

Р.М. Уалиева

Павлодарский государственный университет им. С. Торайгырова, Казахстан
(E-mail: ualiewa_rimma@mail.ru)

Функциональная роль желточников и тельца Мелиса трематоды *Parastrigea robusta*

В статье отражены гистологические и электронно-микроскопические особенности структурной и функциональной организации отделов женской половой системы (желточников и тельца Мелиса) трематоды *Parastrigea robusta*, участвующих в формировании скорлупы яиц. Установлено, что процесс образования скорлупы яиц связан с морфофункциональными особенностями желточников и железы Мелиса. Функционально желточные гранулы готовы и содержат скорлуповый материал в зрелом виде (белки предшественники — недубленые белки). Желточные гранулы в оотипе или проксимальном отделе матки высвобождают белки для дубления под действием агентов. Тельце Мелиса трематоды *Parastrigea robusta* — многофункциональный орган, обеспечивающий активацию процесса высвобождения скорлупового материала из желточных клеток; формирование резистентной яйцевой оболочки в результате наслаивания на нее скорлупового материала; облегчение процесса перемещения яиц по петлям матки за счет «мукозных» веществ, выделяющихся клетками второго типа. Таким образом, желточные фолликулы и тельце Мелиса трематоды *Parastrigea robusta* представляют единый функциональный блок, который обеспечивает образование резистентной скорлупы яиц. В данном процессе одну из ключевых ролей играет железа Мелиса, желточники поставляют скорлуповый материал. Полученные данные по микроморфологии, ультраструктуре желточников и тельца Мелиса трематоды *Parastrigea robusta* значительно пополняют знания по особенностям процесса образования резистентной скорлупы яиц.

Ключевые слова: гельминты, трематоды, женская репродуктивная система, желточники, желточные клетки, тельце Мелиса.

Введение

Эволюционным механизмом, обеспечивающим сохранение вида при развитии со сменой хозяев, является закон «большого числа половых продуктов» — яиц [1]. Большая половая продуктивность гельминтов увеличивает шансы завершить жизненный цикл до маритной стадии, тем самым обеспечивая появление следующего поколения. И как следствие, паразитические организмы, в частности, представители класса Trematoda, имеют функционально развитую гермафродитную половую систему.

Процесс формирования и стабилизации скорлуповой оболочки, несмотря на многочисленные исследования, до конца не выяснен. Ученые приходят к разным умозаключениям по функционированию желточников и тельца Мелиса как главных структурных компонентов, участвующих в формировании скорлупы яиц [2].

Для исследования выбрана трематода *Parastrigea robusta*, относящаяся к трематодам с дифференцированным телом. Трематоды с дифференцированным телом считаются эволюционно продвинутой группой [3], поэтому изучение строения железы Мелиса и желточников у данного вида представляет собой научный интерес. В результате проведенного исследования определены и детализированы функциональные роли желточников и железы Мелиса трематоды *Parastrigea robusta*.

Материалы и методы исследования

Объектом исследования является трематода *Parastrigea robusta* (Szidat, 1928), относящаяся к подотряду Strigeata (La Rue, 1926), семейству Strigeidae (Railliet, 1919) из пищеварительной системы (кишечника) Красноголовой чернети (*Aythya ferina*).

Фиксирующие смеси и режим фиксации были выбраны в зависимости от целей исследования. Для гистологического исследования в качестве фиксирующего материала использована жидкость Бузна. Работа с материалом исследования началась с помещения трематод в биопсийные кассеты, после чего объект исследования прошел стадию отмывки от фиксирующей жидкости в 70 % спирте в течение 1-го дня.

Проводка материала осуществлялась с помощью гистопроцессора Medite TPC-15 (Medite, Германия), где исследуемый материал прошел стадии обезвоживания и парафинирования тканей по программе Standart 1.

Обезвоженный и пропитанный парафином материал был залит в парафиновые блоки. Тонкие срезы толщиной 5–7 микрон получали с помощью ротационного микротомата. Окрас полученных срезов осуществлялся гематоксилин-эозином по методу Эрлиха [4].

Полученные гистологические микропрепараты рассмотрены на световом микроскопе Keyence VZ-9000 (Keyence, Япония) с дальнейшим фотографированием срезов на разных увеличениях.

Для электронно-микроскопического исследования собранный гельминтологический материал был зафиксирован в забуференном 0,1М какодилатным буфером (pH 7,4) 3 % растворе глутарового альдегида, после чего постфиксирован в 1 % растворе четырехоксида осмия (на 0,1М какодилатном буфере). Материал дегидратировали уранилацетатом в 70° спирте. В качестве заливочной среды использовали смолы аралдит и эпон 812. Ультратонкие срезы толщиной 60–100 нм готовили стекланным ножом на ультрамикротоме «Ultratome III» (ЛКВ, Швеция). Срезы контрастировали цитратом свинца по E. Reynolds [5]. Полученные препараты просматривали и фотографировали на электронном микроскопе «JEM-100 CXII» («JEOL», Япония).

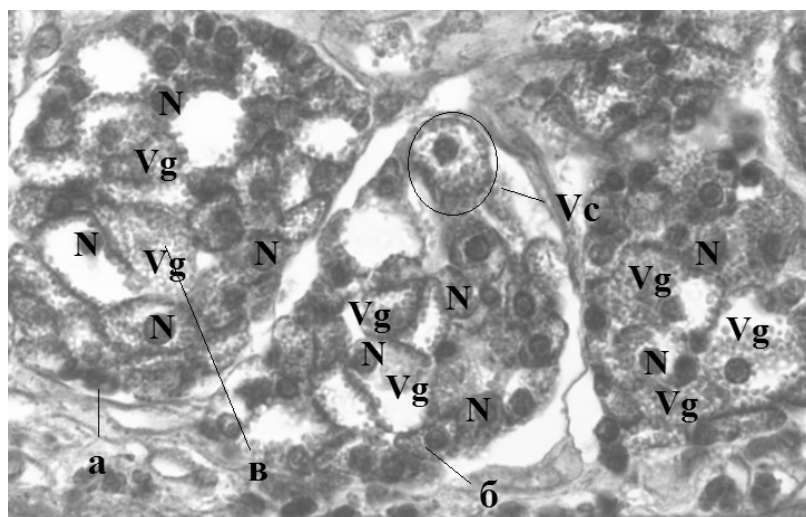
Результаты исследования и их обсуждение

Желточники *Parastrigea robusta*

Микроморфология. Желточные фолликулы *Parastrigea robusta* расположены в переднем и заднем отделах трематоды. Диаметр желточного фолликула составляет 56,6–93,3×66,6–83,3 мкм (рис. 1).

В желточном фолликуле содержатся желточные клетки на разных стадиях развития (рис. 1). Незрелые желточные клетки характеризуются несильной структурной клеточной дифференциацией, содержат крупное ядро, занимающее основную часть клетки и окрашиваемое гематоксилин-эозином в темно-фиолетовый цвет. Цитоплазма после окраски приобретает светло-розовый оттенок. По мере накопления скорлупового материала в желточных клетках уменьшается базофилия цитоплазмы.

При созревании желточных клеток размер ядра не меняется, рост клетки происходит в результате увеличения объема цитоплазмы с расположенными в ней желточными гранулами. У зрелых желточных клеток все пространство, за исключением ядра, занимает скорлуповый материал. Диаметр зрелых клеток составляет 18,6–23,3 мкм, из них 4,5–4,7 мкм занимает ядро. При окрашивании красителем гематоксилин-эозином по Эрлиху скорлуповые гранулы не прокрашиваются и на фотографиях принимают светло-желтый оттенок (рис. 1).

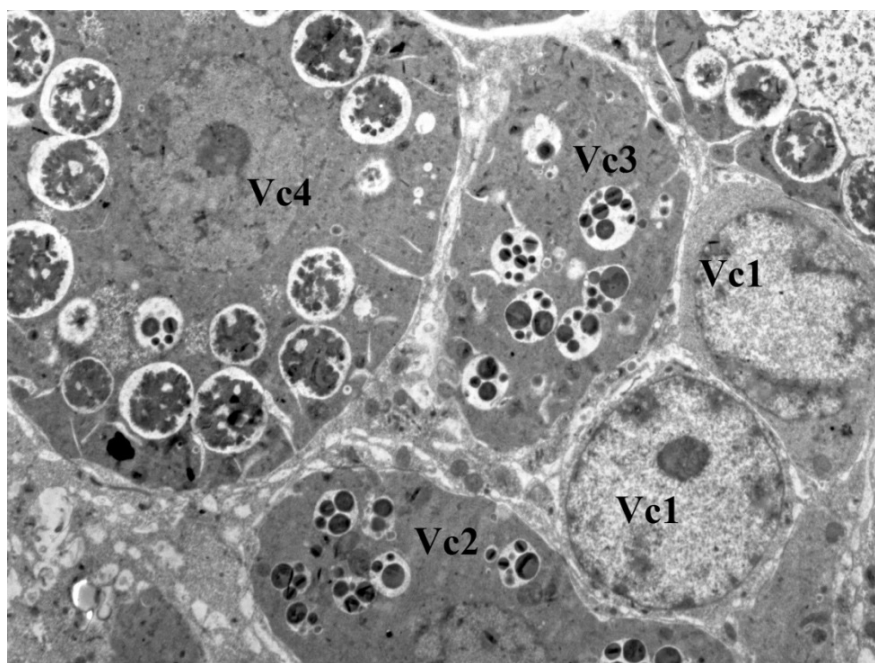


Vc — желточная клетка; Vg — скорлуповые глобулы; N — ядро; a — незрелые; б — развивающиеся; в — зрелые желточные клетки

Рисунок 1. Желточные фолликулы *Parastrigea robusta* (×600)

Ультраструктура. Желточные клетки, составляющие фолликулы, обособлены за счет тонких отростков близ расположенной паренхиматозной ткани. В результате созревания клетки претерпевают структурные и морфологические изменения.

Наши исследования показали, что желточные клетки в процессе созревания проходят 4 стадии развития (рис. 2).



Vc1 — желточная клетка 1-й стадии развития; Vc2 — желточная клетка 2-й стадии развития; Vc3 — желточная клетка 3-й стадии развития; Vc4 — желточная клетка 4-й стадии развития

Рисунок 2. Участок желточного фолликула *Parastrigea robusta* (×8000)

Клетки 1-й стадии представлены наименьшими размерами по сравнению с клетками последующих стадий дифференциации. Большую часть объема клетки занимает ядерный аппарат. На этой стадии хроматин находится в конденсированном состоянии, т.е. представлен гетерохроматином, локализующимся, главным образом, по периферии ядра. В цитоплазме содержится большое количество свободных рибосом и полисом, встречаются небольшие участки гранулярной эндоплазматической сети, некоторое количество митохондрий. На данной стадии созревания желточных клеток не происходит синтеза скорлупового материала, т.е. клетка находится в неактивном состоянии.

Вторая стадия дифференциации характеризуется заметными перестройками в клетке: количество эухроматина в ядрах увеличивается, у большей части желточных клеток фолликула участки с эу- и гетерохроматином находятся, практически, в равном соотношении, это говорит об активации синтетических процессов. В клетках этой стадии уже заметны единичные скорлуповые гранулы.

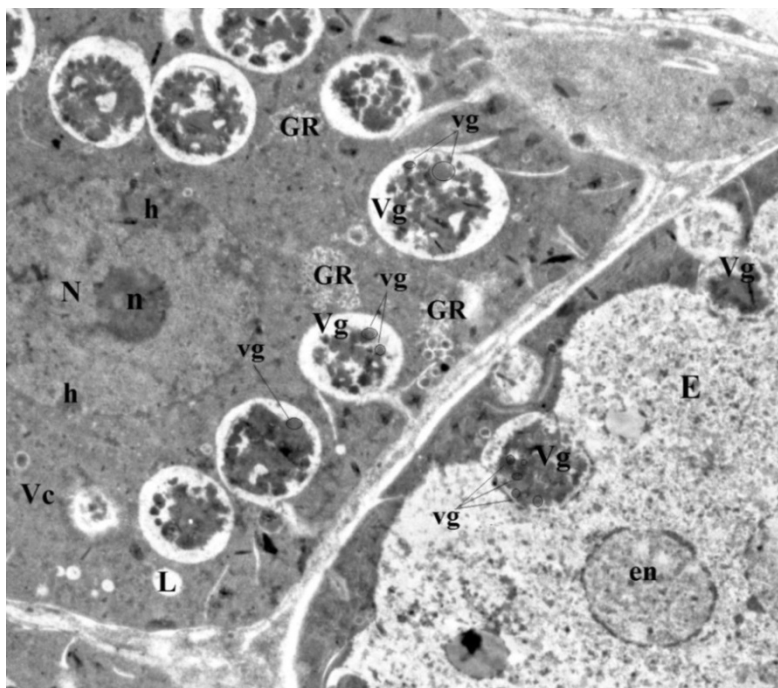
Клетки 3-й стадии увеличиваются в размере за счет синтеза скорлупового материала. Ядро неправильной формы расположено в центральной части клетки. Происходит структурное изменение ядерного материала в сторону увеличения содержания активной формы хроматина — эухроматина. От ядра отходит гранулярная эндоплазматическая сеть, усеянная рибосомами.

Цитоплазма имеет выраженную зернистость, содержит обширные сети гранулярного эндоплазматического ретикулама с многочисленными рибосомами. Митохондрии локализируются, главным образом, возле синтезирующихся скорлуповых гранул. Разрастающиеся скорлуповые глобулы смещаются к периферии клетки. Мелкие желточные гранулы, сливаясь, образуют более крупные гранулы. Цитоплазма имеет зернистую структуру, содержит большое количество свободных рибосом и зерна гликогена.

Клетка на 4-й стадии дифференциации завершает процесс синтеза скорлуповых глобул. Желточные клетки данной стадии достигают максимальных размеров. Ядро имеет округлую форму, содержит хорошо структурированное ядрышко, хроматин находится в неактивном состоянии и представ-

лен большим количеством гетерохроматина. Желточные глобулы содержат большое количество скорлуповых гранул. Желточные глобулы могут занимать 1/5 объема клетки.

После завершения процесса созревания клеток в желточном фолликуле зрелые клетки по желточным протокам передвигаются в область желточного резервуара, откуда поступают в оотип, где происходит образование резистентной оболочки яиц. Желточные клетки тесно контактируют с яйцевой оболочкой. На периферии яйца видны желточные глобулы, содержащие скорлуповый материал (рис. 3).



Vc — желточная клетка; N — ядро; n — ядрышко; h — гетерохроматин; Vg — скорлуповые глобулы; vg — скорлуповые гранулы; GR — гранулярный эндоплазматический ретикулум; L — липидная капля; E — формирующееся яйцо; en — энзимы

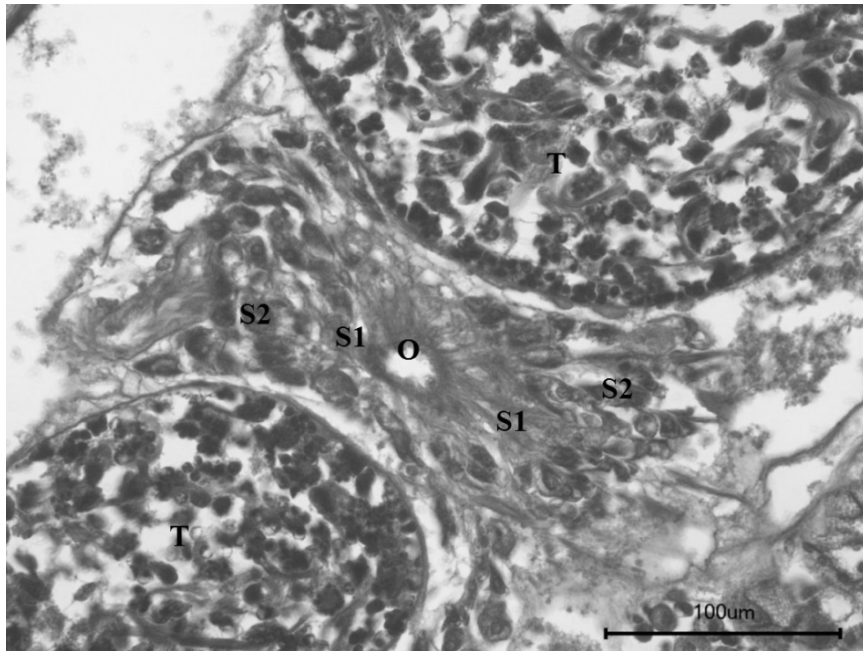
Рисунок 3. Зрелая желточная клетка возле формирующегося яйца *Parastrigea robusta* (×12000)

Тельце Мелиса Parastrigea robusta

Микроморфология. Тельце Мелиса расположено на заднем сегменте тела трематоды. Железа локализована между семенниками. Количество клеток тельца Мелиса невелико, они окружают оотип со всех сторон. Размер железы варьирует в пределах 85,7–214,3 мкм (рис. 4).

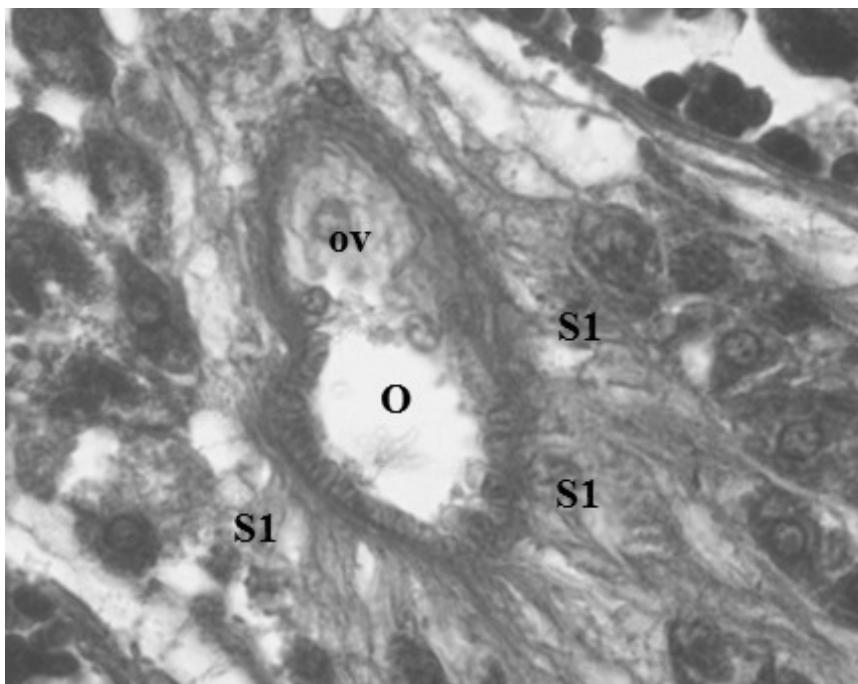
Железу Мелиса составляют клетки двух типов. Клетки первого типа аккумулируются вблизи оотипа, непосредственно окружая его. Клетки данного типа каплевидной или вытянутой формы, размер которых равен 5,7–8,6 мкм. Ядро имеет крупные размеры (2,3–4,3 мкм), несколько смещено от центра клетки. Железистые клетки этого типа контактируют с оболочкой формирующегося яйца и с расположенными близ оотипа в проксимальном отделе матки желточными клетками (рис. 5).

Клетки тельца Мелиса второго типа занимают более отдаленное или периферическое расположение относительно оотипа. Клетки данного типа имеют вытянутую форму и наиболее крупные размеры. Диаметр клеток равен 10–14,3 мкм, ядер — 2,3–4,3 мкм. На снимках, сделанных с помощью световой микроскопии, видно, что в цитоплазме содержатся разного рода везикулы (рис. 6).



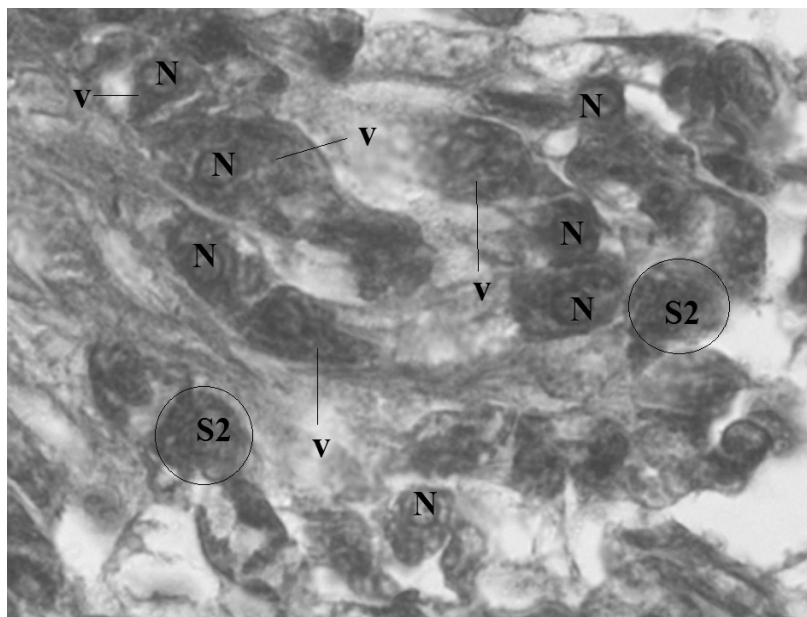
T — семенник; O — оотип; S1 — секреторные клетки тельца Мелиса первого типа; S2 — секреторные клетки тельца Мелиса второго типа

Рисунок 4. Тельце Мелиса трематоды *Parastrigea robusta* (×500)



O — оотип; S1 — секреторные клетки тельца Мелиса первого типа; ov — яйцеклетка

Рисунок 5. Формирующееся яйцо *Parastrigea robusta* (×600)



S2 — секреторные клетки тельца Мелиса второго типа; N — ядро; v — везикулы

Рисунок 6. Клетки тельца Мелиса второго типа *Parastrigea robusta* (×600)

Ультраструктура. На электроннограммах видно, что клетки тельца Мелиса отделены друг от друга, каждая клетка покрыта собственной оболочкой. В незрелых клетках тельца Мелиса ядро имеет крупные размеры и локализовано в центральной части клетки. Нуклеолема двуслойная, в ядре видны большие участки электронно-плотного гетерохроматина (рис. 7). При созревании железистых клеток гетерохроматин замещается активным электронно-светлым эухроматином. Ядро в зрелых клетках занимает большую часть, что примерно составляет $\frac{1}{2}$ часть клетки (рис. 7).

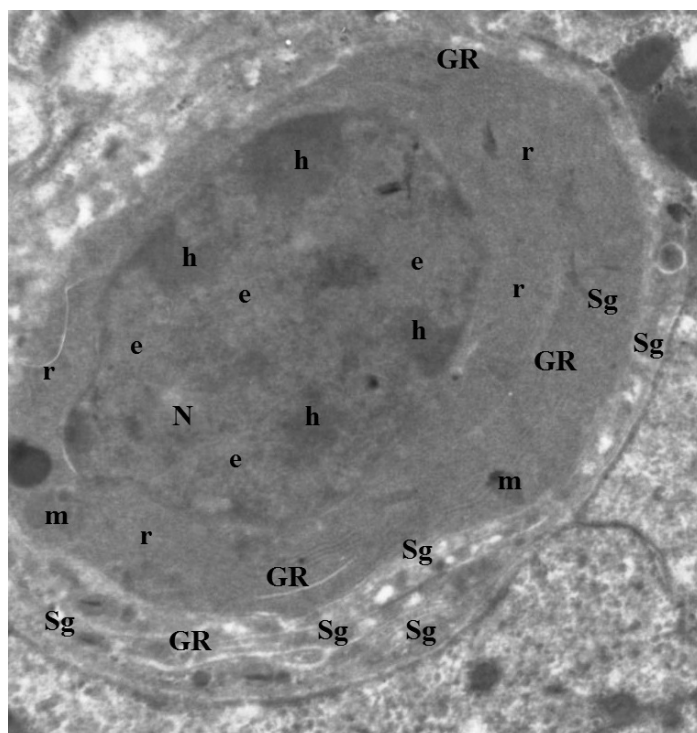
Матрикс цитоплазмы содержит большое количество каналов гранулярной эндоплазматической сети, многочисленные скопления рибосом, формирующие полисомы. Рибосомы главным образом сконцентрированы на мембранах эндоплазматического ретикулума. В гиалоплазме клетки тельца Мелиса обнаружены митохондрии. Аппарат Гольджи не выявлен.

Данные железистые клетки расположены в области оотипа и плотно примыкают к формирующемуся яйцу, мы их относим к клеткам железы Мелиса первого типа, что подтверждается отсутствием в них вакуолей и везикул.

P. robusta паразитирует в пищеварительном тракте, месте, где гельминты испытывают постоянное химическое и механическое воздействие со стороны органа-хозяина; для этих гельминтов характерен сложный жизненный цикл. Эти обстоятельства, которые определены биологией и экологией гельминтов, эволюционно привели к тому, что им необходима большая половая продуктивность, поскольку не все яйца после попадания во внешнюю среду проходят все стадии развития и находят промежуточного и дефинитивного хозяев. Маритной стадии достигают единицы. Следовательно, чтобы обеспечить потомство и выживание вида необходимо большое число яиц.

Колоссальная половая продуктивность обеспечивается и надежной защитой эмбриона в яйце, т.е. формированием резистентной к внешним условиям скорлупы.

Процесс синтеза скорлуповой оболочки яйца у исследованной трематоды проходит в оотипе, куда открываются желточные протоки, поставляющие зрелые желточные клетки. Как подтверждают классические источники, в оотип поступают сперматозоиды из семяприемника и яйцеклетка из яичника [6].



N — ядро; e — эухроматин; h — гетерохроматин; GR — гранулярный эндоплазматический ретикулум; m — митохондрии; Sg — секреторные гранулы; r — рибосомы

Рисунок 7. Клетка тельца Мелиса первого типа *Parastrigea robusta* (x14000)

Обсуждение и анализ результатов исследования

Зрелые желточные клетки у *P. robusta* аккумулируются в желточном резервуаре. Скорлуповые глобулы созревших желточных фолликулов, перемещаясь из желточного резервуара, попадают в оотип, откуда поступают в формирующееся яйцо и участвуют в процессе дублирования, образуя скорлупу. Это подтверждается работами других авторов [7–9].

Наши исследования показали, что скорлуповые глобулы, содержащие скорлуповые гранулы, локализуются на периферии, примыкая к первичной мембране яйца. Цитоплазма оплодотворенного яйца у *P. robusta* представлена зернистой структурой умеренной электронной плотности. Окруженные тонкой оболочкой структуры в цитоплазме мы объясняем как структуры, содержащие ферменты. Они локализуются по всему сечению яйца, в том числе вблизи желточных глобул. Мы считаем, что именно под действием описанных выше ферментов происходит ускорение процесса разрушения желточных гранул с высвобождением скорлупового материала. Скорлуповые вещества, выделяющиеся при разрушении гранул, принимают участие в построении скорлупы яиц трематод.

Неопровержимо и участие тельца Мелиса в процессе образования оболочки яиц. Наши исследования показывают, что железистые клетки тельца Мелиса 1-го типа трематоды *P. robusta* непосредственно локализуются в области оотипа близ зрелых желточных клеток, поступивших из желточного резервуара, и формирующегося яйца. Секретируемые вещества железистыми клетками этого типа участвуют в образовании скорлупы яиц.

Клетки тельца Мелиса тесно контактируют со зрелыми желточными клетками, в межклеточном пространстве видны вещества, выделенные из железистых клеток. Мы считаем, что эти вещества являются стимуляторами для выделения скорлупового материала из желточных клеток.

Желточные глобулы встречаются по периферии формирующегося яйца. Скорлуповые гранулы, составляющие желточные глобулы, имеют более мелкие размеры, сравнивая их с таковыми в зрелых желточных клетках. По нашему мнению, желточные глобулы разрушаются с выделением скорлупового материала, который идет на построение резистентной оболочки яиц.

Железистые клетки тельца Мелиса 2-го типа, локализованные дистально от оотипа, включают вакуоли и везикулы, имеющие разную электронную плотность. Smyth J. and Clegg K. в своих исследованиях обнаружили в составе секрета этих клеток мукополисахариды, что является доказательством слизеподобной консистенции у этих веществ [10]. Данные клетки могут улучшать процесс перемещения сформированных яиц по петлям матки.

По нашим предположениям, секрет железы Мелиса также может оказывать влияние на скорость передвижения сперматозоидов к яйцеклетке, а значит, и на активность процесса оплодотворения.

Заклучение

Исследования женской репродуктивной системы трематоды *P. robusta* показывают непосредственное участие желточников и железы Мелиса в процессе образования оболочки формирующихся в оотипе яиц. Желточные клетки формируются в желточных фолликулах, расположенных по бокам тела гельминта. Скорлуповый материал зрелых желточных клеток под действием веществ-стимуляторов железистых клеток тельца Мелиса первого типа выделяется и участвует в создании резистентной скорлуповой оболочки.

Тельце Мелиса выполняет несколько функций, основными из которых являются:

- 1) активация процесса высвобождения скорлупового материала из желточных клеток;
- 2) формирование резистентной яйцевой оболочки в результате наслаивания на нее скорлупового материала;
- 3) облегчение процесса перемещения яиц по петлям матки за счет «мукозных» веществ, выделяющихся клетками второго типа.

Список литературы

- 1 Скрябин К.И. Трематоды животных и человека / К.И. Скрябин. — М.: Изд-во АН СССР, 1947. — Т. 1. — 516 с.
- 2 Уалиева Р.М. Микроморфология, ультраструктура и функции желточников и тельца Мелиса трематод с недифференцированным и дифференцированным телом: автореф. дис. ... д-ра философии (PhD): спец. 6D060700 — «Биология» / Р.М. Уалиева. — Павлодар, 2017. — 22 с.
- 3 Ошмарин П.Г. Эколого-морфологические типы трематод / П.Г. Ошмарин, М.Н. Егорова. — Ярославль: Изд-во Яросл. ун-та, 1978. — С. 52–71.
- 4 Кисели Д. Практическая микротехника и гистохимия / Д. Кисели. — Будапешт: Изд-во АН Венгрии, 1962. — 399 с.
- 5 Reynolds E.S. The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy / E.S. Reynolds // J. Cell Biology. — 1963. — No. 17. — P. 208–212.
- 6 Гинецинская Т.А. Частная паразитология / Т.А. Гинецинская, А.А. Добровольский; под ред. Ю.И. Полянского. — М.: Высш. шк., 1978. — Т. 1. — 303 с.
- 7 Шаймарданов Ж.К. Функциональная морфология желточных клеток трематод / Ж.К. Шаймарданов. — Павлодар: ПГУ им. С. Торайгырова, 2002. — 222 с.
- 8 Пономарев Д.В. Сравнительная структурная и функциональная организация репродуктивных органов трематод из различных таксономических групп: автореф. дис. ... биол. наук: спец. 03.00.19 — «Паразитология» / Д.В. Пономарев. — Алматы, 2006. — 29 с.
- 9 Гребенщиков В.М. Функциональная морфология желточников трематод / В.М. Гребенщиков, Д.А. Буданцов // Рос. паразитологический журн. — 2011. — № 2. — С. 6–9.
- 10 Kouri P. Nota Previa sobre la genesis del huevo de Fasciola hepatica / P. Kouri, J. Basnuevo et. al. // Rev. Parasitol. Clin. lab. — 1936. — Vol. 2. — P. 173.

Р.М. Уалиева

***Parastrigea robusta* трематоданың сарыуыз бездері мен Мелис денешігінің функционалдық рөлдері**

Мақалада *Parastrigea robusta* трематоданың жұмыртқа қабығының түзілуіне қатысатын, аналық жыныс жүйесінің бөлімдерінің (сарыуыз бездері мен Мелис денешігі) құрылымдық және функционалдық ұйымдасуының гистологиялық және электрондық-микроскопиялық ерекшеліктері анықталған. Жұмыртқа қабығының түзілу процесі сарыуыз бездері мен Мелис денешігінің функционалды ерекшеліктеріне байланысты. Функционалды сарыуыздық түйіршіктері дайын және жетілген жұмыртқа қабықтық материалдары бар (бастама ақуыздар). Сарыуыз түйіршіктері оотипте немесе жатырдың проксималды бөлімінде агенттердің әсерінен жұмыртқа қабығының қалыптасуы

үшін ақуыздарды босатады. *Parastrigea robusta* трематоданың Мелис денешігі — мультифункционалды мүше, ол жұмыртқа қабының алғашқы мембранасының түзілуін; без секреттерінің агенттері жұмыртқа қабының материалдарын сарыуыз граналарынан босап шығуын; жұмыртқа қабының түзілу үрдістерін қамтамасыз етеді. Осылайша, трематоданың сарыуыз фолликулалары мен Мелис денешігі жұмыртқа қабының резистентті болып түзілуін қамтамасыз ететін, функционалды жүйе. Бұл үрдісте Мелис денешігі маңызды рөл атқарады, ал сарыуыз бездері жұмыртқа қабын түзетін ақуызды материалды қамтамасыз етеді. *Parastrigea robusta* трематоданың сарыуыз бездері мен Мелис денешігінің микроморфологиясы, ультрақұрылымы бойынша алынған ақпарат, жұмыртқа қабының түзілу үрдісінің ерекшеліктері жайында білімді айтарлықтай толықтырады.

Кілт сөздер: гельминттер, трематодалар, ұрғашы көбею жүйесі, сарыуыздылар сарыуызды жасушалар, Мелис денешігі.

R.M. Ualiyeva

The functional roles of vitelline glands and Mehlis' glands of trematode *Parastrigea robusta*

This paper reflects the histological and electron microscopic features of the structural and functional organization of the female reproductive system (of vitelline glands and Mehlis' glands) of the trematode *Parastrigea robusta* involved in the formation of egg shell. It was established that the process of egg shell formation is associated with morphofunctional features of vitelline glands and Mehlis' glands. Functionally, vitellines' granules are ready and contain the shell material in a mature form (the precursor proteins are not tanned proteins). Vitellines' granules in the ootype or proximal uterus, release proteins for tanning under the influence of agents. Mehlis' glands of trematode *Parastrigea robusta* is a multifunctional organ that provides: activation of the process of release of the shell material from vitelline glands; the formation of a resistant egg shell as a result of layering the shell material on it; facilitating the process of moving eggs through the uterus loops due to «mucosal» substances secreted by the second type of cells. Thus, the vitelline follicles Mehlis' glands of trematode *Parastrigea robusta* represent a single functional unit that ensures the formation of a resistant egg shell. In this process, one of the key roles is played by Mehlis' gland, vitelline glands supply the shell material. The obtained data on micromorphology, the ultrastructure of vitelline glands and Mehlis' glands of trematode *Parastrigea robusta* will significantly add to the knowledge on the peculiarities of the process of formation of a resistant egg shell.

Keywords: helminths, trematodes, female reproductive system, yolk gland, yolk cells, Mehlis' gland.

References

- 1 Skriabin, K.I. (1947). *Trematody zhivotnykh i cheloveka [Trematoda of animals and person]*. Moscow: Publ. of Sci. Acad. of USSR [in Russian].
- 2 Ualiyeva, R.M. (2017). Mikromorfologiya, ultrastruktura i funktsii zheltchnikov i teltsa Melisa trematod s nedifferentsirovannym i differentsirovannym telom [Micromorphology, ultrastructure and functions of vitelline glands and Mehlis' glands of trematodes with undifferentiated and differentiated body]. *Extended abstract of Doctor's PhD thesis*. Pavlodar [in Russian].
- 3 Oshmarin, P.G., & Egorova, M.N. (1978). *Ekologo-morfologicheskie tipy trematod [Ecological and morphological types of trematodes]*. Yaroslavl: Izdatelstvo Yaroslavskogo universiteta [in Russian].
- 4 Kiseli, D. (1962). *Prakticheskaya mikrotekhnika i histokhimiya [Practical microequipment and histochemistry]*. Hungary: Publ. of Sci. Acad. of Hungary [in Russian].
- 5 Reynolds, E.S. (1963). The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy. *J. Cell Biology*, 17, 208–212.
- 6 Ginetsinskaya, T.A., & Dobrovolskii, A.A. (1978). *Chastnaya parazitologiya [Private parasitology]*. Yu.I. Polianskiy (Ed.). Moscow: Vysshaya shkola [in Russian].
- 7 Shaimardanov, Zh.K. (2002). *Funktsionalnaya morfologiya zheltchnykh kletok trematod [Functional morphology of vitellines' cells of trematodes]*. Pavlodar: S. Toraihyrov Pavlodar State University publ. [in Russian].
- 8 Ponomarev, D.V. (2006). *Sravnitel'naya struktural'naya i funktsional'naya orhanizatsiya reproductivnykh orhanov trematod iz razlichnykh taksonomicheskikh hrupp [The comparative structural and functional organization of reproductive organs trematodes from various taxonomical groups]*. *Extended abstract of candidate's thesis*. Almaty [in Russian].
- 9 Grebenshnikov, V.M., & Budancov, D.A. (2011). Funktsionalnaya morfologiya zheltchnikov trematod [Functional morphology of vitelline glands]. *Rossiiskii parazitologicheskii zhurnal — Russian Parasitological Journal*, 2, 6–9 [in Russian].
- 10 Kouri, P., & Basnuevo, J. et. al. (1936). Nota Previa sobre la genesis del huevo de Fasciola hepatica. *Rev. Parasitol. Clin. lab.*, 2, 173.