ей особенностями, а взаимоотношения трематод и хозяина с позиций клеточно–организменных взаимодействий.

При разработке химиотерапевтических мероприятий против трематодозов животных и человека учитывать особенности адсорбционных механизмов тегумента и эпителия кишечника трематод.

Практическая значимость исследования связана с тем, что данные по гистохимической структуре покровов и пищеварительной системы, особенно их активных функциональных групп, могут быть использованы при селективном подборе антгельминтиков.

Теоретические положения, методы морфоэкологического анализа тканей и субклеточных элементов, приведённые в работе, могут быть использованы в учебном процессе Вузов биологического, ветеринарного и медицинского профилей.

Положения, выносимые на защиту.

1. Доказательства зависимости структурной и функциональной организации тегумента от особенностей локализации трематод в организме хозяина.

2. Ультраструктурная, гистологическая и гистохимическая характеристика слоёв тегумента трематод различных систематических и экологических групп.

3. Сравнительная и функциональная характеристика строения мышечного аппарата трематод различных систематических и экологических групп.

4. Сравнительная ультраструктурная гистологическая и гистохимическая характеристика отделов пищеварительной системы.

5. Морфологические и функциональные обоснования типов пищеварения у трематод.

Апробация. Основные положения диссертации доложены и представлены на Всесоюзной конференции по эколого-биологическим и фаунистическим аспектам гельминтозов (Ереван, 1991), Международной научно-практической конференции (Кокшетау, 2001), Международной научно-практической конференции (Кокшетау, 2002), Международной научно-практической конференции “Проблемы и перспективы развития Казахстана” (Актау, 2001), Международной научно-практической конференции “Зоологические исследования в Казахстане: современное состояние и перспективы” (Алматы, 2002), Международной научно-практической конференции “Животноводство и ветеринария XXI века” (Семипалатинск, 2002), на I Межрегиональной конференции паразитологов Сибири и Дальнего Востока (Новосибирск, 2002), Международной конференции и III съезде Паразитологического общества РАН (Петрозаводск, 2003).

Публикации: По теме диссертации опубликовано 41 научная работа и 1 монография “Функциональная морфология кожно-мышечного мешка трематод”

Объём и структура диссертации: Диссертация изложена на 295 страницах, состоит из введения, обзора литературы, 2 глав с изложением результатов собственных исследований, 2 глав сравнительного анализа полученных итогов исследования, выводов и списка использованных литературных источников. Работа иллюстрирована 143 рисунками и содержит 21 таблицу.

1 ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПОКРОВОВ И ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ТРЕМАТОД

1.1 Эволюционное становление и морфофункциональные особенности покровной ткани трематод

Эволюция наружного покрова тесно связана со средой обитания. Наиболее примитивный вид кожного покрова – однослойный мерцательный эпителий - представлен у турбеллярий [Хлопин, 1934; Мирзоян, 1980]. У некоторых *Turbellaria* отмечены случаи погружения базальной части клеток покровов в глубь паренхимы. Ядерные части эпителиальных клеток покровов трематод также погружены в паренхиму, а верхние безядерные области, имеющие специализированную цитоплазму, сливаются, образуя общую массу, представленную цитоплазматическим синцитием [Заварзин, 1976].

Эволюция тегумента плоских червей начинается от предка с эпителиальным расположением клеток эпидермиса [Беклемишев, 1964]. Этот пре-

док плоских червей эволюционировал, совершенствуя двигательные функции покровного эпителия путем выработки ресничек, а в дальнейшем их удлинения. Как результат этого процесса на одном из этапов появились турбеллярии с характерным мерцательным эпителием. Классические работы В.Н. Беклемишева [1976], А.В. Иванова и Ю.В. Мамкаева [1978] содержат сведения по структуре и функции покровов турбеллярий. В пределах этого класса происходит эволюционное становление эпителиального пласта от некоторых Acoela. В дальнейшем от примитивного эпителия сформировался погруженный эпителий ряда групп Turbellaria (Allocoela, Triclada), а от них-паразитические Plathelminthes.

Общезвестно, что покровные системы трематод обеспечивают защиту паразита от иммунных и других повреждающих факторов хозяина и участвуют в питании [Гинецкая, 1968; Шульц, Гвоздев и др., 1970].

У трематод тегументарное пищеварение сосуществует наряду с кишечным. Трематоды в стадии мариты имеют пищеварительную систему.

1.2. Эволюционное становление и морфофункциональные особенности пищеварительной системы трематод

Беклемишев [1964], Ах [1984] на основании изучения строения передних отделов пищеварительной системы Turbellaria и Digenea утверждают, что предковыми формами трематод были прямокишечные турбеллярии.

Наряду с общими чертами в строении кишечных клеток трематод, отмечены морфологические особенности, позволившие выделить у них 3 типа эпителиальной выстилки. Первый тип выстилки представлен клетками с микроворсинчатым покрытием на апикальной поверхности [Чубрик, 1982]. Второй тип выстилки кишечника представлен ровным эпителиальным пластом, поделенным на участки [Cohn, 1904]. Третий тип выстилки характеризуется тем, что имеет клеточное строение, но без микроворсинчатых образований [Чубрик, 1979]. По мнению Halton [1982], выровненная люминальная поверхность есть показатель отсутствия секреторной активности.

Свободная поверхность эпителиального слоя кишечной выстилки у большинства видов имеет щеточную кайму [Fujino, Ichii, 1979; Нечева, 1993]. Наиболее вероятным является то, что они увеличивают адсорбционную поверхность [Halton, 1969]. Подтверждением этому может быть обнаружение в составе микровиллий ряда ферментов. По мнению Либберта [1988] у трематод присутствует полостное, мембранное и внутриклеточное пищеварение. Как отмечает Уголева [1985], полостное пищеварение не обеспечивает эффективного перехода от гидролиза к транспорту. Внутриклеточное пищеварение происходит после проникновения веществ внутрь клетки. Показателем эндцитозной активности может быть способность эпителиального слоя к псевдоподиальным движениям [Ernst, 1975].

На поверхности плазматической мембраны микроворсинок в настоящее время выявлено наличие гликокаликса [Уголев, 1967; 1972]. Гликокаликс универсален для всех живых организмов.

Детальный анализ литературы по исследуемой проблеме показал, что тонкая структура пищеварительной системы трематод изучена лишь у небольшого числа видов (37 видов). Вследствие незначительности сравнительного материала до настоящего времени нет единых представлений о зависимости морфофункциональной организации пищеварительной системы от условий локализации в хозяине, особенностей питания хозяина и характера пищеварения трематод.

2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве объектов исследования были взяты 21 вид трематод, относящихся к 8 подотрядам и 13 семействам, отличающихся таксономическим положением и экологическими условиями из разных эндоцестий и теплокровных и хладнокровных животных. Согласно классификации, предложенной Ошмариным [1959], трематоды были разбиты на 5 групп: трематоды пищеварительной системы, трематоды дыхательной системы, трематоды кровеносной системы, трематоды мочевыделительной системы, трематоды иммунной системы. **Трематоды органов пищеварительной системы:** *Azygia lucii* (Muller, 1776) от щуки, *Bunodera luciopercae* (Muller, 1776) от окуня, *Hypoderaeum conoideum* (Bloch, 1782) от утки кряквы, *Echinoparyphium aconiatum* (Dietz, 1909) от серой утки, *Notocotylus gibus* (Baylis, 1909) от чирка, *Maritrema parainusitata* (Kulkina, Beljakova, 1983) и *Microphallus montanus* (Beljakova, Kulkina, 1998) от белой мыши (экспериментально), *Plagiorchis elegans* (Rudolphi, 1802) от чайки, *Sphaeridiotrema globulus* (Rudolphi, 1819) от серой утки, *Apharingostrigea cornu* (Zeder, 1800) от цапли, *Codonocephalus urnigerus* (Rudolphi, 1819) от выпи, *Cotylurus cornutus* (Rudolphi, 1808) от утки широконоски, *Ichtiocotylurus platycephalus* (Creplein, 1825) от баклана, *Diplostomum huronense* (Larue, 1927) от чайки. **Трематоды органов дыхания:** *Pneumonoeces variegatus* (Rudolphi, 1819) и *Pneumonoeces sibiricus sibiricus* (Jssaitchikow, 1927) от озёрной лягушки, *Cyclocoelum mutabile* (Zeder, 1800) от лысухи, *Typhlocoelum cucumerinum* (Rudolphi, 1809) от утки. **Трематоды иммунной системы:** *Schistogonimus garus* (Braun, 1901) от утки. **Трематоды мочевыделительной системы:** *Pleurogenes intermedius* (Loos, 1899) от остромордой лягушки. **Трематоды кровеносной системы:** *Dendritobilharzia purverulenta* (Braun, 1901) от чернети.

Фиксирующие смеси и режим фиксации гельминтов подбирали в зависимости от целей исследования. Для электронно-микроскопических исследований червей фиксировали в 3% глутаровом альдегиде на какодилатном буфере (рН 7,4) при 4°C, дофиксировали в 1% растворе четырех окиси осмия на том же буфере. При обезвоживании материал контрастировали уранилацетатом в 70° спирте. В качестве заливочной среды использовали смолы аралдит и эпон 812. Ультратонкие срезы получали стеклянным ножом на ультрамикротоме фирм Райхерт и ЛКВ (Австрия). Срезы дополнительно контрастировали цитратом свинца по Рейнгольдсу и исследовали на электронном микроскопе ПЭМ-125.

Для гистологического и гистохимического анализа были использованы следующие фиксаторы: 10% нейтральный формалин, 80⁰ и 90⁰ этиловый спирт, 80⁰ и абсолютный ацетон, фиксаторы Бейкера, Карнуа, Россмана, Ценкера. Фиксацию гельминтов производили при 4⁰С в течение 16-24 часов. Паразитов после фиксации обезвоживали в спиртах восходящей концентрации (50, 60, 70, 80, 90, 96 и 100), затем проводили через смесь бензола и 100% спирта в соотношениях 1:2, 2:1 и чистый бензол.

Далее материал пропитывали парафином в термостате при температуре 52⁰-54⁰ С (в трех сменах) и окончательно заливали в парафин [Лилли, 1969].

Для микроморфологических исследований срезы толщиной 4-7 мкм окрашивали гематоксилин-эозином по Карацци, гематоксилин-эозином по Эрлиху и по методике Маллори (Кисели, 1962).

В исследовании использовано 12 гистохимических и 16 вспомогательных тестов. Суммарные протеины выявлены методом Бонхега, основные белки методом Бонхега и прочным зеленым при рН 8,0, кислые белки прочным зеленым при 2.2. SH-группы белков по методике Шевремона и Фредерика, NH₂-группы по Ясума и Итчикава, SS-группы надмуравьиной кислотой с последующей обработкой альциановым синим. Гликоген определяли по Мак-Манусу, кислые мукополисахариды по Стивдену. Кислую и щелочную фосфатазы по Гомори. Для оценки результатов исследований были проведены химические контроли, метилирование, деметилирование и денатурация ферментов. При расшифровке полученных данных использованы методы гистохимического анализа различных авторов [Пирс, 1962; Виноградов, 1973; Елисеева, 1967].

Гистологический и гистохимический анализ проводили используя красители и вещества vom-phenol blue (Fluka, Германия), нингидрин (СПОФА, Чехословакия), alcian blue (Fluka, Германия), S-acid (Fluka, Германия), carmin (Loba, Австрия), orange-G (Merck, Германия), Eosin (Merck, Германия), трипсин (СПОФА, Чехословакия) а также химикаты маркировки ХЧ и ОСЧ производства России.

Полученные препараты изучались при помощи микроскопов «Polivar» (Австрия), «Biolar, PZO» (Польша). Микрофотографии получали с помощью автоматических микрофотонасадок вышеназванных микроскопов. Для съемок использовали черно-белые пленки «Микрат» 200 и 300, цветные фотопленки «Kodak 100» (США), всего было изучено 11800 препаратов, получено 520 электроннограмм. Весь иллюстративный материал оригинален.

Работа выполнялась на кафедре биологии Павлодарского государственного университета им. С.Торайгырова.

3 МИКРОМОРФОЛОГИЯ, УЛЬТРАСТРУКТУРА И ГИСТОХИМИЯ ТЕГУМЕНТА

3.1 Трематоды пищеварительной системы хозяев.

3.1.1 *Azygia lucii*.

Микроморфология. Тегумент *A. lucii* образует складки, длина складок в среднем 109-115 мкм, высота 54-56 мкм. Складки начинаются на уровне брюшной присоски. Синцитий и базальная пластинка развитые. Субтегументальные клетки располагаются под мышечными слоями. В среднем их размеры 4,8-5,7 мкм в диаметре.

Ультраструктура. Толщина синцитиального слоя тегумента 5,6-12 мкм. Апикальная мембрана относительно выровнена, эндоцитоз не обнаружен. Гликокаликс морфологически выражен. Митохондрии приурочены к среднему и базальному слою синцития. Секреторные тела, имеющие вид удлинённых и укороченных палочек, в основной массе сосредоточены в апикальном, уплотнённом слое синцития. Секреторные тела, имеющие округлую форму, встречаются по всему сечению синцития. Базальная мембрана развита и образует инвагинации в синцитий. Базальную мембрану подстилает тонковолокнистая базальная пластинка. Субтегументальные клетки представлены двумя типами. Первый тип клеток содержит палочковидные и округлые секреторные тела и аппарат Гольджи. Второй тип субтегументальных клеток имеет единичные вакуоли и развитую сеть каналов ГЭР. На поверхности апикальной мембраны тегумента присутствует гликокаликс.

Мускулатура тела. Мышцы тела гельминта представлены кольцевыми, продольными, диагональными и дорсовентральными волокнами. Диаметр волокон кольцевой мускулатуры 6,8-7,6 мкм. Диагональная мускулатура тела редкая. Несколько чаще ее волокна располагаются на промежутке от переднего конца тела до брюшной присоски. Диаметр волокон продольной мускулатуры 2,5-3 мкм.

Гистохимия. Тегумент в целом показал умеренную реакцию на суммарные белки. Основных протеинов мало. Кислые протеины дают умеренную реакцию в секреторных телах, в синцитии и цитонах тегумента. В составе белков секреторных тел установлены NH_2 группы белков. Кислые мукополисахариды выявлены в слое гликокаликса на поверхности тегумента трематоды. Кислая фосфатаза при очень слабой реакции присутствует в апикальных слоях синцития, щелочная фосфатаза дает умеренную реакцию. Гликоген обнаружен в паренхиме, прилегающей к тегументу.

3.1.2 *Plagiorchis elegans*

Микроморфология. Тегумент не имеет шипиков, не образует складок. Базальная пластинка на вентральной стороне тела более развита, чем на дорсальной. Высота синцитиального слоя 2,8-3,6 мкм. Субтегументальные клетки крупные и имеют грушевидную форму.

Мускулатура тела. Мускулатура тела представлена кольцевыми, продольными, диагональными и дорсовентральными мышцами, они более раз-

виты в передней половине тела. Диагональные волокна локализованы в слое субтегументальных клеток и пересекаются между собой под углом более 100° .

Гистохимия. Суммарные протеины дают умеренную реакцию в синцитиальном слое и интенсивную в базальной пластинке. Белки с основными свойствами в синцитиальном слое и цитонах тегумента представлены слабо. Кислые протеины дают слабую или умеренную реакцию в синцитии тегумента и интенсивное окрашивание в составе цитонов. Зернистый материал в составе синцитиального слоя показал присутствие свободных $-NH_2$ и SH групп. Гликоген при слабой реакции регистрируется в составе цитоплазматического слоя тегумента и интенсивной реакции в паренхиме. Кислая фосфатаза обнаружена в тегументе, а щелочная фосфатаза присутствует на грани чувствительности теста Гомори.

3.1.3 *Echinopogon aconiatum*

Микроморфология. В передней части тела присутствуют мелкие кутикулярные шипики. Цитоплазматический слой развитый, толщина 2-5 мкм. В его составе выделяются непрокрашивающиеся гистологическими красителями глобулярные структуры. Базальная пластинка особого развития достигает в районе присосок. Субтегументальные клетки редкие и отстоят далеко друг от друга.

Мускулатура тела. Кольцевая мускулатура слабо развита. Наибольший диаметр её волокон не более 1 мкм. Продольные волокна хорошо прокрашиваются, их диаметр 1,9-2 мкм. Диагональные мышцы удалены от базальной пластинки тегумента. Дорсовентральные мышцы передней половины тела имеют больший диаметр, чем одноименные волокна задней части. Присутствуют волокна, соединяющие ротовую и брюшную присоски.

Гистохимия. Суммарные протеины в структурах тегумента дают слабую реакцию. Протеины с основными свойствами показали слабую реакцию. Кислые протеины представлены в большей степени, особо интенсивные показатели характерны для папилловидных структур. Белки тегумента не имеют amino-, сульфгидрильных групп. В составе тегумента обнаружено присутствие гликогена. Кислые мукополисахариды не установлены. В составе тегумента присутствует кислая и щелочная фосфатазы.

3.1.4 *Hypoderaeum conoidium*

Микроморфология. Поверхность тегумента на переднем конце тела несет шипики. Они располагаются в шахматном порядке, высота их около 11,5 мкм, ширина в основании 2-3 мкм. Тегумент образует крупные складки. Длина складок 85-70 мкм, высота 28-57 мкм. Толщина цитоплазматического слоя тегумента 6,8-7,6 мкм. Базальная пластинка тегумента развита. Субтегументальные клетки располагаются непосредственно под базальной пластинкой тегумента. Количество субтегументальных клеток большое. Они имеют грушевидную форму, не образуют скоплений. Диа-

метр тела субтегументальных клеток в среднем 5-6 мкм. В их цитоплазме отмечается наличие гранул.

Мускулатура тела. В теле трематоды развиты три слоя мускульных волокон: кольцевые, продольные и диагональные. Кольцевые мышцы располагаются волнообразно. Волокна диагональной мускулатуры лежат по два волокна вместе и образуют густую сеть, особенно на промежутке от переднего конца тела до брюшной присоски.

Гистохимия. Суммарные протеины дают в структурах тегумента слабую реакцию. Основные протеины представлены с такой же интенсивностью. Белки с кислыми свойствами присутствуют в синцитиальном слое тегумента и цитонах. Свободные аминокислоты белков установлены в составе секреторных тел, в синцитиальном слое и цитонах тегумента. Гликоген обнаружен в синцитиальном слое и паренхиме. На апикальной поверхности тегумента установлено наличие кислых мукополисахаридов. Верхние слои тегумента положительны на кислую фосфатазу, а щелочная фосфатаза отсутствует.

3.1.5 *Notocotylus gibus*

Микроморфология. Поверхность тегумента дорсальной стороны тела ровная. Толщина цитоплазматического слоя 3,1-5,7 мкм. Плотность матрикса синцитиального слоя невысокая. При окраске гистологическими красителями дифференцируется зернистость, приуроченная, в основном, к апикальным слоям. Тегумент вентральной стороны тела имеет папиллоподобные выросты. Базальная пластинка на гистологических препаратах выглядит слабообразной. Субтегументальные клетки на дорсальной стороне тела лежат близко друг от друга.

Мускулатура тела. Кольцевые мышечные волокна связаны с базальной пластинкой. Диаметр волокон около 1,5-1,9 мкм. Продольная мускулатура развитая, каждое волокно имеет «чехол» из отростков паренхимных клеток. Размер волокон в поперечном сечении 10-14x2-7 мкм. Продольные мышцы тесно связаны с кольцевыми. Диагональные мышцы образуют густую сеть. Дорсовентральные мышцы наиболее часто встречаются в передней части и по краям тела.

Гистохимия. Тегумент в целом умеренно положителен на содержание суммарных белков. В составе цитоплазматического слоя особо выделяются структуры, придающие ему поперечную исчерченность. Основные белки в умеренном количестве отмечаются во всех структурах тегумента. Кислые белки в слоях тегумента дают интенсивную реакцию. Из свободных функциональных групп белков выявлены только $-NH_2$ в составе протеинов синцитиального слоя. Гликоген обнаружен в базальных частях цитоплазматического слоя, паренхиме. В составе тегумента установлено содержание кислой фосфатазы.

3.1.6 *Sphaeridiotrema globulus*

Микроморфология. Тегумент тонкий, не имеет шипиков. Цитоплазматический слой относительно размеров тела развитый. В его составе дифференцируются скопления гранулярных структур. Толщина цитоплазматического слоя 1–1,2 мкм. Базальная пластинка тонкая. Субтегументальные клетки мелкие, длина их отростков разная. Диаметр тела субтегументальных клеток не превышает 1 мкм.

Мускулатура тела. Кольцевые мышцы редкие и выглядят слабо развитыми. Диаметр их волокон не более 0,8 мкм. Продольные волокна хорошо структурированы. Волокна диагональной мускулатуры расположены ниже цитонов тегумента и пересекаются друг с другом под тупым углом. Дорсовентральные мышцы передней половины тела имеют больший диаметр, чем второй части тела. В распределении дорсовентральных мышц нет регулярности. Брюшная присоска выдается за пределы вентральной стороны тела на 9,5–13,7 мкм. Устье органа широкое.

Гистохимия. Суммарные протеины в слоях тегумента дают умеренную реакцию. Субтегументальные клетки реагируют слабо. Основные протеины положительны в цитоплазматическом слое, а цитоны реагируют слабо или вовсе не дают окрашивания. Кислые белки дают интенсивную реакцию в синцитиальном слое тегумента и цитоплазме цитонов. В составе белковых компонентов тегумента отсутствуют –SH, –NH₂, –SS свободные функциональные группы. Гликоген установлен в базальной пластинке тегумента. На поверхности тегумента установлены кислые мукополисахариды. В слоях тегумента кислая и щелочная фосфатазы не обнаружены.

3.1.7 *Cotylurus cornutus*

Микроморфология. Стенка тела хорошо развитая, с выраженной региональной дифференцировкой. Толщина цитоплазматического слоя переднего сегмента 3,8–5,7 мкм, заднего 2,88–3,8 мкм. Присутствуют две группы цитонов: с длинными и укороченными протоками. В составе цитоплазматического слоя тегумента выделяются базофильные гранулы. Базальная пластинка развита.

Мускулатура тела. Мускулатура переднего сегмента представлена двумя слоями, выделить их направленность сложно. Поэтому условно дифференцируются две группы мышц: поверхностные и внутренние. Диаметр внешних волокон около 1,9–2,8 мкм, расстояние между соседними волокнами 5,7–9,5 мкм. Внешние слои образуют полукольца на дорсальной стороне тела, а на вентральной, меняя направление, становятся продольными волокнами. Внутренний слой волокон на дорсальной стороне прерывистый. В слоях паренхимы заднего сегмента присутствуют четыре развитых мышечных пучка.

Гистохимия. Все слои тегумента умеренно воспринимают тесты на суммарные протеины, лишь гранулярные структуры в составе цитонов реагируют интенсивно. Основных белков в слоях тегумента мало, цитоплазма цитонов почти не воспринимает краситель. Белки с кислыми свой-

ствами характерны для гранулярного материала цитоплазматического слоя. Апикальная часть тегумента реагирует интенсивнее остальных структур на содержание кислых протеинов. Гранулярные структуры, прилегающие к апикальной части, имеют $-SH$ и $-NH_2$ группы белков. В слоях тегумента обнаружен гликоген. Поверхность тегумента содержит кислые мукополисахариды. Кислая и щелочная фосфатазы присутствуют лишь в тегументе переднего сегмента.

3.1.8 *Ichthyocotylurus platycephalus*

Микроморфология. Сегменты тела отделены друг от друга хорошо выраженным поперечным сужением. Передний сегмент шаровидный или имеет вид глубокой чаши. Присоски маленькие. Лопасты органа Брандеса вооружены шипиками. Толщина цитоплазматического пласта тегумента в переднем сегменте 3,4-4,9 мкм. Базальная пластинка относительно ровная. Субтегументальных клеток в переднем и заднем сегменте мало.

Ультраструктура. Апикальная мембрана сильно извилистая с умеренно развитым слоем гликокаликса. Цитоплазматический слой переднего сегмента мелкозернистый, электронно-светлый. В матриксе есть два типа секреторных тел: округлые тела средней электронной плотности и электронно-плотные палочковидные тела. Митохондрии приурочены к различным частям синцития.

Матрикс цитоплазматического слоя заднего сегмента более плотный, и секреторных тел в нем больше, чем в матриксе переднего сегмента. Наиболее массовыми являются электронно-светлые везикулярные тела. Ядерная зона тегумента представлена клетками двух типов. Первый тип клеток содержит электронно-светлые секреторные тела и цитоплазма их богата митохондриями. Второй тип клеток имеет электронно-плотные округлые и палочковидные тела.

Мускулатура тела. Мускулатура тела состоит из двух слоев мышечных волокон: внешнего и внутреннего. Внешний слой кольцевой, внутренний не имеет строгой направленности, диаметр волокон 1,5-10,4 мкм. Продольные волокна на границе сегментов объединяются в 2-3 крупных пучка, диаметр входящих в него волокон около 2,7-5,9 мкм. Кольцевая мускулатура развита только на границе сегментов тела.

Гистохимия. Все слои тегумента имеют умеренное содержание суммарных протеинов. Основные протеины присутствуют в составе цитоплазматического слоя. Секреторные тела, имеющие округлую форму, дают интенсивную реакцию на основные протеины. Белки кислой природы установлены в составе всех слоев тегумента, но максимальная интенсивность характерна для части секреторных тел округлой формы и палочковидных тел. Аминогруппы белков обнаружены в составе секреторных тел. Сульфгидрильные группы установлены в секреторных телах тегумента. Гликоген установлен в базальной пластинке тегумента. На поверхности апикальной мембраны обнаружено наличие кислых мукополисахаридов. Кислая и ще-

лочная фосфатаза установлены в апикальной мембране и матриксе синцитиального слоя.

3.1.9 *Diplostomum huronense*

Микроморфология. Дорсальная поверхность тегумента ровная. На вентральной стороне тела, на участке, прилегающем к границе сегментов, обнаружены складки. Толщина синцитиального слоя 1,56-1,78 мкм. Цитоплазматическая пластинка переднего сегмента менее плотная, чем заднего. На тегументе переднего сегмента присутствуют шипики.

Ультраструктура. Апикальная мембрана образует неглубокие инвагинации в синцитий. Эндоцитоз не обнаружен. На мембране присутствует гликокаликс. Тегумент переднего сегмента имеет шипики. Плотность матрикса шипиков соответствует электронной плотности матрикса синцитиального слоя тегумента. В матриксе синцитиального слоя обнаружены секреторные тела палочковидной формы. Базальная мембрана образует редкие инвагинации в синцитиальный слой тегумента. Межклеточное вещество базальной пластинки развитое. Ядерная зона тегумента находится в кортикальной паренхиме. В ней присутствуют два типа клеток. Первый тип имеет мало электронноплотных секреторных тел. Второй тип клеток характеризуется присутствием большого числа секреторных тел и присутствием аппарата Гольджи.

Мускулатура тела. Под тегументом переднего сегмента располагаются кольцевые мышцы. Диаметр их волокон 3,1-3,5 мкм. Волокна продольных мышц соединяются с дорсовентральными волокнами. Продольные мышечные волокна проходят глубоко в слоях паренхимы и образуют два развитых продольных пучка. В мускулатуре заднего сегмента присутствуют волокна, которые на дорсальной стороне образуют полукольца, а опускаясь на вентральную сторону тела, эти волокна принимают продольное направление.

Гистохимия. Слой тегумента умеренно реагирует на содержание суммарных протеинов. Основные белки дают слабую реакцию в синцитиальном слое и умеренную в базальной пластинке. Белки кислой природы обнаружены при интенсивной реакции в апикальной мембране, в составе секреторных тел цитоплазматического слоя. Секреторные тела, содержащиеся в цитонах, интенсивно реагируют на кислые протеины. Белковые компоненты тегумента не содержат -SH, -NH₂ и -SS групп. На поверхности тегумента присутствуют кислые мукополисахариды. Кислая фосфатаза в тегументе не установлена, а щелочная фосфатаза присутствует лишь в тегументе переднего сегмента.

3.1.10 *Codonocephalus urnigerus*

Микроморфология. Тегумент не имеет шипиков. Толщина синцитиального слоя тегумента 1-1,56 мкм. Базальная пластинка тонкая. Субтегументальные клетки расположены близко к базальной пластинке тегумента, их размеры - 3,1-4,7x2-2,8 мкм. Тегумент заднего сегмента образует склад-

ки. Цитоплазматическая пластинка имеет большую толщину и достигает в среднем 1,5-3,12 мкм, а местами и 6,24 мкм. В её составе установлены ве- зиккулярные структуры. Цитоны располагаются плотно.

Мускулатура тела. Мускулатура переднего сегмента слабо развитая, диагональные мышцы отсутствуют. Под базальной пластинкой распо- ложены волокна продольной мускулатуры, диаметр их не превышает 1 мкм. Кольцевых мышц очень мало. Мускулатура заднего сегмента более разви- та. Особо выделяются продольные волокна, расположенные в паренхиме. В заднем сегменте продольные волокна проходят глубоко в паренхиме между петлями матки. Кольцевые мышцы заднего сегмента редкие и име- ют диаметр не более 1,2 мкм. У полового атриума продольные волокна поднимаются в подтегументальные слои.

Гистохимия. Суммарные протеины в умеренных показателях обнару- жены в апикальной мембране тегумента, тогда как синцитиальный слой и цитоны показали слабую реакцию. Основные протеины установлены при слабом проявлении тестов в апикальной мембране и цитоплазматическом слое. Кислые протеины установлены в синцитиальном слое и базальной пластинке. Белковые компоненты тегумента имеют аминокетильные и незначительное количество сульфидрильных и дисульфидных групп. В верхних слоях тегумента присутствует гликоген. Кислая фосфатаза установлена лишь в цитоплазматической пластинке тегумента, а щелочная фосфатаза в апикальной части тегумента.

3.1.11 *Apharingostrigea cornu*

Микроморфология. Тело изогнуто напоподобие рога, передний сегмент грушевидный. Сегмент согнут на дорсальную сторону. Задний сегмент уз- кий, обращен выпуклой стороной вперед. Ротовая присоска направлена субтерминально. Тегумент переднего сегмента ровный, без шипиков. При окраске гистологическими красителями в цитоплазматическом слое выяв- ляется базофильная исчерченность.

Синцитиальный слой воспринимает красители неравномерно, возмож- но, из-за различной плотности матрикса и структур, находящихся в его со- ставе. Базальная пластинка плотная и тесно связана с множеством дорсо- вентральных и кольцевых мышц. Субтегументальные клетки округлой формы, размер их 8x12 мкм, примыкают к базальной пластинке.

Мускулатура тела. Мышцы переднего сегмента слабо развиты. Коль- цевая мускулатура выделяется на границе сегментов, диаметр её волокон около 1 мкм. Эти волокна плотно упакованы. Продольная мускулатура об- наружена лишь на дорсальной и боковых сторонах. На вентральной сторо- не продольные волокна очень редкие. В слое паренхимы есть глубокие продольные мышцы, которые на границе сегментов образуют развитый мышечный веер. Мышечный веер в заднем сегменте объединяется в два продольных пучка, которые доходят до основания полового атриума. Кольцевые и продольные мышцы, находящиеся в подтегументальных сло- ях, по-видимому, являются отростками глубоких продольных волокон.

Гистохимия. Суммарные протеины обнаружены во всех структурах тегумента. Белки основного характера установлены при интенсивном проявлении в составе апикальной мембраны и умеренном в синцитиальном пласте. В составе синцития присутствуют зернистые структуры, реагирующие на основные белки. Кислые протеины установлены во всех структурах тегумента. Гликоген присутствует лишь в составе апикальной мембраны тегумента. Щелочная фосфатаза, в целом, в покровах отсутствует. На поверхности тегумента имеется слабая реакция на содержание кислых мукополисахаридов.

3.1.12 *Bunodera luciopercae*

Микроморфология. Тегумент характеризуется присутствием папилловидных структур. Апикальная часть тегумента не ровная. Базальная пластинка сильно извилистая и образует инвагинации в цитоплазматический слой. Цитоны располагаются под слоями мышечных волокон. Они имеют длинные протоки. Клетки цитонов сгруппированы по 2-3 вместе.

Мускулатура тела. Мускулатура представлена кольцевыми, продольными и диагональными мышцами. Наиболее развитыми являются продольные волокна. Количество диагональных волокон в задней части тела резко уменьшается.

Гистохимия. Суммарные протеины в верхних слоях тегумента представлены слабо. Белки с основными свойствами в синцитиальном слое тегумента и базальной пластинке дают умеренную реакцию. Кислые протеины показали интенсивную реакцию в синцитиальном слое и умеренную в апикальной мембране. Гранулярный материал в составе цитоплазматического пласта показал высокое содержание этих белков. Протеины цитоплазматического слоя обнаружили присутствие свободных аминокислотных групп. В нижних слоях синцитиального слоя тегумента установлено наличие зёрен гликогена. Кислая и щелочная фосфатазы обнаружены в цитоплазматическом слое.

3.1.13 *Microphallus montanus*

Ультраструктура. Тегумент передней части тела вооружён шипиками. Матрикс синцитиального слоя мелкозернистый содержит митохондрии и клеточные включения. Палочковидные электронноплотные секреторные тела сосредоточены в апикальной зоне дистальной цитоплазмы. Тела второго типа овальной или округлой формы. Третий тип включений округлый с нечётко выраженными контурами. Апикальная мембрана ограничивает глубокие складки и выпячивания. Базальная мембрана образует инвагинации в слой синцития. Шипики пронизывают синцитиальный слой. Основания шипиков соединены с базальной пластинкой соединительными комплексами типа десмосом. Субтегументальные клетки трёх типов. Первый тип представлен отростчатыми клетками с хорошо развитыми комплексами ГЭР. Между цитонами этого типа есть лакуны. Второй тип - однополярные

клетки. Клетки третьего типа относятся к фронтальным железам и локализованы в зоне ротовой присоски.

3.1.14 *Maritrema paranuisitata*

Ультраструктура. Тегумент переднего отдела имеет шипики. Выступающая часть шипиков покрыта апикальной мембраной. В составе синцитиального слоя имеются митохондрии и небольшое количество округлых, электронноплотных палочковидных секреторных тел. Базальная пластинка на некоторых участках ровная, а на некоторых участках образует выпячивания направленные к кортикальной паренхиме. Базальная пластинка развита. Через наружный слой переднего отдела проходят протоки фронтальной железы. Субтегументальные клетки погружены в кортикальную паренхиму. Плазма заполнена округлыми электронноплотными и палочковидными телами. Между цитонами и клетками паренхимы имеется пространство, заполненное крупными гранулами липидов.

3.2 Трематоды органов дыхания

3.2.1 *Pneumonoeces sibiricus sibiricus*

Микроморфология. Тегумент ровный, не имеет шипиков. Субтегументальные клетки образуют скопления. Высота синцитиального слоя – 11,8-9,5 мкм. Размер субтегументальных клеток 38-47,5x28,5-20,9 мкм. Базальная пластинка тегумента развита относительно пропорций тела умеренно или слабо.

Ультраструктура. Матрикс цитоплазматического слоя мелкозернистый. Базальная мембрана очень тонкая. Характерной особенностью тегумента *P.s.sibiricus* является наличие в нем большого количества секреторных гранул. Эти гранулы, окруженные простой мембраной. В некоторых гранулах на фоне темного матрикса имеются светлые кольцевидные структуры или округлые полости с мелкозернистым содержимым. Полости и везикулы являются, вероятно, признаком постепенного преобразования, заключенного в гранулах секрета. Митохондрии в цитоплазматическом слое сравнительно немногочисленны и выявляются, в основном, среди секреторных гранул.

Мускулатура тела. Мускулатура тела представлена кольцевыми, продольными, диагональными и дорсовентральными мышцами, наибольшее развитие этих волокон характерно для передней части тела. Из паренхимных мышц представлены лишь отдельные группы. Хорошо развиты волокна мускулатуры, которые соединяют ротовую и брюшную присоски.

Гистохимия. Суммарные протеины содержатся в умеренных количествах. В составе синцитиального слоя секреторные тела воспринимают тест на суммарные белки интенсивно. Основные протеины присутствуют в цитоплазматическом слое и не обнаружены в цитоплазме цитонов. Белки с кислыми свойствами обнаружены при умеренной реакции в телах цитонов и базальной пластинке. В составе секреторных тел цитоплазматического слоя установлено наличие NH₂-групп белков. Все слои тегумента не имеют в

своем составе гликоген, его гранулы приурочены к паренхиме. Кислые мукополисахариды в слоях тегумента не установлены. Для цитоплазматического слоя характерно наличие кислой фосфатазы, щелочная фосфатаза в слоях тегумента отсутствует.

3.2.2 *Pneumonoeces variegatus*

Микроморфология. Тегумент не имеет шпиков. Цитоплазматический слой умеренно развит и содержит гранулярные структуры, воспринимающие гистологические красители. Базальная пластинка тонкая и выровненная. Цитонов сравнительно мало.

Мускулатура тела. Слои кольцевой мускулатуры располагаются на расстоянии 1-1,5 мкм. Сечение их овальное, с размерами 15,2-20,9x7,2-3,6 мкм. Продольная мускулатура равномерно распределена по всему телу. Дорсовентральная мускулатура представлена небольшими пучками, особенно развитыми до брюшной присоски. Диагональная мускулатура смыкает непосредственно к волокнам продольной мускулатуры, и особое их развитие характерно для участка до брюшной присоски.

Гистохимия. Суммарные белки присутствуют во всех слоях тегумента. Везикулярные структуры в составе субтегументальных клеток воспринимают краситель сильнее. Основные протеины установлены в составе синцития тегумента в умеренных проявлениях, тогда как цитоплазма цитонов отрицательна. Кислые белки во всех слоях тегумента дают слабую реакцию, но в составе гранулярного материала цитонов окрашиваются умеренно. Гранулярный материал, содержащийся в субтегументальных клетках, в цитоплазме цитонов обнаружил присутствие свободных аминокислотных групп белков. Гликоген присутствует только в составе базальной пластинки тегумента и кортикальной паренхиме. Кислая фосфатаза обнаружена в синцитиальном пласте покровов. Щелочная фосфатаза в слоях тегумента отсутствует.

3.2.3 *Cyclocoelum mutabile*

Микроморфология. Тегумент дорсальной стороны передней части тела ровный. Начиная с середины тела вся поверхность тегумента имеет папилловидные выросты. Они имеют форму неровных трапеций. Высота папилловидных выростов дорсальной стороны 13 мкм. Папилловидные выросты образованы синцитиальным слоем тегумента, в них обнаруживается наличие гранулярных структур. Апикальная мембрана и прилегающие слои цитоплазматического пласта воспринимают гистологические красители. Зернистые структуры приурочены к верхним слоям синцития тегумента. Субтегументальные клетки располагаются в паренхиме. В составе субтегументальных клеток дифференцируются секреторные тела в виде зернистости. Все цитоны имеют длинные протоки, их длина около 75 мкм.

Мускулатура тела. Мускулатура тела гельминта хорошо развита, слой кольцевых мышц связан при помощи многочисленных связей с базальной пластинкой. Волокна кольцевой мускулатуры на вентральной стороне рас-

полагаются волнообразно. Волокна продольной мускулатуры лежат плотно, расстояние между соседними волокнами не превышает их диаметр, который составляет около 3,7 мкм. Диагональные мышцы располагаются редко. Из паренхимных мышц присутствуют только дорсовентральные, особенно большое их количество характерно для боковых сторон.

Гистохимия. Слои тегумента дают умеренную реакцию на суммарные протеины, слабая реакция характерна лишь для цитоплазмы субтегументальных клеток. Основные протеины характерны для апикальной мембраны, цитоплазматического слоя тегумента и базальной пластинки. Кислых белков в апикальной мембране тегумента мало. Умеренная или интенсивная реакция на кислые белки характерна для секреторных тел. Гликогеновые зерна характерны для базальной части синцитиального слоя. В тегументе присутствует кислая фосфатаза. Щелочная фосфатаза установлена при слабой реакции.

3.2.4 *Typhlocoelum cucumerinum*

Микроморфология. На поверхности тегумента присутствует слизеподобная субстанция. Дорсальная сторона тела не образует каких-либо структур и на гистологических препаратах выглядит выровненной. Цитоплазматический слой спинной стороны тонкий, в ней едва выделяются субмикроскопические структуры. Покровы брюшной стороны характеризуются присутствием папилловидных выростов. Высота их достигает 12-14 мкм. Папиллы имеют вид остроконечных конусов и полностью прокрашиваются красителями. Форма субтегументальных клеток - цилиндрическая.

Мускулатура тела. Кольцевые мышцы расположены рыхло, на вентральной стороне тела в базальной части папилл они располагаются волнообразно, повторяя конфигурацию базальной пластинки, с которой они тесно связаны. Продольная мускулатура тела равномерно развита. Диагональная мускулатура редкая. Дорсовентральные мышцы развиты на боковых сторонах и заднем конце тела.

Гистохимия. Слои тегумента проявляют умеренную окраску на содержание суммарных протеинов. Апикальная мембрана тегумента и подстилающие его слои синцития слабо положительны на белки основной природы. Белки кислой природы установлены в синцитиальном слое, цитоплазме цитонов тегумента. В гранулах синцитиального слоя обнаружено наличие аминокрупп. Гликоген обнаружен лишь в базальных частях цитоплазматического слоя и базальной пластинке. Кислой фосфатазы мало, щелочная фосфатаза установлена на вентральной стороне тела.

3.3 Трематоды иммунной системы хозяев

3.3.1 *Schistogonimus rarus*

Микроморфология. Тегумент передней части тела не имеет шпиков. В отличие от этого, вторая половина тела имеет шпички, которые имеют форму конуса и располагаются далеко друг от друга в шахматном порядке. На всей поверхности покровов отдельными островками располагаются па-

пилловидные выросты. Синцитиальный слой тонкий толщина его слоя около 4,5-5,1 мкм. Размер шипиков 5,9-6,4x3,5-4,7 мкм. Базальная пластинка очень неразвитая. Цитоны находятся между мышечными волокнами.

Ультраструктура. В составе синцитиального слоя встречаются клеточные включения: палочковидные электронно-плотные, округлые средней электронной плотности и электронносветлые везикулярные. Митохондрии сосредоточены в апикальной и средней части. Базальная пластинка тонкая. Базальная мембрана образует редкие инвагинации в синцитиальный слой. Ядерная зона представлена цитонами двух типов. Первый тип имеет в цитоплазме развитую сеть ГЭР и крупные митохондрии. Из секреторных тел присутствуют электронно-светлые везикулы и тела средней электронной плотности. Второй тип клеток характеризуется тем, что почти весь объем цитоплазмы занят ядром.

Мускулатура тела. Мышцы в целом слабо развиты. Слои кольцевой мускулатуры редкие, их диаметр составляет 1,5-1,8 мкм. Продольная мускулатура наиболее развитая, диаметр волокон около 1,6-2,2 мкм. Диагональных мышц очень мало. Из паренхимных мышц можно выделить мышцы, которые соединяют ротовую и брюшную присоски.

Гистохимия. Все слои тегумента показали умеренное содержание протеинов суммарной природы. Протеины с основными свойствами также дают умеренную реакцию. Секреторные тела, находящиеся в синцитиальном слое, содержат большое количество белков кислой природы, о чем говорит интенсивная окраска. Все слои тегумента, за исключением цитонов, дают реакцию на присутствие гликогена. На поверхности тегумента, в слое гликоколикса, присутствуют кислые мукополисахариды. Кислая фосфатаза установлена лишь в зоне папилловидных выростов тегумента.

3.4 Трематоды мочевыделительной системы хозяев

3.4.1 *Pleurogenes intermedius*

Микроморфология. Поверхность тегумента имеет редкие шипики. Тегумент на светооптическом уровне исследований выглядит выровненным, не образует складок. Синцитиальный слой тегумента развит умеренно. Субтегументальные клетки находятся под мускульными волокнами, протоки их удлинённые. Субтегументальные клетки расположены на равномерном расстоянии друг от друга.

Ультраструктура. Цитоплазматическая пластинка на всей поверхности одинаковой толщины. Апикальная мембрана хорошо структурирована. На поверхности мембраны присутствуют апикальные тегументальные везикулы. Поверхность имеет слегка бугорчатую структуру, между которыми располагаются шипы. Матрикс синцития мелкозернистый, средней электронной плотности, митохондрии сконцентрированы в апикальных слоях, кроме них, в этом слое встречаются палочковидные и гантелевидные электронноплотные секреторные тела. Тела со средней электронной плотностью распределены по всему сечению цитоплазматического слоя. Базальная пластинка слабо

развитая, тонкая. Цитоны представлены двумя типами клеток. Первый тип клеток имеет мелкозернистую цитоплазму. Второй тип имеет секреторные тела, которые характерны и для цитоплазматического слоя. Преобладают палочковидные и дисковидные электронно-плотные тела. В цитонах присутствуют рибосомальные кольца.

Мускулатура тела. Слой кольцевых мышц слабо развит, волокна его лежат плотно. Продольная мускулатура развита также. Диагональных мышц мало. Дорсовентральные мышцы есть во всей паренхиме.

Гистохимия. Все слои тегумента показали присутствие белков суммарного характера. Белки основной природы во всех структурах тегумента показали умеренную реакцию. Кислые протеины характерны для апикальной мембраны, секреторных тел в составе синцития и содержимого апикальных тегументальных везикул. Протеины в составе секреторных тел дают слабую реакцию на свободные аминогруппы. Тегумент щелочную фосфатазу в умеренных показателях.

3.5 Трематоды кровеносной системы хозяев

3.5.1 *Dendritobilharzia purverulenta*

Микроморфология. Особенность тегумента этого гельминта в том, что гистологические красители плохо прокрашивают структуры тегумента женских особей. В целом толщина цитоплазматического слоя около 1 мкм. Субтегументальные клетки мелкие, диаметр их не превышает 0,8-1 мкм. Базальная пластинка развита.

Тегумент мужских особей несколько отличается от таковой женской особи тем, что цитоплазматический слой более плотный и имеет большое количество гранулярных структур. Толщина синцитиального слоя 1,9 мкм. Базальная пластинка также сильно развита.

Ультраструктура. Апикальная мембрана образует многочисленные каналы за счёт инвагинации в слой синцития. Тегумент женской особи имеет шипики. Толщина синцития не равномерная. Митохондрии сконцентрированы в центральных слоях синцития. Секреторные тела равномерно распределены по синцитиальному слою. Цитоплазматический слой задней части тела не имеет шипиков. Цитоны представлены клетками двух типов. Первый тип синтезирует электронно-плотные включения. Второй тип цитонов синтезирует только тела средней электронной плотности. Ультраструктурные особенности тегумента мужских особей отличаются тем, что передняя часть тела имеет длинные шипики, располагающиеся в шахматном порядке. Слой гликокаликса на поверхности апикальной мембраны развитый. Плотность матрикса синцитиального слоя тегумента мужской особи уступает по плотности таковому женской особи. Имеются секреторные тела двух типов: электронные и средней электронной плотности. Тегумент задней части не имеет шипиков, высота цитоплазматического слоя в этом отделе больше, чем в передней части тела. Базальная пластинка развита.

Мускулатура тела. Слой кольцевых мышц развит, волокна его лежат плотно. Продольная мускулатура развита также. Особенного развития достигает дорсовентральная мускулатура, поэтому паренхима выглядит угнетенной.

Гистохимия. Суммарных протеинов в тегументе много, и они дают интенсивную реакцию. Протеины основной природы в тегументе и мужской, и женской особи дают слабую реакцию. Белки кислого характера установлены в составе электронноплотных секреторных тел. Тегумент гельминтов обоих полов содержит гликогеновые зерна, которые, в основном, приурочены к базальным слоям. На поверхности апикальной мембраны установлено наличие кислых мукополисахаридов.

Кислая фосфатаза установлена на грани чувствительности тестов. Щелочная фосфатаза у мужской - в слабых проявлениях, у женской - в больших количествах.

4 МИКРОМОРФОЛОГИЯ, УЛЬТРАСТРУКТУРА И ГИСТОХИМИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

4.1 Трематоды пищеварительной системы хозяев

4.1.1 *Azygia lucii*

Микроморфология. Ротовая присоска хорошо развита, за ней следует глотка. В стенке глотки присутствуют железистые клетки, которые содержат в цитоплазме зернистые структуры, воспринимающие основные красители. Стенки присоски и глотки выстланы продолжением тегумента. В районе, близком к бифуркации кишечника, стенка утолщена за счет развития мышечных слоев. В просвете кишечника присутствуют ткани стенок кишечника. Просвет кишечника, не содержащий пищевых масс, сужен.

Ультраструктура. Микроворсинки на апикальной поверхности простые, не разветвленные. Поверхность апикальной мембраны несет тонкий слой гликокаликса. Эпителий гастродермиса синцитиальный. В синцитии присутствуют ядра. Нуклеолема часто соединяется с мембранами ГЭР. ГЭР - много, комплекс Гольджи представлен отдельными цистернами. Секреторные тела имеют электронно-плотную структуру и сконцентрированы в апикальной части гастродермиса. Выделение их, вероятно, происходит по мерокриновому типу. В составе матрикса обнаружены пищеварительные вакуоли.

Гистохимия. Стенки всех отделов пищеварительной системы содержат суммарные протеины. Основные протеины установлены на поверхности апикальной мембраны в просвете кишечника, в составе пищевых частиц. Кислые протеины характерны для апикальной мембраны секреторных тел. Гликоген установлен в базальных слоях эпителия кишечника и прилегающей к кишечнику паренхиме. В слое гликокаликса обнаружены кислые мукополисахариды. Кислая фосфатаза присутствует лишь в стенках ротовой присоски, а щелочная фосфатаза в стенках кишечника.

4.1.2 *Plagiorchis elegans*

Микроморфология. Присоска, глотка имеют хорошо развитую радиальную мускулатуру. Эпителиальная выстилка имеет синцитиальный характер, высота эпителия равна от 4-5 мкм до 11-13 мкм. Микроворсинки разной высоты, редкие. В составе гастродермиса присутствует гранулярный материал, который реагирует на гистохимические красители, выявляющие белки, такие же гранулы установлены и в примембранном слое просвета кишечника.

Гистохимия. Все отделы пищеварительной системы реагируют на содержание в них суммарных протеинов. Кислые белки установлены в гранулах апикальной части эпителия. Основные белки только в составе пищевого материала. Гликоген обнаружен в ротовой присоске и глотке. Гастродермис имеет в своем составе кислую фосфатазу, щелочная фосфатаза отсутствует.

4.1.3 *Echinoparyphium aconiatum*

Микроморфология. Стенки ротовой присоски и глотки выстланы синцитиальным слоем, глотка имеет хорошо развитые радиальные мышцы. Железистые клетки в стенках фаринкса не отмечены. Эпителиальная выстилка клеточная. Высота клеток эпителия 1-2,4 мкм. Микровиллей мало. В составе эпителия установлено наличие везикулярных структур. Часть везикул реагирует на содержание суммарных и кислых белков.

Гистохимия. Реакция на суммарные протеины в стенках всех отделов умеренная, они присутствуют и в составе пищевого материала. Пищевой материал представлен расщепленными тканями кишечника хозяина. Основные белки дают в целом слабую реакцию. Кислые протеины сосредоточены в эпителии кишечника, в составе везикулярных структур, реакция на тест интенсивная. Протеины гастродермиса дают слабую реакцию на содержание сульфидрильных групп белков. Стенки глотки, ротовой присоски дают интенсивную реакцию на содержание в них гликогена, а гастродермис содержит данные углеводы в незначительных количествах. Поверхность гастродермиса имеет в своем составе кислые мукополисахариды. Кислая фосфатаза в стенках кишечника не установлена, а щелочная фосфатаза показала слабую реакцию.

4.1.4 *Hypoderaeum conoideum*

Микроморфология. Ротовая присоска, глотка имеют хорошо развитую радиальную мускулатуру. Глотка имеет железистые клетки. Высота эпителиальной выстилки кишечника относительно ровная. Апикальная поверхность покрыта густыми микроворсинками. В составе гастродермиса отмечается наличие гранулярных структур и более светлых везикул. Секреция, по-видимому, происходит без нарушения целостности поверхностной мембраны гастродермиса.

Гистохимия. Суммарные протеины обнаружены во всех отделах пищеварительной системы гельминта. Основные белки установлены при сла-

бом проявлении в глотке, эпителии кишечника и просвете кишечника. Кислые протеины характерны для гранулярного и везикулярного материала в составе гастродермиса. Ротовая присоска, глотка и эпителиальная выстилка умеренно положительно на содержание в них гликогена. Кислые мукополисахариды в слое микроворсинок дают слабую реакцию. Эпителий кишечника содержит кислую фосфатазу, тогда как щелочная фосфатаза отсутствует.

4.1.5 *Notocotylus gibus*

Микроморфология. Пищеварительная система включает ротовую присоску, короткий пищевод и кишечные стволы. Эпителиальная выстилка представлена синцитием. Высота гастродермиса разная от 1-2,7 мкм до 5,7-7,5 мкм. Гастродермис имеет ядра, их много. Ядра локализованы в центральных слоях синцития. Осевая часть микроворсинок интенсивно окрашивается на присутствие белков.

В составе гастродермиса присутствует везикулярный материал, который при выделении в люминальное пространство не нарушает целостности апикальной мембраны, кишечного эпителия.

Гистохимия. Ротовая присоска, ее просвет, стенки кишечных слоев дают умеренную реакцию на суммарные белки. Основные протеины установлены в ротовой присоске при умеренном проявлении теста, в просвете глотки, кишечника и стенках кишечника. Кислые белки характерны для везикулярных структур в составе гастродермиса, где реакция умеренная. Белковые компоненты структур пищеварительной системы не имеют свободных $-NH_2$, $-SH$ и $-SS$ -групп. Кишечник характеризуется наличием кислой фосфатазы и отсутствием щелочной фосфатазы.

4.1.6 *Sphaeridiotrema globulus*

Микроморфология. Трематода имеет ротовую присоску, глотку, короткий пищевод и кишечные стволы. Стенки глотки имеют железистые клетки, размеры их 9,5x6 мкм. Полость ротовой присоски и глотки выстлана продолжением тегумента покровов. Кишечник короткий, его эпителиальная выстилка синцитиальная. Высота синцитиального слоя 1,05-5,7 мкм. Полость кишечника содержит ткани кишечника хозяина и клетки крови.

Гистохимия. Суммарные протеины в большом количестве содержатся в стенках ротовой присоски. Стенки глотки, эпителий кишечника в целом показали умеренное содержание протеинов суммарного характера. Основные протеины в стенках органов пищеварительной системы установлены при слабой реакции. Кислые протеины в ротовой присоске и глотке дают умеренную реакцию. Стенки кишечника окрашиваются интенсивно, так же окрашивается и пищевой материал в просвете кишечника. Белковые компоненты стенок кишечника показали наличие $-NH_2$ -групп. Кислая фосфатаза обнаружена в кишечнике и глотке. Щелочная фосфатаза в присоске, глотке и стенках кишечника.

4.1.7 *Cotylurus cornutus*

Микроморфология. Стенки ротовой присоски не имеют железистых образований. Радиальные мышечные волокна ротовой присоски редкие. Выстилка фаринкса синцитиальная, её высота около 1 мкм. Кишечник роткий, эпителий синцитиальный высота его около 1,2-2,6 мкм. Апикулярная поверхность гатродермиса содержит редкие микровиллы.

Гистохимия. Все отделы пищеварительной системы умеренно положительны на содержание в них белков суммарного характера. Белки новинной природы установлены при слабой реакции в просвете кишечника. Кислые протеины показали умеренное содержание в глотке и синцитиальном эпителии кишечника. Стенки кишечника и присоски содержат гликогена. Кислые мукополисахариды на поверхности апикальной браны кишечника и в эпителии не установлены. Выстилка кишечника слабую реакцию на содержание в ней кислой фосфатазы. Щелочная фосфатаза присутствует в эпителии при умеренном проявлении теста на мент.

4.1.8 *Ichtyocotylurus platycephalus*

Микроморфология. Ротовая присоска расположена в глубине глоточной части. Фаринкс хорошо развит. Стволы кишечника имеют разный диаметр просвета. Кишечник сильно извитой. Содержимое кишечника мутное. Эпителиальная выстилка гатродермиса имеет микровиллы различной длины. Ядра обычно локализованы в базальной части гатродермиса.

Ультраструктура. Гатродермис клеточный. Вся апикальная поверхность несет микровиллы, которые, располагаясь плотно, образуют щелевую кайму. Соседние микровиллы активно анастомозируют между собой. Ядра крупные, овальной формы. Аппарат Гольджи представлен отделами пузырьками. Митохондрии в эпителиальных клетках многочисленны. Секреторные гранулы средней электронной плотности и электронно-плотные. В псевдоподиеподобных выростах гатродермиса присутствуют пищеварительные вакуоли. Секреторные гранулы выделяются без разрушения апикальной мембраны.

Гистохимия. Суммарные белки в ротовой присоске и глотке дают индифферентную реакцию, а в стенках кишечника умеренную. Секреторные тела с высокой электронной плотности показали умеренное содержание белков суммарной природы. Основные белки установлены в ротовой присоске, глоточных стенках кишечника, содержимое кишечника реагирует слабо. Кислые протеины обнаружены в секреторных телах гатродермиса. В белках секреторных тел установлено наличие свободных амино-групп. В составе электронно-плотных тел гатродермиса сульфгидрильные группы дают слабую реакцию. Кислая фосфатаза присутствует в эпителиальном слое кишечника. Щелочная фосфатаза не установлена.

4.1.9 *Diplostomum huronense*.

Микроморфология. Пищеварительная система включает ротовую присоску, глотку и кишечник. Кишечник доходит до границ семенников. Эпителий кишечника синцитиальный. Синцитий имеет ядра, которые локализованы ближе к базальной части. Матрикс синцития проявляет сильную эозинофилию. Апикальная мембрана не выровненная.

Ультраструктура. Апикальная мембрана покрыта микровиллиями, их длина не превышает высоту эпителиального слоя. Наружная поверхность апикальной мембраны несет тонкий слой гликокаликса. Соседние микроворсинки активно анастомозируют между собой, образуя пищеварительные вакуоли. Ядер мало. В матриксе синцитиального эпителия присутствуют каналы ГЭР, их цистерны расположены перпендикулярно апикальной мембране. Кроме этого, здесь же обнаружено наличие каналов гладкого эндоплазматического ретикулума. Комплекс Гольджи представлен группой цистерн. Митохондрии малочисленны и равномерно рассеяны по всей цитоплазме. Секреторные гранулы небольшой электронной плотности. В апикальных и средних слоях выстилки кишечника присутствуют пищеварительные вакуоли. Люминальная поверхность эпителия образует пальцевидные выпячивания.

Гистохимия. Суммарные протеины обнаружены в стенках всех отделов пищеварительной системы и в содержимом кишечника. Основные протеины при слабой реакции присутствуют во всех отделах. Содержимое просвета реагирует умеренно. Кислые протеины в незначительном количестве присутствуют в ротовой присоске и глотке, и значительное в стенках кишечных стволов. Гликоген установлен в стенках ротовой присоски и глотки. Кислая фосфатаза характерна для эпителия кишечника и содержимого его просвета. Щелочная фосфатаза установлена только в эпителиальном слое гастродермиса.

4.1.10 *Codonocephalus umigerus*

Микроморфология. Ротовая присоска маленькая, расположена субтерминально. Глотка крупная и имеет развитую мышечную стенку. Кишечные стволы берут начало непосредственно от глотки. Стволы кишечника проходят между желточными фолликулами и волокнами продольной мускулатуры. Апикальная поверхность эпителия кишечника имеет развитые микровилли. Эпителий синцитиальный. Высота эпителиального слоя кишечника 2,1-7,6 мкм.

Гистохимия. Суммарные протеины в стенках всех отделов дают умеренную реакцию. Основные протеины в стенках ротовой присоски дают интенсивную, в глотке слабую и в стенках кишечных стволов умеренную реакцию. Тест на кислые протеины установил их наличие во всех отделах. Гранулярные структуры в составе гастродермиса интенсивно реагируют на кислые белки. Белковые компоненты гастродермиса дали слабую реакцию на содержание в них -SH групп. Гликоген обнаружен в ротовой присоске и на грани чувствительности теста в гастродермисе. Поверхность гастродер-

миса имеет кислые мукополисахариды. Кислая фосфатаза в пищеварительной системе гельминта не установлена, тогда как щелочная фосфатаза присутствует.

4.1.11 *Apharingostrigea cornu*

Микроморфология. Ротовая присоска слегка обращена на вентральную сторону тела. Глотка слабо развита. Кишечные стволы присутствуют только в переднем сегменте. Высота эпителия кишечника 1,1-1,4 мкм. Гастродермис синцитиальный. Просвет содержит слизистые гомогенные субстанции, которые воспринимают эозин. Микровилли редкие и короткие, высота их не более 0,3-0,5 мкм. Целостность апикальной мембраны не нарушена.

Гистохимия. В стенках ротовой присоски, глотки и кишечника установлено присутствие суммарных протеинов. Основные белки при слабой реакции установлены в присоске и глотке. Гастродермис показал на основные белки умеренную реакцию. Белки кислого характера в стенках глотки обнаружили интенсивную реакцию, в гастродермисе и содержимом кишечника - слабую. Гликоген обнаружен в стенках ротовой присоски в максимальных проявлениях теста, а в гастродермисе при слабом проявлении. Кислая фосфатаза в эпителии кишечника дает слабую реакцию.

4.1.12 *Bunodera luciopercae*

Микроморфология. Присоска имеет шесть мускульных сосочков. Предглотка выражена отчетливо, глотка маленькая и удлинённая. Глотка не имеет желез. Диаметр просвета кишечника примерно одинаковый по всей длине и составляет 7,5-11 мкм в диаметре. Выстилка кишечного эпителия синцитиального типа. Высота гастродермиса 4,7-8,4 мкм. Апикальная часть эпителия хорошо структурирована и определяется на препаратах за счет присутствия под ней уплотненного эктоплазматического слоя.

Гистохимия. Ротовая присоска, глотка, кишечник и их стенки дают умеренную реакцию на суммарные белки. Стенки всех отделов пищеварительной системы гельминта показали слабое окрашивание на основные протеины. Такие же результаты характерны для содержимого кишечника. Стенка кишечника реагирует интенсивно на тест, выявляющий кислые протеины. Слизь, содержащаяся в просвете, реагирует умеренно. Гликоген в малых количествах обнаружен в стенках глотки и гастродермисе. Кислая фосфатаза установлена в глотке и гастродермисе, а щелочная только в глотке.

4.2. Трематоды органов дыхания хозяев

4.2.1 *Pneumonoecis sibiricus sibiricus*

Микроморфология. Ротовая присоска имеет железистые клетки, размеры их 35-38x9,5-11,5 мкм. Диаметр просвета кишечника относительно ровный. Гастродермис имеет микровилли. Выстилка кишечника синцити-

альная. Высота синцитиального слоя 9,5-13,5 мкм. В просвете присутствуют клетки крови хозяина.

Ультраструктура. Эпителиальная выстилка имеет на апикальной поверхности волнообразные неровности. Микровилли нитевидные. Поверхность апикальной мембраны имеет тонкий слой гликокаликса. Секретция мерокринового типа. Микроворсинки могут анастомозировать между собой. Синцитий гастродермиса богат ГЭР есть свободные рибосомы. ГЭР сконцентрировано в базальных слоях эпителия. Митохондрии имеют овальную форму и лежат в апикальной части гастродермиса. Секреторные гранулы электронно-плотные и находятся в средней части гастродермиса. Базальная мембрана образует инвагинации в синцитиальный эпителий.

Гистохимия. Все отделы пищеварительной системы умеренно реагируют на присутствие суммарных белков. Основные белки установлены в глотке и просвете кишечника. Белки кислой природы установлены в составе секреторных тел гастродермиса. Гликоген обнаружен в глотке и в базальных слоях гастродермиса. Кислая фосфатаза при слабой реакции установлена в гастродермисе, щелочная фосфатаза отсутствует.

4.2.2 *Pneumococces variegatus*

Микроморфология. Присоска и глотка хорошо развиты. Глотка имеет одноклеточные железы. Эпителий кишечника синцитиальный. Его высота около 3,6-7,6 мкм. Ядра редкие и занимают либо центральные, либо базальные части гастродермиса. Матрикс синцитиального слоя содержит секреторные гранулы. Апикальная часть гастродермиса имеет нитевидные микровилли. Обнаружено, что процесс секретирования и выделения гранул в люминальное пространство, оставляет седловидные вдавливания в гастродермисе. По-видимому, секретирование идет по микроапокриновому типу.

Гистохимия. Суммарные протеины установлены во всех отделах пищеварительной системы. Основные протеины дают такие же результаты. Пищевой материал в просвете кишечника также содержит белки основного характера. Кислые белки установлены в стенках присоски, глотки и кишечных стволов. Гликоген обнаружен во всех отделах пищеварительной системы. Кислая фосфатаза характерна только для эпителиальной выстилки кишечника.

4.2.3 *Cyclocoelum mutabile*

Микроморфология. Пищевод имеет форму трубки, ветви кишечника соединяются на заднем конце тела. Обращает на себя внимание, что ветви кишечника, изгибаясь, образуют угол 90° и соединяются между собой. Просвет кишечника имеет различный диаметр и содержит клетки крови хозяина. Наибольший диаметр просвета характерен для районов, где присутствует питательный материал. Высота эпителиального слоя 5,2—8,1 мкм до 11,4-13,3 мкм. Эпителий клеточного типа. Эпителиальные клетки имеют микроворсинки. Секрет клеток после выделения в люминальное

пространство образует слизистый чехол вокруг пищевых масс. Выделение секрета, по-видимому, проходит по микроапокриновому типу, так как отсекретировавшие участки гастродермиса имеют небольшую высоту.

Гистохимия. Протеины пищеварительной системы содержат в своем составе умеренное количество суммарных протеинов. Белки основной природы дают слабую реакцию. Кислые белки обнаружены при умеренном проявлении в составе гастродермиса и слизистых веществах в просвете кишечника. Свободные сульфгидрильные группы характерны для белков гастродермиса и веществ, содержащихся в люминальном пространстве. Гликоген присутствует в базальных слоях кишечных стволов. В кишечнике присутствуют кислая и щелочная фосфатаза.

4.2.4 *Typhlocoelum cucumerinum*

Микроморфология. Пищевод короткий, высота эпителиального слоя кишечника зависит от физиологического состояния. Не отсекретировавшие участки имеют высоту 5,9-6 мкм, после выделения слизистого секрета высота может быть в пределах 3,9-5 мкм. Эпителий кишечника клеточный. Ядра клеток эпителия занимают центральное положение, в приядерном слое присутствует базофильная гранулярность. Апикальная часть клеток гастродермиса содержит везикулярный материал. Секреция микроапокриновая. Полость кишечника содержит клетки крови и ткани органов локализации.

Гистохимия. Суммарные белки установлены в составе гастродермиса и содержимом кишечника. Протеины основного характера определены в составе всех отделов кишечника, в том числе и в его содержимом. Кислые протеины присутствуют при слабой реакции в передних отделах и при умеренной в стенках гастродермиса. Амино- и сульфгидрильные группы протеинов установлены в протеинах, содержащихся в эпителиальных клетках выстилки стволов кишечника. Гликоген обнаружен в базальных слоях пищеварительной системы гельминта. Слабая или умеренная реакция на кислую фосфатазу установлена в составе гастродермиса.

4.3 Трематоды иммунной системы хозяев

4.3.1 *Schistogonimus garus*

Микроморфология. Ротовая присоска имеет развитую радиальную мускулатуру, пищевод короткий. В стенке глотки присутствуют одноклеточные железы, размер их 2,9х3,2 мкм. Пищевод имеет вид извитой трубки, его диаметр около 25-10 мкм. Кишечные стволы не доходят до заднего конца тела. Выстилка кишечника синцитиальная. Высота синцитиального эпителия 6,1-7,6 мкм.

Ультраструктура. Апикальная поверхность имеет микровилли, они покрыты мембраной, которая является продолжением апикальной мембраны синцития. Люминальная поверхность образует псевдоподиеподобные выросты. Ядра крупные и занимают значительную часть синцитиального пласта. Нуклеолема часто соединяется с мембранами ГЭР. В апикальной

части гастродермиса присутствуют каналы, сформированные за счёт инвагинации апикальной мембраны, которые содержат электронно-плотные субстанции, по нашему мнению, через них происходит выделение секрета. Секреторные гранулы электронно-плотные и сконцентрированы в группы перпендикулярно синцитиальному пласту, близко подходят к выводным каналам. Базальная мембрана образует замкообразные инвагинации.

Гистохимия. Белки суммарного характера установлены во всех отделах пищеварительной системы гельминта. Основные протеины также характерны для всей системы. Протеины кислой природы в максимальных проявлениях установлены в составе окологлоточных желез и секреторных гранулах синцитиального гастродермиса. Все белковые компоненты пищеварительной системы не имеют свободных $-NH_2$, $-SH$, $-SS$ групп. Гликоген определен только в стенках присоски, глотки и базальных слоях стенок кишечника. Кислая фосфатаза установлена при слабой реакции в гастродермисе и содержимом просвета кишечных стволов. Щелочная фосфатаза в стенках глотки, гастродермисе и люминальном пространстве.

4.4 Трематоды мочевыделительной системы хозяев

4.4.1 *Pleurogenes intermedius*

Микроморфология. Ротовая присоска имеет хорошо развитую радиальную мускулатуру. Пищевод тонкий, трубковидный. Кишечник имеет синцитиальный гастродермис. Ядер в гастродермисе мало. Апикальная поверхность имеет микровиллы. В составе гастродермиса при гистохимическом изучении определено наличие везикулярных структур. Полость кишечника содержит ткани мочевого пузыря хозяина.

Ультраструктура. Эпителий имеет различную высоту. Микроворсинки на апикальной поверхности около 0,4-0,9 мкм в длину. Они ограничены продолжением апикальной мембраны синцития. На поверхности апикальной мембраны, в том числе и микровиллей, присутствует тонкий слой гликокаликса. Соседние микровиллы могут анастомозировать между собой. В синцитиальном гастродермисе присутствуют ГЭР. Митохондрии палочковидной формы встречаются в различных слоях эпителия кишечника. Секреторные гранулы электронно-плотные, в основном, сконцентрированы в апикальных слоях эпителия. Имеется базальный лабиринт. В синцитии присутствуют пищеварительные вакуоли.

Гистохимия. Белки суммарного характера установлены во всех отделах пищеварительной системы, в том числе и в составе секреторных тел. Суммарные протеины обнаружены в содержимом кишечника. Кислые белки характерны для секреторных тел в составе гастродермиса, где реакция умеренная. Гликоген определен в составе присоски, глотки и при слабом проявлении в базальных слоях стенок кишечника. Кислая фосфатаза при слабой реакции установлена в эпителии кишечника, а щелочная фосфатаза там же в умеренных количествах.

4.5 Трематоды кровеносной системы

4.5.1 *Dendritobilharzia purverulenta*

Микроморфология. Эпителиальная выстилка имеет различную 0,9-1,4 мкм. Эпителий синцитиальный, на его апикальной поверхности присутствуют редкие микровилли. В составе синцития наблюдается гранулярная зернистость. зернистость прокрашивается красителями, выявляющими белки.

Ультраструктура. Эпителий синцитиальный и имеет различную высоту. Апикальная поверхность несет редкие микровилли. Длина микроворсинок не превышает высоту эпителиального слоя. Апикальная поверхность эпителия образует пальцевидные выросты «ловчие паруса». Ядра часто располагаются в выпячиваниях эпителия, выдающихся за пределы основного слоя синцития, и окружены тонким слоем цитоплазмы. В составе синцитиального пласта присутствуют комплексы ГЭР. Комплексы Гольджи представлены плоскими мешочками. Гладкий ЭР локализован близко к апикальным слоям гастродермиса. Митохондрии рассеяны по всей цитоплазме. Секреторные гранулы не имеют строгой приуроченности к определенным слоям и характеризуются небольшой электронной плотностью. В гастродермисе обнаружены липидные капли. Базальная мембрана образует инвагинации в синцитий. В составе синцития присутствуют пищеварительные вакуоли.

Гистохимия. Суммарные белки установлены во всех отделах пищеварительной системы. Основные белки обнаружены в стенках кишечника и его просвете. Кислые протеины обнаружены в составе секреторных гранул и пищеварительных вакуолей. В составе белковых компонентов гастродермиса мужской особи установлено наличие –SH групп. Гликоген обнаружен в базальных слоях эпителия кишечника обоих полов. Кислая фосфатаза установлена в гастродермисе и просвете кишечника, щелочная фосфатаза присутствует только в гастродермисе.

5 СРАВНИТЕЛЬНЫЙ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ КОЖНО-МУСКУЛЬНОГО МЕШКА ТРЕМАТОД

Кожно-мускульный мешок трематод состоит из структур тегумента и расположенных под ним систем мышечных волокон. Тегумент представлен наружным синцитиальным слоем, связанным цитоплазматическими тяжами с цитонами, и ограничен апикальной и базальной мембранами.

Апикальная мембрана. По нашим наблюдениям, апикальная мембрана непрерывно покрывает тегумент тела трематод, включая все морфологические структуры, которые формируются на поверхности покровов (папилловидные образования, шипики). Непрерывное расположение апикальной мембраны связано с тем, что она обеспечивает защитную функцию и участвует в адсорбции веществ, что важно для трематод как эндопаразитов. Анализ результатов ультраструктурных, микроморфологических, гистохимических исследований и литературных данных говорит о том, что поступление веществ при тегументарном питании осуществляется двумя

способами. Первый связан с трансмембранозом через апикальную мембрану и определяется свойствами самой мембраны. Второй путь поступления веществ связан с дифундированием по градиенту концентраций. Апикальная мембрана не способна к процессам пиноцитоза и фагоцитоза. Возможно, это связано с обеспечением защитных свойств покровов.

Но вместе с этим обнаружено, что апикальная мембрана крупных кишечных трематод (*A.lucii*, *H.conoideum*, *B.lucipercae*, *S.urnigerus*, *C.comutus*, *P.elegans*) относительно выровнена на достаточно больших участках тела, либо ограничивает небольшую извилистость. Это обстоятельство мы объясняем уменьшением площади покровов, на которые воздействуют гидролитические ферменты хозяина. У мелких кишечных трематод эта мембрана покрывает сосочковидные выпячивания синцитиального слоя тегумента (*M.paranuisitata*, *M.montanus*, *S.globulus*), которые повторяют структуру поверхности кишечника хозяина, что связано с обеспечением плотного контакта с органом локализации. Апикальная мембрана трематод паразитирующих в органах дыхания (*C.mutabile*, *T.cucumerinum*, *P.sibiricus sibiricus*, *P.variegatus*) выровнена или ограничивает папилловидные структуры и это не зависит от систематического положения гельминтов. Обсуждаемая структура трематод выделительной системы (*P.intermedius*) характеризуется способностью к образованию апикальных тегументальных везикул. По нашему мнению это механизм противостояния к осмотическим воздействиям среды обитания, ранее подобное отмечалось лишь у трематод желчных ходов печени [Stoitsova et al. 1991]. Показательными особенностями поверхностной мембраны трематод кровеносной системы (*D.purvulenta*) является формирование глубоких инвагинаций, которые формируют систему каналов в тегументе, куда попадает плазма и клетки крови хозяина. Таким образом, апикальная мембрана участвует в увеличении площади поверхности покровов.

Ультраструктурным методом установлено, что маркером внешней поверхности апикальной мембраны является слой гликокаликса, маркером внутренней поверхности является эктоплазма синцитиальной пластинки тегумента.

Гликокаликс. Наши исследования и анализ литературных источников [Matteus, Matteus 1988; Erasmus 1967; Нестеренко с соавт., 1990] говорят о том, что гликокаликс является универсальной структурой тегумента трематод. В составе гликокаликса присутствуют гликопротеины и мукоидные вещества, которые поступают сюда из содержимого секреторных тел в составе синцития. Наиболее морфологически выраженный гликокаликс характерен для трематод *A.lucii*, *H.conoideum*, менее выраженный гликокаликс присущ представителям подотряда стригеата (*I.plathycephalus*), трематодам семейств простогонимиды (*S.rarus*) из фабрициевой сумки птиц, семейства плеурогенид (*P.intermedius*), семейства плагиорхида (*P.sibiricus sibiricus*, *P.variegatus*), семейства циклоцелиид (*T.cucumerinum*, *C.mutabile*). Наиболее слабо морфологически выраженный гликокаликс присутствует у трематод кровеносной системы (*D.purvulenta*), относящихся к семейству

шистосоматид. При любых морфологических проявлениях гликокаликс обеспечивает процессы адгезии, избирательного осаждения веществ и за счёт присутствия кислых мукополисахаридов защитные свойства тегумента трематод.

Синцитиальный слой тегумента. Морфофункциональные особенности синцитиального слоя тегумента в значительной степени зависят от характеристик мест обитания трематод. У видов локализующихся в кишечнике хозяев, наблюдается наиболее сильное развитие синцитиального слоя. Мощность цитоплазматического слоя тегумента у трематод, локализующихся в органах дыхания, может варьировать в зависимости от условий обитания. Но в целом мы отмечаем, что обсуждаемый слой тонко относительно пропорций тела. Исключение составляют районы покровов, где присутствуют папилловидные структуры. Паразитирование в органах выделительной системы в условиях агрессивной среды и его осмотического влияния (продукты метаболизма) способствует формированию умеренно развитой цитоплазматической пластинки и характеризуется обилием митохондрий в средних слоях тегумента. Такие показательные особенности нами обнаружены у *P. intermedius*. Синцитиальная пластинка тегумента трематод, локализующихся в фабрициевой сумке птиц (иммунная система), развита слабо. Но воздействие иммунной защиты хозяина откладывает отпечаток на тонкую структуру синцитиального слоя. Это выражается в присутствии митохондрий в апикальных слоях, обилии палочковидных секреторных тел, которые являются поставщиками гликопротеиновых компонентов апикальной мембраны. В целом тегумент этих трематод достаточно активен. Активность может быть связана не только с обеспечением барьернозащитных свойств, но и усвоением питательных веществ через тегумент, доказательством последнего является содержание ферментов фосфатаз в синцитии и слое гликокаликса. Участие фосфатаз в адсорбции веществ через тегумент доказано Gupta, Sharma [1970].

Представители семейства шистосоматид локализующихся в органах кровеносной как известно - раздельнополюе организмы. Не является исключением и изученная нами *D. purvulenta*. Тегумент женской особи отличается присутствием каналов, которые опускаются с поверхности покровов и доходят до средней части синцития. В эти каналы поступает плазма и клетки крови хозяина. Содержащиеся в составе синцития фосфатазы говорят об участии тегумента в питании гельминта. Кроме этого, по нашему мнению, каналы придают пластичность покровам. Согласно нашим данным и анализа литературы по тегументу шистосоматид, можно говорить о том, что наличие каналов в тегументе у этих трематод - общая особенность.

Анализируя содержание гистохимических веществ в составе палочковидных секреторных тел, можно сказать о том, что в содержании основных и суммарных протеинов практически нет разницы у представителей различных таксономических и экологических групп трематод. Отличия в интенсивности реакции касаются только протеинов кислого характера. Так у тре-

матод органов дыхания кислые протеины представлены в минимальных показателях, у трематод органов кровеносной, мочевыделительной, иммунной систем эти протеины дают умеренную реакцию, а у трематод пищеварительной системы хозяев реакция на содержание данных белков интенсивная.

Цитоны. Цитоны плазматическими тяжами соединяются с цитоплазматической пластинкой тегумента. По нашим наблюдениям, цитоны могут находиться на разных фазах клеточного цикла. Структура и число цитонов коррелятивно взаимосвязаны с особенностями синцитиального слоя тегумента. Так, у трематод кишечника, имеющих наибольшую мощность синцитиальной пластинки (*A.lucii*, *H.conoideum*), количество цитонов на единицу поверхности максимально. Цитоны трематод, локализующихся в органах хозяев, стенки которых активно сократимы, образуют группы и находятся в особые ячейках, образованных отростками клеток паренхимы. Такое строение придаёт упругость покровам.

Цитоны имеют морфофункциональные характеристики секреторных клеток. Они имеют развитые комплексы ГЭР, митохондрии, аппарат Гольджи, которые участвуют в синтезе и секреции веществ секреторных тел. По морфологическим характеристикам обнаружено присутствие двух типов цитонов. Первый тип клеток секретирует электронно-плотный материал палочковидной формы. В них присутствуют белки и небольшое количество кислых мукополисахаридов. У трематод *D.huronense* в составе протеинов этих тел обнаружено наличие SS-групп, такие же группы установлены в составе незрелых шипиков тегумента. По-видимому, стабилизация белков шипиков происходит за счёт этих групп. У трематоды *D.purvulenta* в составе белковых компонентов секреторных тел и телах незрелых шипиков присутствуют SH-группы протеинов, по-видимому, стабилизация белков шипиков проходит с их участием. Участие сульфгидрильных групп белков в образовании шипиков у фасциол отмечено Kalantan et al.[1991]. Второй тип цитонов секретирует материал сферической формы, имеющих умеренную электронную плотность, в её составе есть белки, гликолипиды, мукоидные вещества. По-видимому, этот тип секретов участвует в формировании синцитиального слоя и выделяет часть веществ в состав плазматической мембраны и гликокаликса.

Базальная мембрана и базальная пластинка тегумента. У трематод базальная мембрана подстилается базальной пластинкой, формируя комплекс. По нашим данным, базальный комплекс выполняет механическую роль, что особенно важно для видов, локализующихся в органах хозяев, стенкам которых присущи активные мышечные сокращения и присутствуют физиологические потоки (пища, воздух, кровь).

Относительно структуры базального комплекса кишечных паразитов можно разделить на две группы, а представителей подотряда стригеата выделить отдельно. У представителей первой группы, к которым относятся *A.lucii* *H.conoideum* *B.lucioercae*, базальный комплекс хорошо развит практически на всех участках тела. Базальная пластинка этих трематод обладает

значительной плотностью и толщиной. Базальный комплекс трематод второй группы, к которым относятся более мелкие гельминты (*S.globulus*, *N.gibus*, *P.elegans*), по отношению к пропорциям тела выглядит развитым, но особому развитию он достигает в зоне присосок. Базальный комплекс у представителей подотряда *Strigeata* особенно развит в пределах переднего сегмента, который, как известно, участвует в процессах фиксации к стенке кишечника хозяина. У трематод органов дыхания в целом базальный комплекс наиболее сильно развит, особенно он выделяется у трематоды *T.cucumerinum*, паразита верхних дыхательных путей и области нёба ротовой полости птиц, где, как известно, гельминт испытывает значительные механические воздействия на тегумент. Наименее развитый комплекс характерен для паразитов фабрициевой сумки птиц органа, в котором отсутствует поток веществ и по существу нет сокращений стенок органа. Таким образом, гельминт испытывает наименьшее влияние механических факторов.

У видов, тегумент которых имеет кутикулярное вооружение типа шипиков нами отмечены контакты шипиков и базальной пластинки тегумента через посредство фиксирующих фибрилл. Иногда такие фибриллы могут доходить до мышечных волокон.

Базальная мембрана, являясь пограничной структурой между эпителиальным слоем и соединительной тканью, участвует в осуществлении обменных процессов. Доказательством этого является присутствие инвагинаций базальной мембраны в синцитий и активность фосфатаз. Базальный комплекс служит опорной структурой для мышц тела трематод.

Мышечная система кожно-мышечного мешка. В целом мышечная система трематод изучена довольно слабо. Крайне скудны сведения о пространственном распределении мышечных волокон в теле трематод различных систематических групп. У представителей сем. *Cyclocoelidae* (*T.cucumerinum* *C.mutabile*) развиты слои кольцевой и продольной мускулатуры, которые тесно связаны с базальной пластинкой, диагональные волокна редкие, а из паренхимных мышц особо выделяются дорсовентральные волокна краев тела. У трематод семейства *Plagiorchidae* (*P.sibiricus* *sibiricus*, *P.variegatus*) кольцевая и продольная мускулатура развиты умеренно, причём нет тесных контактов с базальной пластинкой тегумента, дорсовентральные мышцы развиты слабо. У трематод *D.purvulenta* из кровеносного русла развиты прежде всего продольные и дорсовентральные мышцы, развитие данных волокон настолько сильное, что создаётся впечатление об угнетённости паренхимы. Подобное могло сложиться и у других видов трематод, локализирующихся в похожих условиях. Наиболее слабо развитые мышечные волокна характерны для *S.gagus* из мешковидного органа (фабрициева сумка птиц), несколько чаще волокна кольцевой мускулатуры встречаются на участке от переднего конца до брюшной присоски, причём эти мышцы почти не имеют связи с базальной пластинкой тегумента. У трематод кишечника *A.lucii* (*Azygiidae*), *H.conoideum*, *E.aconiatum* (*Echinostomatidae*), *B.lucioercae* (*Allocreadiidae*) волокна кольцевой и про-

дольной мускулатуры сильнее развиты также на участке от переднего конца до брюшной присоски. У данных гельминтов наиболее выражен локомоторный участок тела [Ошмарин 1959], за счёт которого осуществляются процессы перефиксации в органе локализации.

Трематоды подотряда *Strigeata* отличаются дифференцированным в зависимости от сегментов тела мускулатурой. Кольцевая мускулатура переднего сегмента слабо развита и представлена внешним слоем волокон, по-видимому, он участвует в суживании и удлинении дорсальной части сегмента. Лежащий под ним внутренний слой волокон на дорсальной стороне имеет кольцевое направление, а на вентральной - продольное. Диагональная мускулатура у этих трематод присутствует не всегда. Мускулатура заднего сегмента представлена на границе сегментов крупным продольным волокном, который в дальнейшем распадается на более мелкие волокна, поднимающиеся в под тегументальные слои.

Таким образом, строение локомоторного аппарата является одним из показателей, способствовавших формированию эколого-морфологических групп трематод.

6 СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МОРФОЛОГИИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ И СЕКРЕТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ КИШЕЧНИКА ТРЕМАТОД

Как правило, трематоды на стадии мариты имеют хорошо развитую пищеварительную систему. Для неё характерна общеизвестная структура, состоящая из ротовой присоски, глотки, пищевода и ветвей кишечника. У всех исследованных нами видов трематод из различных таксономических и экологических групп ротовая полость, полость глотки, полость пищевода выстланы продолжением тегумента тела, ранее подобное было обнаружено и другими авторами. Тегументальная выстилка полости глотки, выровненная. У трематод *A.lucii* *H.conoideum* *P.sibiricus* *sibiricus* *P.variegatus*, нами обнаружено присутствие окологлоточных, одноклеточных желез. Секрет этих желез содержит основные и суммарные белки.

Результаты наших исследований говорят о том, что организация эпителиальной выстилки кишечника трематод может быть двух типов. Первый тип организации характеризуется как клеточный, он отмечен у трематод различных систематических и экологических групп (*H.conoideum*, *T.cucumerinum*, *C.mutabile*, *I.platicephalus*). Второй тип эпителия синцитиальный, он характерен для преобладающего большинства изученных видов. Наличие такого эпителия не определяется систематическим положением и локализацией в организме хозяина. По нашему мнению, синцитиальный эпителий есть показатель участия стенок кишечника трематод в актах питания. Другими словами, стенки кишечника работают как насос. Синцитиальные структуры характерны для органов с постоянными сокращениями.

Апикальная мембрана кишечного эпителия. Апикальная мембрана при любом типе эпителия покрывает свободную поверхность гастродерми-

са, она ограничивает микровилли и участки, где они отсутствуют. Маркерными слоями этой мембраны являются гликокаликс на люминальной поверхности и эктоплазма эпителиального слоя. По нашим данным особенности структур, формируемых апикальной мембраной, зависят от общей морфологии поверхности кишечника (микровилли, пальцевидные выпячивания). Слой эктоплазмы, подстилающий апикальную мембрану, по своей структуре почти не отличается от остальной цитоплазмы, он принимает участие во всех морфологических видоизменениях эпителия. Процесс поступления веществ через апикальную мембрану происходит путем эндоцитоза, посредством механизма пино- и фагоцитоза или путем диффузирования. Эндоцитоз у всех изученных трематод, кроме *D. purvulenta*, осуществляется при анастомозировании соседних микровиллий, а у *D. purvulenta* за счёт образования, так называемых, «ловчих парусов».

Гликокаликс. Гликокаликс универсален для люминальной поверхности апикальной мембраны кишечного эпителия. Он представлен рыхлым слоем разветвлённых олигосахаридных цепей гликолипидов и гликопротеинов. В составе гликокаликса кишечных трематод присутствуют и кислые мукополисахариды, которые инактивируют часть ферментной системы хозяина. Ранее схожая мысль была высказана Koil [1971]. В составе гликокаликса нами обнаружено присутствие основных протеинов, которые могут быть индукторами сорбционных процессов, а в ряде случаев и эндоцитоза. Подобные функции основных протеинов отмечены Глебовым [1987]. В слое гликокаликса происходит и мембранное пищеварение, так как в нём присутствуют ферменты и морфологически определяется наличие частиц пищи. Ферменты этого слоя гистохимически представлены протеинами с активными сульфгидрильными группами.

Микровилли. Эти структуры отмечены нами у всех изученных видов. Другое дело, что они могут образовывать плотный слой (щёлочная кайма) или располагаться редко на апикальной поверхности гастродермиса, как у исследованной нами трематоды *D. purvulenta*. Микровилли выполняют комплекс функций: увеличение всасывающей поверхности и их адсорбционной способности, создание эффекта сита для «осаждения» частиц пищи. Мы считаем, что микровилли характерны для многих плоских червей и свидетельствуют об активной всасывательной деятельности кишечника. В зоне микроворсинок, вероятно, происходит расщепление поступающих в просвет кишечника пищевых масс, всасывание и абсорбция образующихся при этом продуктов через мембрану. Микровилли участвуют в транспорте веществ, что подтверждается их способностью к захвату пищевых масс из просвета кишечника и образованию поверхностных пищеварительных вакуолей путём анастомоза.

Активнѐм анастомозов микровиллий наиболее выражен у представителей подотряда *Strigeata*. В полость кишечника этих трематод поступает пища, прошедшая процесс полостного пищеварения, за счёт внекишечного пищеварения, осуществляемого органом Брандеса, поэтому в гастродермисе происходит только мембранное и внутриклеточное усвоение.

Микровилли обеспечивают эффективные механизмы пищеварения. Систематическое положение гельминтов и связанные с этим морфофункциональные особенности также влияют на активность микровиллий.

Клеточный и синцитиальный слой эпителия кишечника. Пищеварительный процесс сопровождается изменением морфологической структуры эпителия. При наличии пищи в кишечнике на препаратах отмечаются различные этапы секреторной деятельности. Основу функциональной деятельности кишечного эпителия трематод составляют процессы секреции и абсорбции веществ из полости кишечника с одной стороны и элиминация продуктов метаболизма с другой стороны. Наблюдения над клеточным и синцитиальным эпителием показали, что форма поверхностного слоя в целом зависит от состояния эктоплазмы основного слоя и морфологических характеристик цитоплазмы вообще. Факт способности к образованию выпячиваний гастродермиса можно объяснить тем, что наружные части эктоплазмы при клеточном и синцитиальном строении обладают вязкой структурой, обеднены органеллами, насыщены цитоскелетными телами, которые и создают возможность образования волнообразных и псевдоподиальных выростов.

У представителей подотряда *Strigeata*, относящихся к семействам *Strigeidae* и *Diplostomidae*, установлены факты формирования наибольших псевдоподиальных выпячиваний, что говорит об активности мембранного пищеварения за счёт увеличения поверхности всасывания. Мы отмечаем, что ферментативная активность зоны апикальной мембраны у стригеид сильнее, чем у диплостомид. Вероятно, это связано с особенностями органа Брандеса, который по данным Сударикова [1959] более сложен у стригеид. Исходя из вышесказанного, можно говорить о роли органа Брандеса в регуляции типов пищеварения в кишечнике.

Наименее развитый эпителий характерен для трематод семейства шистосоматид *D. purvulenta*, которое мы объясняем развитым тегументарным питанием.

Анализируя структуру цитоплазмы эпителия кишечника, мы отмечаем, что она содержит различные клеточные элементы: аппарат Гольджи (либо его аналоги), каналы ГЭР, свободные рибосомы, митохондрии, секреторные гранулы, пищеварительные вакуоли. Таким образом, гастродермис обладает всеми признаками секреторных структур. По нашим наблюдениям секреторные гранулы могут быть двух типов: электронно-плотные и средней электронной плотности. У представителей подотряда стригеата секреторные тела средней электронной плотности, а у остальных изученных трематод, представителей различных систематических групп, – электронно-плотные. Секреция секреторных гранул проходит по типу экзоцитоза. Пищеварительные вакуоли нами установлены у всех изученных трематод. Это позволяет говорить о присутствии внутриклеточного пищеварения в цитоплазме эпителия. Об этом же свидетельствует активность фосфотаз. Помимо этого типа пищеварения у трематод, кроме стригеат, установлено наличие полостного и мембранного пищеварения. Показателем полостного

пищеварения является присутствие в полости кишечника кусочков ткани органов локализации и клеток крови хозяина, которые, несомненно, подвергаются лизису. Питание трематод тканями органов хозяина, наводит на мысль, что все трематоды первоначально паразитировали в одинаковых условиях (органах), таким органом вполне мог быть кишечник.

Базальная мембрана кишечного эпителия. Базальная мембрана осуществляет транспорт продуктов адсорбции и их утилизацию. Поверхность базальной мембраны увеличивается за счёт инвагинаций в цитоплазму. У трематод подотряда Plagiorchiata, паразитирующих в различных органах, нами отмечены наиболее развитая структура базальной мембраны и наличие базальных лабиринтов, активизирующих транспортировку метаболитов. Менее развитая базальная мембрана характерна для трематод пищеварительной системы, в состав пищи которых могут входить частицы пищи хозяина. У видов с коротким кишечником обсуждаемая структура развита, что обеспечивает интенсификацию пищеварения. Таким образом, на морфофункциональные особенности структур кишечного эпителия трематод влияет их систематическое положение.

Типы секреторной деятельности кишечного эпителия. Процессы секреции секреторных гранул в просвет кишечника трематод проходят посредством экзоцитоза. Анализируя литературные данные и результаты собственных исследований, мы пришли к заключению, что способов экзоцитоза может быть два. Это экзоцитоз мерокриновый и микроапокриновый, а голокриновая секреция для кишечника трематод не характерна или очень редко встречается. В ряде случаев одновременно могут встречаться два способа секреции у представителей одного рода, как у р. *Azygia*, микроапокриновая [Начева, 1977] и мерокриновая [Ахметов, 2002].

Мерокриновая секреция происходит путём слияния мембраны секреторных гранул с апикальной мембраной эпителия кишечника. У трематоды *S. garus* сем. Prostogonimidae нами установлена мерокриновая секреция, при которой выделение секретов осуществляется через конденсационные каналы, представляющие из себя глубокие трубкообразные инвагинации апикальной мембраны в эпителий. Группы секреторных гранул у данного гельминта располагаются перпендикулярно апикальной мембране. У остальных видов секреторные гранулы локализованы в дистальном слое цитоплазмы, под апикальной мембраной. Содержимое секреторных гранул после секреции в люминальное пространство участвует в полостном и мембранном пищеварении.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате комплексных исследований особенностей кожного-мышечного мешка и пищеварительной системы 21 вида трематод различных таксономических и экологических групп установлено, что существует зависимость структурной и функциональной организации тегумента, мышечной системы и гастродермиса, связанная с условиями локализации в органах хозяина.

Установлено, что адаптационные изменения происходят на тканевом и клеточном уровне организации. Наиболее важным адаптационным приспособлением покровной ткани трематод является формирование синцитиальной организации наружного слоя тегумента. Синцитий тегумента обеспечивает широкий диапазон изменчивости, который определяется условиями обитания в органах локализации. Наблюдается тенденция к увеличению толщины синцитиального слоя у трематод, паразитирующих в агрессивной среде (отделы пищеварительной системы хозяев не независимо от их систематического положения). Уменьшение ферментативной и иной химической активности эндостаций ведет к уменьшению цитоплазматической пластинки тегумента.

Апикальная мембрана ограничивает все морфологические структуры тегумента. Через апикальную мембрану осуществляются процессы экзоцитоза и тегументарное питание гельминтов. Поступление веществ через тегумент происходит без участия механизма фагоцитоза. Функциональное состояние гликокаликса, апикальной мембраны, синцитиального слоя тегумента обеспечиваются за счёт материала секреторных тел, поступающих из цитонов. Секрет палочковидных тел участвует в формировании гликокаликса, обеспечении целостности поверхностной мембраны, а секрет сферических секреторных тел поставляет вещества, формирующие цитоплазматический слой тегумента.

Базальная пластинка тегумента трематод обеспечивает опорную функцию. Уровень развития базальной пластинки тегумента зависит от экологических условий. Паразитирование в органах, где стенки сокращаются слабо, или в полости, где отсутствуют физиологические потоки, способствует ослаблению базальной пластинки.

Структурная организация мышечной системы кожно-мускульного мешка трематод определяется особенностями локомоторных функций и фиксации в местах локализации. Строение локомоторного аппарата является одной из основных черт, характерных для эколого-морфологических групп трематод.

В стадии мариты трематоды, как правило, имеют хорошо развитую пищеварительную систему. Для трематод характерно питание через тегумент и через пищеварительную систему. Встречаются два типа эпителиальной выстилки кишечных стволов трематод: клеточный и синцитиальный. Тип организации кишечного эпителия определяется участием стенок кишечника в актах сосания при питании трематод.

Апикальная мембрана гастродермиса покрывает все структуры, которые формируются на люминальной поверхности (микровилли, пальцевидные выпячивания). Поступление веществ через апикальную мембрану кишечного эпителия осуществляется в основном путем пино- и фагоцитоза.

Фагоцитоз в кишечнике трематод с развитой щётчатой каймой обеспечивается анастомозом соседних микровиллий. Фагоцитоз у трематод со слабым развитием числа микровиллий осуществляется за счёт образования «ловчих парусов». Микровилли в целом увеличивают поверхность адсорб-

ции кишечника и обеспечивают эффективные механизмы пищеварения в зависимости от характера потребляемой пищи. Наибольшая активность микровиллий обнаружена у представителей семейств Diplostomidae и Strigeidae. Все трематоды питаются в основном тканью поверхностей органов паразитирования и кровью. Это определяет присутствие полостного, примембранного и внутриклеточного типов пищеварения в кишечнике у всех изученных экологических и систематических групп трематод. Исключения составляют представители подотряда Strigeata, у которых полостное пищеварение в полости кишечника вытеснено внекишечным пищеварением за счёт деятельности органа Брандеса. В полость кишечника этих трематод поступает пища, прошедшая этап полостного пищеварения. Орган Брандеса стригеат участвует в регуляции типов пищеварения в гастродермисе.

Установлено, что для кишечника трематод характерно два типа секреции: микроапокриновый (редко) и мерокриновый (у большинства видов). Голокриновый тип секреции в кишечном эпителии у изученных нами трематод не отмечен. Тип секреции не зависит от систематического положения и локализации гельминтов, а определяется природой потребляемой пищи.

Таким образом, адаптация к питанию тканями органов паразитирования и кровью является одним из условий, способствовавших освоению трематодами различных органов позвоночных животных.

ВЫВОДЫ

1. Анализ тонкой структуры и функций тканей кожно-мышечного мешка и пищеварительной системы 21 вида трематод из различных систематических групп и мест локализации выявил адаптационные изменения, связанные с тканевым и субклеточным уровнем организации. Морфофункциональные, адаптационные преобразования слоёв кожно-мышечного мешка трематод являются важным звеном перестройки тканевых систем покровов, обеспечивающих приспособление к условиям различных эндостаций.

2. Синцитиальная организация тегумента является важным, адаптационным приспособлением трематод, которое открыло возможность освоения трематодами различных органов позвоночных животных.

Приспособление к паразитированию в конкретных экологических условиях эндостаций хозяина обеспечивается возможностью трансформации синцития. Синцитий характеризуется широким диапазоном изменчивости при адаптации паразитов к условиям органов локализации. Развитый синцитиальный слой тегумента характерен для трематод кишечника, это обеспечивает необходимую защиту от воздействия агрессивной среды, вызванной присутствием гидролитических ферментов, иммунных механизмов и иных воздействий организма хозяина.

Понижение активности химических агентов в местах локализации способствует уменьшению мощности синцитиальной пластинки. Умеренно развитый синцитий установлен у трематод кровеносной, мочевыделитель-

ной и иммунной систем хозяев. Наименее развитый синцитий характерен для трематод дыхательной системы, особенно её верхних отделов.

3. Физиологические функции синцитиального слоя обеспечиваются его клеточными элементами.

Комплекс апикальная мембрана-гликокаликс обеспечивает взаимоотношение гельминта со средой обитания. Поступление веществ через апикальную мембрану проходит за счет свойства избирательной проницаемости самой мембраны при помощи активных и пассивных механизмов, при отсутствии способности к пино- и фагоцитозу.

4. Секреторные гранулы апикальной части синцития участвуют в восполнении потерь гликокаликса и регенерации плазматической мембраны тегумента. Секреторные гранулы представлены протеинами, часть которых является кислыми белками. У гастро-трематод и трематод кровеносной системы содержание кислых протеинов высокое. У трематод мочевыделительной и иммунной систем кислые белки присутствуют в умеренных количествах. У трематод органов дыхания кислые белки присутствуют в минимальных количествах.

5. Секреторные гранулы выделяют содержимое на поверхность апикальной мембраны путём экзоцитоза и участвуют в формировании гликокаликса. Гликокаликс трематод проявляет морфологические различия. Наиболее развитый, плотный гликокаликс характерен для гастро-трематод. Гликокаликс трематод, паразитирующих в органах с меньшим химическим воздействием, морфологически выражен слабо.

6. Базальная мембрана тегумента трематод, являясь пограничной структурой между эпителием и паренхимой, участвует в образовании базального комплекса. Базальный комплекс обеспечивает несколько функций: а) опорную для закрепления мышечных волокон; б) защиту внутренних органов от механических воздействий; в) участие в метаболических процессах, осуществляемых через тегумент.

Наиболее развитая базальная пластинка характерна для трематод, локализующихся в органах хозяев, стенкам которых присущи активные сокращения, и органам с естественными потоками (ротовая полость, кишечник, клоака, кровеносные сосуды, воздухоносные мешки птиц). Слаборазвитая базальная пластинка характерна для трематод, локализующихся в органах со слабыми физиологическими потоками (фабрициева сумка птиц, мочевого пузыря).

7. В синцитиальном слое тегумента трематод установлено наличие активных функциональных блоков: митохондрия базальная мембрана для уравнивания осмотической изменчивости среды на поверхности покровов; ферменты митохондрии для осуществления абсорбции через тегумент.

8. Трематоды семейства *Strigeidae* и *Diplostomidae* характеризуются дифференцированной мускулатурой переднего и заднего сегментов. Основную роль в сокращении и удлинении переднего сегмента играет внешний слой мышц. Диагональные волокна способствуют выдвиганию ротовой

присоски для перефиксации на новый участок органа локализации. На протяжении обоих сегментов располагается внутреннее, продольное мышечное волокно, которое обеспечивает сокращение заднего сегмента.

У трематод семейств Azygiidae, Echinostomotidae, Pleurogenidae, Prostogonimidae, Schistosomatidae, Cyclocoelidae в составе кожно-мышечного мешка присутствуют волокна кольцевой, продольной и диагональной мускулатуры. Особенности развития отдельных групп волокон зависят от экологических условий локализации гельминтов. Для азигийид и эхиностоматид, паразитов кишечника, характерно развитие продольных волокон. Для плеврогенид, локализующихся в мочевом пузыре, характерно развитие продольных и кольцевых мышц в передней половине тела. У простогонимид, паразитирующих в фабрициевой сумке птиц, мышечные, волокна в целом развиты слабо. У шистосоматид, паразитов кровеносной системы, наиболее развиты продольная и дорсовентральная мускулатура тела. У циклоцеелиид развиты продольная, кольцевая и дорсовентральная мускулатура краёв тела, их совместная работа обеспечивает фиксацию папиллами.

9. Тегумент трематод содержит шипики – морфологические структуры, участвующие в процессе фиксации. В стабилизации материала шипиков участвуют SS- и SH- функциональные группы протеинов, поступающих из цитонов. Поверхность тегумента трематод *S. mutabile* T *suscimerinum* S. *garus* V. *luciopectae* характеризуется присутствием папилловидных структур. Форма и расположение папилл свидетельствуют об участии в процессе плотной фиксации гельминтов на поверхности органа хозяина.

10. Морфологические и гистохимические характеристики кишечного эпителия трематод различных систематических и экологических групп позволяют считать его тканью с высокой метаболической активностью.

Распределение субклеточных элементов, при клеточной и синцитиальной организации гастродермиса, зависит от особенностей питания, которые определяются экологией гельминтов (условиями локализации). У трематод, локализующихся в органах дыхания, мочевом пузыре, фабрициевой сумке птиц и питающихся тканями, формируются электронно-плотные секреторные тела, имеется ГЭР и небольшое количество пищеварительных вакуолей.

Для гастротрематод, за исключением представителей подотряда *Strigeata*, питающихся тканями и заглатывающих содержимое кишечника, характерны электронно-плотные секреторные гранулы, ГЭР и пищеварительные вакуоли.

У представителей подотряда *Strigeata*, имеющих орган Брандеса, секреторные гранулы средней электронной плотности, ГЭР и пищеварительные вакуоли хорошо развиты.

Для паразитов кровеносного русла показательным является небольшая мощность эпителия, электронно-плотные секреторные тела, развитый ГЭР, небольшое количество пищеварительных вакуолей.

11. Апикальная мембрана покрывает кишечный эпителий, в том числе и микровилли, её маркерами являются гликокаликс на луминальной поверхности и слой эктоплазмы на внутренней стороне. Апикальная мембрана проявляет способность к активным процессам поглощения путём эндоцитоза и выделения секретов посредством экзоцитоза.

12. Для трематод характерно наличие двух или трёх типов пищеварения. У гастротрематод, за исключением *Strigeata*, трематод органов дыхания, кровеносной, мочевыделительной, иммунной систем процесс пищеварения осуществляется в три этапа: полостное, мембранное, внутриклеточное. Для *Strigeata* характерно мембранное и внутриклеточное пищеварение. Присутствие двух типов пищеварения есть признак эффективности процесса усвоения веществ за счёт органа Брандеса.

13. Орган Брандеса стригеат обеспечивает регуляцию питания и типов пищеварения (наличие мембранного и внутриклеточного, отсутствие полостного пищеварения в полости кишечника). Орган Брандеса есть пример объединения двух важных филогенетических принципа: смена и компенсация функций.

14. Типы секреции кишечного эпителия трематод не связаны с местом локализации и систематическим положением гельминтов и зависят только от природы потребляемой пищи.

15. В процессе адаптации трематод к эндопаразитизму решающее значение имели механизмы, обеспечивающие приспособление покровных систем, которые инактивируют и нивелируют иммунные, химические и другие воздействия организма хозяина. Синцитиальная организация тегумента трематод обеспечивает преимущества в регенерации покровов и в формировании фиксаторного аппарата. Взаимоотношения трематод с организмом хозяина переходят на клеточный уровень.

16. Отсутствие пино- и фагоцитоза в тегументе трематод связано с обеспечением им защитных свойств и наличием специализированного органа питания и тканей кишечника, для которых эти процессы характерны.

17. Изначальным местом паразитирования трематод является кишечник позвоночных животных, в результате дивергенции появились две филитических линии. Первая филитическая линия, эволюционировавшая по пути дальнейшей специализации к обитанию в кишечнике, привела к появлению признаков стригеат. Вторая филитическая линия связана с трематодами, освоившими другие органы хозяев на основе способности питания тканями.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Ахметов К.К., Шаймарданов Ж.К. Микроморфология и гистохимия систем трематод *Hypoderaeum conoideum*, *Pleurogenes intermedius* //Изв.АН КазССР, серия биол. 1990. № 2, С.62-67
2. Ахметов К.К., Шаймарданов Ж.К. Функциональная морфология некоторых видов трематод //Эколого-биологические и фаунистические аспекты гельминтозов–Москва, 1991. С.122-123
3. Ахметов К.К., Шаймарданов Ж. К. Функциональная морфология половой системы некоторых трематод //Эколого-биологические и фаунистические аспекты гельминтозов. Материалы научн. конф. Москва. 1991. С.10-11
4. Ахметов К.К., Шаймарданов Ж.К. Функциональная морфология железы Мелисы некоторых видов трематод //Сб.»Биология, систематика и функциональная морфология гельминтов» Деп.в КазГос ИНТИ, 1995 - №6574-ка 95. 9-19 с.
5. Shaymardanov Zh.K., Ahmetov K.K. A histochemical study of *Cyclocoelum mutabile* //Joir.Meeting of the American Society of Parasitologists. The veterenary Parasitologists. 1995, Pittsburg-Pensilvania USA, 1995, P.118-119
6. Ahmetov K.K., Shaymardanov Zh.K., Sinitsyna I.Iy. Micro morphology and histochemistry of prostatic gland of some species of the trematodes //Ulusal Parasitology kongresi 24-27 Ekim 1995, Antalya, Turkey, P.162
7. Ахметов Қ.Қ. Жалпақ құрттардың жабындысының морфологиясына және оның қызыметіне арналған әдеби мәліметтерге шолу //Ученые записки ПГУ Павлодар, 1997, № 1, С.71-78
8. Ахметов К.К. Некоторые особенности микроморфологии и гистохимии трематоды *Azygia lucii* и *Hypoderaeum conoideum* //Матер. научн.практ.конф. «Наука и образование в стратегии регионального развития», Павлодар, 1999. С.44-46
9. Ахметов К.К. К вопросу о функциональном значении базальной мембраны трематод» //Ученые записки ПГУ – Павлодар, 2000, № 4, С.14-19
10. Ponomarev D.V., Ahmetov K.K. Peculiarities of micromorphology and histochemistry of the sexual system *Cotylurus cornutus* (Trematoda:Strigeidae) //Вестник ПГУ, Павлодар, 2001, №3, С.54-57
11. Пономарев Д.В., Ахметов К.К. Гистология и гистохимия органов трематоды *No-tocotylus attenuatus* //Вестник ПГУ, Павлодар 2001, №2, С.30-37
12. Ахметов К.К., Пономарев Д.В. Некоторые гистологические и гистохимические особенности трематоды *Bunodera luciopercae* (Muller, 1776) //В сб.Международной научно-практической конф. «Устойчивое развитие Казахстана» 2001, Актау, С.27-31
13. Ahmetov K. K. On the resistance of trematod teguments to enzymes of the host //Вестник ПГУ, Павлодар 2001, №1, С.26-29
14. Пономарев Д.В., Ахметов К.К. Микроморфология и гистохимия мариты *Diplostomum huronense* //Вестник КазНУ, Алматы 2002, №2 (17), С.18-27
15. Ахметов К.К. Функциональное значение структур тегумента трематод //В сб. материалов научн-практ. конф. «Валихановские чтения –5», Кокшетау, 2001, С.86-89

16. Ахметов К.К. Функциональная роль тегумента трематод //Научно-практическая конф. «Валихановские чтения 6», Кокшетау 2001, С.34-39
17. Ахметов К.К., Шаймарданов Ж.К. Функциональная морфология тегумента трематод //Биологические науки Казахстана, Павлодар, 2001, №1, С.89-95
18. Ахметов К.К. Морфологические особенности тегумента трёх видов трематод, имеющих различную экологическую приуроченность //Матер. междунар. научн. практ. конф., Павлодар, 2001.С.378-381
19. Ахметов К.К. Ультраструктура и функции покровов и кишечника трематод //Матер. междунар. научн. практ. конф. «Валихановские чтения 7», Кокшетау, 2002, С.28-31
20. Пономарев Д.В. Ахметов К.К. Особенности структурной организации трематод *Dyplostomum indistinctum* и *Cotylurus cornutus* //Матер.междунар.научн.практ.конф. «Валихановские чтения 7» – Кокшетау 2002. С.47-51
21. Ахметов К.К., Даирбаева С.Ж. Особенности микроморфологии пищеварительной системы *Sphaeridiotrema globulus* (Rudolphi, 1819) //Матер. научн. конф., II Сатпаевские чтения, Павлодар, 2002, Т.2, С.235-237
22. Ахметов К.К., Каирова Ж.К. Морфология тегумента *Schistogonimus garus* //Матер. научн. конф., II Сатпаевские чтения, Павлодар, 2002, Т.2, С.260-262
23. Шаймарданов Ж.К., Ахметов К.К., Жагипарова М.Е. Особенности строения мышечного аппарата трематоды *Pleurogenes intermedium* //Матер. научн. конф., II Сатпаевские чтения, Павлодар, 2002,С.241-243
24. Шаймарданов Ж.К., Ахметов К.К., Жагипарова М.Е. Мускулатура тела *Azygia lucii* //Матер. научн. конф., II Сатпаевские чтения, Павлодар, 2002, С.238-241
25. Пономарев Д.В., Ахметов К.К. *Bunodera luciopercae* (Muller 1776) микроморфологические и гистохимические особенности некоторых органов марины //В сб. природные системы Южного Урала и Зауралья, Челябинск, 2003, С. 118-128
26. Ахметов К.К. Ультраструктуры гастродермиса двух видов трематод // Материалы I Межрегиональной конф. паразитологов Сибири и Дальнего Востока, Новосибирск, 2002, С.10-13
27. Ахметов К.К., Шаймарданов Ж.К. Микроморфология, ультраструктура и гистохимия гастродермиса *Pneumonoeces sibiricus sibiricus* Issaitchikov (1927) (Trematoda:Plagiorchiidae) //Биологические науки Казахстана, Павлодар, 2002, №2, С.75-82
28. Ахметов К.К., Пономарев Д.В. Микроморфология, гистохимия, ультраструктура тегумента и репродуктивной системы *Diplostomum huronense* La Rue, 1917 (Trematoda:Diplostomidae) //Материалы международной научно-практ. конф. «Животноводство и ветеринария в XXI веке», Семипалатинск, 2002, С.105-109
29. Ахметов К.К. Тонкая организация пищеварительной системы трематоды *Dendrobilharzia purvulenta* (Trematoda:Schistosomatidae) //Материалы междунар.научн.практ.конф.животноводство и ветеринария в XXI веке – Семипалатинск 2002. С.414-415

30. Ахметов К.К. Микроморфология, ультраструктура и гистохимия гастро-дермиса трематоды *Schistogonimus garus* (Braun, 1901) (Trematoda: Prostogonitidae) //Материалы междунар.конф. “Наука в XXI веке», Караганда, 2002, С.116-120
31. Ахметов К.К. Микроморфология, ультраструктура и гистохимия пищеварительной системы трематоды *Azygia lucii* (Muller, 1776) (Trematoda:Azygiidae) // Региональный вестник Востока, Усть-Каменогорск, 2002, №3, С.29-35
32. Ахметов К.К.,Пономарев Д.В. Морфологические и функциональные особенности трематоды *Codonocephalus umigerus* (Rudolphi 1819)// Вестник Тюменского государственного университета, Тюмень, 2002, 4, С.93-98
33. Ахметов К.К. К вопросу о функциональной роли синцитиального слоя тегумента трематод //Вестник ПГУ, Павлодар, 2002, №4, С.43-48
34. Ахметов К.К. Распределение протейнов и их функциональных групп в тегументе трематод различных экологических групп// Научный Вестник Тюменской медицинской академии, Тюмень, 2002, 5, С. 124-129
35. Ахметов К.К. Функциональная морфология кожно-мышечного мешка и пищеварительной системы трематод. Монография , Павлодар, 2002, 180 с.
36. Ахметов К.К. К вопросу об эволюции структур кожно-мышечного мешка трематод // Вестник ПГУ, Павлодар, 2003, 1, С.9-15
37. Ахметов К.К. Ультраструктурная организация гастродермиса трёх видов трематод// Научный Вестник Тюменской медицинской академии, Тюмень, 2003, 4, С. 104-107
38. Ахметов К.К. Тонкая структура и гистохимические особенности отделов пищеварительной системы трематоды *Cyclocoelum mutabile* (Zeder 1800) сем. Cyclocoelidae // Биологические науки Казахстана, 2003, 1, С.42-48
39. Ахметов К.К. Тонкая организация структур кожно-мышечного мешка трематоды *Codonocephalus umigerus* (Rudolphi 1819) сем. Strigeidae// Биологические науки Казахстана, 2003, 1, С.35-41
40. Пономарев Д.В., Ахметов К.К. Планы строения трематод двух видов. Макро- и микроморфологические аспекты// Материалы междунар. конф. и III съезд паразитологического общества при РАН, Петрозаводск, 2003, Т.2, С.64-66
41. Ахметов К. Организация мускулатуры некоторых видов трематод из различных экологических и систематических групп// Поиск (Серия естеств. наук), Алматы, 2003,3, С.56-63
42. Пономарёв Д.В., Ахметов К.К. Микроморфологическая характеристика органов мужской половой системы и трофика у некоторых видов трематод // Ежегодник (выпуск 7). Межвузовский сборник научн. тр., Омск, 2003, С. 83-86, (0,5 усл. печат. листа).
43. Ахметов К.К. Ультраструктурная организация гастродермиса некоторых видов трематод// Вестник науки Казахского аграрного университета им. С. Сейфуллина, Астана, 2003, Вып.3, 10, С.17-24

ТҮРЛІ ТАКСОНОМИЯЛЫҚ ЖӘНЕ ЭКОЛОГИЯЛЫҚ ТОПТАҒЫ
ТРЕМАТОДТАРДЫҢ ТЕРІ - БҮЛШЫҚ ЕТ ҚАЛПШЫҒЫ МЕН АС
ҚОРЫТУ ЖҮЙЕСІНІҢ ҚЫЗМЕТТІК ҚҰРЫЛЫМЫ

03.00.19 – паразитология

Аталмыш ғылыми жұмыстың зерттеу мақсаты – трематодтардың жамылғы терісі мен ас қорыту жүйесінің құрылыстық қызметтік ерекшелігін және олардың түрлі дене мүшелерінде орнығуға бейімделудегі маңызын танып білу. Осындай мақсатпен 13 түрге жататын және дененің ас қорыту, қан тамырлары, зат алмасу, қарсы тұру, демалу мүшелерінде жайылмайтын трематодтың 21 түрі қарастырылды. Зерттеу үшін гистологиялық, гистохимиялық пен электронды микроскоптық әдістер пайдаланылды.

Зерттеу нәтижесінде жоғары мембрана жамылғы теріде (папил тәріздес, тікен) қалыптасатын барлық құрылымдық бөліктерді қамти отырып, трематод денесінің тегументін тұтастай жабатыны анықталды. Жоғары мембрананың тұтастай орналасуы оның қорғаныс қызметін атқаруына және эндопаразит ретіндегі трематодтар үшін маңызы бар заттардың жұтылуына байланысты. Ультракұрылымдық, микроқұрылымдық, гистохимиялық зерттеулер және қолданылған әдебиеттер нәтижесінің талдамы тегументорлық қоректену кезіндегі заттардың енуі екі түрлі тәсіл арқылы жүзеге асатынын көрсетті. Біріншісі жоғары мембрана арқылы мембраноздың өтуімен байланысты және сол мембрананың өзіне тән қасиеттерімен анықталады. Екіншісі ерітіндінің булану арқылы сіңуімен, араласуымен байланысты. Жоғары мембрана пиноцитоз бен фрагацитоздың үрдісіне күші жетпейді. Бұл – жамылғы терінің қорғаныстық қасиеттерінің болуымен тығыз байланысты.

Гликокаликс тегументтің жоғары мембранасы үшін ортақ. Тегументтің синцитиалды қабатының құрылыстық қызметтік ерекшелігі белгілі бір дәрежеде трематодтардың орнығу мекеніне қатысты болады. Стригеат бөлігіне жататын дене шектеріндегі трематодтың жайылмайтын түрінде синцитиалды қабаттың дамуы анағұрлым басым байқалады. Демалу мүшелеріндегі жайылмайтын трематодтардың цитоплазмалық қабатының күші орнығу жағдайына қарай өзгеруі мүмкін. Бірақ жалпы алғанда сөз болып отырған қабат денеге қатысты қарағанда жұқа болып келеді.

Қан тамырлары жүйесіндегі трематодтардың синцитиалды қабаты бір қалыпты дамыған және каналының көп болуына байланысты созымдылық беріктілік қасиеттері бар.

Тегумент цитондарында секреторлы тордың (клетканың) құрылымдық құрылыстық сипаты бар. Олар ГЭР-дің, митохондрияның, Гольджи аппаратының дамыған кешенінен тұрады. Негізді мембрана трематодтарда кешен жасай отырып, жұқа қабат болып төселеді. Біздің мәліметіміз бойынша не-

гізгі кешен дене мүшелеріне таралмайтын трематодтар үшін маңызды механикалық қызмет атқарады, ол мүшелерге бұлшық еттің белсенді жиырылуы тән және оларға физиологиялық түсімдер (тамақ, ауа, қан) жеткізіліп тұрады.

Трематодтардың бұлшық ет жүйесінің құрылысы, ең алдымен, трематод жайылмайтын мүшелерде экологиялық жағдайлармен анықталады және гельминттердің жүйелілігіне байланысты болып келеді. Бұлшық еттің құрылымдық көрінісі трематодтардың экология-морфологиялық топтарына тән белгінің бірі болып табылады.

Трематод шегінің эпителий астары екі түрлі болуы мүмкін. Бірінші түрі жасушалы болып келеді, ол түрлі жүйелік және экологиялық топтағы трематодтарда байқалды. Эпителийдің екінші түрі синцитиалды болады, ол трематодтардың қарастырылған түрінің басым көпшілігіне тән. Мұндай эпителийдің болуы трематодтың жүйелілік жағдайына және оның таралмайтын түріне қатысты емес. Біздің ойымызша, синцитиалды эпителий – коректену кезіндегі трематод шектері қабырғасының көрсеткіші.

Барлық трематодтар үшін ас қорытудың 2 не 3 негізгі түрі болуы тән (қуыстық, мембрана кезіндегі, ішкі клеткалық). *Strigeidae* және *Diplostomidae* тұқымдас трематодтарда ас қорыту қуысы Брандес мүшесі қуысында шектен бөлек ығыстырылған. Гастродермистің жоғары қабатында микровилла адсорбция қабатын ұлғайтады. Олардың анағұрлым белсенділігі *Strigeata* тобының «өкілдерінде» байқалды.

Пино- және фрагоцитоз гастродермиске заттардың енуінің негізгі жолы болып табылады.

Шек эпителийінде секреция мерокриналық және микроапкриналық механизмдер есебінен жүріп жатады.

Ас қорыту жүйесінің құрылымдық қызметтік құрылысы коректену ерекшеліктерімен және тегумент арқылы заттарды сіңірудің жетілуімен анықталады.

Summary

Akhmetov Kanat Kombarovich

The functional morphology of skin - muscle sack and trematod digesting system of different taxonomic and ecological group.

03.00.19 – parasitology

The aim of the research is the study of morphofunctional peculiarities of the covered tissue and trematod digesting system and their role in the processes of adaptation to the living in different host organs.

To fulfill this goal 21 types of trematods, which belong to 13 families and locate in the digesting, circulatory, secreting, immune and respiratory host systems have been studied. Histological, histochemical, and electronic microscopic methods have been used.

It is defined that apical membrane continuously covers tegument of trematod body including all morphological structures, which are formed on the protection surface. The continuous placement of the apical membrane is explained by the fact that it takes part in the substance absorption. The analysis of the results of the ultrastructural, micro morphological and histochemical researches shows that the substance entering on tegument nutrition is carried out by two ways. The first way is connected with the transmembrane through apical membrane and is defined by the quality of membrane itself. The second way is connected with the diffusing according to gradient concentrations. Apical membrane of the tegument couldn't take part in the process of pinocytosis and phagocytes. It is because of the protection qualities of the covers.

Glycocalyx at the apical membrane surface is universal for trematod tegument.

Morphofunctional peculiarities of the layer of the tegument largely depend on the trematod location features. Those types, which are located in the intestines, have more developed syncytium layer.

The power of cytoplasm layer of the tegument locating in the respiratory organs may vary depending on the habitat conditions. On the whole this layer is relatively thin to the body proportion.

Parasiting in the organs of secretion system in the conditions of aggressive environment and its influence contributes to the formation of temperately developed cytoplasm plate and is characterized by the abundance of the mitochondria in the middle layers of tegument.

As for trematod blood system the syncytium layer is temperately developed and it possesses the plasticity features at the expense of the great number of channels.

Cytons possess the morphological characteristics of secretory cells. They contain developed complexes of GER, mitochondria, Golgi apparatus.

The basal plate forming the basal complex supports the basal membrane of the trematod.

The basal complex plays a mechanical role, and it is important for the types located in the host's organs the walls of which are subjected to the contraction and there are some physiological fluids in the cavity (food, air, blood).