Научная статья

УДК 576.89:591.69-9:611.3

https://doi.org/10.31016/1998-8435-2022-16-3-263-273

# Пищеварительная система гепатотрематоды *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* Ejsmont, 1932 (Plathelminthes, Trematoda): морфофункциональная организация, гистологические и гистохимические особенности к адаптивной специализации

**Наталья Сергеевна Маниковская [1], Любовь Васильевна Начева [2]**

[1] Кемеровский государственный университет, Кемерово, Россия

[2] Кемеровский государственный медицинский университет Минздрава России, Кемерово, Россия

[1] manikovskaya_ns@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-6915-3115

[2] nacheva.48@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-3148-8788

**Аннотация**

**Цель исследований** – изучить морфофункциональную организацию, гистологические и гистохимические особенности пищеварительной системы мариты *Parafasciolopsis fasciolaemorpha*, обеспечивающих адаптацию к паразитированию в эндостации – печени *Alces alces*.

**Материалы и методы.** Материалом служили половозрелые трематоды *P. fasciolaemorpha* (Ejsmont, 1932), собранные из желчных протоков печени *Alces alces*. Мариты фиксировали в 70 и 80%-ных спиртах, спирт-формалине по Шафферу в соотношении 1 : 9 и 10%-ном нейтральном формалине. Гистологические окраски: гематоксилин и эозин и по методу Маллори с последующей докраской ядер литиевым кармином Орта. Гистохимические окраски: сулема-бромфеноловый синий (БФС) по Бонхегу, ШИК-реакция по Мак-Манусу с докраской ядер гемалауном Майера, альциановый синий (АС) по Стидмену и Моури (pH 3,0 и 2,2) и толуидиновый синий (ТС) (pH 2,0-5,0).

**Результаты и обсуждение**. *P. fasciolaemorpha* (Ejsmont, 1932) является наиболее патогенным гепатопаразитом *Alces alces* L. Изучение особенностей морфологической организации пищеварительной системы как одной из пограничных систем организма паразита выявило ряд особенностей: мышцы крупной ротовой присоски содержат много суммарных белков, что подтверждается интенсивной бромфенолофилией; в толще стенки присоски располагаются мелкие секреторные клетки и нейросекреторные клетки с обильно альциано- и толуидинофильной вакуолизированной цитоплазмой; наличие одиночных и расположенных группой пищеварительных желез в паренхиме в месте перехода префаринкса в фаринкс и на границе между фаринксом и пищеводом; в апикальной части эпителия кишечника образуется «щеточная кайма», тонкие микроворсинки которой способствуют увеличению рабочей поверхности пристеночного пищеварения у *P. fasciolaemorpha*, усиливая трофические процессы гельминта для выживания в организме хозяина. Выявленные гистологические и гистохимические особенности пищеварительной системы *P. fasciolaemorpha* могут рассматриваться как примеры адаптивной специализации в месте эндостации.

**Ключевые слова:** паразиты, зоонозы, лось, печень, трематоды, *Parafasciolopsis fasciolaemorpha*

**Прозрачность финансовой деятельности:** никто из авторов не имеет финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

**Конфликт интересов отсутствует**

**Для цитирования**: *Маниковская Н. С., Начева Л. В.* Пищеварительная система гепатотрематоды *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* Ejsmont, 1932 (Plathelminthes, Trematoda): морфофункциональная организация, гистологические и гистохимические особенности к адаптивной специализации // Российский паразитологический журнал. 2022. Т. 16. № 3. С. 263–273.

https://doi.org/10.31016/1998-8435-2022-16-3-263–273

© Маниковская Н. С., Начева Л. В., 2022

Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0 License.
The content is available under Creative Commons Attribution 4.0 License.

Original article

# Digestive system of the hepatotrematode *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* Ejsmont, 1932 (Plathelminthes, Trematoda): morphofunctional organization, histological and histochemical features to adaptive specialization

**Natalya S. Manikovskaya [1], Lyubov V. Nacheva [2]**

[1] Kemerovo State University, Kemerovo, Russia

[2] Kemerovo State Medical University of the Russian Ministry of Health, Kemerovo, Russia

[1] manikovskaya_ns@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-6915-3115

[2] nacheva.48@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-3148-8788

**Abstract**

**The purpose of the research** is to study the morphofunctional organization, histological and histochemical features of the digestive system of the marita *Parafasciolopsis fasciolaemorpha*, which provide adaptation to parasitism in the endostasis – the liver *Alces alces*.

**Materials and methods**. Mature specimens of the trematode *P. fasciolaemorpha* (Ejsmont, 1932) collected from the bile ducts of the *Alces alces* liver served as the material. Maritas were fixed in 70 and 80% alcohols, Schaffer alcohol-formalin 1 : 9, and 10% neutral formalin. Histological stains: with hematoxylin-eosin and by the Mallory method, followed by additional staining of the nuclei with Orta lithium carmine. Histochemical stains: sublimate-bromophenol blue according to Bonheg, Schick reaction according to McManus with additional staining of nuclei with Mayer's hemalaune, alcian blue according to Steedman and Mowry (pH 3.0 and 2.2) and toluidine blue (pH 2.0-5.0).

**Results and discussion**. *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* (Ejsmont, 1932) is the most pathogenic hepatoparasite of *Alces alces* L. The study of the features of the morphological organization of the digestive system as one of the border systems of the organism of the parasite revealed a number of features: the muscles of the large oral sucker contain many total proteins, which is confirmed by intense bromophenolophilia; in the thickness of the sucker wall there are small secretory cells and neurosecretory cells with abundant alcian- and toluidinophilic vacuolated cytoplasm; the presence of single and grouped digestive glands located in the parenchyma at the junction of the prepharynx to the pharynx, and on the border between the pharynx and the esophagus; in the apical part of the intestinal epithelium, a "brush border" is formed, the thin microvilli of which contribute to an increase in the working surface of parietal digestion in *P. fasciolaemorpha*, enhancing the trophic processes of the helminth to survive in the body owner. The revealed histological and histochemical features of the parafasciolopsis digestive system can be considered as examples of adaptive specialization at the site of endostasis.

**Keywords**: parasites, zoonoses, elk, liver, trematodes, *Parafasciolopsis fasciolaemorpha*

**Financial Disclosure**: none of the authors has financial interest in the submitted materials or methods.

**There is no conflict of interests**

**For citation**: Manikovskaya N. S., Nacheva L. V. Digestive system of the hepatotrematode *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* Ejsmont, 1932 (Plathelminthes, Trematoda): morphofunctional organization, histological and histochemical features to adaptive specialization. *Rossiyskiy parazitologicheskiy zhurnal = Russian Journal of Parasitology*. 2022; 16(3): 263–273. (In Russ.).

https://doi.org/10.31016/1998-8435-2022-16-3-263-273

© Manikovskaya N. S., Nacheva L. V., 2022

## Введение

Трематода *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* (Ejsmont, 1932) (сем. Fasciolidae Railliet, 1895) – это гельминт листовидной или ланцетовидной формы, имеющий следующие морфометрические показатели: длина от 2,0±0,15 до 5,3±0,09 мм и ширина от 0,7±0,02 до 2,2±0,05 мм [4, 13].

*P. fasciolaemorpha* – это гепатопаразит лосей, оленей и косуль. Парафасциолопсоз наиболее часто встречается у лосей (*Alces alces* L.), в популяции которых поражается до 57–90% особей [1, 3, 25, 28]. Интенсивность инвазии может составлять от 3–4 тыс. до 22–38 тыс. паразитов в печени одного животного [4, 13], а иногда – и до 114 800 экз. [2].

Изучение гельминтофауны лосей в некоторых регионах РФ и ряда соседних стран (Польши, Беларуси, Латвии и др.) показало, что она включает до 12-19 и более видов гельминтов [12, 26]. При этом *P. fasciolaemorpha* является не только облигатным и доминантным паразитом лосей, но считается одним из их самых патогенных гельминтов, способным вызвать их гибель [22]. У оленей и косуль, в отличие от лося, показатели численности паразита в сотни раз ниже (ИИ от 2 до 14 экз., в среднем 9,5 экз.) [1, 3], что позволяет в данном случае отнести *P. fasciolaemorpha* к видам-субдоминантам [1], и указывает на отсутствие специфичной гостальности по отношению к этим млекопитающим.

Столь высокая инвазия лосей объясняется рядом причин:

1) благоприятными условиями циркуляции паразита в экосистемах: наличие водоемов с богатой растительностью, количество осадков;
2) благоприятными условиями для развития промежуточного хозяина – роговой катушки – *Planorbarius corneus*, высокая плотность которой наблюдается в пойменных водоемах с зарослями макрофитов [3];
3) высокой плодовитостью марит: среднее число яиц составляет 9,9±1,6 экз. [14] и, как следствие, высоким биологическим загрязнением окружающей среды яйцами гельминта;
4) высокой плотностью популяции дефинитивных хозяев – лосей [3].

Заражение диких жвачных происходит посредством заглатывания адолескариев *P. fasciolaemorpha* при питье воды или поедании водно-болотного растительного корма из непроточных, хорошо прогреваемых водоемов. Гистопатологическое исследование образцов печени выявило фиброз, разрастание желчных протоков, перихолангит, отложения камней в желчных протоках и другие заметные гистологические изменения в ткани печени, которые могут вызывать печеночные трематоды [24]. Масса печени может увеличиваться с 2–6 кг (в норме) до 75 кг, что является следствием суперинвазии; количество тяжелых патологических поражений увеличивается с интенсивностью заражения [8, 27]. Помимо этого, существует возрастная вариативность к заболеванию: лоси старше 6 лет поражаются чаще – до 80%, тогда как молодняк – около 42% [4].

Морфология и гистохимия *P. fasciolaemorpha* считаются мало изученными. Некоторые вопросы морфофизиологических адаптаций были описаны ранее при изучении взаимоотношений в системе «паразит-хозяин» при других трематодозах [6, 8–10, 15, 18]. Исследования показали, что микроморфологические адаптации гельминта к паразитированию в определенной эндостации хозяина обеспечиваются, прежде всего, его питанием и особенностями пищеварительной системы, и, как следствие, способствует формированию самой системы «паразит-хозяин».

Цель наших исследований – изучить морфофункциональную организацию, гистологические и гистохимические особенности пищеварительной системы мариты *P. fasciolaemorpha*, обеспечивающих адаптацию к паразитированию в эндостации – печени лося.

## Материалы и методы

Для работы были взяты зрелые *P. fasciolaemorpha* (Ejsmont, 1932), паразитирующие в желчных протоках печени лосей. Именно эта локализация *P. fasciolaemorpha* в организме хозяина дает возможность условно относить паразита к группе гепатотрематод [19]. Мариты фиксировали в 70 и 80%-ных спиртах, спирт-формалине по Шафферу в соотношении 1 : 9 и 10%-ном нейтральном формалине. Срезы толщиной 5–7 мкм окрашивали гематоксилином и эозином и по основному методу Маллори с последующей докраской ядер литиевым кармином Орта. Для выявления белков применяли метод сулема-бромфеноловый синий (БФС) по Бонхегу. Для определения гликогена и мукопротеидов проводили ШИК-реакцию по Мак-Манусу с докраской ядер гемалауном Майера. Гексозаминогликаны определяли окраской альциановым

синим (АС) по Стидмену и Моури при pH 3,0 и 2,2 и окраской толуидиновым синим (ТС) при pH 2,0–5,0.

## Результаты и обсуждение

После заражения ювенильные особи *P. fasciolaemorpha* мигрируют в желчные протоки и, в отличие от фасциол, не проникают в паренхиму печени диких жвачных [27]. В фиксации зрелых паразитов в желчных протоках участвуют присоски и шипики, покрывающие тегумент гельминта [5]. Как и многие другие гепатотрематоды, имеющие небольшие размеры (описторхи, меторхи, дикроцелии, клонорхи) [15], *P. fasciolaemorpha* характеризуется наличием двух присосок, довольно крупных относительно размеров тела самого гельминта. Присоски являются не только органами прикрепления, но и, за счет сокращения или расслабления мышц, обеспечивают паразиту возможность относительного передвижения в эндостации, а ротовая присоска, кроме того, участвует в захвате пищи, что подтверждается изменчивостью диаметра присосок на ряде гистологических срезов.

При окраске БФС наблюдается интенсивная бромфенолофилия мышц присосок, что указывает на большое содержание суммарных белков, в том числе и сократительного типа [5], а также на участие в адгезивных процессах [20]. В брюшной присоске при ШИК-реакции отмечается высокое содержание мелких гликогеновых гранул (рис. 1), которые, как известно, представляют собой резерв углеводов, используемых в качестве первичного источника энергии, реализуемых паразитом в виде фиксации в желчных протоках печени лосей.

Изнутри ротовая присоска имеет тегументальную выстилку, отличающуюся наличием на поверхности небольших плоских папилл. В толще стенки присоски лежат мелкие секреторные клетки округлой формы, характеризующиеся обильной вакуолизацией цитоплазмы, подтверждаемой различными гистохимическими окрасками, особенно в реакции с БФС (рис. 2) [8].

Мы полагаем, что клетки выделяют в просвет присоски секрет, который помогает её взаимодействию с тканью хозяина, а также обеспечивает начальный этап процесса переваривания углеводов за счет адгезии [10].

За ротовой присоской следует узкий короткий префаринкс длиной 0,15–0,33 мм, который

**Рис. 1.** Брюшная присоска *P. fasciolaemorpha*:
БП – брюшная присоска, ПБП – полость брюшной присоски, ПХ – паренхима (микрофото, увел. 7 × 20; окраска по Маллори)

[**Fig. 1.** Abdominal sucker *P. fasciolaemorpha*:
BP – ventral sucker; PBP – cavity of the ventral sucker; PH – parenchyma (microphoto, 7 × 20; Mallory coloring]

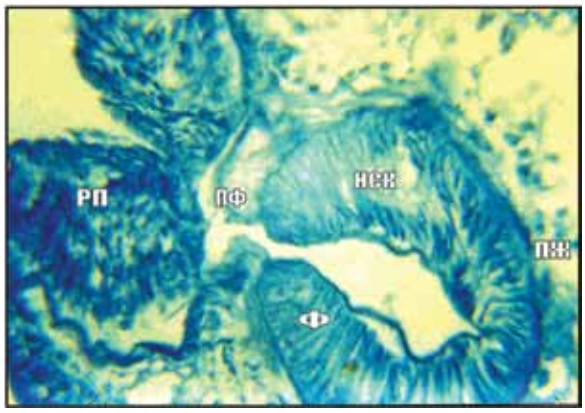


**Рис. 2.** Начальные отделы пищеварительной системы *P. fasciolaemorpha*:
РП – ротовая присоска; ПФ – префаринкс; Ф – фаринкс; ПЖ – пищеварительные железы;
НСК – нейросекреторные клетки (микрофото, увел. 7 × 40; окраска БФС по Бонхегу)

[**Fig. 2.** The initial sections of the digestive system of *P. fasciolaemorpha*:
RP – oral sucker; PF – prefarinks; F – farinks;
PG – digestive glands, NSC – neurosecretory cells (microphoto, 7 × 40; BFS staining according to Bonheg)]

ведет в округло-овальный фаринкс длиной 0,174–0,250 мм и шириной 0,140–0,237 мм (см. рис. 2). Покрывающая префаринкс и фаринкс слизистая оболочка проявляет бромфеноло-, толуидинофилию и альцианофилию [6]. Это является свидетельством того, что слизистая оболочка в начальных отделах пищеварительной системы парафасциолопсиса инициирует процесс адаптации в эндостации хозяина. В месте перехода префаринкса в фаринкс среди

паренхимных клеток в небольшом количестве располагаются мелкие одиночные железистые клетки колбообразной формы с вакуолизированной цитоплазмой и крупным ядром, что служит свидетельством активной экспрессии генов в них, и, как следствие, доказательством их секреторной деятельности [6].

В толще стенок присосок и фаринкса нами обнаружены нейросекреторные клетки овальной формы с небольшим ядром и вакуолизированной по периферии цитоплазмой (рис. 3) [5, 6]. Наличие нейросекреторных клеток указывает на инициативную и нейрогуморальную роль присосок и фаринкса в процессах взаимоадаптации с тканью хозяина.

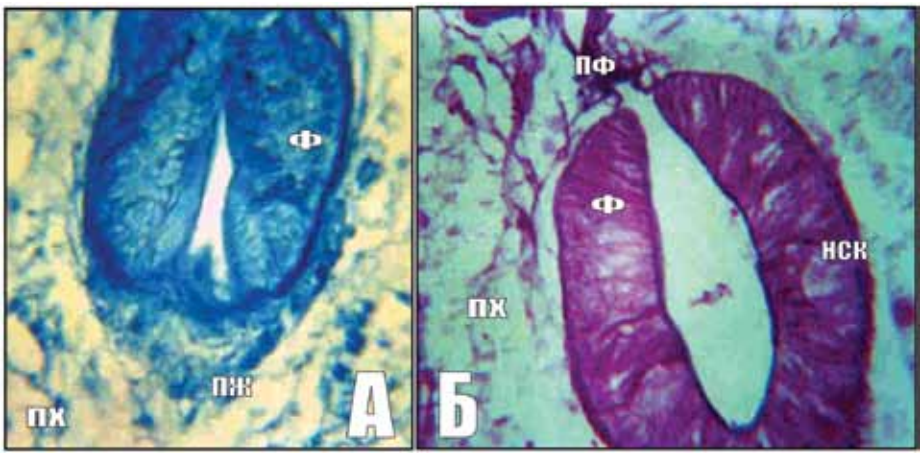


**Рис. 3. А, Б.** Передние отделы пищеварительной системы *P. fasciolaemorpha*:
ПФ – префаринкс; Ф – фаринкс; ПХ – паренхима; ПЖ – пищеварительные железы;
НСК – нейросекреторные клетки
(микрофото, увел. 7 × 40, окраска БФС по Бонхегу (А), окраска по Маллори (Б)

**[Fig. 3. A, B.** Anterior parts of the digestive system of *P. fasciolaemorpha*:
PF – prepharynx; F – pharynx; PH – parenchyma; PZh – digestive glands;
NSC – neurosecretory cells (microphoto, 7 × 40, BFS stain by Bonheg (A), Mallory stain (B)]

Пищевод прямой длиной около 0,30±0,03 мм, имеет слизистую оболочку, интенсивно окрашивающуюся БФС, ТС и ШИК-реакцией. В паренхиме, в месте перехода фаринкса в пищевод, лежат небольшие группы секреторных клеток, которые, как мы полагаем, являются пищеварительными железами [5, 8]. Ядра секреторных клеток крупные, базофильные. Границ между выводными протоками клеток в световой микроскоп нам обнаружить не удалось, однако, мы полагаем, что не исключено наличие общего выводного протока этой группы клеток, который открывается в полость пищевода [6].

Кишечные стволы прямые и сравнительно тонкие, без ответвлений и дивертикулов. Они тянутся от пищевода билатерально и доходят практически до заднего конца тела, где слепо заканчиваются. В эпителии стенки кишечника можно выделить апикальную и базальную части в соотношении по высоте 2–2,5 (рис. 4). При окраске БФС по Бонхегу четко определяется темно-синее окрашивание базальной части и синее – апикальной микроворсинчатой части, что свидетельствует о содержании в этих структурах кишечника большого количества суммарных белков.

Апикальная часть эпителиальной выстилки кишечника *P. fasciolaemorpha* представлена тонкими микроворсинками, образующими негустую щеточную кайму (рис. 4). В базальной части клеток на разном уровне, в «шахматном порядке», лежат крупные ядра. Кроме того, цитоплазма в этой части содержит большое количество вакуолей, проявляющих положительную ШИК-окраску. Цитоплазма апикальной части имеет более слабую ШИК-окраску. В то же время, на конце микроворсинок, обращенном в просвет кишечника, отмечается сильное окрашивание при ШИК-реакции, что в совокупности с бромфенолофилией свидетельствует о том, что вещества, локализованные на апикальном конце микроворсинок, имеют гликопротеиновую природу

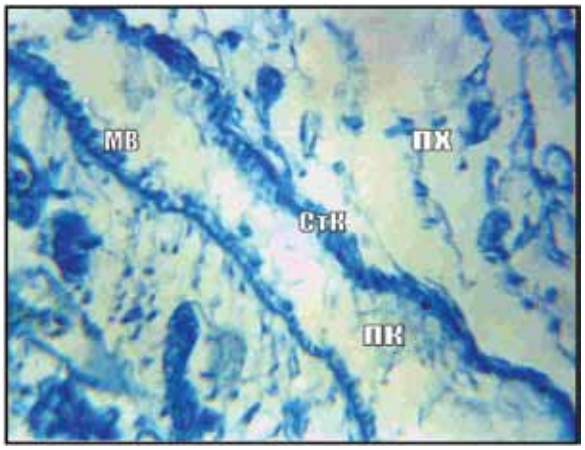


**Рис. 4.** Фрагмент кишечника *P. fasciolaemorpha*: СтК – стенка кишечника; МВ – микроворсинки; ПК – полость кишечника; ПХ – паренхима (микрофото, увел. 7 × 40, окраска БФС по Бонхегу)

**[Fig. 4.** A fragment of the intestine of *P. fasciolaemorpha*: StK – intestinal wall; MV – microvilli; IC – intestinal cavity; PH - parenchyma (microphoto, 7 × 40, BFS staining according to Bonheg]

(табл.). Базальная мембрана кишечного эпителия при окраске по методу Маллори приобретает голубой цвет, что говорит о ее коллагеновой основе [17].

Из таблицы видно, что практически все органы и ткани пищеварительной системы *P. fasciolaemorpha* показывают насыщенную окраску, особенно БФС, что может быть обусловлено образованием белок-полисахаридного комплекса, так как некоторые кислые мукополисахариды (гепарин, гепарин-моносульфат) при соединении с белком проявляют свойства антикоагулянтов. Наличие незначительного количества эритроцитов крови хозяина может быть косвенным доказательством того, что кровь в кишечнике паразита не сворачивается, а постепенно лизируется его ферментами. В тоже время, содержание в эпителии кишечника кислых белков в комплексе с кислыми углеводами придает клеткам устойчивость к химическому воздействию крови хозяина [5, 8, 11]. Со стороны паренхимы к кишечной стенке примыкают клетки – энтеротрофоциты, которые выражены слабо, имеют вытянутую в ширину форму и светлую вакуолизированную цитоплазму [11].

Пищеварение у *P. fasciolaemorpha* преимущественно носит пристеночный характер. Вблизи микроворсинок образуется комплекс пищевого материала, расщепляющийся под действием ферментов, выделяемых энтероцитами [10, 16, 21]. Клетки кишечного эпителия функционируют по типу микроапокриновой секреции. Полостное пищеварение встречается только на некоторых участках [8].

Выявленные морфологические и гистологические особенности и некоторые гистохимические показатели реактивности пищеварительной системы *P. fasciolaemorpha*

Таблица [Table]

**Сравнительный анализ некоторых гистохимических реакций органов пищеварительной системы *Parafasciolopsis fasciolaemorpha***

**[Comparative analysis of some histochemical reactions of the digestive system *Parafasciolopsis fasciolaemorpha*]**

| Тканевые системы [Tissue systems] | | Гистохимические красители [Histochemical stains] | |
|---|---|---|---|
| | | ШИК-реакция [PAS reaction] | БФС [BFS] |
| Ротовая присоска [oral sucker] | Выстилка [Lining] | ++± | ++ |
| | Мышцы [Muscles] | +++ | +++ |
| | Нейросекреторные клетки [Neurosecretory cells] | +++ | +++ |
| Префаринкс [Prepharynx] | | +± | ++ |
| Фаринкс [Pharynx] | | ++ | ++ |
| Пищевод [Esophagus] | | ++ | + |
| Кишечник [Intestines] | апикальная часть [apical part] | +/+++ | ++ |
| | базальная часть [basal part] | ++ | +++ |
| | базальная мембрана [basement membrane] | +++ | ++ |
| | энтеротрофоциты [enterotrophocytes] | ++± | ++ |

*Примечание: «+» – интенсивность окраски*

*[Note: "+" – color intensity]*

указывают на то, что паразит имеет приспособительные возможности к существованию в своей эндостации. Питание трематоды осуществляется доступными веществами, которые образуются в ходе разнообразных метаболических реакций хозяина. Прежде всего, в печени хозяина происходит превращение глюкозы в гликоген, который депонируется [15, 23]. Глюкозу из печени легко всасывает паразит, и в кишечнике в ходе пристеночного пищеварения этот мономер проникает в его организм и образует специфический для гельминта гликоген, который накапливается в паренхиме и мышцах как трофический материал [15, 16]. Кроме этого, для трематод характерна клептомимикрия, то есть, используя эндостацию, гельминт может всасывать и другие вещества – «воровать» у хозяина микроэлементы, гормоны, витамины, аминокислоты, что косвенно подтверждается выраженной бромфенолофилией, толуидинофилией и положительной ШИК-реакцией в органах пищеварения парафасциолопсиса.

## Заключение

Морфофункциональные, гистологические и гистохимические исследования пищеварительной системы зрелых особей *P. fasciolaemorpha* выявили следующие особенности адаптивной специализации паразита в месте локализации в хозяине:

1) мышцы крупной ротовой присоски проявляют интенсивную бромфенолофилию, что указывает на наличие суммарных белков, включая сократительного типа белки; в толще присоски располагаются мелкие секреторные и нейросекреторные клетки с вакуолизированной альциано-, толуидино- и бромфенолофильной цитоплазмой, что может служить доказательством участия присоски в адгезии с пищевым субстратом и начальных стадиях пищеварительного процесса, а также в инициации и нейрорегуляции взаимоадаптации в системе «паразит-хозяин».

2) пищеварительные железы и секреторные клетки имеют разную форму и размеры и располагаются как одиночно, так и группами; одиночное расположение мелких железистых колбообразных клеток наблюдается в паренхиме в месте перехода префаринкса в фаринкс, а на участке перехода фаринкса в пищевод встречаются небольшие железы из группы секреторных клеток; цитоплазма железистых клеток проявляет бромфенолофилию, альцианофилию и толуидинофилию, содержит крупные ядра, что служит свидетельством активной экспрессии в них генов, и, как следствие, доказательством их секреторной деятельности.

3) кишечник выстлан эпителием, при этом его апикальная часть представлена тонкими микроворсинками, а базальная – содержит ядра и сетевидную цитоплазму; эпителий отграничен от паренхимы базальной мембраной, имеющей коллагеновую природу; интенсивная бромфенолофилия и толуидинофилия, проявляющаяся на апикальном конце микроворсинок, указывает на скопления гликопротеинов и участие в расщеплении пищи, а также в усилении устойчивости энтероцитов к антигенному воздействию хозяина; энтероциты функционируют по типу микроапокриновой секреции, а пищеварение носит в основном пристеночный характер; наличие микроворсинок в апикальной части эпителия кишечника увеличивает площадь рабочей поверхности и ускоряет процессы пристеночного пищеварения, усиливая трофические процессы гельминта для выживания в организме хозяина, что помогает паразитам маленьких размеров адаптироваться в эндостации.

## Список источников

1. *Бреславцев С. А., Ромашов Б. В.* Особенности распространения и морфологическая изменчивость трематоды *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* (Trematoda, Fasciolidae) в природных условиях Воронежской области // «Инновационные технологии и технические средства для АПК»: материалы Международной научно-практической конференции молодых ученых и специалистов. 2016. С. 164-167.

2. *Казлаускас Ю., Шлейкус П. Parafasciolopsis fasciolaemorpha* Ejsmont, 1932 у лосей Литовской ССР // Acta parasitologica Lithuanica, 1962. Вып. 4. С. 193-194.

3. *Кошеваров Н. И., Архипов И. А.* Распространение *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* Ejsmont, 1932 у жвачных животных в Нечерноземье Российской Федерации // «Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями»: материалы научной конференции. 2013. Вып. 14. С. 171-173.

4. *Литвинов В. Ф.* Паразитоценозы диких животных. Минск: БГТУ, 2007. 582 с.

5. *Маниковская Н. С.* Морфофункциональные особенности пищеварительной системы трематод при формировании системы «паразит-хозяин»: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.19. М., 2005. 24 с.

6. *Маниковская Н. С.* Функциональная морфология пищеварительных желез некоторых гепатотрематод (Plathelminthes, Trematoda) // Медико-биологические проблемы: сборник научных трудов. Кемерово-Москва, 2010. Вып. 17. С. 30-31.

7. *Маниковская Н. С.* Энтероцит – универсальная морфофункциональная единица кишечника трематод // Медицина в Кузбассе. 2003. № S1. С. 34.

8. *Маниковская Н. С., Начева Л. В.* Адаптивная специализация пищеварительной системы энтеротрематод при паразитировании у разных таксономических хозяев // «Актуальные медико-биологические проблемы паразитологии»: Материалы Межрегиональной научно-практической конференции с международным участием, посвящённой 60-летию кафедры биологии с основами генетики и паразитологии и 90-летию со дня рождения доктора биологических наук, профессора Евгения Дмитриевича Логачёва. 2016. С. 80-89.

9. *Маниковская Н. С., Сас И. А., Романенко Ю. А.* Морфо-экологический анализ пищеварительной системы некоторых трематод, обитающих в кишечнике // Вестник Российского государственного медицинского университета. 2011. № S1. С. 176.

10. *Маниковская Н. С. Сумбаев Е. А.* Функциональная морфология взаимоотношений в системе «паразит-хозяин» на разных стадиях онтогенеза гепатотрематод // Медицина в Кузбассе. 2010. Т. 9. № 1. С. 40-42.

11. *Маниковская Н. С., Начева Л. В.* Морфоэкологическая характеристика кишечника трематод // «Проблемы медицины и биологии»: Материалы Всероссийской научной конференции-семинара, посвященной 275-летию Российской Академии Наук. 1999. С. 131.

12. *Масленникова О. В.* Плодовитость трематод *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* на севере Нечерноземья // «Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями»: сборник научных статей по материалам Международной научной конференции. 2020. № 21. С. 223-228.

13. *Масленникова О.В., Панова С. В.* Морфологическая характеристика трематод *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* (Ejsmont, 1932) // Международный журнал экспериментального образования. 2015. № 8-1. С. 82-83.

14. *Масленникова О. В., Шихова Т. Г., Панкратов А. П.* Влияние экологических факторов на зараженность лося (*Alces alces*) трематодами на территории Вятского бассейна // Зоологический журнал. 2019. Т. 98. № 5. С. 578-587.

15. *Начева Л. В.* Морфоэкологический анализ и эволюционная динамика тканевых систем трематод, реактивность их органов и тканей при действии антигельминтиков: автореф. дис.… д-ра биол. наук: 03.00.20. М., 1993. 57 с.

16. *Начева Л. В., Маниковская Н. С.* Сравнительная морфофункциональная характеристика щеточной каймы кишечника трематод разных эндостаций // «Медико-биологические проблемы»: сборник научных трудов. Кемерово-Москва, 2002. С. 14-18.

17. *Начева Л. В., Маниковская Н. С.* Энтероцит как морфофункциональная единица эпителия кишечника трематод разных эндостаций // «Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями»: Материалы научной конференции. 2009. № 10. С. 277-279.

18. *Начева Л. В., Воробьева Е. И.* Функциональная морфология взаимоотношений в системе «паразит-хозяин» при эуритрематозе // Гистологические и гистохимические исследования. Кемерово-Москва, 2007. С. 32.

19. *Ошмарин П. Г.* К изучению специфической экологии гельминтов. ДВфил. АН СССР. Владивосток, 1959. 111 с.

20. *Перминов А. А., Воробьева Е. И.* Морфоэкологические особенности адгезии между гельминтом и хозяином в зависимости от эндостации паразитирования // «Медико-биологические проблемы»: сборник научных трудов. Кемерово, 1995. С. 26-27.

21. *Уголев А. М.* Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций: Элементы современного функционализма. Л.: Наука, 1985. 544 с.

22. *Шалдыбин Л. С.* Гельминтофауна промысловых зверей Мордовского государственного заповедника: дис. … канд. биол. наук. М., 1951. С. 38-121.

23. *Шишова-Касаточкина О. А.* Биохимические аспекты взаимоотношений гельминта и хозяина (обмен белков, витаминов и стероидов в процессах паразитирования). М.: Наука, 1979. 280 с.

24. *Bergmane B., Bērziņa D., Visocka A.* Histopathological changes in liver of elks with Parafasciolopsis fasciolaemorpha invasion.

Research for Rural Development 2019. Annual 25th International Scientific Conference Proceedings (online resource), Latvia Univ. of Life Sciences and Technologies, Jelgava (Latvia). International Scientific Conference: Research for Rural Development 2019; 25, Jelgava (Latvia), 15–17 May 2019; 262–264. https://doi.org/10.22616/rrd.25.2019.040

25. *Filip K. J., Pyziel A. M, Demiaszkiewicz A. W.* A massive invasion of Parafasciolopsis fasciolaemorpha in elk (*Alces alces*) in Lublin Province, Poland. Ann Parasitol. 2016;62 (2): 107-110. https://doi.org/10.17420/ap6202.40

26. *Filip-Hutsch K., Czopowicz M., Barc A., Demiaszkiewicz A. W.* Gastrointestinal Helminths of a European Moose Population in Poland. Pathogens. 2021 Apr 11; 10 (4): 456. https://doi.org/10.3390/pathogens10040456.

27. *Filip-Hutsch K., Tomasz H., Kolasa S., Demiaszkiewicz A. W.* First Description of Histopathological Lesions associated with a Fatal Infection of Moose (*Alces Alces*) with the Liver Fluke Parafasciolopsis Fasciolaemorpha Ejsmont, 1932. Journal of Veterinary Research 63 (4). https://doi.org/10.2478/jvetres-2019-0068

28. *Mehlhorn H. Parafasciolopsis fasciolaemorpha*. In: *Mehlhorn H.* (eds) Encyclopedia of Parasitology. 2016. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-662-43978-4_4151

Статья поступила в редакцию 28.07.2022; принята к публикации 15.08.2022

*Об авторах:*

**Маниковская Наталья Сергеевна**, Кемеровский государственный университет (650000, г. Кемерово, Красная, 6), г. Кемерово, Россия, кандидат биологических наук, доцент, ORCID ID: 0000-0002-6915-3115, manikovskaya_ns@mail.ru

**Начева Любовь Васильевна**, Кемеровский государственный медицинский университет (650056, г. Кемерово, ул. Ворошилова, 22а 85), г. Кемерово, Россия, доктор биологических наук, профессор, ORCID ID: 0000-0002-3148-8788, nacheva.48@mail.ru

*Вклад соавторов*:

**Маниковская Наталья Сергеевна** – идея, обзор и анализ литературных данных по гепатотрематоде *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* Ejsmont, 1932; написание и оформление статьи; осуществление технической части – гистологические и гистохимические методы окраски препаратов, их микроскопия; обобщение и систематизация полученных данных, формирование выводов.

**Начева Любовь Васильевна** – работа с литературными источниками; микроскопическое изучение препаратов; обобщение и систематизация полученных данных, критический анализ материалов и формирование выводов.

*Авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.*

## References

1. Breslavtsev S. A., Romashov B. V. Features of the distribution and morphological variability of the trematode *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* (Trematoda, Fasciolidae) in the natural conditions of the Voronezh region. *«Innovatsionnyye tekhnologii i tekhnicheskiye sredstva dlya APK»: materialy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii molodykh uchenykh i spetsialistov = "Innovative technologies and technical means for the agro-industrial complex": materials of the International scientific and practical conference of young scientists and specialists*. 2016: 164-167. (In Russ.)

2. Kazlauskas J., Shleykus P. *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* Ejsmont, 1932 in moose of the Lithuanian SSR. *Acta parasitologica Lithuanica*. 1962; 4: 193-194. (In Russ.)

3. Koshevarov N. I., Arkhipov I. A. Distribution of Parafasciolopsis fasciolaemorpha Ejsmont, 1932 in ruminants in the Non-Chernozem region of the Russian Federation. *«Teoriya i praktika bor'by s parazitarnymi boleznyami»: materialy nauchnoy konferentsii = "Theory and practice of combating parasitic diseases": materials of a scientific conference*. 2013; 14: 171-173. (In Russ.)

4. Litvinov VF Parasitocenoses of wild animals. Minsk: BSTU., 2007; 582. (In Russ.)

5. Manikovskaya N. S. Morphofunctional features of the digestive system of trematodes during the formation of the "parasite-host" system: avtoref. dis. ... Cand. Biol. Sci.: 03.00.19. Moscow, 2005; 24. (In Russ.)

6. Manikovskaya N. S. Functional morphology of the digestive glands of some hepatotrematodes (Plathelminthes, Trematoda). *Mediko-biologicheskiye problemy: sbornik nauchnykh trudov = Medico-biological problems: a collection of scientific papers*. Kemerovo-Moscow, 2010; 17: 30-31. (In Russ.)

7. Manikovskaya N. S. Enterocyte is a universal morphofunctional unit of the intestine of trematodes. *Meditsina v Kuzbasse = Medicine in Kuzbass*. 2003; S1: 34. (In Russ.)

8. Manikovskaya N. S., Nacheva L. V. Adaptive specialization of the digestive system of enterotrematodes during parasitism in different taxonomic hosts. *«Aktual'nyye mediko-biologicheskiye problemy parazitologii»: Materialy Mezhregional'noy nauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiyem, posvyashchonnoy 60-letiyu kafedry biologii s osnovami genetiki i parazitologii i 90-letiyu so dnya rozhdeniya doktora biologicheskikh nauk, professora Yevgeniya Dmitriyevicha Logachova = "Actual medical and biological problems of parasitology": Proceedings of the Interregional scientific and practical conference with international participation, dedicated to the 60th anniversary of the Department of Biology with the basics of genetics and parasitology and the 90th anniversary of the birth of Doctor of Biological Sciences, Professor Evgeny Dmitrievich Logachev*. 2016; 80-89. (In Russ.)

9. Manikovskaya N. S., Sas I. A., Romanenko Yu. A. Morpho-ecological analysis of the digestive system of some intestinal trematodes. *Vestnik Rossiyskogo gosudarstvennogo meditsinskogo universiteta = Bulletin of the Russian State Medical University*. 2011; S1: 176. (In Russ.)

10. Manikovskaya N. S. Sumbaev E. A. Functional morphology of relationships in the "parasite-host" system at different stages of ontogenesis of hepatotrematodes. *Meditsina v Kuzbasse = Medicine in Kuzbass*. 2010; 9 (1): 40-42. (In Russ.)

11. Manikovskaya N. S., Nacheva L. V. Morphological and ecological characteristics of the intestines of trematodes. *«Problemy meditsiny i biologii»: Materialy Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii-seminara, posvyashchennoy 275-letiyu Rossiyskoy Akademii Nauk = "Problems of Medicine and Biology": Proceedings of the All-Russian Scientific Conference-Seminar Dedicated to the 275th Anniversary of the Russian Academy of Sciences*. 1999: 131. (In Russ.)

12. Maslennikova O. V. Fertility of trematodes Parafasciolopsis fasciolaemorpha in the north of the Non-Chernozem region. *«Teoriya i praktika bor'by s parazitarnymi boleznyami»: sbornik nauchnykh statey po materialam Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii = "Theory and practice of combating parasitic diseases": a collection of scientific articles based on the materials of the International Scientific Conference*. 2020; 21: 223-228. (In Russ.)

13. Maslennikova O. V., Panova S. V. Morphological characteristics of trematodes Parafasciolopsis fasciolaemorpha (Ejsmont, 1932). *Mezhdunarodnyy zhurnal eksperimental'nogo obrazovaniya = International Journal of Experimental Education*. 2015; 8 (1): 82-83. (In Russ.)

14. Maslennikova O. V., Shikhova T. G., Pankratov A. P. Influence of environmental factors on the infestation of elk (Alces alces) with trematodes in the Vyatka basin. *Zoologicheskiy zhurnal = Zoological Journal*. 2019; 98 (5): 578-587. (In Russ.)

15. Nacheva L. V. Morphoecological analysis and evolutionary dynamics of trematode tissue systems, reactivity of their organs and tissues under the action of anthelmintics: avtor. dis.… Doc. Biol. Sci: 03.00.20. Moscow, 1993: 57. (In Russ.)

16. Nacheva L. V., Manikovskaya N. S. Comparative morphofunctional characteristics of the brush border of the intestines of trematodes of different endostasis. *Mediko-biologicheskiye problemy: sbornik nauchnykh trudov = Medico-biological problems: a collection of scientific papers*. Kemerovo-Moscow, 2002: 14-18. (In Russ.)

17. Nacheva L. V., Manikovskaya N. S. Enterocyte as a morphofunctional unit of the intestinal epithelium of trematodes of different endostations. *«Teoriya i praktika bor'by s parazitarnymi boleznyami»: Materialy nauchnoy konferentsii = "Theory and practice of parasitic disease control ": Proceedings of the scientific conference Materials of reports of the scientific conference*. 2009; 10: 277-279. (In Russ.)

18. Nacheva L. V., Vorobyeva E. I. Functional morphology of relationships in the "parasite-host" system in eurytrematosis. *Gistologicheskiye i gistokhimicheskiye issledovaniya = Histological and histochemical studies*. Kemerovo-Moscow, 2007: 32. (In Russ.)

19. Oshmarin P. G. On the study of the specific ecology of helminths, DVfil. Academy of Sciences of the USSR. Vladivostok, 1959: 111. (In Russ.)

20. Perminov A. A., Vorobyeva E. I. Morphoecological features of adhesion between the helminth and the host depending on the endostasis of parasitism. *Mediko-biologicheskiye problemy: sbornik nauchnykh trudov = Medico-biological problems: a collection of scientific papers*. Kemerovo, 1995: 26-27. (In Russ.)

21. Ugolev A. M. Evolution of digestion and principles of evolution of functions: Elements of modern functionalism. L.: Nauka, 1985: 544. (In Russ.)

22. Shaldybin L. S. Helminth fauna of game animals of the Mordovian State Reserve: dis. … Cand. Biol. Sci. Moscow, 1951: 38-121. (In Russ.)

23. Shishova-Kasatochkina OA Biochemical aspects of the relationship between the helminth and the host

(the exchange of proteins, vitamins and steroids in the processes of parasitism). Moscow: Nauka, 1979: 280. (In Russ.)

24. Bergmane B., Bērziņa D., Visocka A. Histopathological changes in liver of elks with Parafasciolopsis fasciolaemorpha invasion. Research for Rural Development 2019. Annual 25th International Scientific Conference Proceedings (online resource), Latvia Univ. of Life Sciences and Technologies, Jelgava (Latvia). *International Scientific Conference: Research for Rural Development* 2019, 25, Jelgava (Latvia), 15–17 May 2019: 262–264. https://doi.org/10.22616/rrd.25.2019.040
25. Filip K. J, Pyziel A. M, Demiaszkiewicz A. W. A massive invasion of Parafasciolopsis fasciolaemorpha in elk (Alces alces) in Lublin Province, Poland. *Ann Parasitol*. 2016; 62(2):107-10. https://doi.org/10.17420/ap6202.40
26. Filip-Hutsch K., Czopowicz M., Barc A., Demiaszkiewicz A.W. Gastrointestinal Helminths of a European Moose Population in Poland. *Pathogens*. 2021 Apr 11; 10 (4): 456. https://doi.org/10.3390/pathogens10040456.
27. Filip-Hutsch K., Tomasz H., Kolasa S., Demiaszkiewicz A.W. First Description of Histopathological Lesions associated with a Fatal Infection of Moose (Alces Alces) with the Liver Fluke Parafasciolopsis Fasciolaemorpha Ejsmont. *Journal of Veterinary Research*. 1932; 63 (4). https://doi.org/10.2478/jvetres-2019-0068
28. Mehlhorn H. Parafasciolopsis fasciolaemorpha. In: Mehlhorn H. (eds) *Encyclopedia of Parasitology*. 2016. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-662-43978-4_4151

The article was submitted 24.05.2022; accepted for publication 15.08.2022

*About the authors:*

**Manikovskaya Natalya S.**, Kemerovo State University (6, Krasnaya st., Kemerovo,650000), Kemerovo, Russia, Candidate of Biological Sciences, Associate Professor, ORCID ID: 0000-0002-6915-3115, manikovskaya_ns@mail.ru

**Nacheva Lyubov V.**, Kemerovo State Medical University (22 A, Voroshilova st., Kemerovo, 650056), Kemerovo, Russia, Doctor of Biological Sciences, Professor, ORCID ID: 0000-0002-3148-8788, nacheva.48@mail.ru

*Contribution of co-authors:*

**Manikovskaya Natalya S.** – idea, review and analysis of literature data on the hepatorematode *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* Ejsmont, 1932; writing and design of the article; implementation of the technical part – histological and histochemical methods for staining preparations, their microscopy; generalization and systematization of obtained data, the formation of conclusions.

**Nacheva Lyubov V.** – work with literary sources; microscopic study of preparations; generalization and systematization of obtained data, critical analysis of materials and conclusions.

*All authors have read and approved the final manuscript.*