

Чидунчи И.Ю., Ахметов К.К.

**Исследование
ультраструктурных и
морфофункциональных
особенностей мышечной
системы трематоды
*Prosthogonimus cuneatus***

В статье рассмотрен вопрос структурно-функциональной организации мышечной системы трематод. Дается полная характеристика и анализ функциональной морфологии особенностей мышечной системы трематоды *Prosthogonimus cuneatus*. Проведен анализ материалов предыдущих исследований, статей зарубежных авторов, а также дополнительной литературы, отражающей особенности строения мускулатуры тела трематод. Выделяются и описываются характерные особенности мускулатуры тела трематод, отдельных органов и систем. Статья посвящена детальному анализу органов локализации трематод. Особое внимание уделено анализу продольной мускулатуры тела и дорсовентральных мышц.

Ключевые слова: ультраструктура, мышечный аппарат трематод, митохондрии, сарколемма, *Prosthogonimus*, тегумент, фабрициева сумка, орган локализации.

Chidunchi I.U., Ahmetov K.K.

**The research of the
ultrastructural and
morphofunctional peculiarities
of a muscular system of the
Prosthogonimus cuneatus
trematode**

The issue on the structural and functional organization of a muscular system of trematodes is considered in the article. We give a complete characterization and analysis of the functional morphology of the features of the muscular system fluke *Prosthogonimus cuneatus*. The analysis of materials of preceding researches, articles of foreign authors, as well as of additional literature, reflecting peculiarities of structure of a body musculature of trematodes, is accomplished. The characteristic peculiarities of trematodes' body musculature, separate organs and systems are singled out and described. The article is devoted to the detailed analysis of trematodes' organs of localization. Particular attention is paid to the analysis of longitudinal body musculature and dorsoventral muscles.

Key words: ultrastructure, muscular apparatus of trematodes, mitochondria, sarcolemma, *Prosthogonimus*, tegument, bursa of Fabricius, localization organ.

Чидунчи И.Ю., Ахметов К.К.

***Prosthogonimus cuneatus*
трематода бұлшық
ет жүйесінің
ультрақұрылымдық және
морфофункционалдық
ерекшіліктерін зерттеу**

Мақалада трематода бұлшық ет жүйесінің құрылымдық-функционалдық ұйымдастырылуының мәселесі қаралады. Біз бұлшықет жүйесі кездейсоқтық *Prosthogonimus cuneatus* ерекшеліктерін функционалдық морфология толық сипаттамасы және талдау береді. Алдыңғы зерттеулер, шет елдік авторлардың мақалалары, сонымен бірге трематода денесінің бұлшық еттері құрылымының ерекшеліктерін көрсететін қосымша әдебиет материалдарының сараптамасы жүргізілген. Трематода денесінің бұлшық еттері құрылымының, жеке органдар мен жүйелердің өзіндік ерекшеліктері айқындалып, сипатталады. Мақала трематодалардың локациялық органдарының толық сараптамасына арналған. Дененің бойлық бұлшық еттері және дорсовентральды бұлшық еттердің сараптамасына ерекше көңіл бөлінген.

Түйін сөздер: ультрақұрылым, трематодалардың бұлшық еттерінің аппараты, митохондриялар, сарколемма, *Prosthogonimus*, тегумент, фабриций қоржыны, локализация органы.

**ИССЛЕДОВАНИЕ
УЛЬТРАСТРУКТУРНЫХ
И МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫХ
ОСОБЕННОСТЕЙ
МЫШЕЧНОЙ
СИСТЕМЫ
ТРЕМАТОДЫ
*PROSTHO GONIMUS
CUNEATUS***

Введение

Изучение структурно-функциональной организации мышечной системы трематод является важным для понимания особенностей приспособления к конкретным условиям в органе хозяина. В связи с этим исследование особенностей мышечной системы трематод, как важного компонента кожно-мускульного мешка, давно привлекает внимание гельминтологов, поскольку, его полная картина и архитектоника позволяют обсуждать проблемы связанные с экологией паразита, поведенческие особенности, связанные с фиксацией, перефиксацией на поверхности органа хозяина, особенностями питания.

Большинство работ по организации мышечной системы трематод выполнены с использованием светооптических гистологических методик, позволяющих получать плоскостную картину структурной организации мышечных слоев и ее отдельных элементов. На основании множества, описанным образом, полученных фактов исследователи строят общие схемы двигательного аппарата тела конкретных гельминтов [1].

До настоящего времени почти нет работ связанных с исследованием ультраструктуры отдельных групп мышц тела трематод методами электронной микроскопии, по-видимому, поэтому мало обсуждаются проблемы возможностей функциональной роли тех или иных мышечных элементов в двигательной активности паразита.

Предлагаемое исследование посвящено изучению основных слоев мышечного аппарата трематоды *Prosthogonimus cuneatus* методом сканирующей электронной микроскопии и аналитическому осмыслению полученных данных.

Материал и методы исследования

Для исследования ультраструктурной организации мышечной системы были собраны трематоды *Prosthogonimus cuneatus*, семейство *Prosthogonimidae* из фабрициевой сумки молодых уток крякв (*Anas platyrhynchos*). Было собрано и зафиксировано 7 экземпляров гельминтов упомянутого вида.

Изучение ультраструктуры проводили методом трансмиссионной электронной микроскопии [2]. Ультратонкие срезы готовили по методике Б. Уикли [3].

Для этого, взятую ткань, фиксировали в забуференном 0,1 М какодилатным буфером (рН 7,4) 1,5-2,5% растворе глутарового альдегида в течение 2 часов при температуре 4°C. Далее дважды промывали какодилатным буфером (рН 7,4) по 10-15 мин., после чего постфиксировали в 1% растворе четырехоксида осмия (на 0,1 М какодилатном буфере) в течение 2 часов с последующим двукратным отмыванием какодилатным буфером (по 10-15 мин). Затем материал дегидратировали в этиловых спиртах восходящей концентрации: в 50% спирте – 15-20 мин, в 70% – оставляли на ночь, затем в 80%, 90%, 96% – по 15-20 мин в каждом, в абсолютном спирте или ацетоне – по 20-30 мин дважды.

Дегидратированные препараты заключали в смесь смол эпон-аралдит. Затем препараты переносились в свежую смесь смол для полимеризации. Полимеризацию проводили в течение 1,5-2 суток при 60°C.

Ультратонкие срезы толщиной 60-100 нм готовили на ультротоме «Ultrotome III» («ЛКВ», Швеция). Полученные срезы наносили на сетки-подложки с формваровой пленкой-подложкой и контрастировали 2% раствором уранилацетата на 50% этаноле (10-20 мин при 37°C) и цитратом свинца (от 3 до 10 мин при комнатной температуре) по E. Reynolds [4]. Полученные препараты просматривали в электронном микроскопе «JEM-100 CXII» («JEOL», Япония) с апертурной диафрагмой 25-30 мкм при ускоряющем напряжении 80 кВ [5].

Результаты исследования

Кольцевая мускулатура *P.c.* Базальная мембрана тегумента хорошо структурирована и проявляет умеренную электронную плотность. Необходимо отметить, что мышечная система кожно-мускульного мешка структурно тесно связана с базальной пластинкой тегумента. Волокнистые структуры в составе базальной пластинки, которые, вероятно, являются волокнами коллагена в основной массе ориентированы параллельно базальной мембране тегумента, подстилающей синцитиальный слой тегумента покровов. В целом волокна коллагена расположены так, что можно говорить о неплотной структуре базальной пластинки. Базальная пластинка тегумента обнаруживает слабо умеренную электронную плотность.

Сарколемма, покрывающая кольцевые мышцы представлена на электроннограммах двуслойной хорошо структурированной мембраной мембраной (рисунок 1).

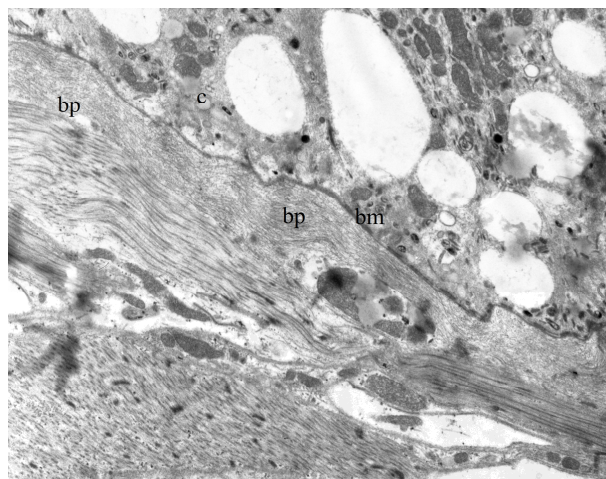


Рисунок 1 – Базальная пластинка тегумента трематоды *prosthogonimus cuneatus* (увеличение 2x8)
c – цитоплазматический слой, bm – базальная мембрана, bp – базальная пластинка

В отдельных местах мембрана образует выпячивания, в которых локализованы ядра мышечных клеток, гранулярный эндоплазматический ретикулум, гранулы гликогена. Ядра мышечных клеток имеет вытянутую и извилистую форму (рисунок 2). Митохондрии локализованы также на периферии вблизи саркоплазматического ретикулума. Митохондрии вытянутые и имеют извитую нитевидную форму. Участки саркоплазмы прилегающие к митохондриям богаты одиночными гранулами гликогена.

Кольцевые мышечные волокна, судя по данным электроннограмм, не лежат в одной плоскости, а в общем могут находиться в волнообразном удалении от базальной мембраны тегумента, в толще базальной пластинки. Это говорит о том, базальная пластинка вмещает кольцевые волокна и очень тесно связана с ней. Возможно, такая морфология кольцевых мышечных волокон может быть связана с выполняемыми в момент фиксации гельминта функциями и обеспечивает различную толщину верхнего синцитиального слоя тегумента. В тегументе исследуемой трематоды за счет цитоплазматического слоя формируются папилловидные структуры, которые могут участвовать в фиксации трематоды к поверхности органа локализации, и, воз-

можно такой более плотный контакт связан с функцией тегументального питания. Кольцевой мускулатура тела трематоды может состоять из одинарных мышечных волокон и из волокон, которые образуют пары. В случае спаренных волокон сарколеммы соседних мышечных клеток близко подходят друг к другу и почти соприкасаются между собой так, что саркоплазмы соседних клеток соединяются через десмосомы. Саркоплазма в участках прилегания богата гранулами гликогена, и, в этих областях не обнаруживаются субклеточные структуры.

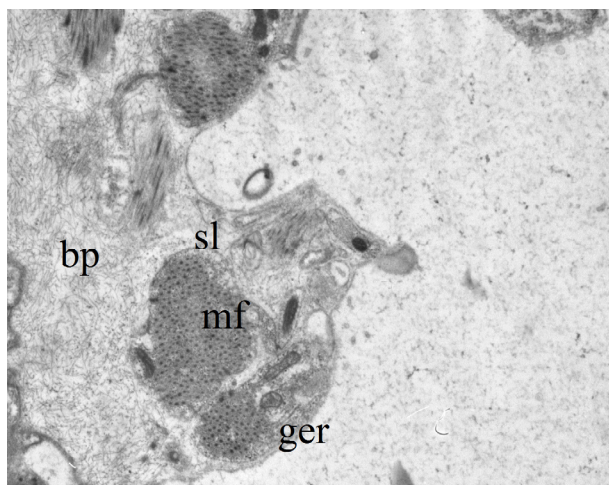


Рисунок 2 – Мышечное волокно кольцевой мускулатуры *prosthogonimus cuneatus*. (увеличение 2x8)
sl – сарколемма, mf – миофибриллы, ger – гранулярный эндоплазматический ретикулум, bp – базальная пластинка

Толстые протофибриллы расположены упорядоченно, соотношение актиновых протофибрилл к миозиновым непостоянное и составляет 1к 7-8. Кольцевые мышцы прикрепляются к базальной пластинке через полудесмосомы, что может свидетельствовать о тесном функциональном контакте двигательной (мышцы) и опорной (базальная пластинка) составляющих кожно-мышечного мешка трематоды. Возможно, именно такой функциональный блок является достаточным для обеспечения движений тела связанных с кольцевыми мышцами, учитывая, что кольцевой мускулатуры тела у гельминта очень мало. О последнем обстоятельстве можно судить по данным электронограмм.

Продольная мускулатура тела. Волокна продольной мускулатуры тела гельминта на участке плотно прилегают к волокнам кольцевой мускулатуры гельминта и волокна между собой

связаны через десмосомы (Рисунок 3). Волокна продольной мускулатуры лежат перпендикулярно волокнам кольцевой мускулатуры так, что и длинные оси нитей фибрилл кольцевых и продольных мышечных слоев лежат перпендикулярно. Толстые протофибриллы в составе мышечной клетки расположены упорядоченно. Количество миозиновых протофибрилл в клетке велико по сравнению с актиновыми протофибриллами.

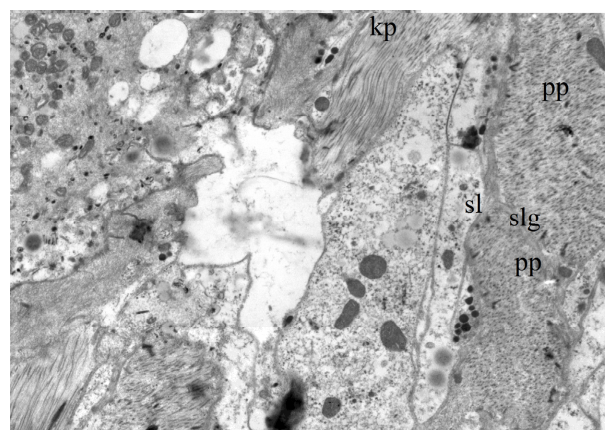


Рисунок 3 – Продольная мускулатура трематоды *prosthogonimus cuneatus*. (увеличение 2x8) Pp – клетки продольной мускулатуры, sl – сарколемма, slg – межклеточные соприкосновения, kp – кольцевая мускулатура

Волокна продольной мускулатуры непосредственно не соединены с базальной пластинкой. По-видимому, соединение с базальной пластинкой тегумента, выполняющей опорную функцию для мышечной системы гельминта, структурно и функционально осуществляется через слой кольцевой мускулатуры, либо прикрепление осуществляется только на отдельных очень компактных участках. Вероятнее всего, функционально двигательная активность кольцевых и продольных мышц сопряженная.

На поперечных ультраструктурных срезах видно, что в состав волокон продольной мускулатуры в ходят 2-3 мышечные клетки. В составе перенхимы прилегающей к внешней поверхности сарколеммы обнаруживаются гранулы гликогена, гранулы могут быть как одиночные, так и вобранные в группы.

Сарколемма мышечных клеток на электронограммах хорошо структурирована, верхний прав угол под цифрами). Сарколеммы соседних

мышечных клеток соединены между собой десмосомами. В межклеточном пространстве содержатся единичные гранулы гликогена и электронносветлый гомогенный материал.

Ядра клеток локализуются на периферии, митохондрии также приурочены к периферии в пристеночном слое саркоплазмы. На периферии мышечных клеток имеются участки саркоплазмы заполненные гранулами гликогена. При этом гранулы гликогена локализуются между фибриллярной частью клеток и ядрами так, что ядра почти прилегают к сарколемме.

Гранулярный эндоплазматический ретикулум локализован в перинуклеарной области саркоплазмы. Содержимое диктиосом гранулярного эндоплазматического ретикулума, по отношению к потоку электронов проявляет умеренную или большую чем среднюю электронную плотность. Возможно, описанные ультраструктурные особенности ГЭР показывают особенности синтеза протофибрилл в мышечной клетке. Тем более, что на электроннограммах, в этих участках обнаружены электронноплотные структуры, электронные характеристики которых совпадают с характеристиками актиновых протофибрилл.

По-видимому, синтез миозиновых протофибрилл пространственно в мышечной клетке разобщен с синтезом актиновых протофибрилл и приурочен к другим комплексам Гольджи. Содержимое диктиосом по своим электронным свойствам совпадает с таковыми миозиновых протофибрилл в мышечной клетке.

Согласно анализа электроннограмм можно говорить о том, что формирование, синтез актиновых и миозиновых протофибрилл связан с деятельностью комплексов Гольджи. Функциональные комплексы, связанные с синтезом протофибрилл обоих типов приурочены к периферийным частям мышечной клетки, иногда такие периферийные участки приобретают форму особых карманов, в которых локализованы ядро мышечной клетки, одиночные рибосомы, комплексы Гольджи. В диктиосомах последних синтезируются актиновые и миозиновые протофибриллы.

Дорсовентральные мышцы. Дорсовентральная паренхимная мускулатура гельминта отличается от кольцевых и продольных мышечных слоев кожно-мускульного мешка тем, что на электроннограммах поперечных сечений этот вид мышц выглядит развитым. В состав отдельных дорсовентральных групп мышц входит наибольшее количество мышечных клеток, в сред-

нем от 5 до 7 (Рисунок 4). Мышечные клетки в составе дорсовентрального мышечного волокна прочно соединены между собой об этом свидетельствуют многочисленные десмосомы между смежными клетками.

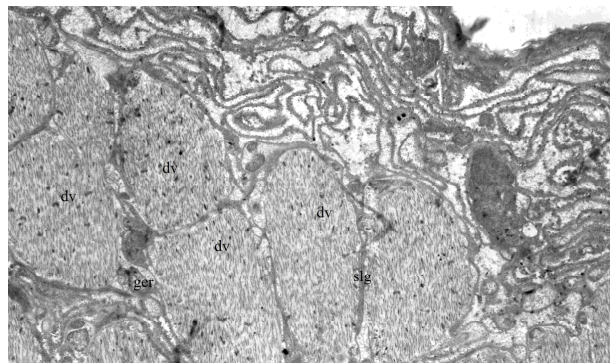


Рисунок 4 – Дорсовентральная мускулатура трематоды *prosthogonimus cuneatus*. (увеличение 2x8)
dv – дорсовентральные мышечные клетки,
slg – межклеточные соприкосновения, ger – гранулярный эндоплазматический ретикулум.

Отдельные волокна дорсовентральных мышц прикрепляются к базальной пластинке тегумента сопряжено с кольцевой и продольной мускулатурой гельминтов. Таких элементов прикрепления к опорной структуре тегумента может быть несколько, которые формируют прикрепительный комплекс спиннобрюшных мышц. В мускулатуре прослеживаются участки, напоминающие более потные структурные упаковки по типу дисков.

Ядра клеток локализуются вне протофибрилярной части мышечной клетки, в прилегающей к сарколемме плазме. Ядерный материал деконденсированный. В непосредственной близости к ядру находятся диктиосомы саркоплазматического ретикулума. В перинуклеарной области мышечной клетки локализуются и митохондрии.

Соотношение между актиновыми и миозиновыми волокнами в составе мышечных очень различна. На одну крупную протофибриллу приходится большое количество миозиновых протофибрилл.

В свободном от субклеточных структур плазменном пространстве находятся многочисленные гранулы гликогена. Гранулы гликоген сконцентрированы и в межклеточном веществе между телами мышечных клеток.

Обсуждение полученных данных

Описанная ультраструктура мышечного аппарата характерна для мышц передней, части тела на участке от переднего конца до уровня брюшной присоски трематоды, паразитирующей в ювенильном органе птиц – Фабрициевой сумке. Этот участок тела согласно Ошмарину и Егоровой (1959), Oschmarin (1958) выделен как локомоторный, двигательный отдел тела гельминта [6, 7]. И мы соглашаемся с этим утверждением, поскольку, при сборах гельминтов для фиксации наблюдали механическую активность именно этой части трематоды, при смене точки локализации в органе хозяина, то есть перефиксации.

Фабрициева сумка – мешковидный орган, относящийся к органам иммунной системы птиц, в котором отсутствуют механически твердое содержимое, активное движение жидкостей, газов и активная перистальтика. Из сказанного можно заключить о том, что трематода паразитирующая в этом органе не испытывает воздействия механических частиц, не противостоит активным физиологическим потокам, не испытывает воздействия перистальтических сокращений субстрата – мышц стенок органа хозяина.

Ранее проведенными Ахметовым (2004) исследованиями у родственного вида трематоды (*Schistogonimus rarus*) установлено, что тегумент образует папиллоподобные выросты, подобные папиллы, согласно литературным данным обнаружены и у других видов, например Wittrock (1978) описал их у трематоды *Quiqueserialis quiqueserialis* из семейства *Notocotylidae*, Фейзуллаев (1980) отметил подобные структуры, но под названием «узоры» покровов у трематод семейства *Cyclocoelidae* [8, 9, 10]. По нашему мнению, во всех вышеперечисленных случаях речь идет об одних и тех же морфологических структурах кожно-мышечного мешка трематод, которые мы, поддерживая мнение Wittrock (1978) называем папиллами тегумента [9]. Согласно анализу данных полученных авторами данных и собственных электронно-микроскопических исследований Ахметов (2004) пришел к выводу о том, что папиллы являются структурами, формируемыми синцитиальным слоем тегумента и, ограничены апикальной мембраной [8]. Функционально папиллы участвуют в прикреплении к поверхности органа локализации и имеются сведения об участии их в тегументальном питании гельминта. Нас папиллы интересуют с точки зрения их участия в фиксации трематод к поверхности органа хозяина. Ясно, что

фиксация трематод с участием папилл возможна в форме адгезии к поверхности органа хозяина. Осуществление адгезии покровов гельминта связано с созданием отрицательного давления на месте соприкосновения покровов гельминта с поверхностью органа локализации. Создание отрицательного давления невозможно без активных функций всех групп мышц тела, по-видимому, особая роль в этом принадлежит продольным и дорсовентральным группам мышц.

Для формирования папилловидных выростов наружного цитоплазматического слоя тегумента происходит при расслаблении кольцевого слоя и небольшом сокращении продольного мускулатура гельминта, это возможно ввиду сопряженной «работы» упомянутых мышц. Это подтверждается и тем, что, скорее всего продольные и кольцевые волокна прикрепляются к базальной пластинке также сопряжено. Быстрому появлению (образованию) папилловидных структур, за счет увеличения цитоплазматического слоя тегумента способствует и достаточно слабое развитие базальной пластинки тегумента и её слабая плотность. По Заварзину (1985) базальная пластинка является опорной структурой и является основой для прикрепления двигательного аппарата [11]. Поэтому слабое развитие базальной пластинки дает возможность быстро принимать форму поверхности органа локализации. Волокна коллагена в пределах базальной пластинки у изучаемого вида лежат рыхло, а сама пластинка имеет незначительную толщину на всех участках тела трематоды. Сформировавшиеся папилловидные структуры имеют грибовидную форму, и, они по-видимому, повторяют рельеф поверхности органа локализации хозяина – Фабрициевой сумки молодых птиц. После того как папилловидные структуры тегумента трематоды будут соприкоснуться с поверхностью Фабрициевой сумки более плотное прилегание их обеспечивается за счет работы (сокращений) дорсовентральной мускулатуры, которая у описываемой трематоды очень хорошо развита.

Обсуждая ультраструктурные особенности мышечных волокон разных слоев мускулатуры трематоды *P. cuneatus* можно говорить о том, что имеются отличия в зависимости от принадлежности к определенной группе, соответственно, и выполняемым функциям.

Кольцевая мускулатура трематоды имеет ультраструктурные особенности характерные для типичных клеток гладкой мускулатуры *Plathelminthes* и этим объясняется то, что тело гельминта при изъятии из хозяина активно не меняет раз-

меров в ширину (за счет сокращения кольцевой мускулатуры) и в длину, хотя сокращения длины более заметны. Вместе с тем тело гельминты остаются листовидным и в момент изъятия, более того после попадания в фиксирующий раствор оно становится сильнее сплюснутым в спиннобрюшном направлении. На ультраструктуре срезов дорсовентральных мышц прослеживаются особенности более характерные для поперечнополосатых мышц. Это более плотные участки напоминающие Z- диски поперечно-полосатых мышц. Это в свою очередь дает возможность генерировать дорсовентральным мышцам более сильные и мощные сокращения, которые и обеспечивают плотный контакт с органом локализации.

По наблюдениям Ахметов (2004), Ахметов, Ерубаета (2011) у исследованных представителей семейства *Prosthogonimidae* наружный цитоплазматический слой тегумента содержит очень много митохондрий [8, 12]. Согласно мнения авторов, последнее обстоятельство связано с обеспечением защитных свойств покровов, возможно, и с участием в тегументальном питании. В этом случае прилегание поверхности кожно-мускульного мешка трематод к поверхности органа локализации имеет жизненное значение и в смысле фиксации и в смысле питания.

Обсуждая электронно-микроскопические особенности распределения субклеточных элементов, в частности, ядра, рибосом и их комплексов, аппаратов Гольджи нужно отметить их локализацию на периферии в мышечных клетках всех слоев мускулатуры гельминта. Такая локализация клеточных элементов отмечена многими авторами у различных групп *Plathelminthes* [13, 14, 15, 16]. Наличие и структурная приуроченность к определенной области мышечных клеток упомянутых субклеточных структур может наводить о наличии специфического функционального блока.

Исследование ультраструктурных особенностей мускулатуры кожно-мышечного мешка и мышечных клеток трематоды *Prosthogonimus cuneatus* позволяет говорить о том, что мышечная система представлена гладкомышечной мускулатурой. В зависимости от отношения к конкретным слоям мышц кожно-мускульного мешка гладкомышечные клетки умеют характерные ультраструктурные особенности, которые определяются участием в выполнении определенных сократительных функций. На основе гладкой мускулатуры формируются мышечные волокна, обеспечивающие более мощные и длительные сокращения.

Литература

- 1 Ястребов М.В., Ястребова И.В. Мышечная система трематод (строение и возможные пути эволюции). – М., 2014. – 343 с. – ISBN 978-5-87317-971-8.
- 2 Карупу В.Я. Электронная микроскопия. – Киев: Вища школа, 1984. – 20-8 с.
- 3 Уикли Б. Электронная микроскопия для начинающих / Под. ред. Ю.В. Полякова. – М.: Мир, 1975. – 326 с.
- 4 Reynolds E.S., The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy // J. Cell Biology. – 1963. – № 17. – P. 208-212.
- 5 Undeen A.H., Vavra J.I. 1997. Research methods for entomopathogenic Protozoa. In: Lacey LA ed. Manual of techniques in insect pathology. – San Diego: Academic Press, 117-151.
- 6 Ошмарин П.Г., Егорова М.Н. Эколого-морфологические типы трематод // Сб. научн. Тр. Экология гельминтов. – Ярославль, 1978. – С.52-71.
- 7 Ochmarin P.G. Of the differentiation of the body trematodes into motor and genital parts and the phylogenetical age of the property // Acta veterinaria Acad. Hungaric, 1958. – Vol.8. – №3. – P. 257-263.
- 8 Ахметов К.К. Функциональная морфология кожно-мускульного мешка и пищеварительной системы трематод различных таксономических и экологических // Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. – Алматы, 2004. – 37с.
- 9 Wittrock D. Ultrastructure of the ventral papillae of Quigoseriales quigoseriales (Trematoda: Notocotylidae) // Z. Parasitenk. – 1978. – 57. – P. 145-154.
- 10 Фейзуллаев Н.А. Трематоды надсемейства Cyclocoelidae. – Баку, 1980. – 210 с.
- 11 Заварзин А.А. Основы сравнительной гистологии. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. – 400 с.
- 12 Ахметов К.К., Ерубаета Л.Ж. Особенности тегумента трематоды *Prosthogonimus cuneatus* // Материалы международной конференции «11Сатпаевские чтения». – Павлодар: ПГУ им. С. Торайгырова, 2011. – С. 65-67.
- 13 Корнева Ж.В., Давыдов В.Г., Бисерова Н.М. Морфофункциональные преобразования гладкой мускулатуры ленточных червей // Паразитология, 1998. – Т. 32. – №2. – С. 193.
- 14 Бисерова Н.М. Ультраструктурная организация сколекса и покровов стробилы *Echinobotrium typus*// Труды ЗИН АН СССР. – 1991. – С. 153-172.

15 Бсерова Н.М., Куперман Б.И. Морфофункциональная дифференциация покровных тканей цестоды *Asanthobotrium dujardini* // *Паразитология*, 1983. – Т. 17. – Вып. 5. – С. 382-390.

16 Поддубная Л.Г. Ультратонкое строение некоторых карофиллидных цестод: Автореф. дис. Канд. Биол. наук. – М., 1988. – 24 с.

References

1 Jastrebov M.V., Jastrebova I.V. Myshechnaja sistema trematod (stroenie i vozmozhnye puti jevoljucii). – М., 2014. – 343 s. – ISBN 978-5-87317-971-8.

2 Karupu V.Ja. Jelektronnaja mikroskopija. – Kiev: Vishha shkola, 1984. – 20-8 s.

3 Uikli B. Jelektronnaja mikroskopija dlja nachinajushhih / Pod. red. Ju.V. Poljakova. – М.: Mir, 1975. – 326 s.

4 Reynolds E.S., The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy // *J. Cell Biology*. – 1963. – № 17. – P. 208-212.

5 Undeen AH, Vavra JI. 1997. Research methods for entomopathogenic Protozoa. In: Lacey LA ed. Manual of techniques in insect pathology. – San Diego: Academic Press, 117-151.

6 Oshmarin P.G., Egorova M.N. Jekologo-morfologicheskie tipy trema-tod // *Sb. nauchn. Tr. Jekologija gel'mintov*. – Jaroslavl', 1978. – S.52-71.

7 Ochmarin P.G. Of the differentiation of the body trematodes into motor and genital parts and the phyllogenetical age of the property // *Acta veterinaria Acad. Hungaric*, 1958. – Vol.8. – №3. – P. 257-263.

8 Ahmetov K.K. Funkcional'naja morfologija kozhno-muskul'nogo meshka i pishhevaritel'noj sistemy trematod razlichnyh taksonomicheskikh i jekolo-gicheskikh // *Avtoreferat dissertacii na soiskanie uchenoj stepeni doktora biologicheskikh nauk*. – Almaty, 2004. – 37s.

9 Wittrock D. Ultrastructure of the ventral papillae of Quigoseriales quigoseriales (Trematoda: Notocotylidae) // *Z. Parazitenk*. – 1978. – 57. – P. 145-154.

10 Fejzullaev N.A. Trematody nadsemejstva Cyclocoelidae. – Baku, 1980. – 210 s.

11 Zavarzin A.A. Osnovy sravnitel'noj gistologii. – L.: Izd-vo LGU, 1985. – 400 s.

12 Ahmetov K.K., Erubaeva L.Zh. Osobennosti tegumenta trematody *Prosthogonimus cuneatus* // *Materialy mezhdunarodnoj konferencii «11Sat-paevskie chtenija»*. – Pavlodar: PGU im. S. Torajgyrova, 2011. – S. 65-67.

13 Korneva Zh.V., Davydov V.G., Biserova N.M. Morfofunkcional'nye preobrazovanija gladkoj muskulatury lentochnyh chervej // *Parazitologija*, 1998. – Т. 32. – №2. – S. 193.

14 Biserova N.M. Ul'trastrukturnaja organizacija skoleksa i pok-rovov strobily *Echinobotrium typus*// *Trudy ZIN AN SSSR*. – 1991. – S. 153-172.

15 Bserova N.M., Kuperman B.I. Morfofunkcional'naja differenciacija pokrovnyh tkanej cestody *Asanthobotrium dujardini* // *Parazitologija*, 1983. – Т. 17. – Вып. 5. – С. 382-390.

16 Поддубная Л.Г. Ультратонкое строение некоторых карофиллидных цестод: Автореф. дис. Канд. Биол. наук. – М., 1988. – 24 с.