

УДК 595.122

**УЛЬТРАСТРУКТУРА ТЕРМИНАЛЬНОЙ КЛЕТКИ
ПРОТОНЕФРИДАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ МИРАЦИДИЯ
*FASCIOLA HEPATICA L., 1758***

Ф.М. Соколова

Аннотация

В статье изложены данные, полученные при исследовании в электронном микроскопе терминальной клетки протонефридальной системы мирацидия (греч. *meirakidion* – ювенильная стадия) – материнской партеногенетической личиночной стадии *Fasciola hepatica L., 1758*, возбудителя заболевания печени человека и животных. Показано, что терминальная клетка выделительной системы имеет сложную структуру. Эта клетка формирует два очень важных разно-функциональных компонента системы: ресничное пламя и сложной структуры начальный отдел выделительного канала. Рассмотрена связь этого явления с обнаруженными нами двумя крупными ядрами в цитоплазме клетки, которые плотно прилегают друг к другу. Ядра этой клетки в центре имеют большие рыхлые ядрышки.

Введение

Многообразие живого мира и сложные взаимоотношения с условиями существования вызывают потребность понять движущие факторы развития и объяснить это явление. Изучение многообразия привело к возникновению учения об эволюции, в основе которого лежит преобразование формы как процесса, зависящего от характера функций и отношений к условиям существования. Анализировать процесс формирования органов и систем в течение индивидуального развития возможно только, исследуя строение и соотношение органов в системах животных, изучая их микроскопическое строение. Закономерности эволюции при развитии функций тесно связаны с закономерностями эволюции клеток и тканей в процессе усложнения организации животных в историческом развитии. Организм – единственный носитель жизни с основным признаком – обменом веществ, благодаря которому осуществляется связь с внешней средой и сохраняется целостность. Он может быть представлен единственной клеткой, где все функции выполняются ею, или сложным организмом с системами органов, выполняющих различные функции.

Экскреция и осморегуляция принадлежат к числу необходимых функций каждой живой клетки, так как она способна выделять жидкие или твердые конечные продукты обмена, отравляющие организм. Эти функции приписывают сократительным вакуолям *Protozoa*, кишечным порам *Coelenterata*, очень оригинальной клетке *Mesostoma ehrenbergii*, формирующей концевой отдел ветвящегося капилляра, в каждом ответвлении которого есть плазматическая «го-

ловка» с группой склеенных ресничек (иногда ресничное «пламя» сидит прямо на стенке канальца без терминального органа).

Исследуемый нами вид представитель класса *Trematoda Fasciola hepatica Linnaeus*, 1758 имеет типичную систему протонефридиев, для которой характерно ограниченное число и правильное расположение концевых аппаратов нефридий – такова высшая ступень дифференцировки протонефридиев у типа *Platyhelminthes*.

Актуальной задачей является изучение строения терминальной клетки с труднообъяснимым формированием ею двух резко отличающихся компонентов системы: ресничного пламени и выделительного канала со сложной структурой.

1. Материал и методы

Изучалась терминальная клетка выделительной системы мирацидия *Fasciola hepatica* L., 1758. Это – первая свободноживущая личиночная стадия фасциолы. Размеры ее очень малы: длина 0.15 мм, ширина передней части тела 0.04 мм, размер терминальной клетки с мерцательным пламенем равен 7.6 мкм на 13.7 мкм. Биологическая роль мирацидия заключается в осуществлении заражения промежуточного хозяина – моллюска *Lymnaea truncatula Muller*, 1774, в пищеварительной железе – гепатопанкреасе (*hepatos* – печень, *pankreas* – поджелудочная железа) которого они развиваются и размножаются.

Исследования велись в световом, фазовоконтрастном и электронном микроскопах.

2. Результаты и обсуждение

Сообщение о строении выделительной системы мирацидия печеночной фасциолы опубликовал в 1896 году W. Сое [1]. Затем появились работы W. Ortman [2], I. Kawana [3], наброски O. Mattes [4]. Первая работа на электронномикроскопическом уровне была сделана G. Kummel [5]. Затем появились работы R. Wilson, L. Webster [6], Ф. Соколиной [7–11].

Выделительная система мирацидия фасциолы представлена парой звездчатых клеток, расположенных по бокам тела, выводящими каналами, мочевым пузырем и экскреторными порами. Ее терминальная клетка построена по типу циртоцитов. Она образует полость с пучком колеблющихся ресничек, которые напоминают мерцание свечи, поэтому клетку часто называют мерцательной или пламенной. Расположения терминальной клетки и ее протоков по нашим данным не всегда согласуются с предположениями упомянутых авторов. Мы считаем, что эта клетка находится в паренхиме на уровне второго ряда эпителиальных пластинок на расстоянии 1.21 мкм от наружной поверхности тела [7, 11]. Терминальная клетка с выводящим протоком имеет наклон к стенке тела личинки около 30° и с внутренней стороны прилегает к ганглию и зародышевым шарам мирацидия (рис. 1).

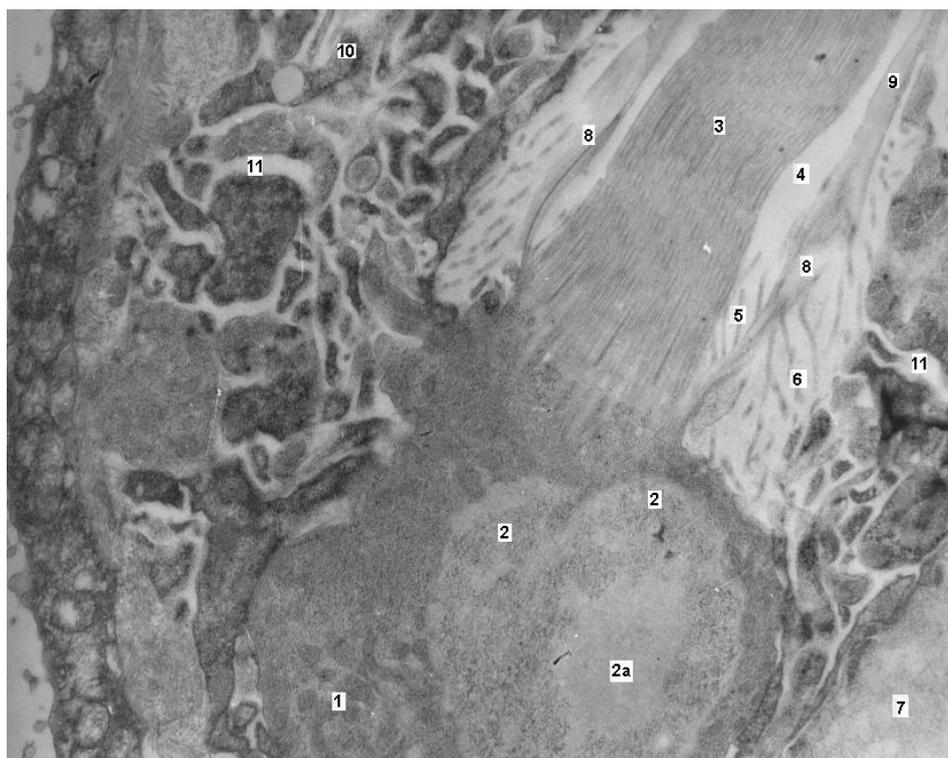


Рис. 1. Протонефридальная клетка мирацидия *Fasciola hepatica* L., 1758: 1 – цитоплазма протонефридальной клетки; 2 – два ядра с ядрышком (2a); 3 – ресничное пламя; 4 – проток пламенной клетки; 5 – внутренние микроворсинки протока; 6 – наружные микроворсинки протока; 7 – участок мозга; 8 – ребристая зона протока пламенной клетки; 9 – гладкая зона протока пламенной клетки; 10 – клетки паренхимы; 11 – лакуны между клетками паренхимы. $\times 15\,400$

Исследования поперечных и продольных ультрасрезов позволили нам установить, что терминальная клетка мирацидия фасциолы не совсем обычна. Ее размеры в диаметре – около 7.6 мкм (без учета цитоплазматических тяжей и ресничного пламени). Она неправильной формы с выступами цитоплазмы по поверхности клетки.

Принято считать, что терминальная клетка имеет одно ядро. R. Howells [12], изучая нефридиальную систему цестод, сделал предположение, что пламенные клетки могут представлять сложную структуру из двух клеток. Нам удалось обнаружить два ядра в терминальной клетке и описать их. Каждое ядро этой клетки – довольно крупное с волнообразной поверхностью, удлинненное в сторону ресничек. Размер ядра – около 3.2 мкм на 5.5 мкм. В центре его располагается крупное ядрышко с электронно-плотным содержимым. Оно тоже удлинненное с резкими выступами и имеет размер около 1.9 мкм на 2.6 мкм. Второе ядро – таких же размеров. Они плотно прилегают друг к другу, развернуты в плоскости под небольшим углом к плоскости пламени и смещены на край цитоплазмы, прилегающей к мозгу [8–10, 13].

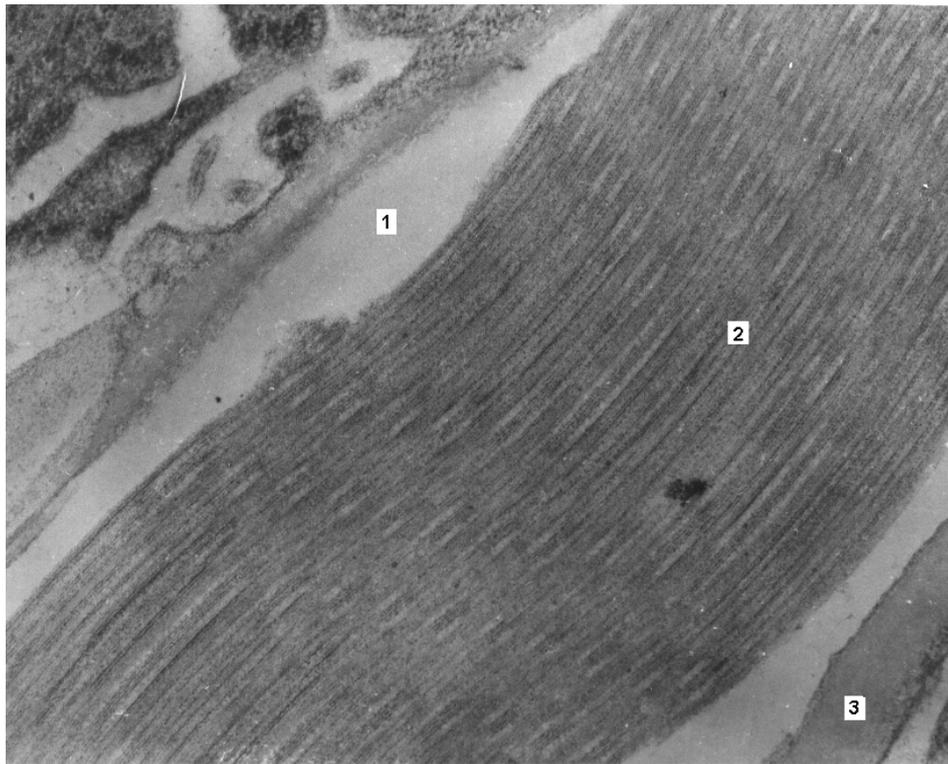


Рис. 2. «Мерцательное пламя» терминальной клетки мирацидия: 1 – продольный срез «мерцательного пламени» терминально клетки; 2 – реснички «мерцательного пламени»; 3 – гладкая зона протока «ресничного пламени». $\times 25\ 300$

Цитоплазма терминальной клетки мирацидия по объему невелика. Толщина цитоплазмы со стороны эпителиального покрова – от 1.7 мкм до 2.4 мкм, со стороны мозга – от 1.1 мкм до 0.35 мкм. Часть цитоплазмы под ядрами, в которой находятся корневые фибриллы, утолщаются от 0.53 мкм до 2.9 мкм. Цитоплазма терминальной клетки содержит небольшое количество гранулярных вакуолей, мелких митохондрий возле основания ресничек, много удлиненных митохондрий на противоположной от ресничек стороне цитоплазмы. Терминальная клетка формирует два очень важных компонента выделительной системы: ресничное пламя и выделительный канал. Эти два образования, нам кажется, связаны с двухядерностью терминальной клетки. Можно предположить, что терминальная клетка образовалась за счет слияния двух клеток с разной функцией. Их ядра плотно прилегают друг к другу, но существуют морфологически самостоятельно. Возможно, одно ядро имеет отношение к формированию мерцательного пламени и выделительной функции, а другое участвует в формировании ребристой зоны терминального канала и участвует в осморегуляции.

От клетки под небольшим углом отходит плотный пучок ресничек, образующих «мерцательное пламя», и ребристая зона выводящего канала внутриклеточного происхождения. В толстом слое цитоплазмы, который появляется из-за смещения ядер, закреплено «мерцательное пламя».

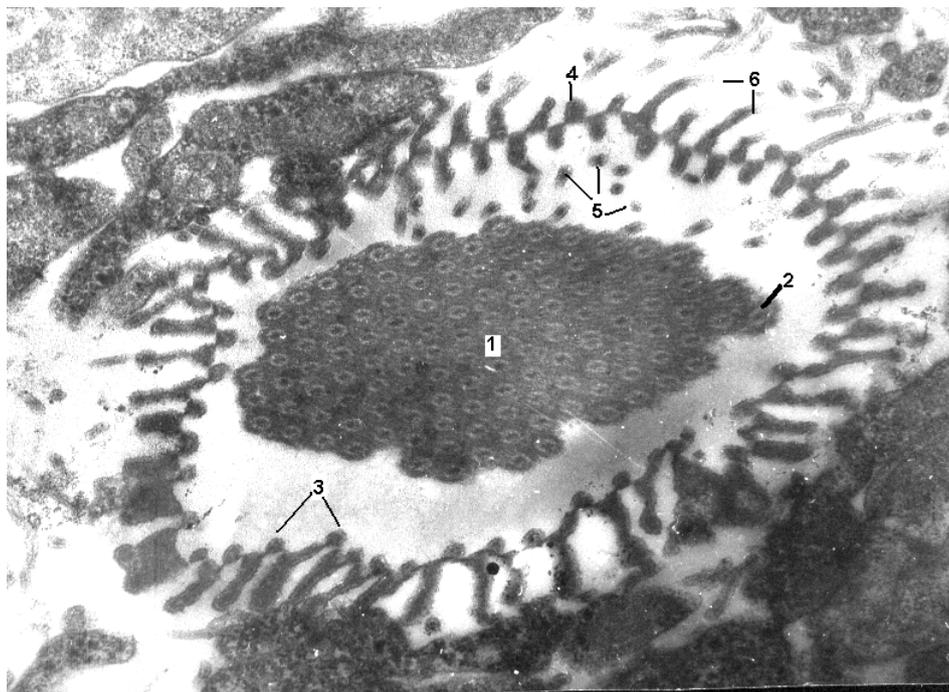


Рис. 3. Поперечный срез через «ресничное пламя» протонефридия мирацидия: 1 – «мерцательное пламя» протонефридия; 2 – реснички «мерцательного пламени»; 3 – внутренние цитоплазматические тяжи; 4 – наружные цитоплазматические тяжи; 5 – внутренние микроворсинки ребристой зоны протока пламенной клетки; 6 – наружные микроворсинки ребристой зоны протока пламенной клетки. $\times 25\ 000$

Ресничка терминальной клетки представляет собой цилиндрический вырост цитоплазмы, покрытый плазматической мембраной (рис. 2). Ее диаметр чуть больше 0.1 мкм. Внутри реснички расположена сложная структура – аксонома. Она состоит из микротрубочек. Поперечное сечение реснички представлено плазматической мембраной, под которой находятся 9 дублетов микротрубочек. В центре реснички располагается пара дублетов, то есть система трубочек $9 \times 2 + 2$.

Реснички плотно прилегают друг к другу, образуют «мерцательное пламя» длиной около 7.7 мкм, которое синхронно изгибается при работе. «Мерцательное пламя» в поперечном разрезе имеет эллипсоидную форму. Оно образовано 134 ресничками, расположенными в шахматном порядке, почти всегда в 21 ряд с количеством ресничек, отличающимися от ряда к ряду на единицу. Средние пять рядов количественно равны между собой и состоят из 10 ресничек. Часто формула ресничек такова: 1, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 10, 10, 10, 10, 9, 8, 7, 6, 5, 4, 3, 1. Иногда количество ресничек в рядах бывает меньше. Видимо, реснички, расположенные по краю «мерцательного пламени», обламываются – это можно видеть на электронных снимках (рис. 3).

На расстоянии 1–1.2 мкм от терминальной клетки стенки протока резко отходят от «мерцательного пламени» и образуют свободное пространство вокруг

него (рис. 1). В конечном отделе «мерцательного пламени» – около 20 ресничек, проток сужается.

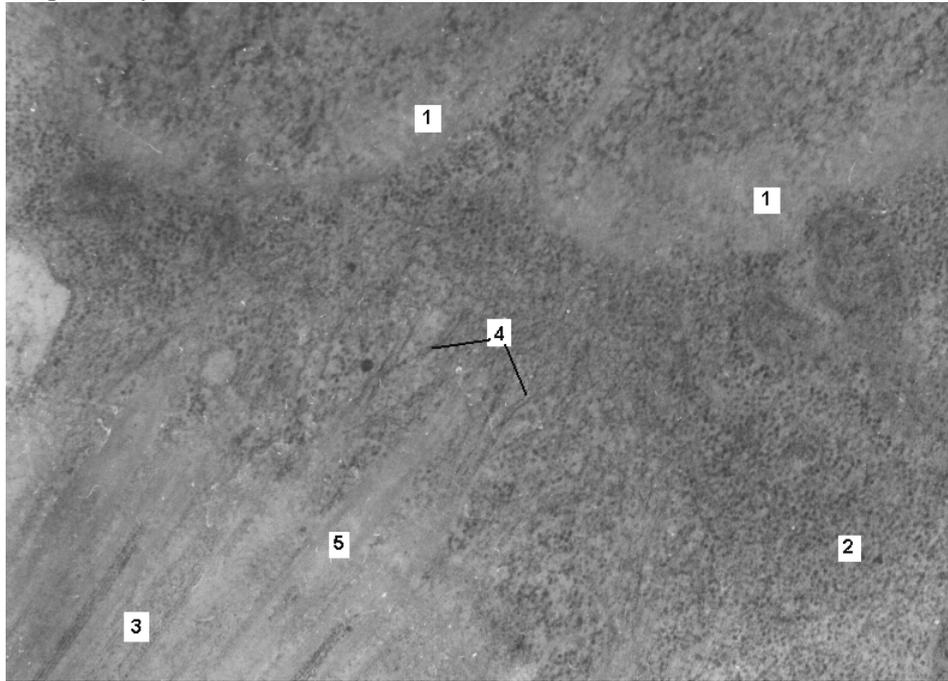


Рис. 4. Продольный срез на границе протока и цитоплазмы терминальной клетки: 1 – ядра протонефридиальной клетки; 2 – цитоплазма протонефридиальной клетки; 3 – реснички «мерцательного пламени»; 4 – корневые нити ресничек в цитоплазме протонефридиальной клетки; 5 – кинесомы – базальное тело ресничек. $\times 25\ 300$

При выходе ресничек из цитоплазмы терминальной клетки стенка протока, окружающая основание ресничного пламени, плотно прилегает к нему. В цитоплазме на месте выхода ресничек образуется блюдечкообразное углубление.

На поперечных срезах этого участка видна часть центральных ресничек, уже освободившихся от цитоплазмы клетки. Крайние реснички пока находятся в той части цитоплазмы, которая формирует стенку протока «мерцательного пламени». Видимо, реснички одной длины, но выход их из разного уровня цитоплазмы приводит к сужению конечного отдела ресничного пламени из-за уменьшения количества ресничек, и «мерцательное пламя» заостряется как кисточка.

Проксимальная часть ресничек имеет базальное тело. По своей структуре оно сходно с центриолью и погружено в цитоплазму. Диаметр базального тельца равен диаметру аксонемы. Считают, что базальное тельце участвует в функционировании ресничек.

От базального тельца каждой реснички вглубь цитоплазмы терминальной клетки отходят корневые нити (рис. 4). Они тонкие, длинные, шиловидно заостренные, лежат в цитоплазме плотным пучком и на концах дают тончайшие протоплазматические структуры в виде нитей – фибрилл, подходящих почти вплотную к мембране второго ядра, находящегося ближе к эпителиальной пластинке. Возле ее мембраны корневые фибриллы образуют ровный купол. Эта

часть цитоплазмы терминальной клетки в микроскопе просматривается как более светлая зона, так как здесь между тонкими фибриллами корневых нитей скапливается огромное количество рибосом, мелких митохондрий и гранулярных вакуолей. Создается впечатление, что к формированию и функции «мерцательного пламени» имеет отношение это ядро. Остается предположить, что первое ядро, расположенное ближе к мозгу, участвует в формировании ребристой зоны выделительного протока.

Экскреторно-осмотический канал (воронка) выделительной системы мирацидия формируется из части поверхностной цитоплазмы. Приблизительно на расстоянии 1–1.2 мкм от терминальной клетки стенки протока резко отходят от ресничек и образуют пространство вокруг него. Поверхностная цитоплазма сначала уплощается, а затем образует два ряда уплотненных цитоплазматических тяжей, располагающихся в шахматном порядке. Этим объясняется ребристость внутренней и внешней поверхностей канала. На поперечных срезах видно, что они образованы цитоплазмой, с электронноплотным слоем пограничной мембраны. Тяжи соединяются дисмосомами и сворачиваются в трубочку.

В начальном отделе образовавшегося выводящего протока стенки состоят из двух продольных рядов уплотненных цитоплазматических тяжей (рис. 1, 3). Внутри этой трубочки работает «мерцательное пламя». Предположение о том, что стенка ребристой зоны протока внутриклеточная и образована поверхностной цитоплазмой терминальной клетки, согласуется с мнением R. Wilson [14].

Тончайшие щелевидные просветы между тяжами позволяют просачиваться жидкости из паренхимы. Видимо, на этом участке выделительной системы осуществляется осмотическая регуляция. Этот отдел протока G. Kummel [3] предложил считать местом фильтрации.

Цитоплазма этих тяжей гранулярна, поэтому E. Reisinger [15] предполагает, что сами клетки имеют железистый характер. Вакуоли в стенках канальца, обнаруженные R. Wilson [14], возможно являются признаками их секреторной активности.

Ребристая зона имеет длину в пределах 2.9–3.2 мкм. На наших электронных фотографиях обнаружены места соединения ребристой зоны протока с клеткой, формирующей гладкую часть протока. По строению она резко отличается от ребристой зоны. И внутренняя, и наружная стороны этой части протока – без выростов. На протяжении 2.32 мкм она свободно свисает, а затем подходит к клеткам паренхимы и плотно прилегает к ним. Эта часть протока протонефридиальной системы выполняет функцию только проводника экскреторной и осмотической жидкости.

С внутренней стороны выделительного протока на протяжении 4–5 мкм длины и 12 мкм длины протока с наружной стороны на тяжах и первого, и второго рядов имеются выросты. Они образованы выпячиванием стенки тяжей, составляющих выделительный канал. На поперечных срезах они имеют сплошную мембрану и одинаковой электронной плотности цитоплазму, являющуюся как бы продолжением цитоплазмы тяжей. Эти образования в первом ряду тяжей направлены в полость выделительного протока под углом около 30° к его стенке, наружные тяжи образуют выросты в пространство, окружающее канал

«мерцательного пламени». Направление последних диаметрально противоположно выростам внутренних тяжей.

Внутренние выросты выделительного канала протонефридия свободно свисают в просвет канала и имеют длину в пределах от 0.33 мкм до 0.81 мкм при диаметре 0.04–0.5 мкм.

Наружные выросты длиннее – около 1.0–1.4 мкм. Длина некоторых выростов доходит до 2.2 мкм. Диаметр этих образований равен 0.022–0.03 мкм. На продольных срезах они имеют равномерно удлинненную цилиндрическую форму.

В паренхиме, окружающей терминальную клетку и начальный отдел выводящего протока, огромное количество полостей и лакун, заполненных межклеточной жидкостью. Ширина просвета вокруг солениота очень невелика, всего 0.36–0.45–1.19 мкм. Вдоль выводящего протока этот просвет тянется около 5.2–7 мкм. Внутренняя поверхность протока, где работает конечный отдел «мерцательного пламени», ровная, гладкая длиной около 4.8 мкм. Цитоплазма тяжа – тонкая гранулярная. Далее стенка протока плотно прилегает к клеткам паренхимы. Выводящий капилляр извиваясь тянется вдоль боковой линии тела мирацидия. В этой части канала стенки выводящего протока образуют множество складок, содержат митохондрии и гранулярные вакуоли, что говорит об их секреторной деятельности [16].

Механизм работы терминальной клетки можно представить следующим образом: жидкость из полостей и лакун в паренхиме вокруг «мерцательной клетки» поступает в ее цитоплазму, собирается в виде вакуолей и выбрасывается в полость канала. Часть тканевой жидкости просачивается через слизистую пленку на щелевидных просветах между тяжами выводного протока. Работа ресничек препятствует застою жидкости, и она движется по выводящим каналам в силу законов капиллярности. Отток жидкости создает гидростатическое давление в трубочке – это осмотическая работа выделительной системы.

Необходимо попытаться объяснить роль выростов на тяжах. Мы предполагаем, что микровыросты служат для сохранения просвета внутри протока и вокруг солениота.

Внутренние микроворсинки не допускают трения «мерцательного пламени» о стенки канала, амортизируют его удары во время колебания, обеспечивают просвет при оттоке его содержимого и способствуют поступлению накопившейся жидкости из терминальной клетки и полостей вокруг начального отдела выводящего протока в просвет канала. Они не многочисленны и сосредоточены в первой трети ребристой зоны воронки. Видимо, внутренние тяжи ребристой зоны на некоторых участках своей поверхности образуют эти выросты в виде длинных микроворсинок.

Наружные выросты более многочисленны и длиннее, чем внутренние микроворсинки. Они образованы всей поверхностью ребристой зоны протока и обеспечивают просвет вокруг выводящего протока, необходимый для притока жидкости и экскреторных продуктов всего организма мирацидия. За счет снижения давления в просвете канала из терминальной клетки осмотически накопившаяся жидкость устремляется в просвет протока, а в складках выводящего протока усиливается фильтрация экскреторной жидкости, и это снижает давле-

ние вокруг соленоцита, что обеспечивает приток туда новой порции экскреторной жидкости [9, 10, 13].

На электронных снимках видно, что наружные выросты образованы наружными тяжами ребристой зоны протока и вплотную подходят к клеткам паренхимы, но нам не удалось обнаружить места их соединения. Однако не исключено, что они вступают в контакт с этими клетками. Выросты расположены параллельно друг к другу. На рис. 1, 3 видно, что со стороны вогнутости «мерцательного пламени» срез прошел почти через всю длину выроста. Можно предположить, что они в этом месте находились в состоянии тургора, а внутренние выросты свободно свисали в просвет канала. С выпуклой стороны «пламени» наружные выросты, видимо, были изогнуты волнообразно, так как срезаны они в виде «тире». Причем, на снимках ясно видна изогнутость. Тем не менее, они расположены параллельно и подходят вплотную к клеткам паренхимы. Это убеждает нас в необходимости изучения мест контакта наружных выростов с паренхимой.

Существующее мнение, что протонефридиальная система выполняет только осмотическую роль, нам кажется ошибочным. Отмеченные нами выше микроворсинки на стенках тяжей, железистый характер цитоплазмы образующих их клеток, наличие вакуолей служат доказательством секреторной деятельности протонефридиальной системы. На основании выше изложенного можно сделать вывод, что деятельность протонефридиальной системы – процесс активный.

Мы провели наблюдения в фазово-контрастном микроскопе за деятельностью терминальной клетки мирацидия, не проникшего в моллюска *Lymnaea truncatula*, Muller, 1774 являющегося его промежуточным хозяином [7]. Выяснилось, что колебание «мерцательного пламени» терминальной клетки прекращается за 2–3 ч до гибели мирацидия. Остановке «мерцательного пламени» предшествуют частые судорожные сокращения всего тела. Из-за нарушения деятельности протонефридиальной системы начинается самоотравление организма. В момент остановки «мерцательного пламени» сокращения тела – местные, захватывающие небольшие участки. Они сопровождаются изменением формы тела. При выходе из яйца мирацидий имеет конусовидную форму, но вскоре в результате очень оживленного плавания становится булавовидным. Внутреннее содержимое как бы перемещается к переднему отделу личинки. Это вызывается сокращением кольцевых мышц в области четвертого ряда эпителиальных пластинок. Образуется мощная каудальная часть, которая обеспечивает активное движение и резкие повороты, что очень важно при поиске промежуточного хозяина для сохранения жизни и продолжения рода.

Если отношение между округлой передней и удлиненной задней частями тела составляло во время плавания и в момент оседания на дно сосуда 2 : 3, то к моменту остановки «мерцательного пламени» оно становится 1 : 1. Это говорит о расслаблении мышц. После остановки «пламени» форма тела мирацидия продолжает изменяться. Местные перистальтические сокращения приводят к медленному перемещению частей тела по отношению друг к другу, сопровождающемуся изменением соотношений между расширенной и вытянутой частями тела (2.4 : 1.6; 2.5 : 1.5 и т. д.). Это состояние предсмертной агонии. В ре-

зультате мирацидий принимает первоначальную форму, а затем он начинает уплощаться и становится очень похожим на половозрелую форму фасциолы [1, 8, 11].

Начальным элементом экскреторной системы является терминальная экскреторная клетка с пучком ресничек – мерцательным пламенем. К.И. Скрябин [17] считал, что воронка и капилляр (проток) экскреторной системы отходят от одной грани этой полигональной клетки и являются ее производными.

Исследования в электронном микроскопе терминальной клетки мирацидия показали, что это – двухядерная клетка, и ее производным являются мерцательное пламя и ребристая зона воронки внутриклеточного происхождения.

В средней части мерцательного пламени четко видна граница между ребристой и гладкой зоной стенки капилляра. Это дает нам основание утверждать, что к формированию экскреторного протока присоединяется еще одна клетка обычной структуры.

Summary

F.M. Sokolina. The ultrastructure of the terminal cell protonephridial system in the miracidium of *Fasciola hepatica* L., 1758.

Fasciola hepatica Linnaeus, 1758 induces the liver disease in men and animals. The ultrastructure of protonephridial system terminal cell of its miracidium has been studied. It was shown that terminal cell has a very complicated structure with two functionally dissimilar components: “ciliary” flame and excretory duct. The relation of these structures and two large nuclei, that we’ve found in terminal cell cytoplasm, is discussed.

Литература

1. *Coe W.K.* Bau des Embryos von *Distomum hepaticum* // Zool. Jahrb. Abt. Anat. – 1896. – No 9.
2. *Ortmann W.* Zur Eabxyonalentwicklung des Leberegel // Probl. Parasitol. – Berlin, 1956. – P. 255–292.
3. *Kawana H.* Study on the development of excretory system of *F. hepatica* with special host in central China // J. Shanghai Sci. inst. – 1940. – (Sect. 4) – 5. – С. 19–23.
4. *Mattes O.* Wirtsfindung und Virtspezifitat beim *Fasciola* – miracidium // Zeitschrift Parasitenrunde. – 1949. – V. 14, No 4. – P. 320–363.
5. *Kummel G.* Feinstruktur der Wimperflamme in den Protonephridien // Protoplasma. – 1959. – L 1, No 3.
6. *Wilson R., Webster L.* Protonephridia // Parasitol. – 1978. – V. 76. – P. 56–59.
7. *Соколина Ф.М.* Эксперименты по заражению лимнеид мирацидиями печеночной двуустки // Вопросы малокологии Сибири. – Томск: Изд-во Томск. ун-та – 1969. – С. 156–157.
8. *Sokolina F.M.* The ultrastructure of the epithelial cells and tissue in the miracidium of *Fasciola hepatica* L., 1758 // Theses of reports in the Second Intern. Symp. – Kosice: Usdav. Slovenskej Akademie, 1970. – P. 32–33.
9. *Соколина Ф.М.* Об ультраструктуре выделительной системы мирацидия *F. hepatica* // Паразиты и болезни водных беспозвоночных. – М., 1986. – С. 131–133.

10. Соколина Ф.М. Ультраструктура протонефридиальной системы мирацидия *F. hepatica* // Фауна и экология животных Кавказа. – Орджоникидзе: РИО СОГУ, 1987. – С. 36–41.
11. Соколина Ф.М. Формирование, ультраморфология, биология и экология мирацидия *Fasciola hepatica* L., 1758. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2003. – 184 с.
12. Howells R.E. Observations on the nephridial system of the cestode *Moniezia expansa* (Rud., 1805) // Parasitology. – 1969. – V. 59, No 2. – P. 449–461.
13. Sokolina F.M. Temas de actualidad *Fasciola hepatica* L., 1758. // Actualidad SEM. Sociedad Espanola de Microbiologia. – Madrid, 2005. – No 40. – P. 1–3.
14. Wilson R. Fine structure of the protonephridial system in the miracidium of *Fasciola hepatica* // Parasitology. – 1969. – V. 59. – P. 16–21.
15. Reissinger E. Die Emunktorion des Mirazidium von *Schistosoma hamatobium* Bilharz, nebst einigen Beitragen zu dessen Anatomie und Histologie // Zool. Anz. – 1923. – Bd. 57. – P. 1–20.
16. Pantelouris E.M., Threadgold L.G. The excretory system of the adulf *Fasciola hepatica* cellule. – 1963. – V. 64. – P. 18–26.
17. Скрябин К.И. Трематоды животных и человека. – М.-Л.: Изд-во Академии Наук СССР, 1947. – Т. 1. – 516 с.

Поступила в редакцию
25.04.06

Соколина Флюра Мухаметгалеевна – доктор биологических наук, доцент кафедры зоологии беспозвоночных Казанского государственного университета.
E-mail: Sokol_flora@mail.ru