

УДК 619:576.895.122.25

DOI: 10.31016/1998-8435-2020-14-1-46-52

Адаптация взаимоотношений в системе «паразит–хозяин» при паразитировании *Paramphistomum cervi* в тонком кишечнике овец

Оксана Ивановна Бибик¹, Иван Алексеевич Архипов², Любовь Васильевна Начева¹,
Михаил Сергеевич Боборыкин¹

¹ Кемеровский государственный медицинский университет Минздрава России, 650029, г. Кемерово, ул. Ворошилова 22а, e-mail: ok.bibik@yandex.ru

² Всероссийский научно-исследовательский институт фундаментальной и прикладной паразитологии животных и растений – филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный научный центр – Всероссийский научно-исследовательский институт экспериментальной ветеринарии имени К. И. Скрябина и Я. Р. Коваленко Российской академии наук», 117218, Москва, ул. Б. Черемушкинская, 28, e-mail: arkipovhelm@mail.ru

Поступила в редакцию: 24.12.2019; принята в печать: 20.01.2020

Аннотация

Цель исследований: изучить микроструктурные изменения в процессе адаптации компонентов при формировании системы «паразит–хозяин» на примере паразитирования *Paramphistomum cervi* в тонком кишечнике спонтанно инвазированных овец.

Материалы и методы. Особенности изменений микроструктуры тонкой кишки в системе «паразит–хозяин» на примере паразитирования *P. cervi* в кишечнике овец изучали при использовании общеизвестных гистологических методов. Кусочки ткани тонкой кишки овец с *P. cervi* (Zeder, 1790) после фиксации в 70%-ном спирте обрабатывали по общепринятой гистологической методике и заливали в парафин. Срезы толщиной 5–7 мкм окрашивали гистологическими красителями и изучали в световом микроскопе.

Результаты и обсуждение. Микроструктурный анализ особенностей взаимоотношения в системе «паразит–хозяин» показал, что слизистая оболочка тонкой кишки овец в присутствии *P. cervi* выглядит резко утолщённой. Обнаружено набухание эпителия ворсинок и крипт, его вакуолизация и зернистая дистрофия. Местами выявлена пролиферация эпителиального пласта слизистой оболочки, за счет чего наблюдается гиперплазия эпителия, в некоторых случаях переходящая в метаплазию. Проллиферация и гиперплазия (метаплазия) в эндостации хозяина в присутствии паразита способствуют: 1. стабильности паразито-хозяинной системы и участию в трофике трематод; 2. определению клинико-морфологической картины трематодоза; 3. прогнозированию последствий данной патологии для хозяина. Адгезия в микроструктурном комплексе «тегумент трематод – эпителиальная ткань ворсинки тонкой кишки» при парамфистомозе овец на уровне контакта двух гликокаликсных слоёв – тегумента *P. cervi* и поверхности эпителиальных клеток ворсинок кишечника хозяина, а также единое окрашивание гистологическими методами участков контакта паразита и хозяина в результате смешивания компонентов тегумента трематод и ткани тонкой кишки хозяина при глубокой адгезии, указывает на состоявшиеся взаимные отношения между компонентами единой системы «паразит–хозяин».

Ключевые слова: *Paramphistomum cervi*, овцы, тонкая кишка, микроструктура, адаптация, адгезия.

Для цитирования: Бибик О. И., Архипов И. А., Начева Л. В., Боборыкин М. С. Адаптация взаимоотношений в системе «паразит–хозяин» при паразитировании *Paramphistomum cervi* в тонком кишечнике овец // Российский паразитологический журнал. 2020. Т. 14. № 1. С. 46–52. <https://doi.org/10.31016/1998-8435-2020-14-1-46-52>

© Бибик О. И., Архипов И. А., Начева Л. В., Боборыкин М. С., 2020

Adaptation of the Relationship in the "Parasite–Host" System with Parasitism *Paramphistomum cervi* in the Small Intestine of Sheeps

Oksana I. Bibik¹, Ivan A. Arkhipov², Lyubov V. Nacheva¹, Michail S. Boborykin¹

¹Federal State-Funded Educational Institution of Higher Education "Kemerovo State Medical University" of the Ministry of Health of the Russian Federation, 22a Voroshilov Str., Kemerovo, 650029, e-mail: ok.bibik@yandex.ru

²All-Russian Scientific Research Institute of Fundamental and Applied Parasitology of Animals and Plants – a branch of Federal State Budgetary Institution of Science "Federal Scientific Center – All-Russian Scientific Research Institute of Experimental Veterinary Medicine named after K. I. Skryabin and Ya. R. Kovalenko of the Russian Academy of Sciences", 28, B.Cheremushkinskaya street, Moscow, Russia, 117218, e-mail: arkhipovhelm@mail.ru

Received on: 24.12.2019; accepted for printing on: 20.01.2020

Abstract

The purpose of the research is studying microstructural changes in the process of adaptation of components during the formation of the "parasite–host" system by the example of *Paramphistomum cervi* (Zeder, 1790) parasitizing in the small intestine of spontaneously infected sheep.

Materials and methods. Peculiarities of changes in the microstructure of the small intestine in the "parasite–host" system were studied using parasitization of *P. cervi* in the intestines of sheep using well-known histological methods. Pieces of tissue of the small intestine of sheep with *P. cervi*, after being preserved in 70% alcohol, were processed according to the generally accepted histological procedure and embedded in paraffin. Sections 5–7 μm in thickness were stained with histological stains and examined under a light microscope.

Results and discussion. Microstructural analysis of the characteristics of the relationship in the "parasite–host" system showed that the mucous membrane of the small intestine of sheep in the presence of *P. cervi* looks sharply thickened. Swelling of the epithelium of villi and crypts, its vacuolization and albuminoid degeneration were found. In some places, proliferation of the epithelial layer of the mucous membrane was detected, due to which epithelial hyperplasia is observed, in some cases turning into metaplasia. Proliferation and hyperplasia (metaplasia) in the endostation of the host in the presence of the parasite contribute to: 1. stability of the parasite–host system and the participation of trematodes in trophism; 2. determination of the clinical and morphological picture of trematodose; 3. predicting the effects of this pathology on the host. Adhesion in the microstructural complex "trematode tegument – epithelial tissue of the villi of the small intestine" in ovine paramphistomosis at the contact level of two glycocalyx layers – the tegument of *P. cervi* and the surface of the epithelial cells of the villi of the host's intestine, as well as single histological staining of the sites of contact between the parasite and the host as a result of mixing the components of the trematode tegument and the tissue of the host's small intestine with deep adhesion indicate the established mutual relations between the components of a single system "parasite–host".

Keywords: *Paramphistomum cervi*, sheep, small intestine, microstructure, adaptation, adhesion.

For citation: Bibik O. I., Arkhipov I. A., Nacheva L. V., Boborykin M. S. Adaptation of the relationship in the "parasite–host" system with parasitism *Paramphistomum cervi* in the small intestine of sheep. *Rossiyskiy parazitologicheskiy zhurnal = Russian Journal of Parasitology*. 2020; 14 (1): 46–52. <https://doi.org/10.31016/1998-8435-2020-14-1-46-52>

Введение

Парамфистомоз жвачных животных широко распространён во многих природно-климатических зонах России [3, 5, 7, 8]. Академик К. И. Скрябин (1949) писал: «Вопрос о патогенном воздействии парамфистом не является ещё достаточно ясным. По-видимому, на различных стадиях своего развития пара-

зит может представлять различную степень патогенности».

Для разработки мер борьбы с отдельными видами парамфистом и лечения, вызываемых ими заболеваний в первую очередь требуется знание биологии возбудителя. В связи с этим изучение взаимоотношений в системе «паразит–хозяин» остаётся в настоящее время акту-

альным, имеет научно-практический интерес и может быть использовано при разработке лечебно-профилактических мероприятий.

Паразит и хозяин – взаимосвязанные элементы единой биологической системы «паразит–хозяин», обитающие в конкретных условиях среды. В процессе эволюции системы «паразит–хозяин» вырабатываются взаимные приспособления у обоих партнёров, обеспечивающие относительную устойчивость этой системы. Изучение биологических основ патогенеза гельминтозов показало, что взаимоотношения гельминтов с органами и тканями хозяина, их механическое и токсическое воздействие, равно, как и реакции со стороны хозяина, являются причиной и основной сутью гельминтологического процесса.

Биологическая адаптация паразита состоит в способности подавлять активность реакции тканей хозяина образовывать барьер («ксенопаразитарный»), как адаптивный защитный блок. Ксенопаразитарный барьер объясняется морфологическим выражением паразито-хозяинного взаимодействия, которое можно охарактеризовать как биологически целесообразный комплекс адаптивных реакций, направленных на установление длительных стабильных и относительно бесконфликтных отношений с паразитом [4]. Возникновение ксенопаразитарного барьера является необходимым морфофункциональным звеном, которое не только объединяет, но и разъединяет биологически неоднородные организмы, которые должны достичь динамического соглашения, предотвращая иммунные конфликты и способствуя формированию гомеорезиса [9], функционирующего с избирательной проницаемостью [1].

Установлено, что взаимоотношения между паразитом и хозяином осуществляются с помощью адгезивных процессов, в которых участвует ксенопаразитарный барьер [6, 11]. Адгезия – сложный процесс, необходимый для приспособления двух сочленов одной системы «паразит–хозяин», в которой паразит выступает как раздражитель, а хозяин отвечает активными процессами выброса биологических веществ, необходимых паразиту для поддержания его трофики. Выявлено два вида адгезии [6]: 1. Трансэпителиальный контакт, когда тегумент трематод примыкает к эпителиальным клеткам эндостации хозяина,

сохраняющим свою структуру и тинкториальные свойства при гистохимических реакциях; 2. Интрафибрилярная инплантация, которая характеризуется слиянием тканей паразита и хозяина в единый морфо-функциональный комплекс, представляющий интерференцию, при которой в зонах адгезии эпителиальный слой эндостации хозяина отсутствует, а в адгезивном процессе участвуют соединительнотканые волокна его пограничной зоны и плотно прилипающий к ней тегумент паразита.

Состоявшаяся система «паразит–хозяин» с повышенной жизнеспособностью характеризуется взаимосохранившейся динамической стабилизацией и энергетическим балансом, обеспечивающим обмен веществ между партнерами в процессе их сосуществования. Исследователями, изучавшими взаимоотношения в системе «паразит–хозяин» при разных гельминтозах установлено, что в эндостации среды первого порядка формирование системы «трематода – эпителий ворсинки тонкой кишки млекопитающего» сопровождается преобладанием воспалительно-пролиферативных процессов [2, 4, 6, 9, 10].

Цель исследования – изучить микроструктурные изменения в процессе адаптации компонентов при формировании системы «паразит–хозяин» на примере паразитирования *P. cervi* в тонком кишечнике спонтанно инвазированных овец.

Материалы и методы

Особенности изменений микроструктуры тонкой кишки в системе «паразит–хозяин» на примере паразитирования *P. cervi* (Zeder, 1790) в кишечнике овец изучали при использовании общеизвестных гистологических методов. Кусочки ткани тонкой кишки овец с *P. cervi* после фиксации в 70%-ном спирте обрабатывали по общепринятой гистологической методике и заливали в парафин. Срезы толщиной 5–7 мкм окрашивали гистологическими красителями и изучали в световом микроскопе.

Результаты и обсуждение

Адаптивные реакции эндостаций паразита зависят от локализации трематод в среде первого порядка – организме хозяина, в которой между хозяином и гельминтом складываются определенные трофические связи. Хозяин в присутствии паразита стремится сохранить морфологические и физиологические

реакции, позволяющие достичь определённой степени стабилизации сформировавшейся системы «паразит–хозяин» с относительным физиологическим равновесием.

Анализ особенностей взаимоотношения в системе «паразит–хозяин» на примере паразитирования парамфистом в кишечнике овец показал, что *P. cervi* располагаются на верхушках кишечных ворсин листовидной формы, при этом находясь между пальцевидными ворсинами, что создает условия для наилучшего контакта между паразитом и хозяином. За счет такого контакта и прикрепления парамфистомы обладают двоякой диманичностью: прикреплением задней частью и относительной подвижностью передней части.

На гистологических микропрепаратах ворсинки тонкой кишки овец – тонкие выпячивания слизистой оболочки кишечника пальцевидной и листовидной формы, выступающие в просвет кишечника, в норме выстланы однослойным цилиндрическим эпителием с разновидностью трех типов клеток: каёмчатых, бокаловидных (экзокриноциты) и аргирофильных (эндокриноциты). Основную группу составляют каемчатые клетки, в которых различаются апикальная часть с каемкой и базальная часть с ядром. Среди этих клеток одиночно располагаются бокаловидные клетки, секретирующие слизь. На гистологических срезах представлены разные стадии экзокринной секреции бокаловидных клеток, за счет чего их строение выглядит неодинаково. Небольшие аргирофильные клетки с мелкой зернистостью (называемые клетками Кульчицкого) – эндокриноциты в эпителии ворсинок отмечаются редко. Эпителиальная выстилка крипт – углублений эпителия, находящихся в слизистом слое оболочки стенки кишки, имеет более разнообразные виды клеток. Крипталное дно лежит над мышечным слоем слизистой оболочки, а их устье открывается в просвет между ворсинами. Основную массу составляют каемчатые клетки. Особенности клеточного разнообразия следует считать наличие цилиндрических клеток – безкаемчатых, располагающихся в нижней половине крипт, и клеток Панета, встречающихся на дне крипт поодиночке, или группами с апикальной зернистостью цитоплазмы.

Установлено, что трематоды не располагаются в глубине крипт, а локализуются на уров-

не устья крипт, захватывая ткань слизистой оболочки часто вместе с листовидной ворсинкой. Складки, ворсинки и крипты кишечника при макроскопическом осмотре имеют обычный вид, среди них располагаются парамфистомы, которые повторяют форму ворсины, что указывает на конгруэнтность трематод, и являются адаптивным компонентом паразитирования в данной эндостации. Это не расценивается как чужеродность и способствует снижению напряженности конфликта между паразитом и хозяином. Конгруэнтность поверхности трематод с окружающей тканью хозяина в своих работах описывали и другие учёные [4, 12].

Микроструктурный анализ особенностей взаимоотношения в системе «паразит–хозяин» показал, что слизистая оболочка тонкой кишки овец в присутствии *P. cervi* выглядит резко утолщённой (рис. 1). *P. cervi* вызывают морфологические изменения тонкой кишки овец в виде воспаления атипичного характера. Обнаружено набухание эпителия ворсинок и крипт, его вакуолизация и зернистая дистрофия.

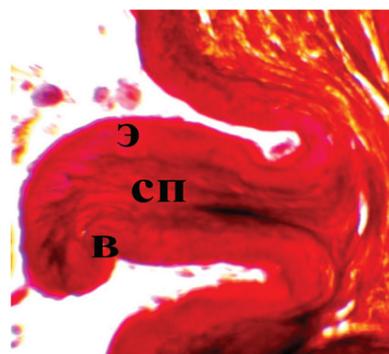


Рис. 1. Фрагмент тонкой кишки овцы при парамфистомозе:

в – ворсинка тонкой кишки; э – эпителий;
сп – собственная пластинка слизистой оболочки
(микрофото, увел. 10 × 8; окраска по Маллори)

В соединительнотканной основе слизистой оболочки кишечника отмечаются выраженные признаки воспалительного процесса: отечность, круглоклеточная инфильтрация, расширение сосудов микроциркулярного звена. Местами выявляется пролиферация эпителиального пласта слизистой оболочки, за счет чего наблюдается гиперплазия эпителия, в некоторых случаях переходящая в метаплазию. Каемчатые клетки эпителия, несмотря

на увеличение их числа, теряют свою форму и зачастую у них отсутствуют микроворсинки, что может нарушать процессы пищеварения. Активность бокаловидных клеток усиливается и увеличивается количество их экзоцитной слизи. Базальная мембрана эпителиального пласта сохраняет свои контуры; её волокна, которые окрашиваются по Маллори в синий цвет, разрастаются и на гистологических препаратах мембрана утолщена. Коллагеновые волокна набухают и подвергаются фибриллярному разволокнению. Под базальной мембраной располагается рыхлая волокнистая неоформленная соединительная ткань собственного слоя слизистой оболочки кишечника. В этом участке ткани проходят сосуды (кровеносные и лимфатические) и нервы, ориентированные вдоль ворсинок. В основном веществе ворсинок наблюдается небольшое число эозинофилов, гранулы которых по Маллори окрашиваются в ярко-оранжевый цвет. Эозинофильная реакция является защитным механизмом организма хозяина на внедрение парамфистом в кишечник хозяина. Инфильтрация эозинофилами ворсинок кишечника указывает на отсутствие выраженного хронического процесса, то есть фиброз ещё не сформирован.

Пролиферация и гиперплазия (метаплазия) в эндостации хозяина в присутствии паразита способствуют: 1. стабильности паразито-хозяинной системы и участию в трофике трематод; 2. определению клинко-морфологической картины трематодоза; 3. прогнозированию последствий данной патологии для хозяина.

Чётко выявляются адгезивные взаимодействия на уровне системы «*P. cervi* – эпителий слизистой оболочки кишечника овцы» – плотного контакта в разных морфологических вариантах адгезии, что связано с различной локализацией паразита в эндостации хозяина:

- 1) с присасыванием гельминта задней присоской к листовидной ворсинке;
- 2) с взаимодействием тегумента паразита с его латераль-

ной поверхности и поверхностным слоем эпителиального слоя пальцевидной ворсинки.

Микроструктурные особенности адгезии зависят от степени взаимодействия паразита с хозяином.

На первом этапе адгезивного взаимодействия при сближении паразита с тканью хозяина на уровне гликокаликсного слоя в образовании адгезии участвуют два гликокаликсных слоя – тегумента парамфистом и поверхности эпителиальных клеток ворсинок кишечника хозяина (рис. 2).

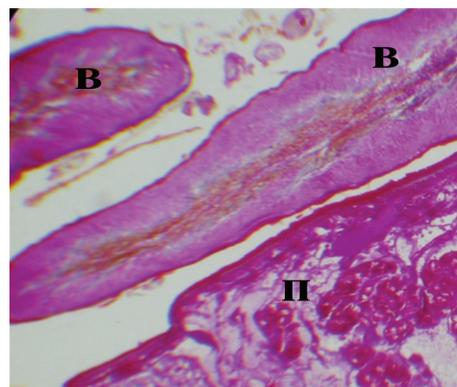


Рис. 2. Фрагменты тонкой кишки овцы и паразита: в – ворсинка тонкой кишки; п – паразит (микрофото, увел. 10 × 8; окраска по Маллори)

Два гликокаликсных слоя паразита и хозяина образуют плотный контакт, через который происходят обменные процессы между гельминтом и его эндостацией. Это так называемый трансэпителиальный контакт (табл. 1).

Таблица 1

Варианты адгезии паразита и хозяина при парамфистомозе

Морфологическая структура	Виды адгезии	
	Трансэпителиальный контакт	Интрафибрилярная инплантация
Эпителий слизистой оболочки кишечника	Сохранен	Отсутствует
Пролиферация	Наблюдается	Отсутствует
Гистологическая дифференцировка тканей паразита и хозяина	Тегумент паразита и структуры слизистой оболочки тонкой кишки различимы	Фибриллярные структуры базальной мембраны тегумента и тегументальной выстилки задней присоски парамфистом переплетены с волокнами базальной мембраны эпителия ворсинок тонкой кишки

На втором этапе адгезивного взаимодействия формируется глубокий контакт, при котором наблюдается проникновение (про-растание) соединительнотканых волокон тегумента парамфистом с таковыми тканями хозяина (рис. 3). При откреплении тела гельминта от ворсинки происходит отслоение с прилипанием к тегументу паразита поверхностного слоя эпителиальной выстилки кишечника и последующая её десквамация. В данном случае наблюдается более выраженная травматизация кишечной стенки, как результат разрушения глубоких адгезивных связей, которые обусловлены интрафибрилярной инплантацией паразита и хозяина.

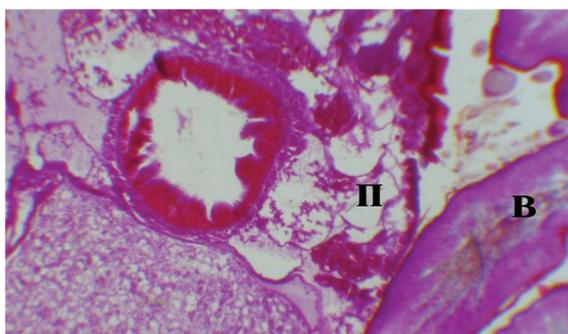


Рис. 3. Фрагменты тонкой кишки овцы и паразита: в – ворсинка тонкой кишки; п – паразит (микрофото, увел. 10 × 8; окраска по Маллори)

Адгезия в морфологическом комплексе «тегумент – эпителиальная ткань ворсинки тонкой кишки» при парамфистомозе овец на уровне контакта двух гликокаликсных слоёв – тегумента *P. cervi* и поверхности эпителиальных клеток ворсинок кишечника хозяина указывает на состоявшиеся взаимные отношения паразита и хозяина. Глубокая адгезия подтверждает гистологическое единство участков контакта паразита и хозяина, которое проявляется при окрашивании гистологическими методами. Смешивание компонентов тегумента трематод и ткани эндостации хозяина, участвующих в адгезивном процессе, свидетельствует о состоявшейся системе «паразит–хозяин». Микроструктурные изменения эндостации хозяина при парамфистомозе позволяют охарактеризовать тканевую реактивность хозяина как комплекс адаптивных реакций, направленных на установление длительных стабильных и относительно бесконфликтных отношений с паразитом, направлен-

ных на повышение жизнеспособности общей системы «паразит–хозяин». А установленные виды адгезии являются микроструктурными отражениями стадий формирования паразито-хозяинной системы, обеспечивающей генез самой паразитарной системы на уровне «парамфистомы – кишечник хозяина».

Заключение

Микроструктурные изменения в системе «паразит–хозяин», изученные на примере паразитирования *P. cervi* в тонкой кишке овец, раскрывают механизмы адаптогенеза взаимоотношений в состоявшейся (при формировании) системе «паразит–хозяин», что важно знать при изыскании новых препаратов для борьбы с гельминтозами и разработки эффективных схем их лечения.

Литература

1. Адоева Е. Я., Чеснокова М. В. Специфическая инкапсуляция тканевых личинок гельминтов как особая форма взаимоотношений паразита и хозяина // Тезисы докладов Всероссийской научной конференции «Взаимоотношения паразита и хозяина». М., 1998. 1 с.
2. Бибиб О. И. Морфофункциональная характеристика органов и тканей паразита и хозяина при трематодозах после химиотерапии антигельминтиками: дис. ... д-ра биол. наук. М., 2012. 360 с.
3. Буканов А. М. Патоморфологические изменения в органах пищеварения крупного рогатого скота и овец при парамфистомозе: дис... канд. вет. наук. Уфа, 1999. 165 с.
4. Воробьева Е. И. Эколого-морфологические исследования систем «паразит–хозяин» при паразитировании трематод в разных эндостациях у млекопитающих: автореф. дис... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1992. 19 с.
5. Газимагомедов М. Г., Биттиров А. М., Кабардиев С. Ш., Бегиев С. Ж., Алиева Ж. Р., Магомедов О. А., Биттирова А. А. Краевые особенности сезонной зараженности коз фасциолами, дикроцелиями и парамфистомами в субальпийской подзоне Кабардино-Балкарии // Материалы докладов научной конференции Всерос. о-ва гельминтол. «Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями». М., 2016. Вып. 17. С. 122–124.
6. Додонов М. В. Микроморфологические особенности триады – печень, поджелудочная железа, двенадцатиперстная кишка – как ксенопаразитарный барьер в системе «паразит–хозяин» при описторхозе: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2007. 23 с.

7. Кошеваров Н. И. Эпизоотология парамфистомоза крупного рогатого скота в Центральной части Нечерноземной зоны России и меры борьбы с ним: автореф. дис.... канд. вет. наук. М., 1997. 22 с.
8. Кражев А. Л., Бирюков С. А., Лемехов П. А. Об эколого-эпизоотической ситуации распространения фасциолёза и парамфистомоза крупного рогатого скота в Вологодской области // Материалы докладов научной конференции Всерос. о-ва гельминтолог. «Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями». М., 2010. Вып. 11. С. 124–131.
9. Начева Л. В., Додонов М. В., Воробьева Е. И. Ксенопаразитарный барьер при описторхозе (гистологические и гистохимические исследования триады органов – печень, поджелудочная железа и двенадцатиперстная кишка). Кемерово-Москва, 2009. 137 с.
10. Нестерок Ю. А. Микроморфологические исследования триады органов – печень, поджелудочная железа и двенадцатиперстная кишка – после действия антигельминтиков при экспериментальном описторхозе: автореф. дис.... канд. биол. наук. М., 2013. 26 с.
11. Перминов А. А. Микроморфологические особенности адгезивных процессов при адаптогенезе в паразитарной системе на уровне «марита трематод-хозяин»: автореф. дис... канд. биол. наук. М., 2000. 26 с.
12. Штейнпрейс Т. А. Морфо-экологические исследования взаимоотношений в системе «паразит-хозяин» на примере паразитирования трематод у холоднокровных и теплокровных животных: автореф. дис... канд. биол. наук. М., 2000. 24 с.
7. Кошеваров Н. И. Эпизоотология парамфистомоза крупного рогатого скота в Центральной части Нечерноземной зоны России и меры борьбы с ним: автореф. дис.... канд. биол. sci. Alma-Ata, 1992; 19. (In Russ.)
5. Gazimagomedov M. G., Battirov A. M., Kabardiev S. Sh., Begiev S. Zh., Alieva Zh. R., Magomedov O. A., Bittina A. A. Regional features of seasonal infection of goats by *Fasciola* sp., *Dicrocoelium* sp. and *Paramphistomum* sp. in subalpine subzone of Kabardino-Balkaria. *Mater. dokl. nauch. konf. Vseros. o-va gel'mintol. RAN «Teoriya i praktika bor'by s parazitarnymi boleznyami» = Materials of the research and practice conference of All-Russian Helminthologist Society of Russian Academy of Sciences "Theory and practice of protection from parasitic diseases"*. М., 2016; 17: 122–124. (In Russ.)
6. Dodonov M. V. The micromorphological features of the triad – the liver, pancreas, duodenum – as a xenoparasitic barrier in the parasite–host system in opisthorchosis: autoref. ... cand. biol. sci. М., 2007; 23. (In Russ.)
7. Koshevarov N. I. Epizootology of paramphistomosis in cattle in the Central part of the Non-chernozem zone of Russia and measures to combat it: autoref. cand. vet. sci. М., 1997; 22. (In Russ.)
8. Kryazhev A. L., Biryukov S. A., Lemekhov P. A. About the ecological-epizootic situation of the spread of fasciolosis and paramphistomosis in cattle in the Vologda region. *Mater. dokl. nauch. konf. Vseros. o-va gel'mintol. RAN «Teoriya i praktika bor'by s parazitarnymi boleznyami» = Materials of the research and practice conference of All-Russian Helminthologist Society of Russian Academy of Sciences "Theory and practice of protection from parasitic diseases"*. М., 2010; 11: 124–131. (In Russ.)
9. Nacheva L. V., Dodonov M. V., Vorobyeva E. I. Xenoparasitic barrier in opisthorchosis (histological and histochemical studies of the triad of organs – liver, pancreas and duodenum). Kemerovo–Moscow, 2009; 137. (In Russ.)
10. Nesterok Yu. A. Micromorphological studies of a triad of organs – the liver, pancreas and duodenum – after the action of anthelmintics in experimental opisthorchosis: autoref. cand. biol. sci. М., 2013; 26. (In Russ.)
11. Perminov A. A. Micromorphological features of adhesive processes during adaptogenesis in the parasitic system at the level of “marita trematode–host”: diss. ... cand. biol. sci. М., 2000; 26. (In Russ.)
12. Shteinpreys T. A. Morpho-ecological studies of relationships in the “parasite–host” system by the example of trematodes parasitizing in cold-blooded and warm-blooded animals: autoref. ... cand. biol. sci. М., 2000; 24. (In Russ.)

References

1. Adoeva E. Ya., Chesnokova M.V. Specific encapsulation of helminth tissue larvae as a special form of parasite-host relationship. *Tezisy докладov Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii «Vzaimootnosheniya parazita i khozyaina» = Abstracts of the All-Russian Scientific Conference "Parasite-Host Relationships"*. М., 1998; 1. (In Russ.)
2. Bibik O. I. Morphological and functional characteristics of the organs and tissues of the parasite and the host with trematodosis after chemotherapy with anthelmintics: dis. of ... Dr. Biol. sciences. М., 2012; 360. (In Russ.)
3. Bukanov A. M. Pathomorphological changes in the digestive organs of cattle and sheep with paramphistomiasis: autoref. ... cand. vet. sci. Ufa, 1999; 165. (In Russ.)
4. Vorobyeva E. I. Ecological and morphological studies of the “parasite–host” systems during