

Необходимость усилий со стороны человека и создания соответствующих условий для получения максимальной пользы от природы без ее разрушения осознана. Дело за реализацией конкретных проектов и идей. А их достаточно. Поэтому важнейшее значение приобретают в нашей области планирование и организация адаптированного кормопроизводства путем подбора соответствующих кормовых культур и совершенствования технологии их возделывания с высоким качеством получаемой продукции и низкими энергозатратами.

Түйіндеме

Бұл мақалада Павлодар облысында құрғақшылыққа төзімді жергілікті климат жағдайында бейімделген жем - азықтық өсімдіктерді өсіп - өндіру болашағы көрсетілген.

Resume

The article describes the floristic composition of the Irtysh bottomland in Pavlodar region environment. It also characterizes the continued tendency of weed, rough- style and inedible forbs share increase in natural herbage composition and the destruction of rare and endemic populations magnitude.

The article shows the ways and prospects of cropping, planning and arranging fodder production adapted to local conditions by means of appropriate fodder crops selection in Pavlodar region environment.

УДК 576. 895. 122

ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СУБКЛЕТОЧНЫХ СТРУКТУР ГОЛОВНОЙ ЧАСТИ МУЖСКИХ ГАМЕТ ДВУХ РОДСТВЕННЫХ ВИДОВ ТРЕМАТОД

К. Ахметов

Павлодарский государственный университет им. С. Торайгырова

В гельминтологии еще много не разрешенных вопросов, связанных с накоплением фактического материала, в том числе и по тонкой организации тканей, органов и субклеточных структур. Не является исключением и половая система, которая для паразитических многоклеточных организмов имеет особый смысл. У многих паразитических червей жизненный цикл связан со сменой промежуточных и окончательных хозяев. Последнее обстоятельство предполагает выход во внешнюю среду и поиск хозяина. Поэтому, естественно,

что большое количество личинок гибнет и не развивается до стадии мариты. Этим оправдывается «закон большого числа яиц» у паразитических червей. По сути яйца – это начальные этапы эмбриогенеза гельминтов, представленные оплодотворенными яйцеклетками. Фактических материалов по изучению тонкой организации половых гамет гельминтов, судя по литературным источникам очень мало. Например, ультраструктура сперматозоидов trematod изучена не более чем у 7 видов из 4000 ныне известных науке. Поэтому нет устоявшихся мнений по морфологии и анатомии гамет.

Восполняя знания по функциональной морфологии мужских гамет сосальщиков нами на уровне электронной микроскопии исследованы сперматозоиды двух родственных видов trematod.

Материал и методы исследований

Для исследования ультраструктуры, морфофункциональных особенностей мужской половой системы и сперматозоидов были взяты два вида trematod *Hypoderæum conoideum* [Bloch, 1782] и *Echinostoma revolutum* [Frohlich, 1802], относящихся к семейству *Echinostomatidae* [Dietz, 1909] подотряда *Fasciolata*.

Trematoda H. conoideum была собрана из тонкого кишечника утки кряквы (*Anas platyrhynchos*), trematoda E. revolutum - из толстого отдела домашней утки (*Anas platyrhynchos domesticus*).

Ультраморфологические особенности и функциональные характеристики субклеточных структур изучали методом электронной микроскопии.

Изучение ультраструктуры проводили методом трансмиссионной электронной микроскопии [1]. Ультратонкие срезы готовили по методике Б. Уикли [2].

Для этого взятую ткань фиксировали в забуференном 0,1M какодилатным буфером (рН 7,4) 1,5 - 2,5% растворе глютарового альдегида в течение 2 час. при температуре 4 0С. Далее дважды промывали какодилатным буфером (рН 7,4) по 10-15 мин, после чего постфиксировали в 1% растворе четырехокиси осмия (на 0,1M какодилатном буфере) в течение 2 час 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. Для этого готовилась смесь смол в следующих пропорциях [3].

Эпон 812 – 4 г.

Аралдит 502 – 2 г.

Эпон DDSA – 9 г.

Катализатор DMP-30 – 8 капель

Пропитка препаратов проводилась по следующей схеме:

смесь смол : абсолютный ацетон 1:3 — 4 часа;

смесь смол : абсолютный ацетон 1:1 — 4 часа;
смесь смол : абсолютный ацетон 3:1 — 4 часа;
смесь смол — от 12 до 24 часов;
новая смесь смол в другой посуде - от 12 до 24 часов;
Затем препараты переносились в свежую смесь смол для полимеризации.

Полимеризацию проводили в течение 1,5 – 2 суток при 60 °C.

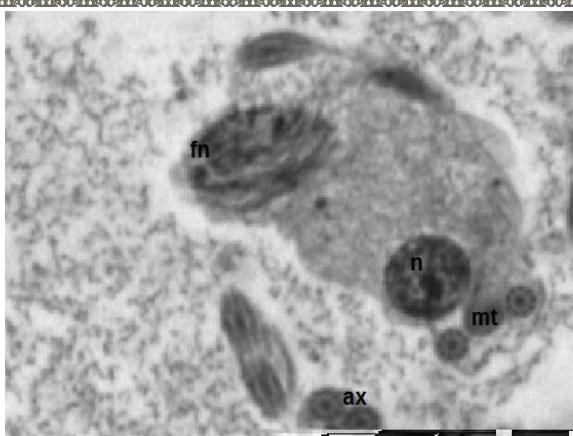
Ультратонкие срезы толщиной 60 - 100 нм готовили на ультротоме “Ultrotome III” (“LKB”, Швеция). Полученные срезы наносили на сетки-подложки с формваровой пленкой-подложкой и контрастировали 2% р-ром уранилацетата на 50% этаноле (10-20 мин при 37°C) и цитратом свинца (от 3 до 10 мин. при комнатной температуре)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

Результаты собственных исследований

В результате электронномикроскопического изучения сперматозоидов двух родственных видов trematod получены следующие результаты по тонкой организации головной части мужских гамет.

Ультраструктура сперматозоидов trematodes *Hypoderæum conoideum*

Головной отдел (Рисунок 1). Ультраструктура головного отдела гаметы включает в себя ядро, одну апикально расположенную аксиальную структуру, которая в дальнейшем по длине гаметы переходит в два раздельных аксиальных жгутика, здесь же расположен передний конец митохондрии. Неравномерное распределение осевых аксиальных структур, возможно, связано с особенностями сперматогенеза. Ядро локализуется за апексом головной части сперматозоида. Ядро вытянутое, передний конец его тупо закруглен, задний несколько заострен и вытянут. Размер попечного сечения ядра 0,5x0,45 мм, ядро имеет в общем уплощенную форму, повторяя форму всего сперматозоида. Диаметр ядра в задней части составляет 0,28x0,33 мм. Хроматин, находящийся в ядре, представлен плотно упакованными нитчатыми структурами, которые в литературе носят название - ламелл. Чаще всего на электронограммах хроматин спирально закручен вдоль длинной оси ядра. В некоторых ядрах ядерное вещество имеет меньшую электронную плотность, к тому же он не закручен в спираль, вероятно, это вещество является остаточным белком, ранее



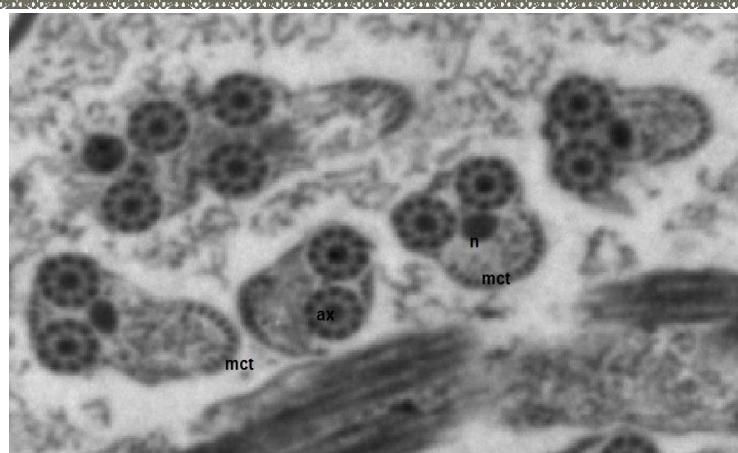
n – ядро; ах – аксиальные структуры сперматозоидов; fn- ламеллы ядра сперматозоида; mt митохондрия

Рисунок 1- Головного отдела сперматозоида трематоды *H. Conoideum*

это предполагали Silvera, Porter [4] для других представителей плоских червей из класса турбеллярий.

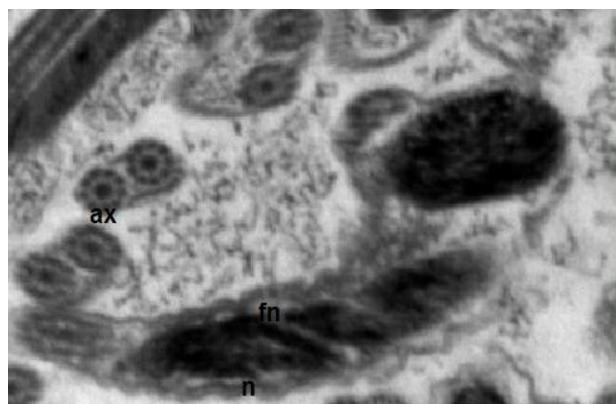
Ядерная мембрана на электроннограммах обычно отделена от уплотненного хроматина узкой электронно-светлой зоной (Рисунок 2). Одна из аксиальных жгутиковых структур начинается в конечной зоне головного отдела, рядом с местом расположения ядра, и здесь диаметр его несколько уменьшается (Рисунок 3). На дистальном участке головного отдела осевые жгутиковые структуры локализуются латерально, близко к плазматической мембране, а ядро занимает центральную часть (Рисунок 4).

Следующая субклеточная структура головной части сперматозоида трематоды – митохондрия (Рисунок 1). Митохондрия локализуется рядом с ядром, его верхний конец начинается несколько ниже от переднего конца ядра и располагается рядом с единственным в этой зоне жгутиком. В зоне, где появляется второй жгутик, митохондрия расположена рядом с ядром посередине жгутиков. Sato, Sakoda [5], изучая трематоду *Paragonimus myazakii*



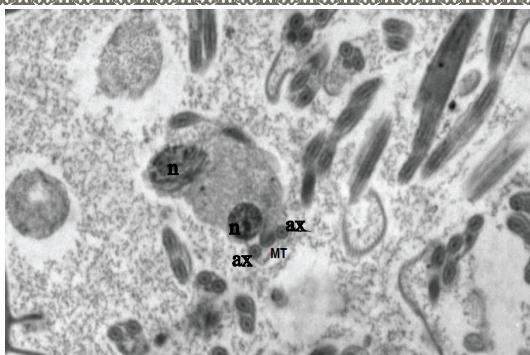
н – ядро; ах – аксиальные структуры сперматозоидов; мкт - микротубулы

Рисунок 2 - Электроннограмма головной части сперматозоидов трематоды *H.conoideum*



ах – аксиальные структуры сперматозоидов; н – ядро; fn – ламмелярные структуры ядра

Рисунок 3 - Электроннограмма головного отдела сперматозоида трематоды *H.conoideum*



mt- митохондрия

n-ядро.

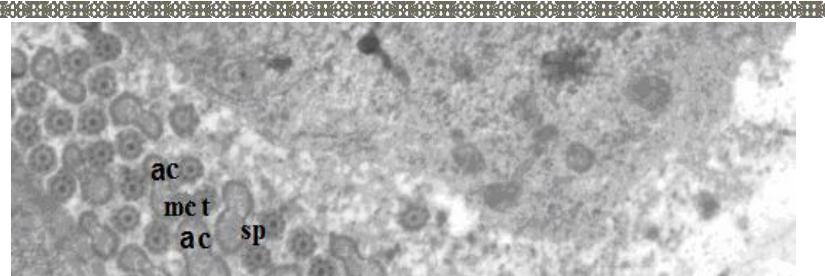
ax-аксильная структура сперматозоида.

Рисунок 4 - Электроннограмма головного отдела сперматозоида трематоды *H. conoideum*

Ультраструктура сперматозоидов трематоды *Echinostoma revolutum*

Сперматозоиды *E. revolutum* как и других представителей плоских червей состоят из головного, среднего и заднего отделов. Проксимальная часть головной части характеризуется присутствием развитой акросомы, на электронномикроскопических снимках в поперечном сечении описываемый отдел имеет несколько вытянутую гантеливидную форму (Рисунок 5). На периферии проксимальной части сперматозоида по периметру расположены микротубулярные структуры, их количество варьируется от 34 до 46 микротубул. Все микротубулы располагаются на равном расстоянии от внешней плазматической мембраны. По-видимому, микротубулы выполняют функцию цитоскелета увеличенной головной, акросомной зоны гаметы. Плазматическая мембрана в головной части гаметы выглядит хорошо структурированной. По-видимому, мембрана однослойная, её внешняя граница достаточно резко по электронной плотности контрастируется от окружающего пространства.

Электронная плотность проксимальной части мужской гаметы в основном средняя, но в ней имеются участки с электронно-светлыми характеристиками, что говорит о нонднородности материала, сосредоточенного в этом отделе. Возможно, это связано с различием веществ - ферментного состава акросомы сперматозоида.



ac- акросома; mct-микротубулы; sp-сперматозоиды

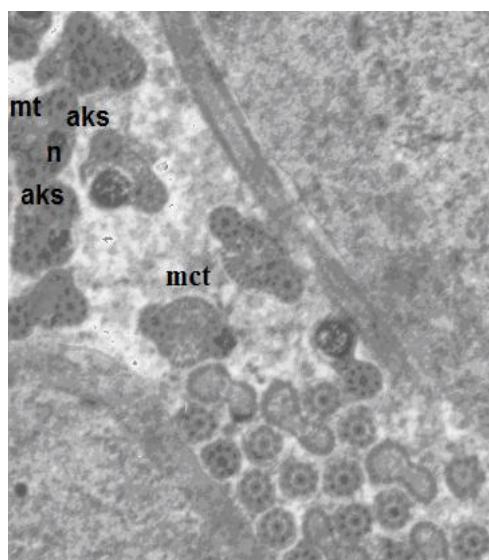
Рисунок 5 - Головной отдел сперматозоидов трематоды *E.revolutum*

Несколько ниже от проксимальной части сперматозоида появляются признаки, характерные для гаметы – одна из аксиальных структур, которая уже здесь имеет присущее для жгутикообразных образований строение, и состоит из 9 парных периферических и одной пары центральных микротубул. Рядом с аксиальной структурой гаметы, располагается верхний конец ядра, который отделен от плазматической мембраны тонким слоем плазмы, характеризующейся в основном электронно-светлыми свойствами (Рисунок 6). Возможно, это нижняя часть акросомного комплекса. Неравномерное появление аксиальных структур в головной части сперматозоида, вероятно, объясняется особенностями сперматогенеза *E. revolutum* и может быть характерной для этого вида и родственных ему трематод. Ядро на электроннограммах поперечного разреза, которое прошло через тело сперматозоида, имеет округлую или близкую к ней форму с приблизительным диаметром 0,55-0,6мм. На электронно-микроскопических снимках продольного разреза сперматозоида ядро имеет вытянутую форму. В составе ядра структурированы и выделяются нитчатые образования. Возможно, это ламеллярные образования, ранее они устанавливались и у других плоских червей. Нитчатые структуры равномерно выделяются по всей длине ядра. Отмечаем, что степень закрученности ламелл в ядрах может быть различной у разных сперматозоидов исследуемого вида. Иногда ламеллы закручены резко, иногда закручены слабее.

Район гаметы, где появляется одна из аксиальных структур, отличается тем, что размер головного отдела несколько уменьшается по сравнению с проксимальной частью, содержащей акросомальную структуру. Диаметр аксиальной структуры, лежащей в зоне появления ядра, не отличается от диаметра аксиальных образований в средней и хвостовой части сперматозоида трематоды.

Ядерная мембрана на электронно-микроскопических снимках в отличие от *H. conoideum* не отделена от хроматина содержащегося в ядре. В конце головного

отдела, ближе к средней части сперматозоида, аксиальных структур становится два и они занимают латеральные области, а ядро располагается в выпячивании плазмы с одной стороны, образуя с сиями аксиальных структур треугольник, на равном удалении от обеих (Рисунок 6) аксиальных образований. Диаметр ядра существенно отличается на самом конце в сторону уменьшения и становится равным около 0,33мм. В этой же части появляется проксимальная вершина митохондрии. Митохондрия локализуется на противоположной ядру области плазмы. Диаметр аксиальных структур- около 20-24мм, каждая структура состоит из девяти дуплетов по периферии и одного дуплета в центре. Каждый дуплет на периферии соединен с центральным дуплетом посредством цитоплазматических тяжей, длина которых варьирует от 0,04-0,05мм, они отличаются несколько большей, чем умеренная электронная плотность остальной части полости аксиальных структур.



mt-митохондрия; n-ядро; aks- аксиальные структуры; mct- микротрубочки

Рисунок 6 - Электроннограмма головного отдела сперматозоида *E. revolutum*

Митохондрия в составе сперматозоида локализуется рядом с ядром, их верхние концы могут располагаться на одном уровне, либо верхний конец митохондрии начинается несколько ниже. В зоне совместного расположения верхнего конца митохондрии и ядра аксиальная структура гаметы еще отсутствует (Рисунок 6).

На участках, где появляется аксиальная структура гаметы, митохондрия вплотную прилегает к ядру или уже отсутствует, поэтому можно говорить о том, что митохондрия, скорее всего, имеет небольшую длину и более или менее округлая.

В составе головной части сперматозоида рибосомы, полирибосомы и диктиосомы аппарата Гольджи отсутствуют. Все пространство головного отдела сперматозоида между ядром, митохондрией и аксиальными структурами заполнено зернами гликогена. Гликоген, согласно более ранних исследований с использованием гистохимических тестов, относят к β-гликогену. На участках, где, начинаются аксиальные структуры, присутствуют конические или угловатые (Рисунок 6) образования, количество их посчитать не удается. Микротрубочки в зоне присутствия ядра встречаются единично, а в месте, где только появляется вторая аксиальная структура, микротубулы формируют дорсальные и центральные группы. По-видимому, эти зоны активно участвуют в выполнении двигательных функций.

Функциональная морфология мужских половых гамет

Общеизвестно, что все представители *Plathelminthes* размножаются посредством внутреннего оплодотворения, приобретение такого типа оплодотворения, несомненно, большое эволюционное приобретение. В эволюционном плане внутреннее оплодотворение, согласно Bacetti [6] прошло несколько этапов, начиная от прямого и косвенного внутреннего оплодотворения в жидкой среде, оплодотворения посредством сперматофоров и, наконец, копуляция. Считается, что наиболее примитивный вид внутреннего оплодотворения среди плоских червей характерен для бескишечных турбеллярий, у которых оно происходит в виде подкожной импрегнации сперматозоидов [7]. Но уже у них сперматозоиды представлены веретеновидными и нитевидными клетками, структура жгутика гамет, по данным Cifrian et al. [8] соответствует формуле 9+1. Ультраструктурные особенности сперматозоидов среди плоских червей более изучены у турбеллярий [9, 10, 11, 12, 13] и менее изучены у представителей других классов (*Monogenea*, *Trematoda*, *Cestoda*). Среди трематод на сегодняшний день ультраструктурные особенности изучены не более чем у десятка видов, и эта скучность фактического материала не дает возможностей делать, сколько нибудь крупные обобщения. Для восполнения этого нами изучены ультраструктурные особенности мужских половых клеток у двух видов трематод из одного семейства *Echinostomatidae*. Вообще нужно отметить, что все виды внутреннего оплодотворения проходят в жидкой среде, и даже такая среда имеет определенную плотность. Согласно общепринятых положений, у представителей трематод и других плоских червей сперматозоиды двигаются сначала в составе жидкости в семяприемник женских половых органов, а затем оттуда по мере необходимости оплодотворения яйцеклеток вследствие

расходования мужских гамет - либо в специальный орган «оотип», где происходит процесс оплодотворения, либо в матку.

На сегодняшнем этапе есть ряд исследований, которые говорят о том, что не только в оотипе происходит оплодотворение женской гаметы, оно может происходить и в проксимальных отделах матки. Оплодотворению способствует и то, что покровы женской половой клетки - достаточно тонкая структура. По нашему мнению, особенности строения семязвергательного канала (его диаметр, извитость, длина) и выше упомянутые два обстоятельства (плотность смесной жидкости в семенном пузырьке, семязвергательном канале и структура оболочек яйцеклетки) определяют структурно-морфологические особенности мужских гамет. Нужно отметить, что фактически нет ни одного вида живых организмов сперматозоидов, которых могут пережить сухие условия. Поэтому мужские половые гаметы имеют те или иные морфологические приспособления для проявления активности в условиях присутствия жидкой среды. По мнению Речнова [13], особой причиной метаморфозов, связанных с морфологией сперматозоидов, являются функциональные приспособления к преодолению плотности и механического сопротивления биологической жидкости в полости различных частей женских половых органов.

Тело сперматозоида покрыто плазматической мембраной, которая проявляет явные признаки асимметрии, выражаясь в том, что наружная поверхность содержит рыхлый слой – гликокаликс, который, по данным Хьюз [1980], образует единый гликопротеиновый комплекс с белками плазматической мембранны. Гликокаликс обеспечивает избирательную функцию мембранны и играет важную роль при «нахождении» яйцеклетки и его оплодотворении.

В общей структуре видов сперматозоидов, исследованных в нашей работе, видов, как и у большинства животных можно выделить головной, средний и задние отделы. Это согласуется с результатами исследований Gresson [14], Gresson, Perry [15], исследовавши трематоду *Fasciola hepatica*, Burton [16], изучавший гельминта *Naemotoloxus medioplexus*, Kitajima, Paraense, Correa [17] работавших по трематоде *Schistosoma mansoni* и Rees [18], изучивших ультраструктуру гамет трематоды *Cryptocotyle lingua*. Ультраструктура головной части сперматозоидов изученных нами гельминтов *H. conoideum* и *E. revolutum* проявил ряд особенностей. В общем, внешне она напоминает типичную для плоских червей головную часть сперматозоида. Но есть особенности, это прежде всего, расширность головной части, которая не совпадает с данными Hendelberg [19], Burton [16] по другим видам трематод.

Акросомная часть у обоих изученных нами видов *H. conoideum* и *E. revolutum* развита слабо, недостаточное развитие акросомы вполне укладывается в характерные для плоских червей признаки мужской гаметы. На такую

особенность сперматозоидов указывали Silvera, Porter [20], Morseth [21], Burton [16]. Burton[16] считает, что незначительные морфологические размеры акросомной части сперматозоидов характерны для многих плоских червей, в том числе турбеллярий, моногеней и дигенетических сосальщиков (трематод). Этот же автор, но в работе 1967 г. [22] отмечает, что в случае, если яйцеклетка имеет очень тонкий защитный слой, то процесс оплодотворения проходит посредством простого слияния цитоплазмы мужской и женской гаметы.

По мнению Руэн-Ранге [21], первая наиболее примитивно устроенная акросома появляется только у некоторых, отдельных таксономических групп морских кишечнополостных, плоских червей и нематод. Поэтому акросомы сперматозоидов выше указанных типов животных, эволюционно молодые структуры и присутствие его в головной части мужских гамет есть признак становления, формирования морфологии и функций. Поэтому вполне объяснимо отсутствие акросомы в мужских гаметах у отдельных систематических таксонов внутри выше указанных типов. Отсутствие акросомы у представителей отдельных таксономических групп плоских червей, в том числе трематод отметили Silvera, Porter [20], у других находили наличие отдельных пузырьков, в таком случае обнаруживались малочисленные диктиосомы аппарата Гольджи. Обнаружение аппарата Гольджи вполне уместно, если проследить по литературным данным становление обсуждаемой структуры. Как утверждают Fawcett [24], акросома - это видоизмененная лизосома. Такое умозаключение сделано ими на основе того, что прослеживается сходство происхождения и ферментного состава. Обе указанные органеллы берут начало от аппарата Гольджи и содержат ряд одинаковых ферментов: кислую фосфатазу, гиалуронидазу, неспецифическую эстеразу, арилсульфатазу и другие. Кроме этого, акросома, согласно данных Anderson [25], Zaneveld et. al [26], содержит протеолитический фермент акрозин, возможно, это самый важный компонент комплекса акросомальных энзимов.

Способ образования акросом в процессе сперматогенеза примерно одинаков у представителей разных систематических групп, и, по Даниловой [27], сначала происходит образование пузырька или гранулы в аппарате Гольджи, затем устанавливается контакт с ядром, результатом чего является образование субакросомного пространства между акросомным пузырьком и поверхностью ядра на переднем полюсе клетки.

Говоря функциональных «способностях» акросомы, необходимо отметить его способность к кляещим функциям, и эта его способность появляется еще на стадии сперматиды.

Основываясь на вышеуказанных фактах о морфофункциональных особенностях акросомы, как особой структуры головной части мужской гаметы, мы приходим к мысли о том, что присутствие пусть даже не развитой акросомы у исследованных нами в настоящей работе видов облегчает процесс оплодотворения и способствует более эффективному его протеканию за счет

комплекса веществ, содержащихся в акросоме. Но неразвитость акросомы, отмеченная нами у *H. conoideum* и *E. revolutum*, стала причиной того, что семенные пузырьки содержат большое количество сперматозоидов. По нашему мнению высказанное является одним из многочисленных приспособлений паразитических гельминтов для интенсификации производства половых продуктов, по крайней мере у представителей семейства *Echinostomatidae*.

Упомянутые исследователями Данилова [27], Рузен-Ранге [23] и названные ими «пушистым» слоем, прилегающим к акросоме, у изученных нами трематод не установлен. «Пушистый» слой в головной части мужской гаметы упомянутыми учеными был обнаружен у представителей различных типов животных, таких как моллюски, хордовые (рыбы, млекопитающие). Возможно, что «пушистые» структуры у трематод отсутствуют.

Функциональная морфология митохондрий мужских гамет

Вероятно, одна из самых заметных структур головной части мужских гамет исследованных видов - это присутствие митохондральной массы, и почти всегда она располагается в тыловой части ядра и не входит в зону непосредственно аксиальных структур (жгутиков). Митохондрия доходит своим нижним концом до начала единственного в этой зоне жгутика. Митохондрия иногда (в некоторых мужских гаметах изученных нами видов) задним концом вместе с ядром доходит до начала второго жгутика. Таким образом, ясно, что основное тело митохондрии лежит в головной части и почти не входит в зону аксиальных структур сперматозоидов. Верхний конец митохондрии начинается несколько ниже переднего конца ядра. В литературе имеются данные о том, что митохондрии у трематод *Paragonimus myazakii* из семейства *Paragonimidae* [5] располагаются вентральнее к ядру, параллельно длинной оси сперматозоида. Эти же авторы указывают и на то, что митохондрия локализуется непосредственно под плазматической мембраной на дорсальной и вентральной частях и доходят до зоны двух жгутиков, занимая пространство между ними. По мнению Rees [18], ситуация с особенностями локализации митохондрий в мужских гаметах может варьировать у разных сперматозоидов, даже в пределах одной особи. Но автор замечает такое важное обстоятельство, в что митохондрии не заходят глубоко в зону расположения жгутиков, основных структур, обеспечивающих движение и потребляющих энергетические вещества.

Вышеупомянутая локализация митохондрий в сперматозоидах ранее была отмечена у трематод *S. mansoni* в работах Kitajima, Paraense, Correa [17], Yasuzumi [28]. Такую ситуацию митохондрий в составе сперматозоидов Billard [29] комментирует следующим образом: отдаленность митохондрий от жгутиковых структур мужской гаметы может быть свидетельством подвижности всех систем, кроме митохондрий, АТФ, основное вещество, синтезируемое митохондриями, обеспечивает подвижность и других органоидов головной части и процессы,

связанные с ними. Мы поддерживаем эту мысль и склонны думать об участии макроэргического вещества АТФ связанного происхождением с митохондриями во многих внутриклеточных процессах, происходящих в головной части сперматозоида и возможном участии в снабжении энергетическими веществами протекания стадий в момент проникновения в яйцеклетку и оплодотворения женской гаметы [30]. В то же время в литературе есть и другое мнение, Burton [16] предполагает, что митохондрии могут проникать в средний отдел сперматозоида из переднего благодаря тому, что совершают определенные движения, но у исследователя вызывает сомнение способность митохондрий использовать синтезируемые им же макроэргические соединения. Бартон [16] также не смог объяснить источники, обеспечивающие движение митохондрий, и поэтому предположил их пассивный перенос в зону жгутиков за счет существования перетекания цитоплазмы из головной в среднюю часть мужской половой гаметы.

По нашему мнению, нет прямых доказательств движения цитоплазмы и пассивного перемещения митохондрий с плазмой в разные участки сперматозоида. Нами было изучено большое количество электроннограмм по двум видам trematod, и мы не обнаружили ни одну мужскую гамету с признаками нахождения митохондрий в других частях, кроме их локализации в головной части с различными не значительными вариациями.

Анализ литературных источников относительно морфофункциональных особенностей митохондрий сперматозоидов у плоских червей позволяет говорить, что есть группы плоских червей, у которых они отсутствуют в мужских гаметах. Такая ситуация была описана Gresson, Perry [15] у trematodes *F. hepatica*, *Bonsdorff*, *Telkka* [31] у ленточного червя *Diphyllobothrium latum* и Hendelberg [11] у поликладных турбеллярий. Совершенно интересный случай локализации митохондрий обнаружен у trematodes легких человека *P. Miyazakii*, когда обсуждаемые субклеточные структуры и ядра лежат параллельно с аксиальными комплексами сперматозоидов на протяжении всей длины гаметы [5]. Что касается присутствия только одной удлиненной митохондрии в головной части сперматозоида, то Данилова [27] объясняет это слиянием нескольких более мелких митохондрий в одну. Согласно данных этого автора, слияние митохондрий наблюдали при изучении сперматогенеза у других типов животных, например ракообразных. По нашему мнению, возможно, такой же процесс имеет место в мужском гаметогенезе и у некоторых таксономических групп плоских червей, в том числе и trematod. Но для констатации слияния митохондрий в одну единую и объяснения метаморфозов сперматозоидов, по крайней мере, в головном отделе гаметы, и связанных с этим особенностями функционирования гамет необходимо большое количество фактического материала, полученного при электронномикроскопических исследованиях как можно большего количества видов trematod и других плоских червей.

Функциональная морфология ядра сперматозоидов

В нашем исследовании установлено, что ядра мужских гамет обоих изученных в настоящей работе видов трематод локализуются сразу за апексом головной части сперматозоидов и имеют в общем плане уплощенную форму, которая повторяет форму головной части сперматозоида. Хроматин, находящийся в ядре, представлен плотно упакованными нитчатыми структурами. При изучении большого количества электронно-микроскопических снимков обнаружено, что хроматин в основном находится в закрученном состоянии, закрученность ориентирована вдоль длинной оси ядра. Но при этом установлен факт присутствия отдельных сперматозоидов с незакрученными ядрами, и тогда ядерное вещество имеет меньшую электронную плотность. Эту ситуацию мы склонны интерпретировать, основываясь на исследованиях мужской гаметы родственных трематодам представителей плоских червей турбеллярий, которые были изучены Silvera, Porter [32]. Исследователи считают, что электронно-светлый материал это ни что иное, как остаточный белок, появляющийся в некоторых гаметах в процессе сперматогенеза. Подобная ситуация была обнаружена и у трематоды *C. Lingua*, исследованной Rees [18].

Исследователи, изучавшие морфологические особенности сперматозоидов плоских червей [33] отметили, что в ядре отчетливо выделяются два компонента, различающиеся плотностью и структурой. Один из компонентов занимает больший объем ядра и более плотен и сформирован из ветвящихся ламмелярных пучков, и чаще всего расположен спирально. Эта специфическая картина была установлена у *Dugesia tigrina*, представителя класса турбеллярий. Второй компонент представлен четырьмя тяжами, тянущимися вдоль ядра. Этот компонент также спирально закручен. Подобные закрученные ламмелярные структуры были обнаружены у обоих изученных нами видов трематод. Анализируя вышеизложенное можно сперматозоидов-характерная черта для представителей как минимум для двух классов плоских червей. Это дает возможность допускать мысль о распространении этого признака на морфологическую структуру ядра представителей всего типа *Plathelminthes*. Но утверждать это достоверно можно будет только при накоплении большого количества фактического материала, полученного путем электронномикроскопических исследований представителей классов *Turbellaria*, *Monogenea*, *Trematoda* и *Cestoda* типа *Plathelminthes*.

Swiderski [34] описал интересный случай локализации ядра в сперматозоиде у цестоды *Moniezia expansa*, где ядро обвивается вокруг единственной аксиальной структуры гаметы гельминта.

На сегодняшний день установлен факт того, что конденсированный хроматин сперматозоидов высших позвоночных животных обладает химической резистентностью. По данным Anderson, Ellis [25] она обусловлена наличием S-S дисульфидных связей, содержащихся в белковых компонентах ядер зрелых сперматозоидов. По мнению Даниловой [27], такая же ситуация

характерна и для остаточного белка в ядрах сперматозоидов ракообразных, моллюсков и членистоногих. Согласно исследований Ахметова [35], Пономарёва [36], проведенных на уровне световой микроскопии с использованием гистохимических тестов по Адамсу и Слоперу на наличие дисульфидных связей в белках, было установлены S-S группы в содержимом полости семенного пузырька в составе мужской половой системы у некоторых видов трематод, в том числе и у трематоды *H. conoideum*. Но исследователями эти данные не обсуждались. Интерпретируя полученные результаты в работах Ахметова [35] и Пономарёва [36] можно судить о том, что реагирующие на дисульфидные группы субстанции в полости семенного пузырька связаны с мужскими половыми гаметами. Общеизвестно, содержимое семенного пузырька трематод представлено вполне зрелыми сперматозоидами готовыми к процессу оплодотворения. Вышесказанное наводит на мысль о возможности обеспечения резистентности ядерного материала, а именно, конденсированного хроматина в составе ядра мужской гаметы трематод посредством дисульфидных связей в имеющихся белковых компонентах.

Таким образом, защитный механизм ядерного материала мужских гамет формировался еще на уровне эволюционно низко организованных и поэтому стоящих на низших ступенях развития организмов, одним из которых вполне могли быть представители различных таксономических групп плоских червей, в том числе и трематод. По-видимому, объяснением отсутствия дисульфидных групп в белках сперматозоидов некоторых видов исследованных Пономарёвым [36] трематод может быть то, что система обеспечения сохранности ядерного материала гамет еще не совсем совершенна, и могут иметь место другие механизмы защиты. Но вещества белковой природы в этом механизме принимают участие. Последние в виде остаточного белка были установлены нами в сперматозоидах *H. conoideum* и *E. Revolutum*, исследованных на уровне электронной микроскопии. Нужно отметить возможность использования знания о химической структуре белкового материала при направленном селективном подборе веществ для борьбы с различными гельминтозами. При этом такая борьба будет направлена на процесс снижения количества половых продуктов путем воздействия на мужские гаметы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Руинов А.А. Сперматогенез многоклеточных животных. - М., 2005. -123 с.
2. Baccetti B. Evolution of the spermatozoon//Biolzool. - 1984. -Vol.51, - №1. - P.25-33.
3. Cifrian B., Martines-Alos S., Garsia-Carrales P. Ultrastructural studies spermatogenesis and nature spermatozoa of *Bothriomesostoma personatum* (Rhabdocoela, Typhloplanoida)//Progr. Zool. - 1988. -Vol.36, - P.310-314.

4. Дроздов А.Л., Иванков В.Н. Морфология гамет животных: значение для систематики и филогении. – М.: 2000. - 258 с.
5. Рузен-Ранге Э. Сперматогенез у животных. - М.: 1980. - 255 с.
6. Hendelberg J. Plathyhelminthes - Turbellaria //Reproductive biology of invertebrates. - 1983. - Vol.2, - P. 75-104.
7. Roosen-Runge E.C. Germinal-cell loss in normal metazoan spermatogenesis //J. Reprod. and Fertil. - 1977. - Vol. 35, - № 2. - P. 339-349.
8. Silvera M. Characterization of an unusual nucleus by electron microscopy // J. Submicrosc. - 1970. - Vol.2, - P. 13-24.
9. Fawcett D.W. Morphogenesis of the mammalian sperm acrosome in new perspective // In Funct Anat. Spermatozoon. - Oxford, 1975. - P.199-210.
10. Bonsdorff C.H., Telkka A. The spermatozoon flagella in *Diphillobotrium latum*// Z. Zelforsch. - 1965. - Vol. 66, - P. 643-648.
11. Sato M., Oh M., Sakoda K. Electron microscope study of spermatogenesis in the lung fluke (*Paragonimus miyazakii*)// Z. fur Zelforschung und mikroskopische Anatomie. - 1967. - №77. -P.323-243.
12. Burton P.R. Fine structure of the unique central region of the axial unit lung fluke spermatozoa //J. Ultrastruc. - 1967. - №19. -P. 166-172.
13. Понамарев Д.В. Сравнительная структурная и функциональная организация репродуктивных органов Trematod из различных таксономических групп: автореф. канд. биол. наук.: - Алматы, 2006. - 25с.
14. Morseth D.J. Sperm tail finrstructure *Echinococcus granulosus* and *Dicrocoelium dendriticum*//Exp. Parasitol. - 1964. -№ 24. -P. 47-53.
15. Swiderski Z. The fine structure spermatozoon of sheep tapeworm, *Moinesia expansa*// Zoologica Poloniae. - 1968. -Vol.18, - P. 475-486.
16. Kitajima E.W., Paraense W.L., Correa L.R The fine structure of *Schistosoma mansoni* sperm (Trematoda, Digenea)// J. Parasitol. -1976. - Vol.62, -P. 215-221.
17. Burton P.R. Fine structure of the reproductive system of a frog lung fluke III Spermatozoon and its differentiation// J. Parasitol. - 1972. - Vol.58. - P. 994-999.
18. Hendelberg J. On the development of different types of spermatozoa from spermatids on the ultrastructure of flagella in the Turbellaria with remarks// Zoologiska bidrag fran. – Upsala, 1969. - Vol.38, - P. 1-50.
19. Silvera M., Porter K.R. The spermatozooids of flatworms and their microtubular systems// Protoplasma. -1964. - № 59. - P. 240-265.
20. Otubanjo O.A. *Schistosoma mansoni* The ultrastructure of the reproductive system//Parasitology. - 1980. - №81. - P.565-571.
21. Ахметов К.К Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.б.н. -1989. –Алма-Ата. -25с.
22. Welsch.U., Storch V. Comparative animal cytology and histology. L. Sidwick an Jacson. 1976. 321p.

23. Уики Б. Электронная микроскопия для начинающих// Под.ред. Ю.В. Полякова. – М. 1975. – 326 с.
24. 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.
25. Rees F.G. The ultrastructure, development and mode operation of the ventrogenital complex Cryptocotyle lingua. // Processing of the Royal Society. -1979. – London. –P. 245-267.
26. Silvera M. Action de la pepsine sur un flagella du type 9+1.// Experientia. -1968. –N 24. –P. 1243-1245.
27. Жаксыбаев М.Б., Ахметов К.К., Сарбасов Н.С. Ультраструктура сперматозоидов трематоды Hypoderaeum conoideum (трематода Echinostomatidae) //Материалы международной научно-практической конференции «Биоразнообразие и устойчивое развитие природы и общества». - Алматы, 2008. Ч. 2. –С. 65-68.
28. Wittrock D.D Germ cells cycle on the spermatogenesis of Fasciola hepatica // Parasitil. -1976. –Vol. 43, N 1. – P. 88-94.
29. Иванов А.В, Мамкаев Ю.В. Ресничные черви (Турбеллярия): Их происхождение и эволюция. - Л., 1973. - 221с.
30. Gresson R.A.R The gametogenesis of the digenetic trematode Sphaerostoma bramae// Parasitol. -1958. Vol. 48, –P. 293-302.
31. ZaneveldL.J. Poljakovski K. L. The proneolytic enzyme systems of mammalian genital tract secretions and spermatozoa. Proteases and Boil. Contr. Cold Spring Harbor. – 1975. –P. 683 – 706.
32. Yasusumi G. Electron microscope studies on spermatogenesis in various animal species // I. Rev. Cytol. -1974. N 37. P. 53 - 119.
33. Billard R. La spermatogenese de Poecilia reticulata. IV. La spermatogenese etude ultrastructure // Ann. Biochim. Biophys. -1970. – Vol.10, -P. 493- 510.
34. Anderson W. A., Ellis R.A. Cytodifferentiation of the crayfish some spermatozoon acrosome formation, transformation of mitochondria and development of microtubules // Z. Zellforsch. -1967. –N77. –P. 80 – 94.

Түйнде ме

Бұл макалада трематодалардың екі түрінің сперматозоидтарының электрондық микроскоп арқылы аланған мәліметтеріне сипаттама берілген.

Resume

In this article writing of electron microscope studies of spermatozoids of two species of trematods.