

А.И. Голубев, Л.В. Малютина, Р.М. Сабиров,  
А.Г. Порфирьев, В.Р. Сайтов, М.М. Сальникова

**МОРФОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ  
ГЕЛЬМИНТОВ**

Часть 7

**ТЕМНОСЕРНАЛИДА**

Учебное пособие



КАЗАНСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ  
2021

УДК 576.8:2595.123.25

ББК 28.6

С 59

*Печатается по рекомендации Учебно-методической комиссии  
Института фундаментальной медицины и биологии КФУ*

Научный редактор -

доктор биологических наук, профессор В.А. Бойко

Рецензент -

доктор биологических наук, профессор МГУ Н.М. Бисерова

Голубев А. И.

С 59 Морфология и жизненные циклы гельминтов: учебное пособие. – Ч. 7. Темносерphalida / А.И. Голубев, Л.В. Малютина, Р.М. Сабиров, А.Г. Порфирьев, В.Р. Сайтов, М.М. Сальникова/ - Казань: Казан. ун-т, 2021. – 78 с.

Пособие является седьмой частью к курсу «Паразитология», посвященного обзору организации, жизненных циклов и патогенного значения гельминтов человека и животных. В данной части рассматривается отряд Темноцефалид (Тип Plathelminthes, Класс Turbellaria, Отряд Темносерphalida), являющихся комменсальными и паразитическими формами моллюсков, ракообразных и черепах. В пособии обобщены сведения по организации и разнообразию темноцефалид, их жизненным циклам, положению в системе Plathelminthes. Для студентов и аспирантов биологических факультетов университетов, а также медицинских, сельскохозяйственных и педагогических ВУЗов, учителей биологии средних учебных заведений.

Фото на 1 с. обложки – *Temnocephala curvicirri* sp. nov. (из Amato J.F.R., Amato S.B., 2005), шкала 0,5 мм; на 4 с. обложки - *Temnosewellia minor* с тела пресноводного десятиногого рака (веб-сайт Музея Западной Австралии <http://yancao.info/yancao-images.html>), шкала 2 мм.

Фото на 1-й стр. – темноцефалида *Diceratocephala boschmai*, Ваер, 1953 (из Tavakol S. et al., 2016). Масштаб не выдержан.

УДК 576.8:2595.123.25

ББК 28.6

© Голубев А.И., Малютина Л.В.,  
Сабиров Р.М., А.Г. Порфирьев, В.Р.  
Сайтов, М.М. Сальникова, 2021

© Казанский университет, 2021

## СОДЕРЖАНИЕ

1.	ИСТОРИЯ ОТКРЫТИЯ TEMNOCERHALIDA. СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ .....	4
2.	ПОКРОВЫ .....	8
3.	МУСКУЛАТУРА .....	17
4.	ПАРЕНХИМА .....	21
5.	НЕРВНАЯ СИСТЕМА .....	25
6.	ПОЛОВАЯ СИСТЕМА .....	32
	6.1. Мужская половая система .....	32
	6.2. Сперматозоиды и сперматогенез .....	36
	6.3. Женская половая система .....	41
7.	ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА .....	45
8.	ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ (ЭКСКРЕТОРНАЯ) СИСТЕМА .....	49
9.	ЭМБРИОГЕНЕЗ И ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ .....	54
	9.1. Эмбриональное развитие .....	54
	9.2. Жизненный цикл темноцефалид .....	67
	ВМЕСТО ЭПИЛОГА .....	69
	ЛИТЕРАТУРА .....	71

## 1. ИСТОРИЯ ОТКРЫТИЯ TEMNOSERPHALIDA. СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ

Темноцефалиды (Temnoserphalida) – группа плоских нерасчлененных червей, ведущих образ жизни хищников, эктосимбионтов или паразитов. Темноцефалиды исключительно мелкие существа. Их длина варьирует в пределах 0,3 – 15 мм. Тело их чаще всего бесцветно и полупрозрачно. Хозяевами этих беспозвоночных являются пресноводные ракообразные, реже – моллюски, рыбы и рептилии (черепахи). Сравнительно недавно они были обнаружены и на теле живущих в воде насекомых – клопах и ручейниках. По литературным данным общее количество темноцефалид около 180 видов. Они входят в состав 23 родов и объединены в два подотряда: Scutarielloidea и Temnoserphaloidea. Представители Scutarielloidea встречающиеся в палеарктике (Китай, Япония, пещерные водоемы Кавказа и Карпат). Большинство Temnoserphaloidea обитают в австралийском и неотропическом регионах (Martínez-Aquino et. al., 2016).

Ранние сообщения о темноцефалидах целиком принадлежат французскому ученому. Первое краткое описание представителя этих беспозвоночных было сделано в начале 40-х годов 19-го столетия французским натуралистом Клодом Гей (Клаудио Гаем в испанских текстах). Мелкого червя, обнаруженного на жабрах пресноводных раков в районе Сантьяго (Чили), он ошибочно принял за пиявку.



**Клод Гей (Claude Gay)**  
**(18.03.1800 – 29.11.1873)**

Французский биолог-натуралист. Многие годы посвятил изучению флоры, фауны, геологии и географии Чили. Член французской Академии наук. Кавалер ордена Почетного легиона. Совершил путешествие по России и Татарии в 1856-1858 г. г.

В таком статусе это беспозвоночное, получившее название *Branchiobdella chilensis* стало известно в Европе из диссертационной монографии Альфреда Мокен-Тандона «Monographie de la famille des

Hirudiness» опубликованной в 1846 году. Именно ему часто приписывают право первооткрывателя этой своеобразной группы плоских червей.



**Альфред Мокен-Тандон**  
**Christian Horace Bénédict Alfred Moquin-Tandon**  
(7.05.1804 – 15.04.1863)

Французский естествоиспытатель. Профессор сравнительной физиологии и естественной истории университетов Марселя, Тулузы и Парижа. Член Французской Академии наук.

Бюст в городе рождения – Монпелье (Франция)



В 1849 году Шарль Эмиль Бланшар из-за явного различия во внешних признаках червей, о которых идет речь с «бранихиобдельными» пиявками, выделил их в особый род *Temnoserphala*.

Было время, когда темноцефалид различные авторы относили то к пиявкам, то к трематодам и лишь после публикации в 1893 году монографии Haswell W.A. «A monograph of the Temnoserphaleae», в которой автор указал на целый ряд сходства этих беспозвоночных со свободно живущими плоскими червями, многие зоологи стали принимать их за ресничных червей близких прямокишечным (*Rhadocoela*) турбелляриям.



**Шарль Эмиль Бланшар**  
**Charles Émile Blanchard**  
**(6.03.1819 – 11.02.1900)**

Французский зоолог и энтомолог. 10 февраля 1862 года стал членом секции анатомии и зоологии Академии наук. С 1883 года президент Академии наук Франции. Основные работы: «Histoire des insectes» (1845), «Zoologie agricole» (1854) и др.



**Уильям Айчесон Хасвелл**  
**William Aitcheson Haswell**  
**(5.08.1854 – 24.01.1925)**

Шотландско – австралийский зоолог. По окончании Эдинбургского университета защитил диссертации на степени бакалавра и доктора наук. С 1882 года профессор зоологии Сиднейского университета. Член Королевского общества в Лондоне. Один из авторов первого учебника зоологии (1899 г.), охватывающего все типы животных, известных в то время.

Сравнительно недавно такой взгляд на этих червей получил генетическое подтверждение. По данным молекулярно-генетического анализа (18S r-РНК) экосимбионта пресноводных ракообразных Тайланда *Diceratocephala baschmai* (Ваер, 1953) темноцефалиды вместе с прямокишечными турбелляриями (*Rhabdocoela*) составляют единую монофилетическую группу (Ngamniyom et al., 2014) (рис.1).

Обобщенные данные ряда хорошо известных современных авторов (Joffe, Cannon, Schockaert, 1998; Sewell, 2013; Tyler et al., 2015; Martinez-Aquino, Vigliano-Relva, Brusa, Damborenea, 2016) позволяют привести нижеследующую систематическую структуру темноцефалид.

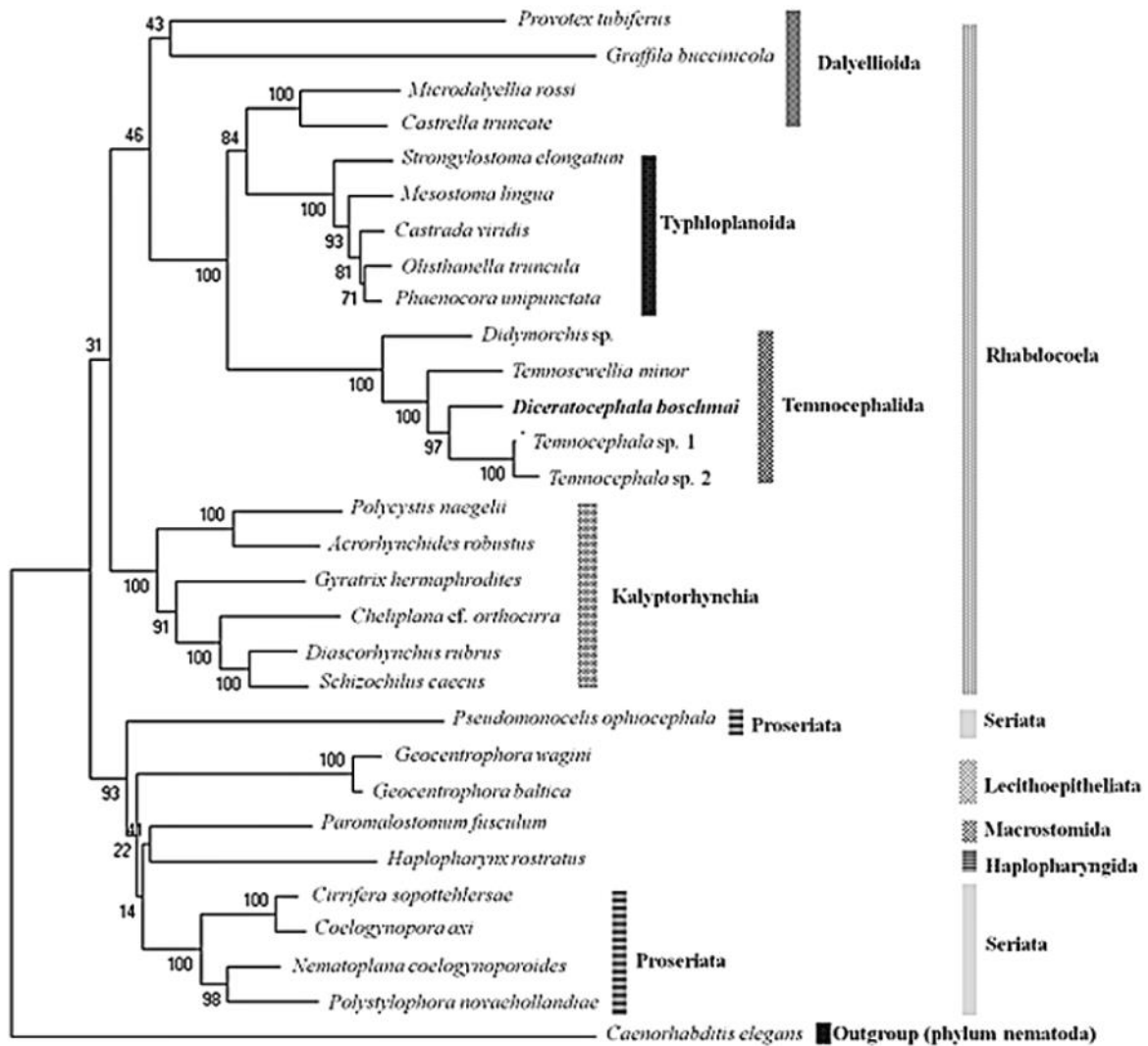


Рис. 1. Филогенетическое дерево, демонстрирующее связь темноцефалиды *Diceratocephala boschmai* с 29 другими видами турбеллярий, построенное на анализе гена 18S rDNA (по Ngamniyom et al., 2014).

## Система Temnocephalida

ТИП Plathelminthes

КЛАСС Turbellaria

ПОДКЛАСС Rhabdocoela

ОТРЯД Temnocephalida Blanchard, 1849

ПОДОТРЯД Temnocephaloidea Baer 1953

СЕМЕЙСТВО Actinodactylellidae Benham 1901

Род *Diceratocephala* Baer, 1953

Род *Decadidymus* Cannon, 1991

СЕМЕЙСТВО Didymorchiidae Bresslau and Reisinger, 1933

- Род *Didymorchis* Haswell, 1900
- СЕМЕЙСТВО *Temnocephalidae* Monticelli, 1899
- Род *Achenella* Cannon, 1993
- Род *Notodactylus* Baer 1953
- Род *Temnocephala* Blanchard, 1849.
- Род *Temnohaswellia* Pereira and Cuocolo, 1941
- Род *Temnomonticellia* Pereira and Cuocolo, 1941
- Род *Temnosewellia* Damborenea and Cannon, 2001
- Род *Craspedellinae* Baer 1931
- Род *Craspedella* Haswell, 1893
- Род *Gelasinalla* Sewell & Cannon, 1998
- Род *Heptacraspedella* Cannon and Sewell, 1995
- Род *Zygopella* Cannon and Sewell, 1995
- ПОДОТРЯД *Scutarielloidea* Baer, 1953
- СЕМЕЙСТВО *Scutarielloidae* Annandale, 1912
- ПОДСЕМЕЙСТВО *Paracaridinicolinae* Baer, 1953
- Род *Paracaridinicola* Baer, 1953
- ПОДСЕМЕЙСТВО *Scutariellinae* Baer, 1953
- Род *Caridinicola* Annandale, 1912
- Род *Monodiscus* Plate, 1914
- Род *Scutariella* Mrazek, 1907
- Род *Stygodytica* Matjasic, 1958
- Род *Subtelsonia* Matjasic, 1958
- Род *Troglocaridicola* Matjasic, 1958

## 2. ПОКРОВЫ

Покровный эпителий (эпидермис) темноцефалид – уникальное образование. Он имеет синцитиальное строение и этот синцитий носит мозаичный характер, т.е. состоит из набора хорошо разграниченных пластинок. У эволюционно продвинутых темноцефалид число таких пластинок не превышает 4-5 штук. Наибольшее количество пластинок синцития выявлено в покрове сравнительно просто устроенных представителей отряда *Temnocephalida* из рода *Didymorchis*. У четырех видов дидиморхисов, извлеченных из жаберных камер речных раков Австралии (Joffe et al., 1995), синцитиальный эпителий образован 12 пластинками, расположенными строго определенным образом (рис. 2 А) и сохраняющими по месту положения у всех видов одинаковые очертания.



Лишь пластинки адгезивных полей (AF) разных видов представлены вариациями серповидной формы (рис. 2 В-Е). Соседние синцитии отличаются друг от друга плотностью расположения двигательных реснички (если они имеются), структурой цитоплазмы, а также обилием протоков желез, которые их пронизывают.

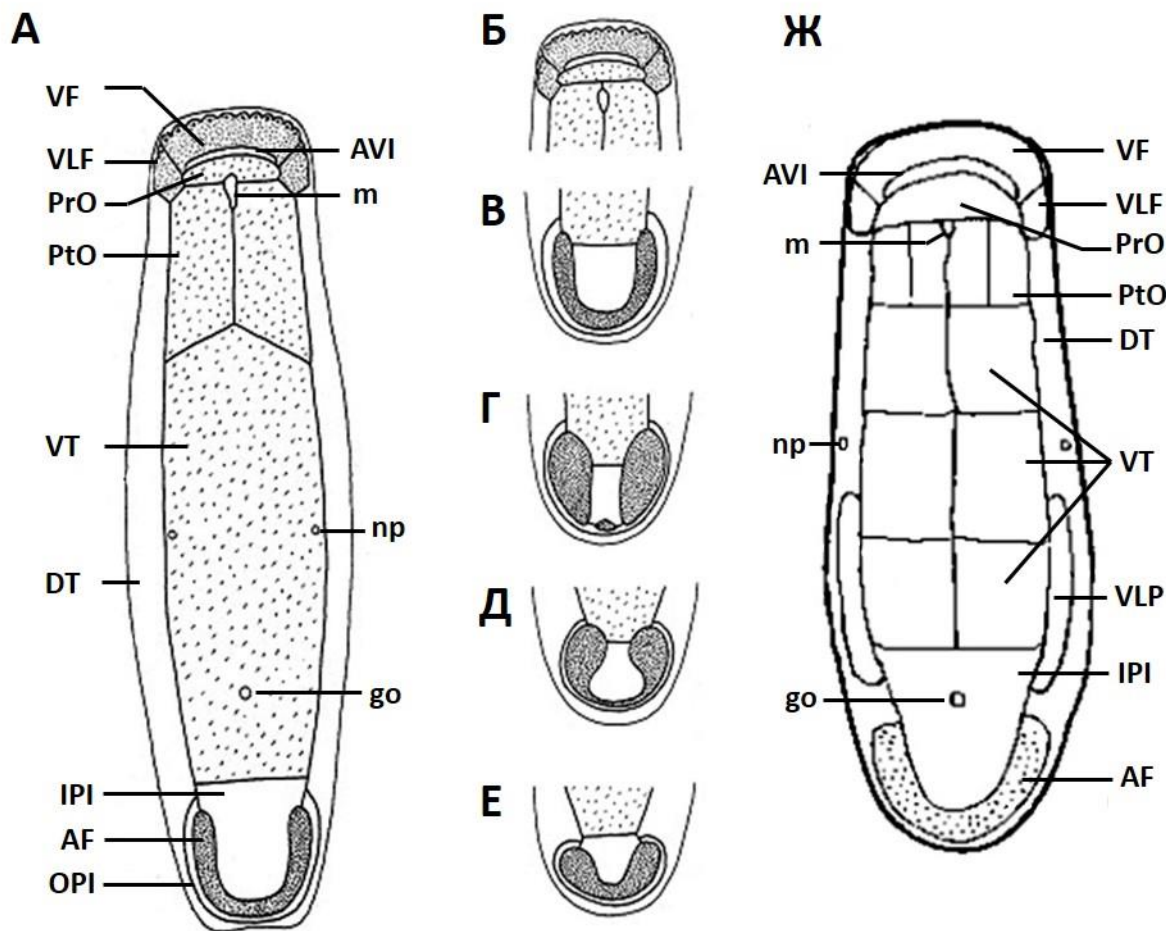


Рис. 2. Организация синцитиальной мозаики в эпителии темноцефалид рода *Didymorchis*. Виды темноцефалид из Австралии. А, Б, В - *Didymorchis sp.* 1; Г - *Didymorchis sp.* 3; Д - *Didymorchis sp.* 2; Е - *Didymorchis cherapsis* (Joffe et al., 1995). Ж - обобщенная схема организации синцитиального эпителия двух видов *Didymorchis sp.* из Южной Америки (Аргентина) (Damborenea, Cannon, 2001).

В обоих случаях использованы условные обозначения, предложенные Б.И. Иоффе. Синцитии: AF – адгезивное поле; AVI – передний вентральный промежуточный синцитий; DT – дорсальный стволый синцитий; IPI – внутренний задний промежуточный синцитий; OPI – внешний задний промежуточный синцитий; PrO – преоральный синцитий; PtO – посторальный синцитий; VF – вентро-фронтальный синцитий; VLF – вентро-латерально-фронтальный синцитий; VLP – задний вентро латеральный синцитий; VT – вентральный стволый синцитий; go – генитальное отверстие; m – ротовое отверстие; np - нефрипор (nephridiopore).

Морфологические различия и сходства между синцитиями изученных видов коррелируют с их функциональной специализацией. Авторами выделено шесть групп синцития у *Didymorchis*:

1. Ресничный синцитий, обеспечивающий скольжение червей. Он покрывает вентральную сторону тела, за исключением ее передней части (VT, два PtO и Pro).

2. Дорсальный стволовой синцитий (DT) - лишен ресничек и не участвует в локомоции. Как следствие этого дидиморхисы потеряли способность плавать в воде с винтовым вращением.

3. Синцитий вентральной передней части тела (VF и два VLF). Обладает относительно редко расположенными локомоторными ресничками, но весьма богат сенсорными рецепторами, что позволяет судить о его важной роли в зондировании окружающей среды.

4. Синцитий адгезивного поля (AF). В нем открываются каналы адгезивных желез.

5. Малые синцитии (IP1 и OP1), отделяющие адгезивные поля от других синцитиев. Функции этих синцитиев, вероятно, механические (растяжение и складывание). Сенсорные рецепторы, обнаруженные на этих синцитиях, возможно, могут быть вовлечены в адгезию к субстрату и освобождению от него.

6. Синцитий AV1 - снабжен длинными ресничками, которые собраны в кисточки, вытянутые перед ртом. По всей вероятности, этот синцитий имеет прямое отношение к питанию червей.

Отмечено, что географическая разобщенность *Didymorchis* накладывает свой отпечаток на количество и характер размещения синцитиальных пластинок на их теле. В частности, у двух видов *Didymorchis sp.* (рис. 3 А) выявленных в жаберных полостях десятиногих раков (*Anomura*) *Aegla neuquensis* Schmit, 1942 из Аргентинского озера ледникового происхождения Науэль Хуапи мозаичный эпителий образован 20 пластинками. Характер их расположения показан на рисунке 2Ж. Увеличение количества пластинок достигнуто за счет деления вентрального стволового синцития (VT) на 6 составляющих, посторального синцития (PtO) на 4 составляющих, утраты внешнего заднего промежуточного синцития (OP1) и дифференцировки двух пластинок, названных – вентро-латерально-фронтальными (VLF) (Damborenea, Cannon, 2001). Последние имеют вид удлиненных образований, снабжены незначительным количеством ресничек и, по всей вероятности, принимают участие в локомоции червей. Синцитиальные пластинки всех изученных

видов с одинаковыми буквенными обозначениями выполняют одни и те же функции.

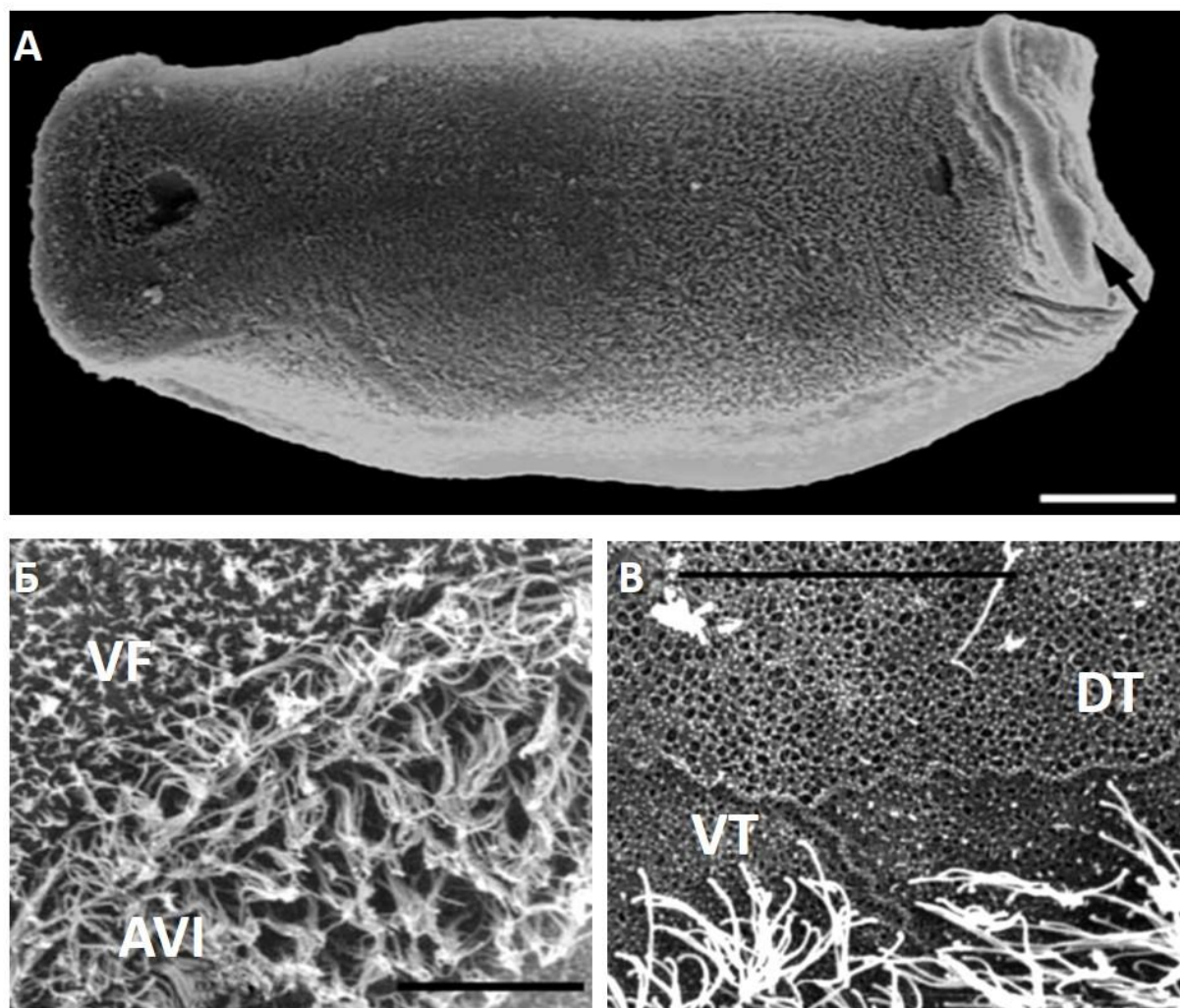


Рис. 3. *Didymorchis* sp. из Аргентины. Сканирующая микроскопия (Damborenea, Cannon, 2001). А – вид с вентральной стороны. Стрелкой указана граница между адгезивным и дорсально-стволовым синцитиями (шкала 100 мкм); Б – граница между пластинками вентрально-фронтального (VF) и переднего вентрально-промежуточного синцитиев (AVI) (шкала 10 мкм); В – граница между дорсально-стволовыми (DT) и вентрально-стволовыми (VT) пластинками синцитиев (шкала 10 мкм). См. рис. 2.

По мнению специалистов, (Joffe, et al., 1995) строение эпителия представителей рода *Didymorchis* и их внешний вид отражают низший уровень специализации покрова темноцефалид. Высоко организованные *Temnosiphala* приспособились к более плотному контакту с телом своих хозяев. Такая особенность стала возможной за счет появления у них щупалец на переднем конце тела и мощного прикрепительного (адгезивного) аппарата, имеющего форму дисковидной присоски, - на

заднем (рис. 4). Эти новообразования высших темноцефалид дали им возможность пяденичного способа передвижения по телу своих хозяев.

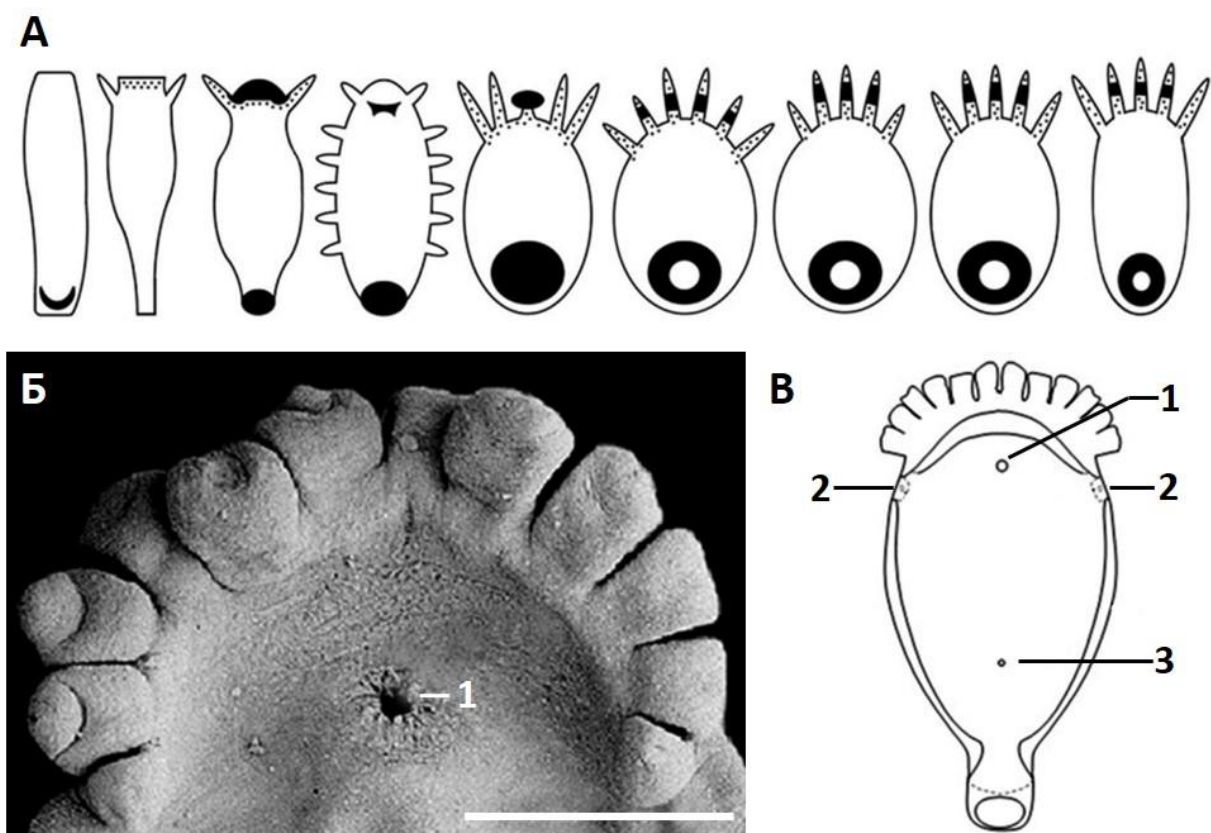


Рис. 4. А. Внешний вид и адгезивные образования темноцефалид. Родовой состав с лево на право: *Didymorchis*, *Diceratocephala*, *Decadidymus*, *Actinodactylella*, *Temnomonticellia*, *Temnohaswellia*, *Temnocephala*, *Notodactylus*, *Craspedellinae* (по Damborenea., Brus, 2017).

Б – сканирующая микроскопия переднего конца тела и общий план строения (В) темноцефалиды *Dactylocephala madagascariensis*, Vayssière, 1892 (по Cannon, Sewell, 2001). Условные обозначения: 1 – ротовое отверстие, 2 – экскреторные поля, 3 – генитальное отверстие (гонопор). Шкала 500 мкм.

Закрепившись присоской, они вытягивают тело, фиксируют передний конец с помощью шупалец, одновременно освобождая задний и, сжимаясь, подтягивают его к головному отделу. В целом, все как у пиявок. Длительность одного «шага» составляет чуть более одной секунды (рис. 5).

Надежность фиксации на теле хозяев обеспечивается у темноцефалид за счет продуктов секреции рабдитных клеток и особых адгезивных желез, тесно связанных с присоской (рис. 5 В).

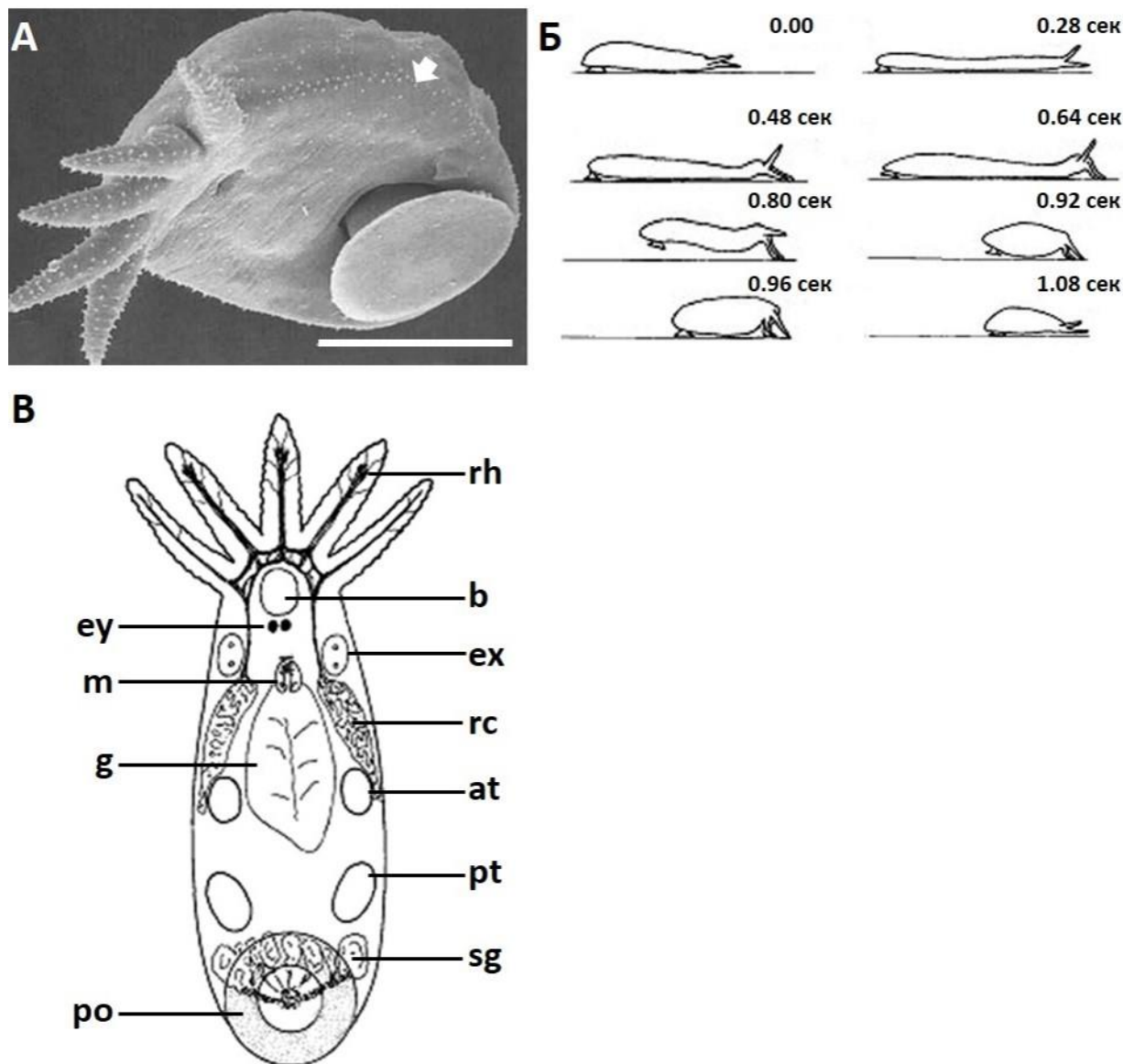


Рис. 5. Аппарат прикрепления и характер движения темноцефалид. А – внешний вид темноцефаллиды *Craspedella* sp. Стрелкой помечен ряд сенсорных папилл боковой стороны (Sewell, Cannon, 1995); Б – схема пядиничного движения *Craspedella* sp.; В – дорсальная сторона *Craspedella* sp. Показано размещение желез, связанных с прикрепительными органами (Sewell, Whittington, 1995). Оставлены условные обозначения авторов: b – мозг, ey – глазки (глазные пятна), ex – экскреторное поле, g – кишечник, m – ротовое отверстие, po – поле отверстий адгезивных желез присоски, rc – рабдитные клетки, rh – рабдитные протоки, sg – железы присоски. Шкала 200 мкм.

Некоторые виды темноцефалид, не обладающие высоко специализированным аппаратом фиксации на теле своих хозяев, сохраняют способность к передвижению и за счет локомоторных ресничек, представленных небольшими локальными полями (рис.6 А), в то время как

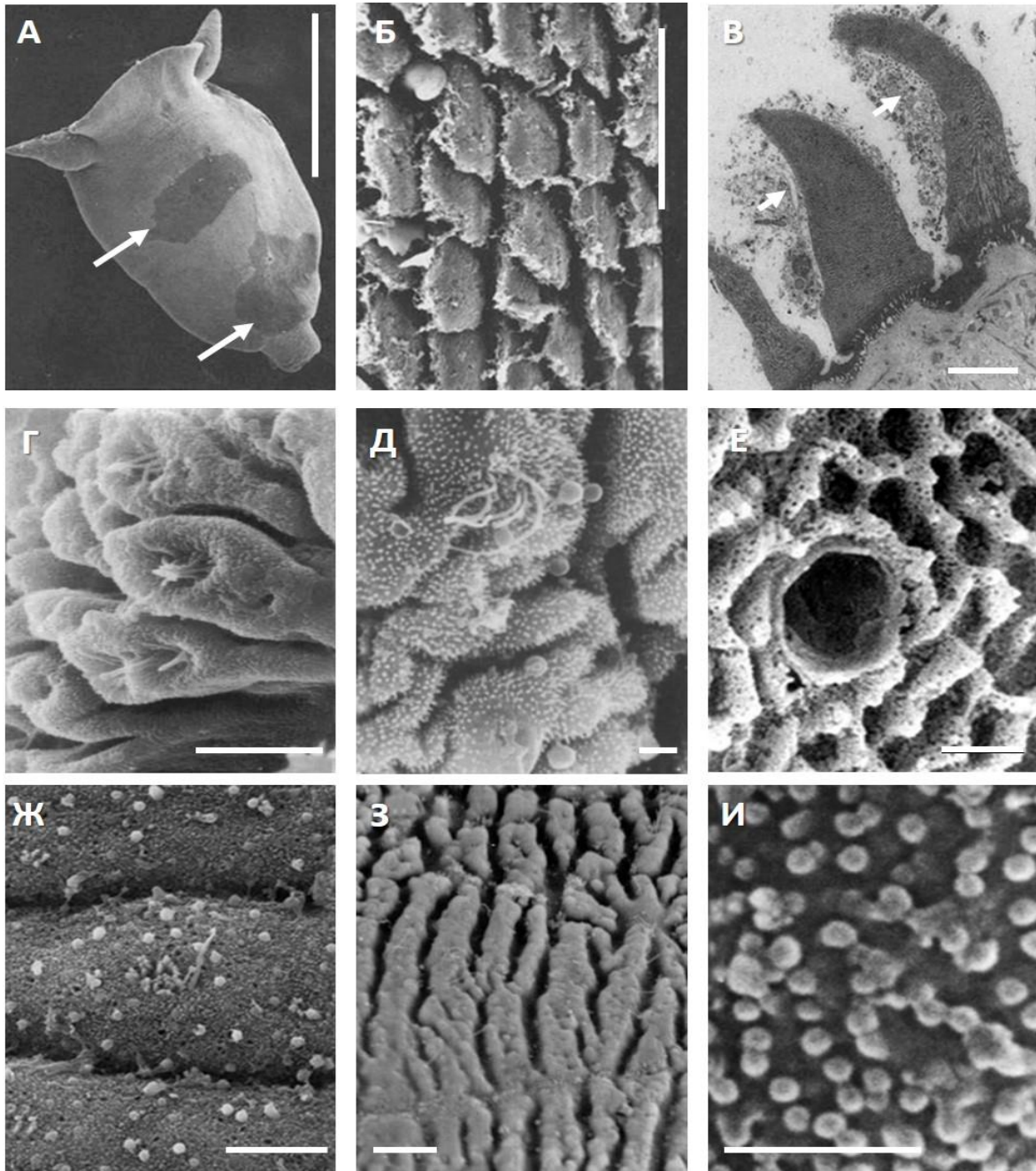


Рис 6. Строение покровов темноцефалид. А - *Diceratocephala boschmai* – дорсальная поверхность. Стрелками отмечены скопления локомоторных ресничек. Шкала 1 мм; Б - *Notodactylus handschini*. Показаны «чешуйки» дорсальной поверхности тела. Шкала 100 мкм (Cannon, 1991); В - *Notodactylus handschini* – «чешуйки» вентральной стороны крупным планом. Шкала 20 мкм (Jennings et al., 1992); Г – *Temnocephala microdactyla* – вентральная поверхность возле рта. Показаны микроворсинки с пучками чувствительных ресничек. Шкала 5 мкм; Д - *Temnocephala iheringi*. Микроворсинки вентральной поверхности тела рядом с гонопорой. Видны капли секреторных продуктов. Шкала 1 мкм (Damborenea, 1992); Е - *Temnocephala iheringi*. Микроворсинки дорсальной стороны тела. Хорошо видна микропора. Шкала 0.8 мкм (Volonterio, Ponce de Leon, 2004); Ж - *Temnocephala digitate* – микроворсинки вентральной стороны тела с пучком чувствительных ресничек и порами секреторных желез. Шкала 5 мкм (Zivano, 2020); З - *Temnocephala minor* – микроворсинки

дорсальной стороны тела. Шкала 10 мкм (Хуландер, 1997); И - *Темносефала геонота* – микроворсинки эпидермиса щупалец. Шкала 1 мкм (Уильямс, 1991).

все тело других высших представителей отряда целиком покрыто своеобразными выростами эпителия, называемыми микроворсинками, а иногда за их форму – чешуйками.

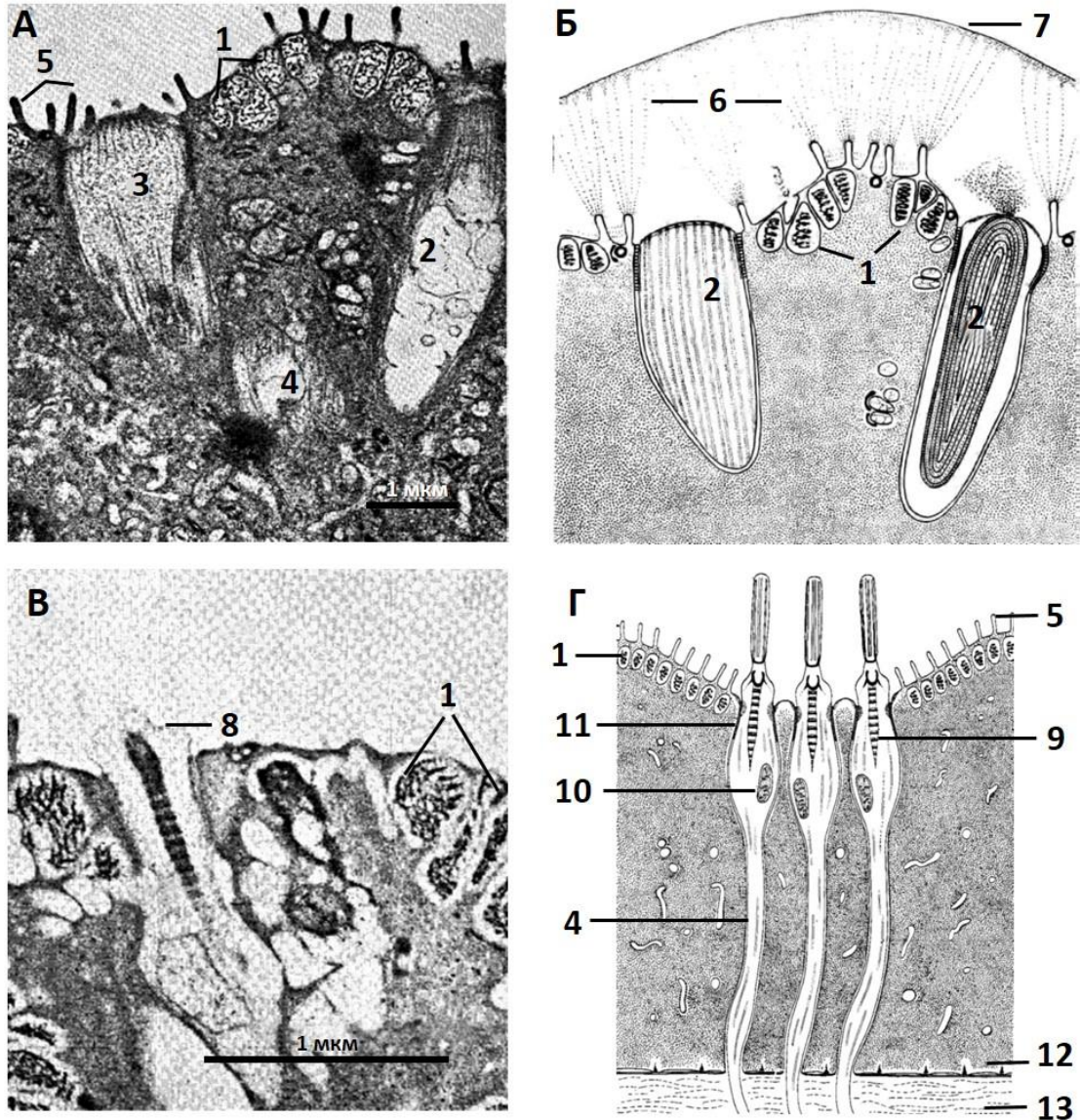


Рис. 7. Апикальный участок щупальца *Temnocephala novaeseelandiae*. А – электронограмма. Ув. 14 000 (Уильямс, 1975); Б – графическая реконструкция соседней фотографии (Уильямс, 1986); В – участок синктия с ресничным рецептором; Г – схема строения группы ресничных рецепторов (Уильямс, 1977).

Условные обозначения: 1 – секреторные гранулы (эпителиосомы), 2 – рабдиты, 3 – «шейка» рабдитной железы, 4 – проток рабдитной железы, 5 – микроворсинки, 6 – продукты секреции, 7 – «кутикула» (гликокаликс), 8 – ресничный рецептор, 9 – корешок реснички, 10 – митохондрия, 11 – септированные десмосомы, 12 – гемидесмосомы, 13 – базальная пластинка.

Внешний вид этих образований отличается большим разнообразием в том числе и на поверхности отдельной особи (рис. 6 Д, Е) И те, и другие, могут быть местом поселения бактерий стебельчатых одноклеточных, диатомовых и зеленых водорослей, сидячих коловраток (рис.6 В, указано стрелками). Высота отдельных микроворсинок может достигать 30 мкм (Хуландер, 1997).

Строение синцитиального эпителия щупалец и прикрепительного диска темноцефалид заслуживает особого внимания. Обычно поверхность щупалец несет на себе множество равномерно расположенных микроворсинок (рис. 6 И). На приведенном рисунке длина этих выростов равна приблизительно 0,31 мкм, диаметр 72 нм, а интервал между ними около 0,34 мкм (Williams, 1975).

Под микроворсинками в цитоплазме эпителия обращает на себя внимание высокая концентрация секреторных гранул, палочковидных образований, названных рабдитами, и значительное количество протоков рабдитных желез.

Покровный эпителий щупалец богато снабжен одноресничными чувствительными рецепторами. Многие из них собраны в небольшие группы (рис. 7 В, Г) ((Williams, 1977).

Эпителии контактной и боковых поверхностей прикрепительной присоски по набору секреторных гранул существенно отличаются один от другого. В цитоплазме эпителия, обращенного к поверхности субстрата, обычно отмечается присутствие двух типов секреторных гранул, одни из которых заполнены материалом высокой электронной плотности (рис. 8 Б). Это продукт синтеза особых одноклеточных адгезивными секреторных желез, о которых речь пойдет ниже. Высказано предположение, что два типа секреторных гранул в эпителии дистальной части прикрепительной присоски обеспечивают выделение двух типов секреторных продуктов: «вязкого» («клеющего») и «освобождающего», обеспечивающего отрыв присоски от субстрата (Williams, 1980,1982).

Между собой пластинки синцитиев поверхностей прикрепительных присосок связаны септированными десмосомами, что обычно характерно для контактов между обычными клетками эпителиев (рис. 8 В).



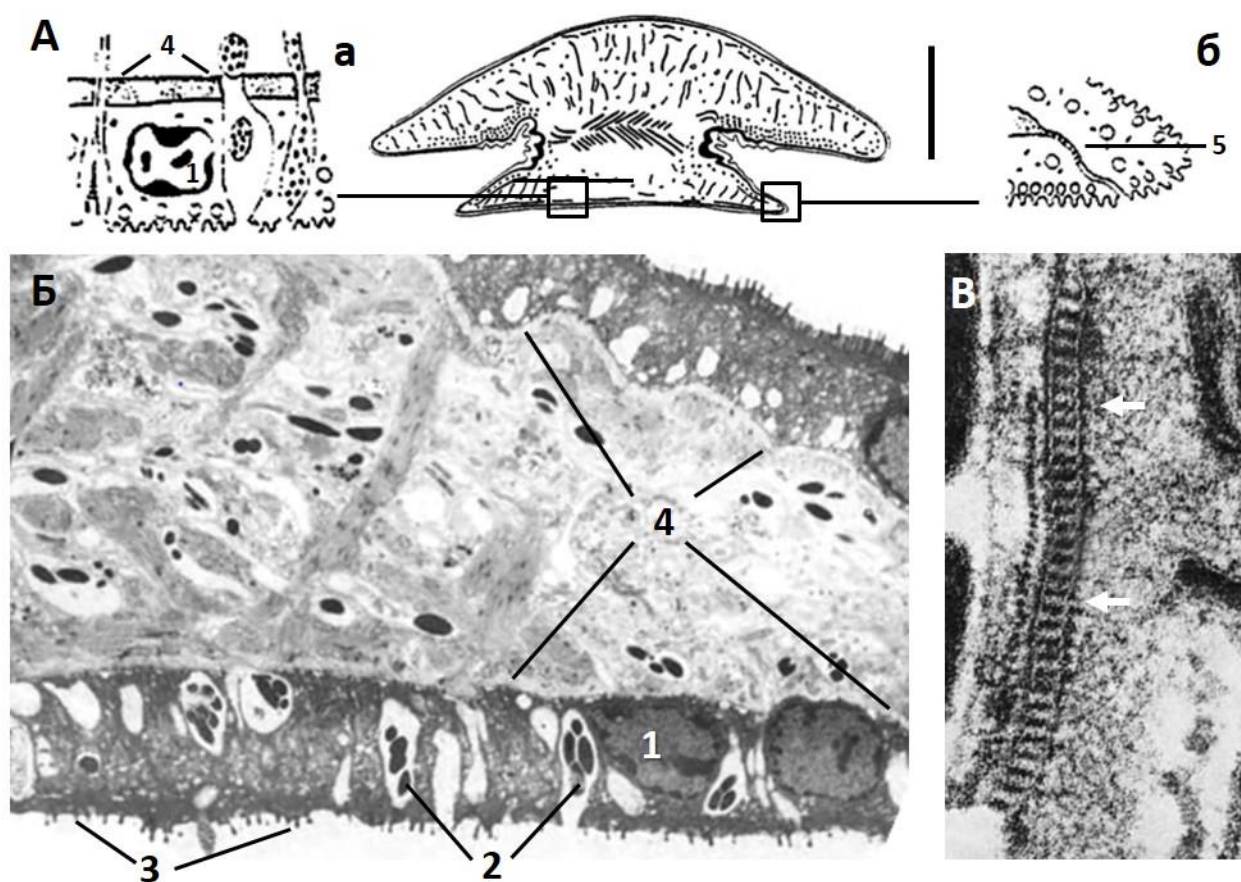


Рис. 8. Строение прикрепительной присоски темноцефалид. А – схемы строения поперечных срезов задней части тела и отдельных участков прикрепительной присоски *Temnocephala* sp.; Б – ультратонкое строение участка поперечного среза прикрепительной присоски *Temnocephala* sp. (по Rohde, Watson, 1995); В – септированная десмосома, связывающая пластинки синцитиального эпителия прикрепительной присоски (см. Аб) *Temnocephala novaezealandiae* (по Nishols, 1975).

Условные обозначения: а, б – участки контактной поверхности и краевой части прикрепительной присоски, 1 – ядро синцитиальной пластинки, 2 – секреторные гранулы, 3 – микроворсинки, 4 – базальная пластинка, 5 – септированная десмосома

### 3. МУСКУЛАТУРА

На сложность строения сократительно-двигательного аппарата темноцефалид накладывают существенный отпечаток их образа жизни и характер движения. У видов, которые ведут не прикрепленный к субстрату образ жизни, кожно-мышечный мешок обладает типичным для

большинства турбеллярий строением: под базальной мембраной расположена кольцевая мускулатура, а под ней слои диагональных и продольных мышечных волокон. У темноцефалид, способных прикрепляться к несущим поверхностям передним и задним концами тела, диагональные мышечные волокна редуцируются, а продольные получают на брюшной стороне значительно большее развитие, чем на спинной (Иоффе, 1981). Наибольший интерес вызывает организация мускулатуры щупалец и прикрепительного диска темноцефалид, которые обеспечивают закрепление червей на контактных поверхностях и движение по ним.

Мускулатура щупалец представлена кольцевыми, диагональными, дорсовентральными и продольными волокнами (рис. 9, 10). Продольные

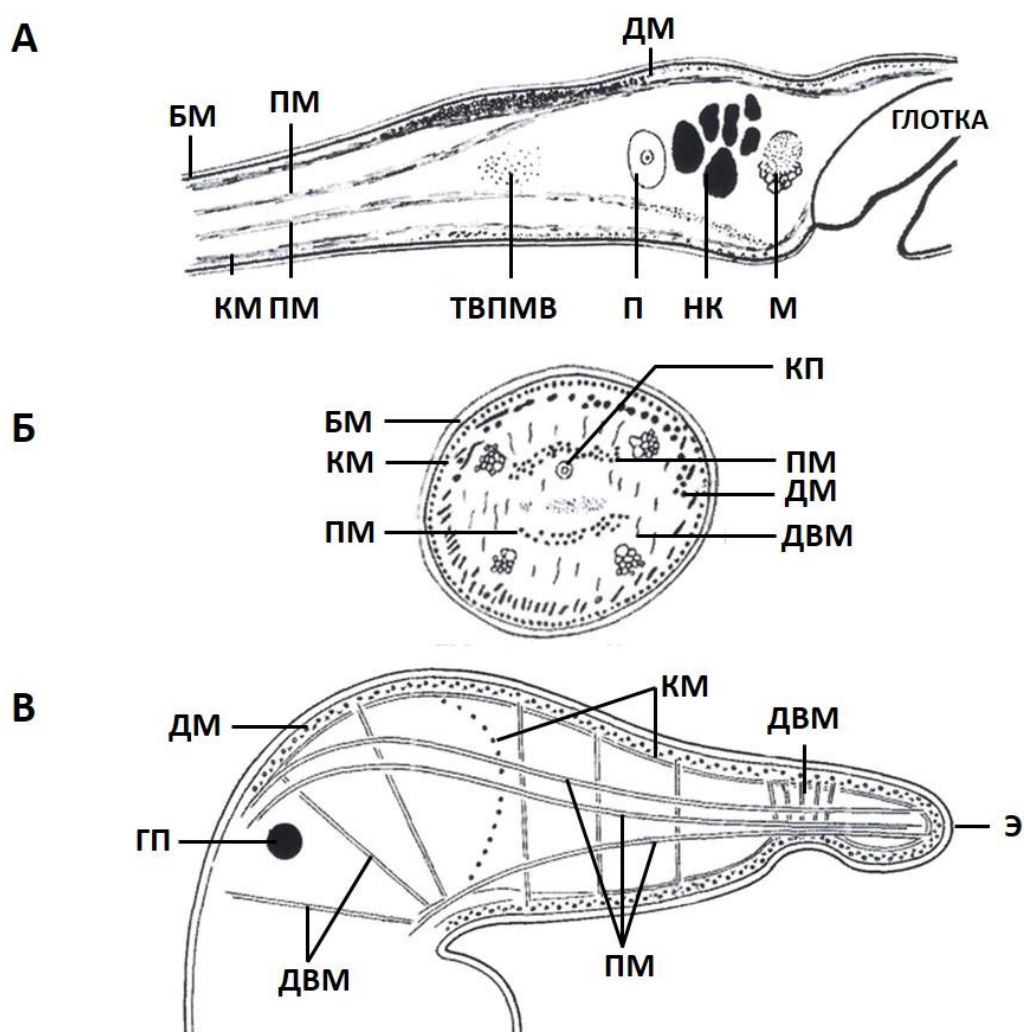


Рис. 9. Строение щупалец темноцефалид. А, Б – картина строения продольного и поперечного срезов медиального щупальца *Temnocephala semperi* (Иоффе, 1981); В – схема расположения мускулатуры в медиальном щупальце *Craspedella sp.* (Sewell, Whittington, 1995).

Условные обозначения: БМ – базальная мембрана, ДМ – диагональная мускулатура, ДВМ – дорсо-вентральная мускулатура, КМ – кольцевая мускулатура, НК – нейросекреторные клетки, ПМ – продольная мускулатура, ТВПМВ - трансверсальный пучок мышечных волокон.

волокна в виде двух осевых пучков (дорсального и вентрального), состоящих из разного количества отдельных лент, проходят по всей длине щупалец глубоко в паренхиме. Кольцевая мускулатура располагается непосредственно под базальной мембраной. Сразу под ней залегают диагональные (спиральные) мышечные волокна. Продольные, кольцевые и диагональные мышечные волокна щупалец тесно связаны с продольной мускулатурой тела червей. Диагональная мускулатура тела в щупальца не заходит.

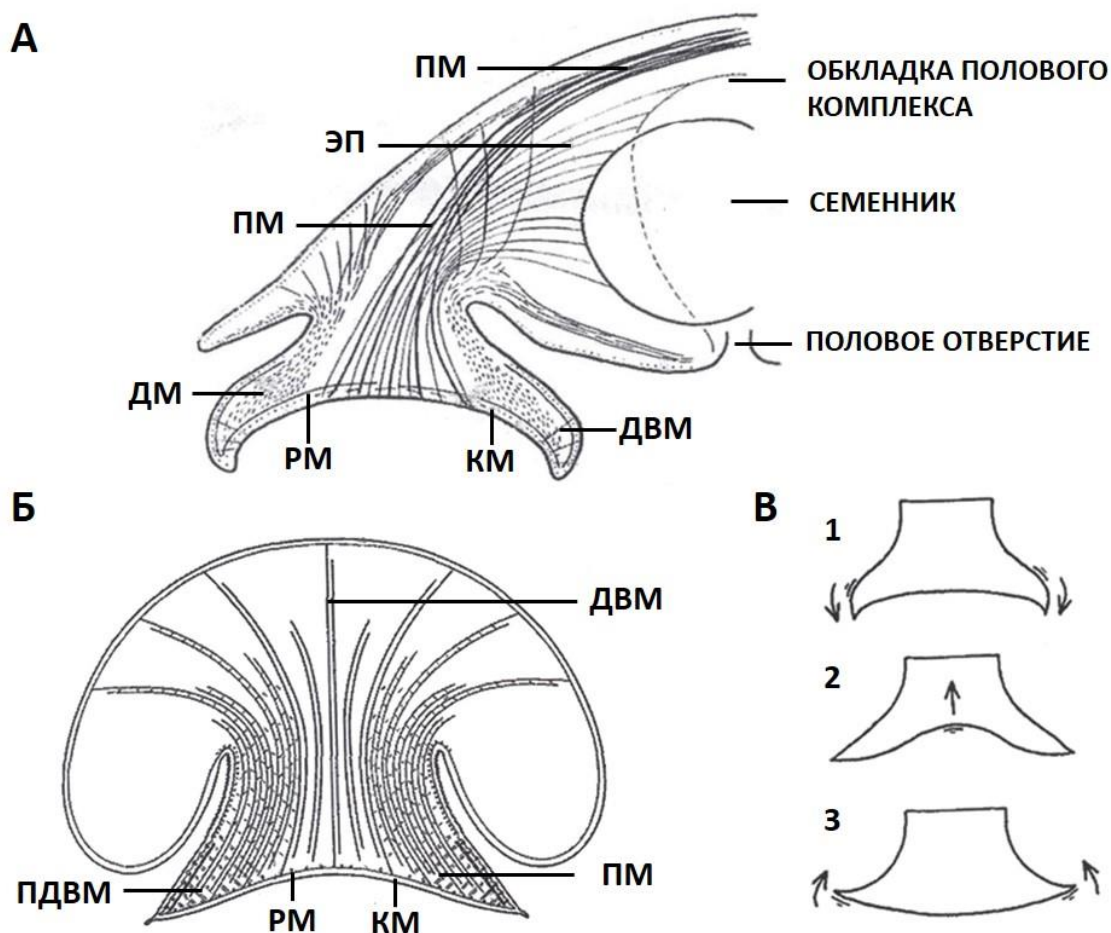


Рис. 10. Строение мускулатуры присосок темноцефалид. А - *Temnocephala semperi* (по Иоффе, 1981); Б, В - *Craspedella sp.* – мускулатура присоски и основные рабочие положения присоски, связанные с активностью ее мускулатуры (по Sewell, Whittington, 1995).

Условные обозначения: ДМ – диагональная мускулатура, ДВМ – дорсовентральная мускулатура, КМ – кольцевая мускулатура, ПДВМ – периферическая дорсовентральная мускулатура, ПМ – продольная мускулатура, РМ – радиальная мускулатура; ЭП – эффектор присоски.

Присутствие дорсовентральных мышечных волокон, наглядно проиллюстрировано в щупальцах темноцефалиды *Craspedella sp.* (Sewell,

Whittington, 1995). Этот червь обладает пятью щупальцами, из которых только три центральных могут активно прикрепляться к субстрату при пяденичном движении особей (рис. 5 Б). Именно в них отмечено наибольшее количество волокон этого типа (диаметром 1,3 мкм) с максимальной концентрацией в области углублений, названных дистальными впадинами (рис. 9В, указано стрелками), очевидно способными выполнять при участии этих волокон роль микро присосок щупалец. У *Temnocephala semperi* в основании щупалец выделен трансверсальный пучок мышечных волокон, проходящий вдоль всего переднего края тела червя (Иоффе, 1981).

Функционирование заднего прикрепительного органа темноцефалид, который, в зависимости от внешнего вида, называют присоской или диском, обеспечивается по меньшей мере пятью хорошо выраженными типами мускулатуры: кольцевой, продольной, диагональной, дорсовентральной и радиальной.

Кольцевая мускулатура (КМ). Находится непосредственно под базальной мембраной и образует мышечную оболочку ножки присоски и ее дорсальной поверхности. Является продолжением стенки тела червей.

Продольная мускулатура (ПМ). Волокна этой мускулатуры проходят под кольцевым мышечным слоем параллельно эпителию дорсальной части присоски. Эти мышцы обеспечивают, отрыв присоски от субстрата.

Диагональная мускулатура (ДМ), расположенная под продольными мышцами, состоит примерно из 10 альтернативных слоев толщиной в одно волокно, ориентированных под прямым углом друг к другу. Эти мышцы служат для поддержания формы присоски и обеспечивают возможность вращения тела червя вокруг центральной оси ее ножки, когда присоска закреплена на субстрате.

Дорсовентральная мускулатура (ДВМ) с волокнами толщиной до 5 мкм проходят от базальной пластинки дорсального эпителия тела червей через центр ножки присоски до базальной пластинки центральной области прикрепительного диска. При описании строения темноцефалиды *T. semperi* к этому типу мускулатуры были отнесены:

- тонкие мышечные волокна, соединяющие базальные пластинки дорсальной и вентральной сторон краевых участков присоски (рис. 10 А) (Иоффе, 1981). Стоит отметить, что мускулатура, названная в присоске *Craspedella sp.* дорсовентральной (Sewell, Whittington, 1995) в присоске *Temnocephala semperi* обозначена как продольная и в ее составе выделен особый пучок мышечных волокон, названный эффектором присоски. Сделано предположение, что он способен втягивать центральную часть присоски, обеспечивая прикрепление червя к субстрату.

- радиальная мускулатура (PM), тонкие волокна которой диаметром около 1,5 мкм проходят параллельно контактной поверхности присоски внутри базальной мембраны. При необходимости они стягивают края присоски, делая ее более жесткой.

В составе опорно-двигательного аппарата *Temnocephala semperi* выявлены характерные опорные пластинки, по строению похожие на базальную пластинку эпителия, но залегающие в паренхиме. К ним, в частности, отнесены: обкладка полового комплекса и части, прилежащей к ним паренхимы и мощная многослойная мембрана, соединяющая вентральные стенки семенников между собой и с базальной мембраной стенки тела. Сделано предположение, что эти образования создают опору для эффектора присоски (Иоффе, 1981).

У некоторых Scutariellidae выделены мышечные волокна, сдвигающие и раздвигающие основания щупалец (рис. 15 А) (Иоффе, Котикова, 1983)

#### 4. ПАРЕНХИМА

Пространство между кожно-мышечным мешком (покровы + мускулатура) и внутренними органами червей заполнено клетками, которые все вместе взятые, получили название паренхимы или мезенхимы. По месту локализации принято выделять кортикальную (периферическую) и медуллярную паренхиму. В теле темноцефалид основная масса этих клеток представлена «собственно паренхимными клетками» и одноклеточными железами, выполняющими различные функции.

Собственно паренхимные клетки – крупные клетки полигональной формы, цитоплазма которых богата органоидами и не имеет выраженной секреторной активности.

У представителей высших темноцефалид обычно выделяют 4 типа желез: рабдитные, секреторные, адгезивные и железы, связанные с половой системой.

Рабдитные (или щупальцевые) железы состоят из клеток грушевидной формы, собранных в две больших группы (в среднем от 15 до 20 в каждой) по бокам средней части тела (рис. 5 В). Эти железы вырабатывают палочковидные структуры – рабдиты длиной около 3 мкм. Заполненные рабдитами, протоки желез идут в сторону щупалец. Каждое щупальце получает несколько пучков протоков, которые делятся на множество веточек, идущих к поверхности тела. Среднее щупальце тела получает ветви от желез с каждой стороны тела. При раздражении рабдиты

выбрасываются на поверхность эпидермиса и при контакте с водой образуют защитную слизь, благодаря которой темноцефалиды практически не поедаются другими животными.

Многочисленные выросты клеток, часто в виде тонких тяжей, глубоко внедряются в тела соседних клеток, доходя вплоть до перинуклеарного пространства, заканчиваясь десмосомами, названными чашевидными (рис. 11, 13 В).

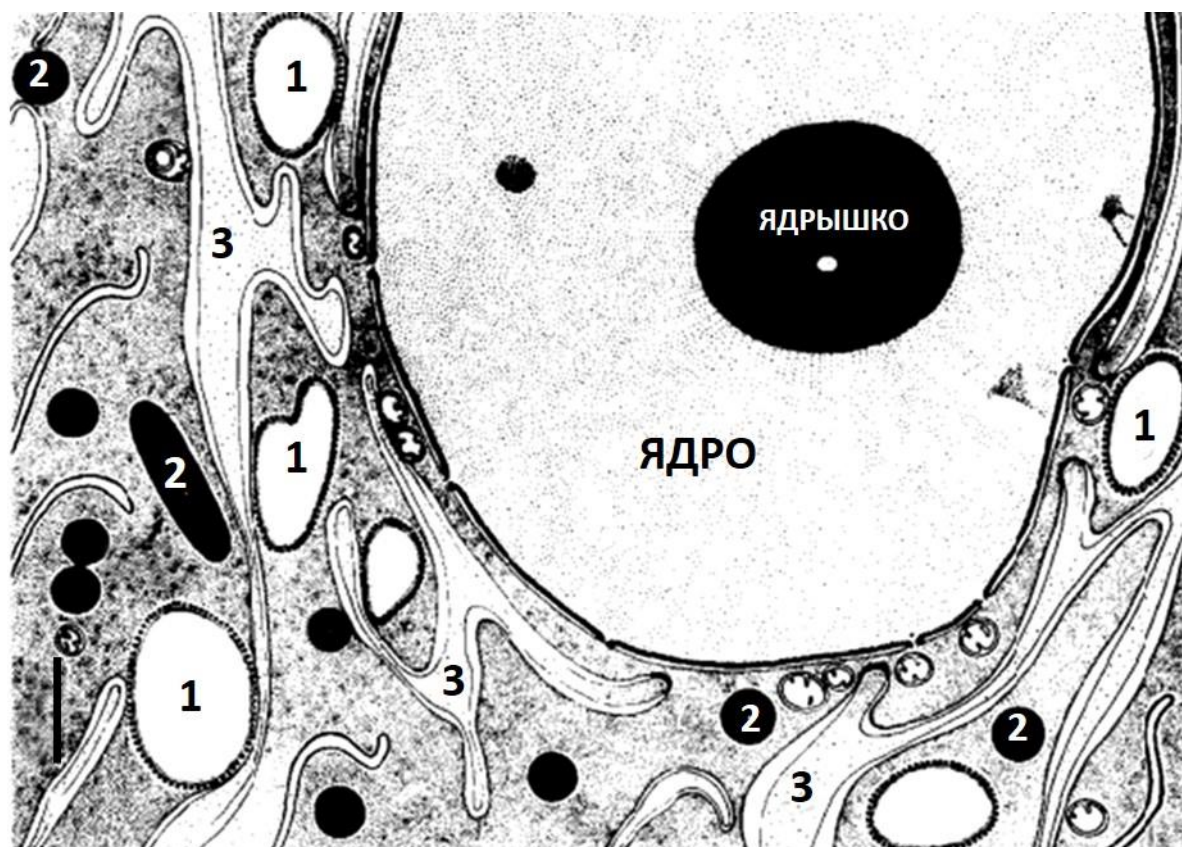


Рис. 11. Схема строения придерного участка рабдитной клетки *Temnocephala novaezealandiae* (рисунок с фотографии) (по Williams, Ingerfeld 1988).

Условные обозначения: 1 – прорабдиты, 2 – рабдиты, 3 – отростки соседних клеток.  
Шкала 15 мкм.

Секреторные клетки, вырабатывающие слизистые секреты, предохраняют червей от стресса окружающей среды, облегчают скольжение по субстрату и защиту от хищников, а также помогают при захвате добычи. Среди них заметно выделяются два типа клеток: цианофильные, хорошо окрашиваемые в темно-фиолетовый цвет гематоксилином, и клетки, названные Лестером Кэннон (Cannon, 1993) «клетками Хасвелла» (Haswell – cells) в честь автора – первооткрывателя темноцефалид.

Цианофильные клетки, основу секрета которых составляют сложные углеводные комплексы, собраны в две группы (по 10-15 в каждой), расположенные латерально на уровне глотки червей (рис. 12 А, Б). Клетки Хасвелла занимают место впереди глазных пятен и мозга червей у основания щупалец. Количество их у разных видов не одинаково. Так, у *Temnocephala lutzi* их всего две, а у *Temnocephala iheringi* и *Temnocephala haswelli*, как и у большинства других темноцефалид, они представлены двумя овальными кластерами по 5 – 6 клеток в каждом.

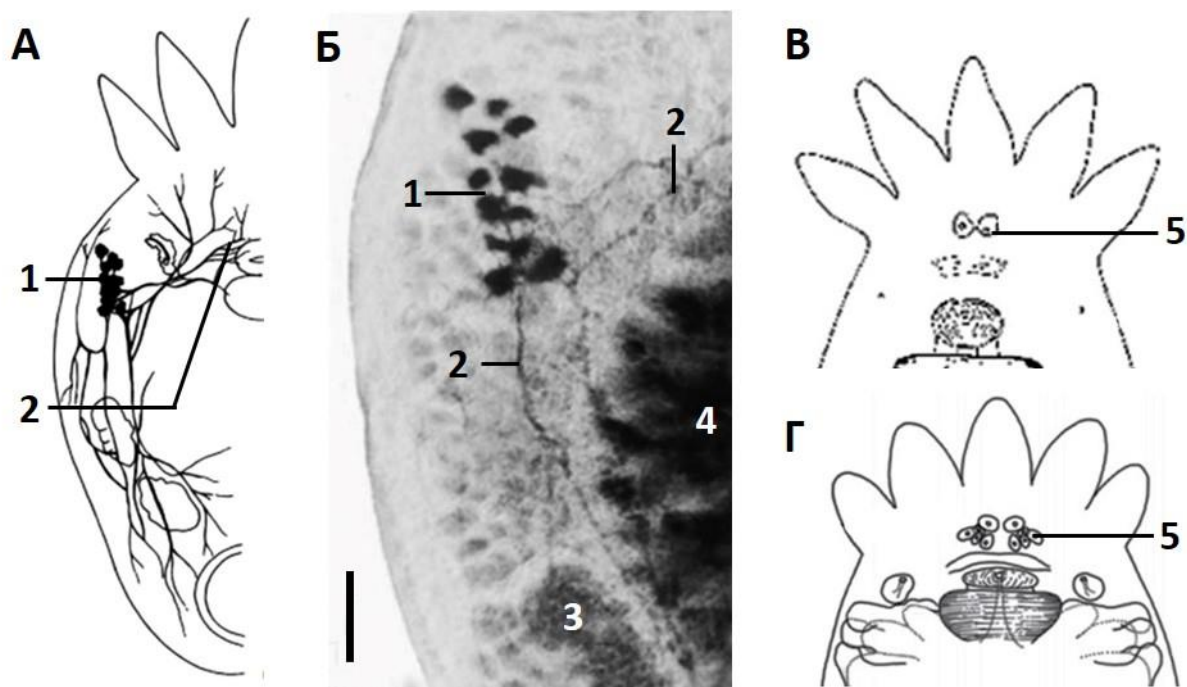


Рис. 12. Секреторные железы темноцефалид. А, Б - левая сторона тела *Temnocephala cyanoglandula* sp. nov. Схема расположения и микрофотография цианофильных желез. Шкала 200 мкм (по Amato et al., 2003); В, Г - местоположение и морфологическое разнообразие желез Хасвелла; В - *Temnocephala lutzi*. Две железы разного диаметра (левая – 35-100 мкм, правая – 30-88 мкм) (по Amato et al., 2005); Г - *Temnocephala minutocirrus* sp. nov. Железы разной величины (диаметр 55-117,5 мкм) собраны в две группы по 5 штук в каждой (по Amato et al., 2007).

Цитоплазма клеток Хасвелла обладает мощно развитой гранулярной эндоплазматической сетью, которая в виде концентрических колец окружает диктиосомы комплекса Гольджи. Клетки Хасвелла предложено называть железами. На примере двух видов темноцефалид (*Temnocephala iheringi* и *T. paswelli* извлеченных из мантийной полости брюхоногих моллюсков *Pomacea canaliculata*) показано, что в цитоплазме этих желез при активном участии комплекса Гольджи образуется три типа везикул. Установлено, что наиболее крупные из них, заполненные фибриллярным

материалом высокой электронной плотности, формируются за счет слияния двух других мелких типов везикул. Сделано предположение, что продукт секреции клеток Хасвелла синтезируется не в окончательном виде, а в виде двух разных продуктов, которые комбинируются после их производства (Volonterio, Ponce de Leon, 2004). Протоки этих желез открываются порами на дорсальной стороне передней части тела и щупалец червей, в том числе и теми, которые хорошо выявляются сканирующей электронной микроскопией (рис. 6 E) (Volonterio O., Ponce de Leon, 2004).

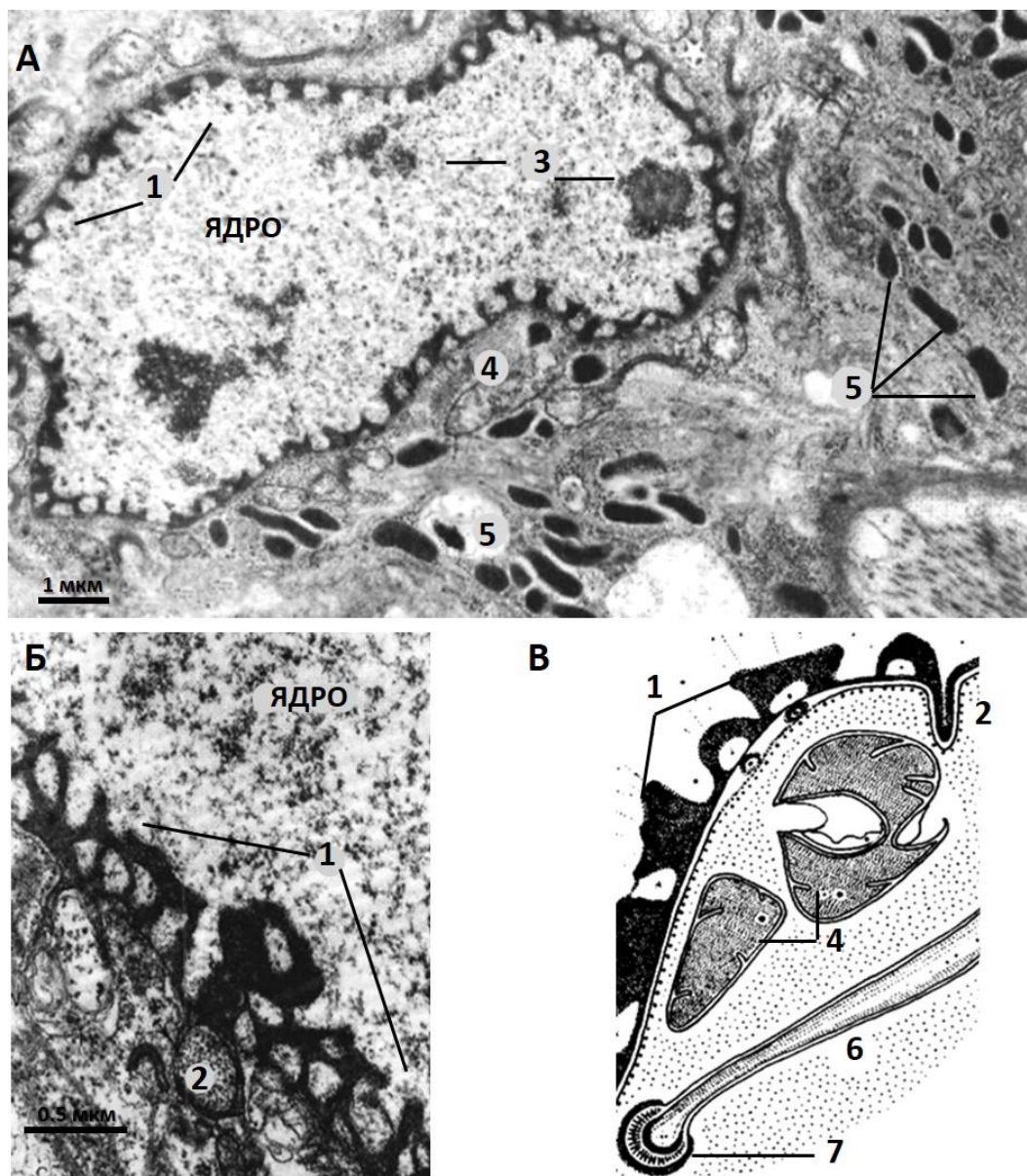


Рис. 13. Строение адгезивной секреторной железы *Temnocephala novae-zealandiae*. А – приядерный участок АСЖ; Б – участок сотовидной оболочки ядра железы; В – схема строения одного из приядерных участков железы (по Williams, 1994).

Условные обозначения: 1 – сотовидная оболочка ядра (honeycomb), 2 – инвагинации ядерной оболочки в цитоплазму клеток, названные ядерными карманами (nuclear pocket), 3 – глыбки хроматина, 4 – митохондрии, 5 – секреторные гранулы, 6 - отросток клетки паренхимы, 7 – чашевидная десмосома.



Тела адгезивные одноклеточных железы (АСЖ) собраны в две группы, расположенные по бокам конечного отдела кишечника, доходя до заднего края тела червей. Пучки выводящих каналов этих клеток, заполненные гранулированным секретом, заходят в прикрепительную присоску, заканчиваясь на ее вентральной поверхности многочисленными веточками.

Ядра адгезивных желез обладают интересной особенностью – внешняя поверхность их оболочек во многом напоминает строение пчелиных сот, за что и получили название сотовидных («honeyscomb») (рис. 13) (Williams, 1994).

Железы, связанные с половой системой. Выделяют две группы этих желез: железы, протоки которых попадают в копулятивный аппарат, и железы, названные цементными, обеспечивающие прикрепление яиц червей к покровам хозяина.

## 5. НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Выше уже упоминалось об участии нервной системы темноцефалид в их жизнедеятельности. В настоящей главе речь пойдет об общих и частных особенностях строения нервной системы этих беспозвоночных.

Нервная система темноцефалид устроена по типу решетки – ортогона (Reisinger, 1925). Сложность строения нервной системы во многом зависит от размеров червей.

У мелких представителей темноцефалид из подотряда Scutarielloidea ортогон образован тремя парами нервных стволов (дорсальные, вентральные и латеральные коннективы), связанных небольшим количеством поперечных, полукольцевых и кольцевых комиссур. Достаточно полное представление об организации нервной системы скутариеллид получено методом выявления холинэстераз с последующей реконструкцией по сериям срезов у видов *Troglocaridicola mrazeki* (длина около 1,5 мм) и *Scutariella georgica* (длина около 1 мм) с креветки *Troglocaris anophthalmus* из пещеры в Западной Грузии (Иоффе, Котикова, 1983).

Мозг скутариеллид гантелевидный. Он располагается в конце передней трети тела, дугообразно изогнувшись над концом глотки или пищеводом. Центральная часть мозга занята нейропилем – местом межнейрональных контактов. По периферии мозга располагаются тела

нейронов, хорошо узнаваемые по крупным ядрам. Вентральные и латеральные коннективы хорошо выявляются на срезах, в то время как более тонкие дорсальные коннективы проявляют себя только гистохимически. В области полового отверстия все три пары нервных стволов соединены кольцевой комиссурой (рис. 14). С вентральным отделом комиссуры связан кольцевой генитальный нерв, окружающий половое отверстие. В задней трети тела две тонкие полукольцевые комиссуры (ПКК 1, ПКК 2) объединяют между собой латеральные и дорсальные нервных стволы. Нервная система присоски представлена достаточно толстым кольцевым нервом, с которым связаны все три пары нервных стволов.

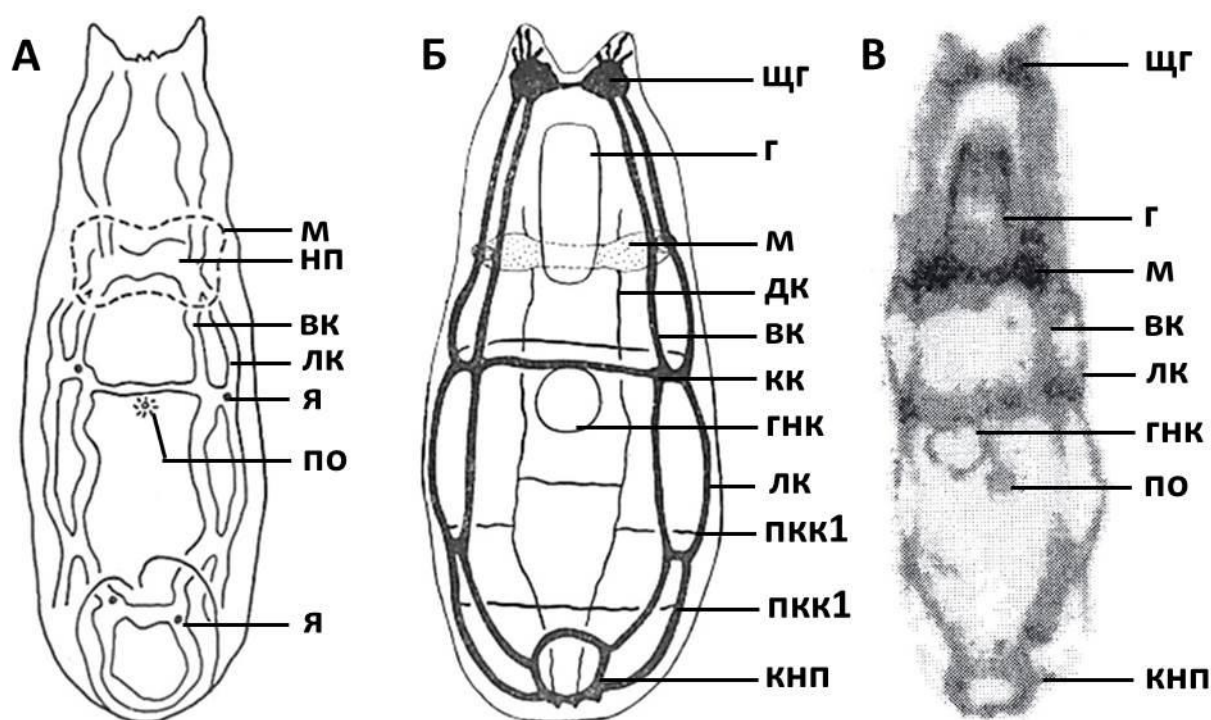


Рис. 14. Строение нервной системы Scutariellidae (по Иоффе, Котикова, 1983). А – нервная система *Scutariella georgica*, реконструкция; Б – схема строения нервной системы *Troglocaridicola mrazeki* по результатам выявления холинэстеразы; В – нервная система *Tr. mrazeki*, реакция на ХЭ. х 100.

Условные обозначения: вк – вентральный коннектив, г – глотка, гнк – генитальное нервное кольцо, дк – дорсальный коннектив, кк – кольцевая комиссура, кнп – кольцевой нерв присоски, лк – латеральный коннектив, м – мозг, нп – нейропил, по – половое отверстие, пкк 1, пкк 2 – полукольцевые комиссуры, щг – ганглии щупалец, я – ядра нейронов.

Вперед от дорсальной части мозга отходит пара тонких нервов, которые, по всей вероятности, представляют собой продолжение дорсальных нервных стволов. В основании щупалец обнаружены крупные скопления нейронов, названные щупальцевыми ганглиями. Они напрямую

связаны с мозгом передними латеральными и вентральными нервными стволами. Сделано предположение, что эти образования свойственны всем Scutariellidae

Глотки изученных Scutariellidae иннервируется четырьмя меридиональными нервами (рис. 15 Б), два из которых заметно сближены между собой. С двух концов глотки нервы соединены кольцевыми комиссурами. На переднем конце глотки имеется еще одна - средняя кольцевая комиссура. Она связана с передней кольцевой комиссурой несколькими короткими меридиональными коннективами, которые иннервируют чувствительные сосочки (папиллы) переднего конца глотки. По всей поверхности глотки занимает место густой плексус из тонких нервных веточек. Связь нервной системы с главными нервными стволами и мозгом остается не выясненной. Перед мозгом и позади него у обоих изученных видов обнаружено присутствие большого количества нейросекреторных клеток.

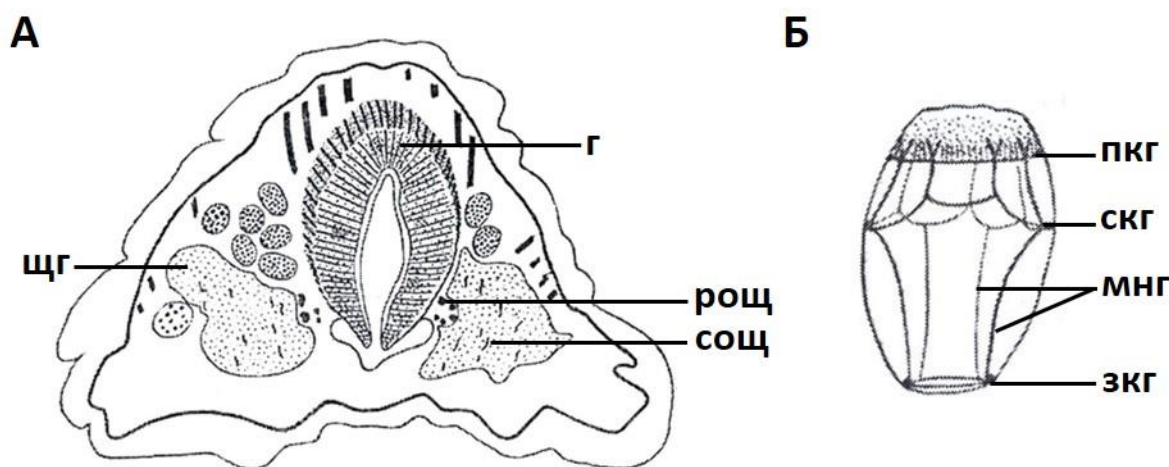


Рис. 15. Строение глоточного отдела темноцефалиды *Troglacaridicola mrazeki* (по Иоффе, Котикова, 1983). А – поперечный срез глотки; Б – иннервация глотки.

Условные обозначения: г – глотка, зкг – задняя кольцевая комиссура глотки, мнг - меридиональные нервы глотки, пкг – передняя кольцевая комиссура глотки, роц – мышечные волокна, раздвигающие основания щупалец, скг – средняя кольцевая комиссура глотки, сощ – мышечные волокна, сдвигающие основания щупалец, щг – щупальцевый ганглий.

У представителей подотряда Temnoscephalidae увеличение размеров и уплощение тела привело к заметному усложнению нервной системы. Показательно в этом отношении строение нервной системы *Temnoscephala semperi* (Иоффе, 1981). Количество продольных нервных стволов (коннективов) у этого вида увеличилось до четырех пар за счет появления дополнительной пары дорсолатеральных стволов (рис. 16 А, Б - длс).

Продольные нервные стволы связаны восьмью комиссурами. Первые шесть из них - кольцевые. Они объединяют все четыре пары коннективов. Помимо кольцевых комиссур, в некоторых участках тела продольные стволы соединены друг с другом рядом коротких дополнительных связей.

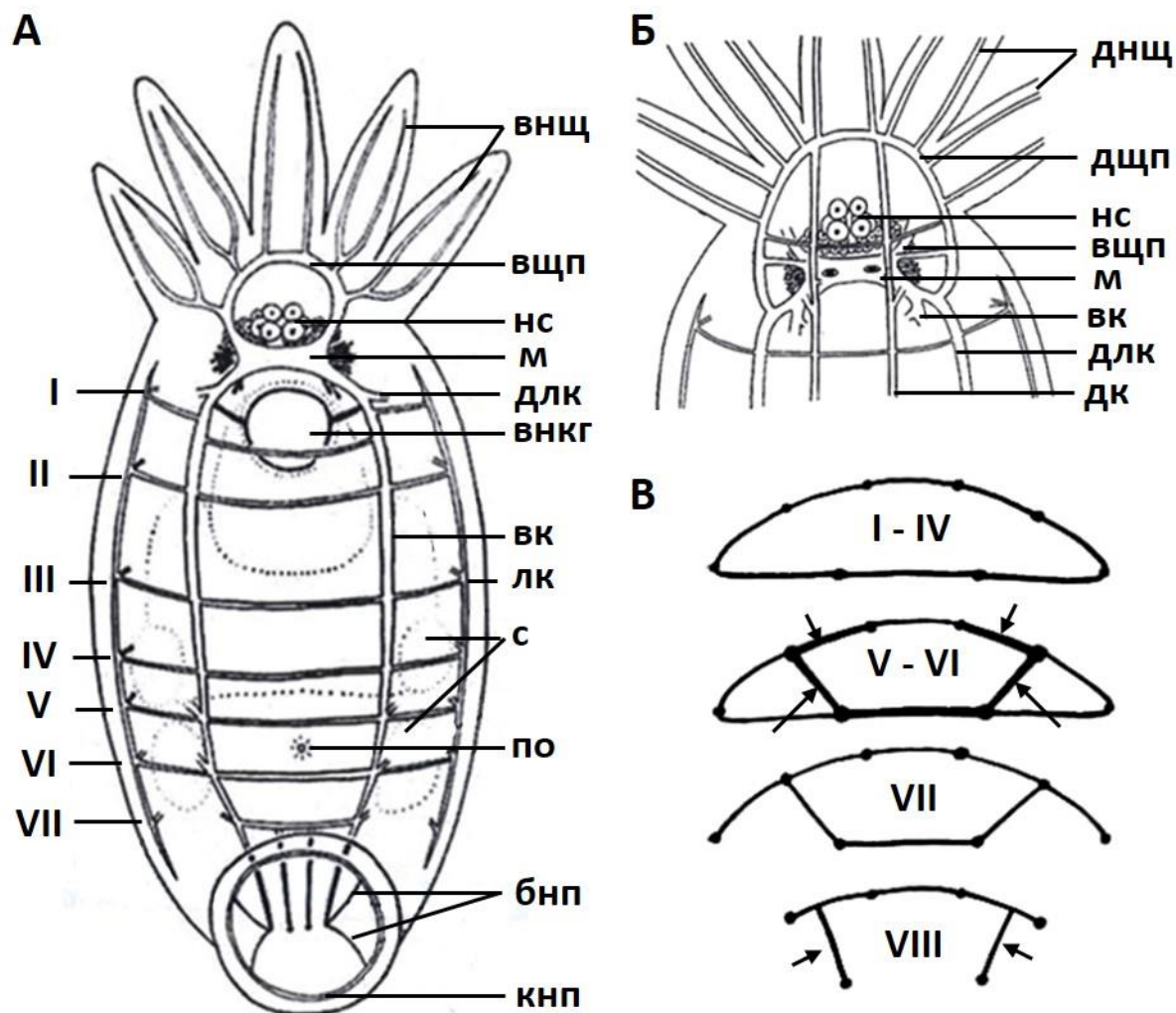


Рис. 16. Строение нервной системы темноцефалиды *Temnocephala semperi*. А – вид с вентральной стороны; Б – вид с дорсальной стороны; В – схемы строения I – VIII комиссур (по Иоффе, 1981).

Условные обозначения: внщ – вентральные нервы щупалец, днщ – дорсальные нервы щупалец, вщп – вентральное щупальцевое нервное полукольцо, дщп – дорсальное щупальцевое нервное полукольцо, нс – нейросекреторные клетки, м – мозг, длк – дорсолатеральный коннектив, внкг – внешнее нервное кольцо глотки, вк – вентральный коннектив, лк – латеральный коннектив, дк – дорсальный коннектив, с – семенники, по – половое отверстие, бнп – боковые нервы присоски, кнп – кольцевой нерв присоски, I – VIII – комиссуры.

Так в области VII полукольцевой комиссуры такие структуры связывают вентральные коннективы один с другим и с дорсолатеральными нервными стволами в обход латеральных коннективов. В пределах V и VI кольцевых комиссур эти связки заметно утолщены и к ним добавляются

комиссуры, соединяющие дорсальные нервные стволы с дорсолатеральными стволами (рис. 16 В, указаны стрелками). Подобные связи соединяют VIII полукольцевую комиссуру, которая просматривается лишь с дорсальной стороны тела червей, с вентральными коннективами. Кольцевые комиссуры V и VI расположены перед половым отверстием червей, что и стало главным в определении их названия – «половые комиссуры». Картина строения области пересечения половых комиссур с продольными нервными стволами во многом напоминает организацию мозга: по периферии располагаются ядра нейронов, а центр занят материалом, сходный с его нейропилем. В окружающей паренхиме присутствуют нервные клетки, которые посылают в эти узлы свои отростки. Все это привело к выделению в составе нервной системы *Temnocephalidae* особого «генитального мозга» (Иоффе. 1981). Следует отметить, что нервный аппарат представителей *Scutariellidae*, расположенный вокруг полового отверстия, вполне заслуживает точно такого же названия.

На переднем конце тела *Temnocephala semperi* присутствуют два полукольцевых образования (дорсальное и вентральное) иннервирующих щупальца (рис. 16 А, Б). Каждое из них посылает в щупальца по паре нервов (вентральные и дорсальные пары щупальцаевых нерва). При участии вентральных нервных стволов у изученного вида сформирована сложная система иннервации присоски, включающая в себя кольцевой нерв и нервы, названные боковыми (рис. 16 А).

Значительный вклад в понимание многих частных и общих особенностей строения нервной системы темноцефалид внесли гистохимические методы исследования. В частности, использование липофильного флуоресцентного красителя перхлората DiO (перхлорат 3,3-диоктадецилоксакарбоцианина) позволило на примере *Craspedella pedum* из семейства *Craspedellinae* Baer 1931 создать достаточно полное представление об иннервации прикрепительной присоски этих червей (Joffe, Solovei, Cannon, 1998).

В иннервации присоски изученного вида принимают участие две пары сенсорных нейронов, которые хорошо окрашивались, накапливая DiO *in vitro*. Авторами они обозначены как ADS1 и ADS2 (от «adhesive disc sensory») (рис. 17 А, Б). В количество, положение и морфология этих нейронов не менялись на протяжении всего постэмбрионального периода развития червей.

Аксоны сенсорных нейронов уходят в брюшные нервные стволы, а дендриты клеток проникают в присоску, формируя большое число чувствительных рецепторов.

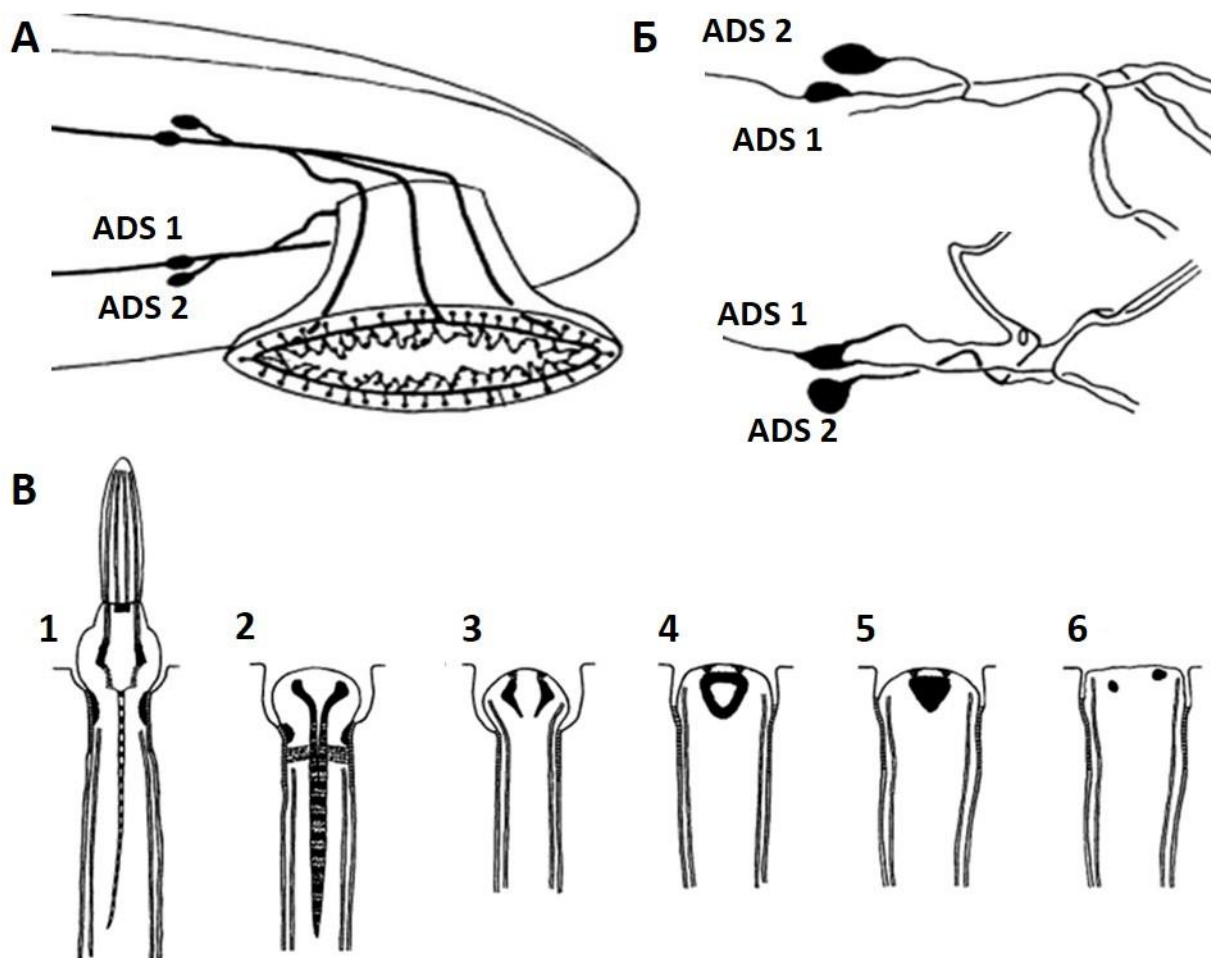


Рис. 17. Иннервация прикрепительной присоски *Craspedella pedum* (по Joffe, Solovei, Cannon, 1998). А – общая схема иннервации; Б – сенсорные нейроны, иннервирующие присоску; В - строение сенсорных рецепторов контактной поверхности присоски. Объяснение в тексте.

Световая микроскопия позволила обнаружить на контактной поверхности присосок всего один вид чувствительных образований, названных сенсорными пятнами, каждое из которых несет в себе несколько коротких стержней, похожих на окончания ресничек.

Просвечивающая электронная микроскопия дала возможность увидеть на присоске пять типов сенсорных окончаний (рис. 17 В). Среди них: 1 – короткая ресничка с тонким корешком, 2 – булавовидное окончание с хорошо выраженным корешком, 3 - булавовидное окончание с образованием похожим на апикальную часть корешка, 4 - ацилиарное окончание с крупной апикальной гранулой, 5 - ацилиарное окончание с мелкой апикальной гранулой. Рецепторы 2 – 5 типов образуют морфологический ряд и, по всей вероятности, они являются стадиями

формирования рецептора 4. В эпидермисе взрослых червей были обнаружены не полностью сформированные рецепторы первого типа. Это может говорить о том, что на протяжении всей жизни нервные окончания темноцефалид могут постоянно обновляться.

Полученные морфологические данные и наблюдения за поведением изученных червей позволили авторам сделать заключение, что нейроны ADS обеспечивают как механический контакт прикрепительной присоски с субстратом, так и все процессы, связанные с активностью и вязкостью сконцентрированных здесь секреторных продуктов (Joffe, Solovei, Cannon, 1998).

При изучении нервной системы примитивных темноцефалид, сохранивших ресничное движение (*Didymorchis sp.* и *Thalassovortex tyrrhenicus*) и эволюционно продвинутых с щупальцами и присоской (*Craspedella pedum* и *Diceratocephala boschmai*) с помощью САИФ-метода, который у мелких плоских червей направленно выявляет сенсорные катехоламинергические нейроны, установлены две важные особенности. Во-первых, нервная система изученных видов обладает уникальной приметой – присутствием в передней части тела непарного нейрона, иннервирующего переднюю кромку тела червей. А, во-вторых, – утрата локомоторных ресничек и приобретение ловчего аппарата в виде щупалец у высших представителей отряда приводит к значительному сокращению катехоламинергических нейронов, связанных с боковыми нервными стволами, уменьшению ГАИФ-положительной иннервации на вентральной стороне и усилению ее в передней части тела червей, которая начинает играть важную роль в захвате добычи. При этом количество и местоположение САИФ-положительных нейронов остается неизменным внутри каждого вида на всем продолжении их жизненных циклов. (Joffe, Cannon, 1998).

Следует отметить, что по имеющимся данным литературы (Reuter, Eriksson, 1991; Eriksson et al., 1993) в теле плоских червей присутствует всего один единственный катехоламин – дофамин. Следовательно – нейроны, то которых шла речь выше, могут быть названными дофаминергическими.

## 6. ПОЛОВАЯ СИСТЕМА

Темноцефалиды – гермафродиты. Основные органы репродуктивной системы червей, за исключением желточников, располагаются в задней половине тела под кишечником (рис. 18). Мужская и женская половые системы обладают общим половым атриумом, полость которого выстлана продолжением покровного эпителия, снаружи покрытого толстым слоем мускулатуры. Половой атриум (или половая клоака) связан с внешней средой единым генитальным отверстием (гонопором), стенки которого богаты мускулатурой, выполняющей роль сфинктера. Располагается гонопор на брюшной стороне червей недалеко от присоски. В генитальную клоаку открывается женское половое отверстие. Сюда же, через специальное отверстие, попадает и мужской совокупительный орган - циррус.

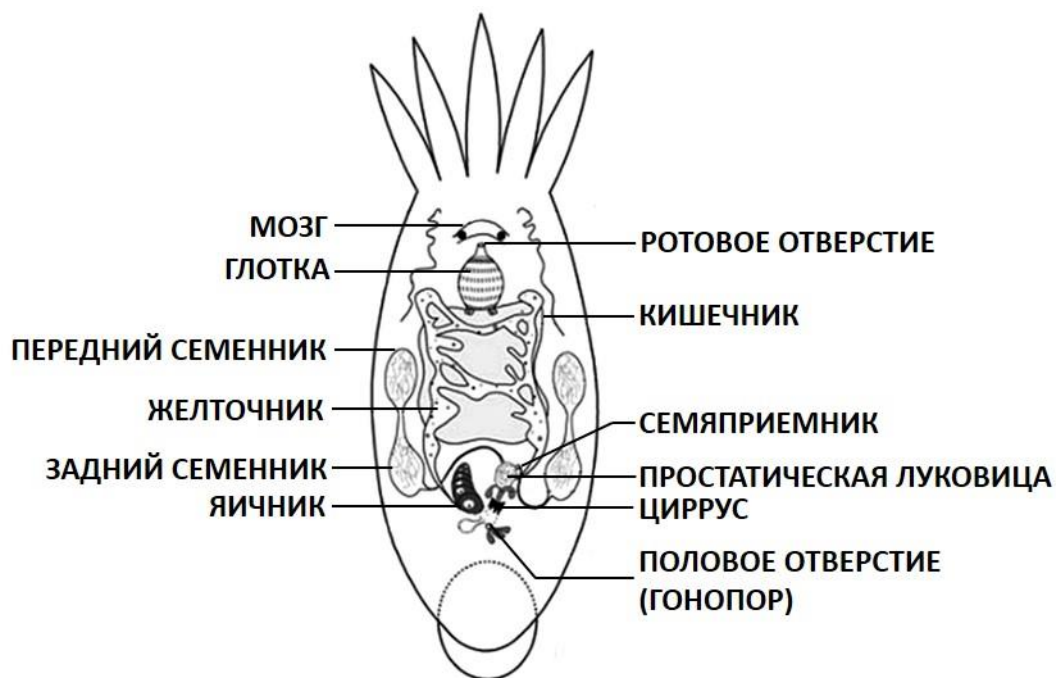


Рис. 18. Схема расположения органов репродуктивной системы в теле темноцефалид (по Schockaert et al., 2008).

### 6.1. Мужская половая система

Мужские половые железы представлены двумя парами семенников, расположенными по бокам кишечника. Есть и исключения из этого правила. Так у австралийской *Diceratocephala boschmai* имеется всего два семенника с хорошо выраженными боковыми лопастями (Volonterio, 2009). Передние и



задние семенники каждой стороны связаны один с другим тонкой перемычкой.

Через два семявыносящих протока (*vas deferens*), исходящих из задних семенников, созревшие сперматозоиды попадают в большой продолговатый семенной резервуар, который коротким каналом связан с крупным мускулистым образованием – простатической или предстательной железой, которую за внешний вид обычно называют простатической луковицей. Во многих случаях этот канал имеет расширение, названное семяизвергательным или эякуляторным пузырьком (или мешочком). Сложно судить, насколько видоспецифично это образование у темноцефалид. Имеются данные об отсутствии семяизвергательных пузырьков у неотропических видов темноцефалид (Damborenea, Cannon, 2001). Но, тем не менее, в схеме строения мужского полового аппарата типичного представителя неотропической фауны *Temnocephala grisella sp. nov* такой пузырек показан внедренным в простатическую луковицу (рис. 19 А) (Seixas et al., 2018).

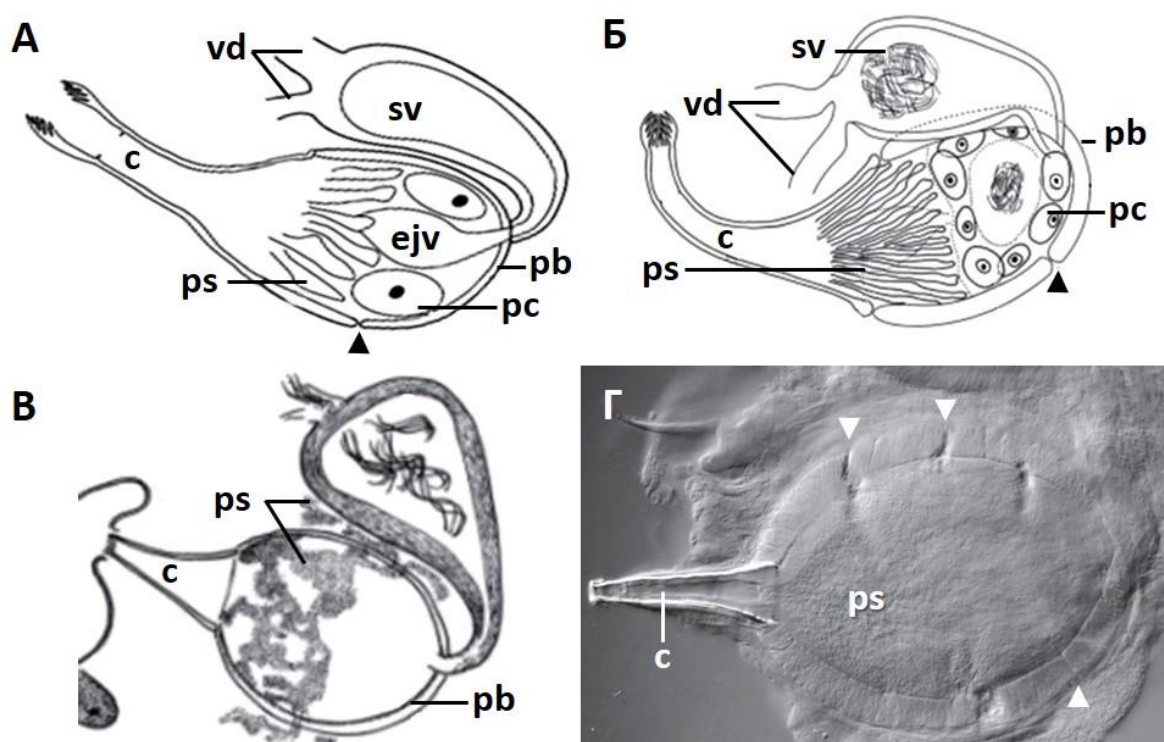


Рис. 19. Строение мужского полового аппарата темноцефалид. А - *Temnocephala euryhalina sp.* (по Seixas et al., 2015); Б - *Temnocephala haswelli* (Seixas et al., 2010); В - *Temnocephala lamothei n. sp* (Damborenea, Brusa, 2008); Г – простатическая луковица *Temnocephala pignalberiae* (Amato et al., 2010).

Условные обозначения: с – циррус, ejv - эякуляторный мешочек, pb – простатическая луковица, pc – простатические клетки, ps – простатическая секреция, sv – семенной резервуар, vd – семявыносящие протоки. Стрелками указаны протоки в стенке простатической луковицы.

В предстательной железе секреты одноклеточных простатических клеток обеспечивают сперматозоидам хорошую двигательную активность и высокую оплодотворяющую способность. Нет определенной ясности о местоположении этих клеток. В одних публикациях в схемах строения мужской половой системы их помещают непосредственно в простатическую луковицу (рис. 19 А, Б), в других размещают их по её периферии (рис. 19 В, 22) и сообщается, что она «получает секрецию одноклеточных предстательных желез, расположенных в паренхиме» (Damborenea, Cannon, 2001). Основания для последнего заключения имеются. На ниже приведенном рисунке (рис. 19 Г) показана фотография простатической луковицы, полученная методом DIC – микроскопии. В её полости присутствия простатических клеток не отмечено. Вместе с тем, каналы, по которым простатический секрет может поступать в неё извне через внешнюю оболочку, хорошо заметны и указаны стрелками. Остается осторожно предположить, что такие не похожие друг на друга картинки отражают различные периоды половой активности темноцефалид.

Стенки луковицы предстательной железы переходят в основание мужского совокупительного органа – пениса, или цирруса. Строение циррусов является одной из важнейших систематических признаков темноцефалид. Циррус обычно имеет вид слегка изогнутого полого ствола, который заканчивается интровертом, снабженным рядами острых шипов, или колючек. Количество этих рядов и шипов в них варьирует в широких пределах. Одним из рекорсменов по этим показателям является *Temnocephala curvicirri sp. nov.* – 55 рядов и 55 шипов (колючек) в каждом из них (Amato, Amato, 2005).

Длина циррусов темноцефалид варьирует в сравнительно небольших пределах: *Temnocephala mertoni* - 123 - 158 мкм, *Temnocephala axenos* - 129 - 163 мкм, *Temnocephala grisella* - 195 – 212 мкм. (Amato et al., 2010). Интроверт обычно в 2,5 - 4,5 раза короче несущего его ствола. При копуляции, интроверт выворачивается, что позволяет пенису прочно закрепиться за стенки общей половой клоаки, или атриума, во время совокупления. Выворачивание интроверта и возвращение его в исходное положение обеспечивают особые мышцы – ретракторы, которые покрывают циррусы снаружи. Форма и толщина этих мышц у разных темноцефалид не одинакова. Но есть и некоторые общие особенности. На вентральной стороне циррусов средняя часть этих мышц обычно утолщена, а у многих червей тело мышцы – ретрактора дорсальной стороны цирруса возле дистального отверстия заканчивается мощным расширением (рис. 20 А).

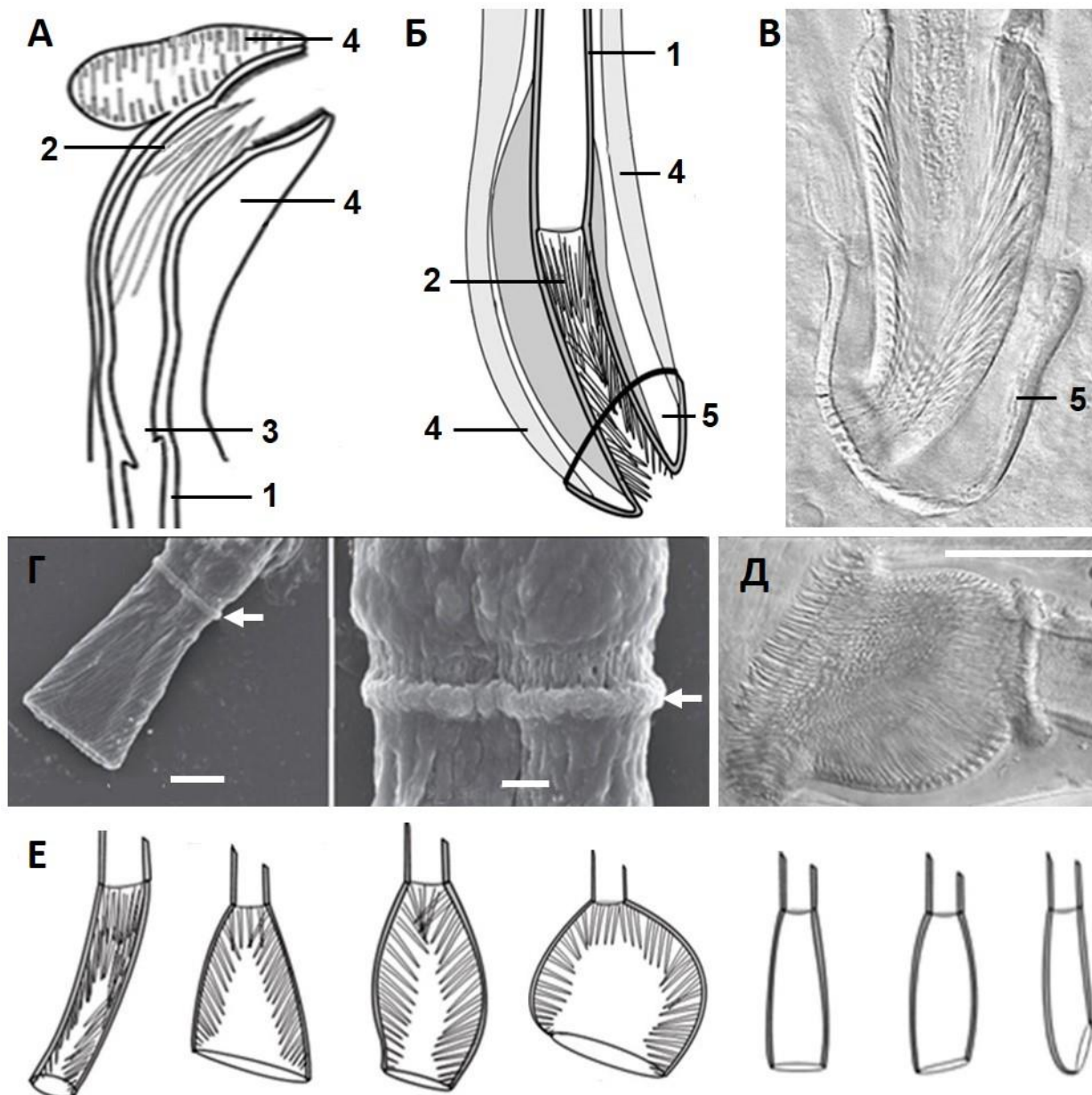


Рис. 20. Строение циррусов темноцефалид. А – принципиальная схема строения цирруса (по Amato et al., 2011); Б – схема строения цирруса с воротничком; В – циррус с воротничком *Temnohaswellia verruca sp. nov* (по Sewell, Cannon, Blair, 2006); Г – циррус *Temnosewellia vietnamensis*. Слева конусовидный интроверт, справа граница между интровертом и стилетом. Сканирующая микроскопия (по Damborenea, Brusa, 2009); Д - бокаловидный интроверт *Temnosewellia fasciata* Шкала 250 мкм (по Sewell, Cannon, Blair, 2006); Е – схемы строения основных типов интровертов циррусов темноцефалид. Слева на право: цилиндрический, конусовидный, ковшевидный, бокаловидный, не скошенный, скошенный, сильно скошенный (по Sewell, Cannon, Blair, 2006).

Для примера, у *Temnocephala colombiensis* в циррусе от 20 до 26 продольных рядов и 11-13 колючек в каждом из них.

У многих австралийских темноцефалид стилет цирруса заканчивается склеротизированным загнутым назад воротничком, прикрывающим колючки интроверта (рис. 20 Б, В).

## 6.2. Сперматозоиды и сперматогенез

Зрелые мужские половые клетки темноцефалид – сперматозоиды имеют удлиненную форму. Основной вид локомоции спермиев обеспечива-

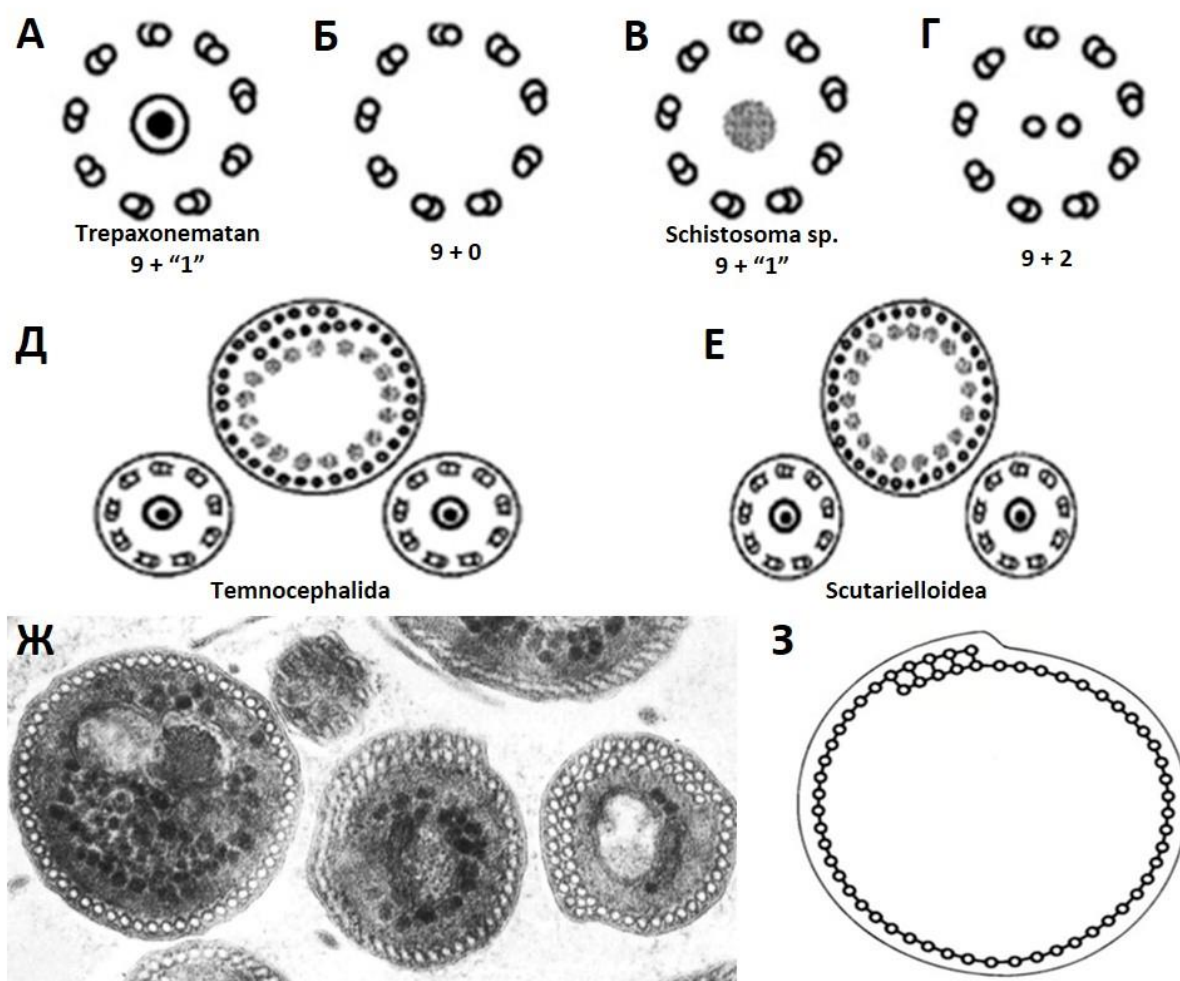


Рис. 21. Строение локомоторного аппарата сперматозоидов. А, Б, В, Г – формулы аксонем сперматозоидов; Д, Е – расположение кортикальных микротрубочек в сперматозоидах темноцефалид из подотрядов *Temnocephaloidea* и *Scutarielloidea* (Justine, 2001); Ж – поперечные срезы различных участков сперматозоидов *Temnocephala axenos*; З – схема строения палисада кортикальных микротрубочек при спиральном закручивании. Показан характер связей микротрубочек в разных участках спирали (по Justine et al., 1987).

вается парой жгутиков, аксонема которых построена по формуле  $9 + \langle 1 \rangle$ , что характерно для большинства плоских червей. У многих видов жгутиками заканчивается задняя часть сперматозоидов, у других они обеспечиваются парой жгутиков, аксонема которых построена по формуле  $9 + \langle 1 \rangle$ , что характерно для большинства плоских червей. У многих видов жгутиками заканчивается задняя часть сперматозоидов, у других они инкорпорированы в тело половых клеток в непосредственной близости от ядра (рис. 24). Под поверхностной мембраной сперматозоидов располагаются микротрубочки, названные кортикальными. Их более 50. За ними в некоторых участках спермиев по всей окружности присутствует ряд электронноплотных гранул диаметром 25 нм. Ранее подобные гранулы были отмечены в сперматозоидах плоских червей не имеющих локомоторных жгутиков. Считается, что кортикальные микротрубочки и гранулы диаметром 25 нм принимают активное участие в некоторых видах непрямолинейного движения сперматозоидов (скручивание, сгибание и т.д.) Характер размещения кортикальных микротрубочек является главным отличительным признаком сперматозоидов двух подотрядов темноцефалид – *Temnoserphaloidea* и *Scutarielloidea*. В отдельных участках сперматозоидов *Temnoserphaloidea* (рис. 22 А) палисад микротрубочек на поперечных сечениях показывает своеобразный спиральный узор, в котором часть микротрубочек, в количестве порою более 20, оказываются собранными в два ряда (рис. 21). Этот спиральный рисунок кортикальных микротрубочек считается синапоморфией семейства *Temnoserphalidae*.

Пожалуй, самыми необычными сперматозоидами обладает темноцефалида *Troglocaridicola sp.*, (семейство *Scutariellinae* Baer, 1953), обитающая на панцирях пресноводных пещерных креветок востока Италии. Описание строения зрелых сперматозоидов и процесса сперматогенеза этой темноцефалиды было сделано группой французских и итальянских специалистов (Iomini et al., 1994).

На ранних стадиях сперматогенеза первичные мужские половые клетки - сперматогонии дают начало двум, следующим одна за другой, популяциям сперматид - с круглыми и удлинёнными ядрами (рис. 23А). Процесс роста сперматид в длину начинается с появления на их головках небольших апикальных выростов Рис (23 Б), которые в процессе дальнейшей специализации клеток приведут к дифференцировке своеобразного образования сперматозоидов, названного штопором.

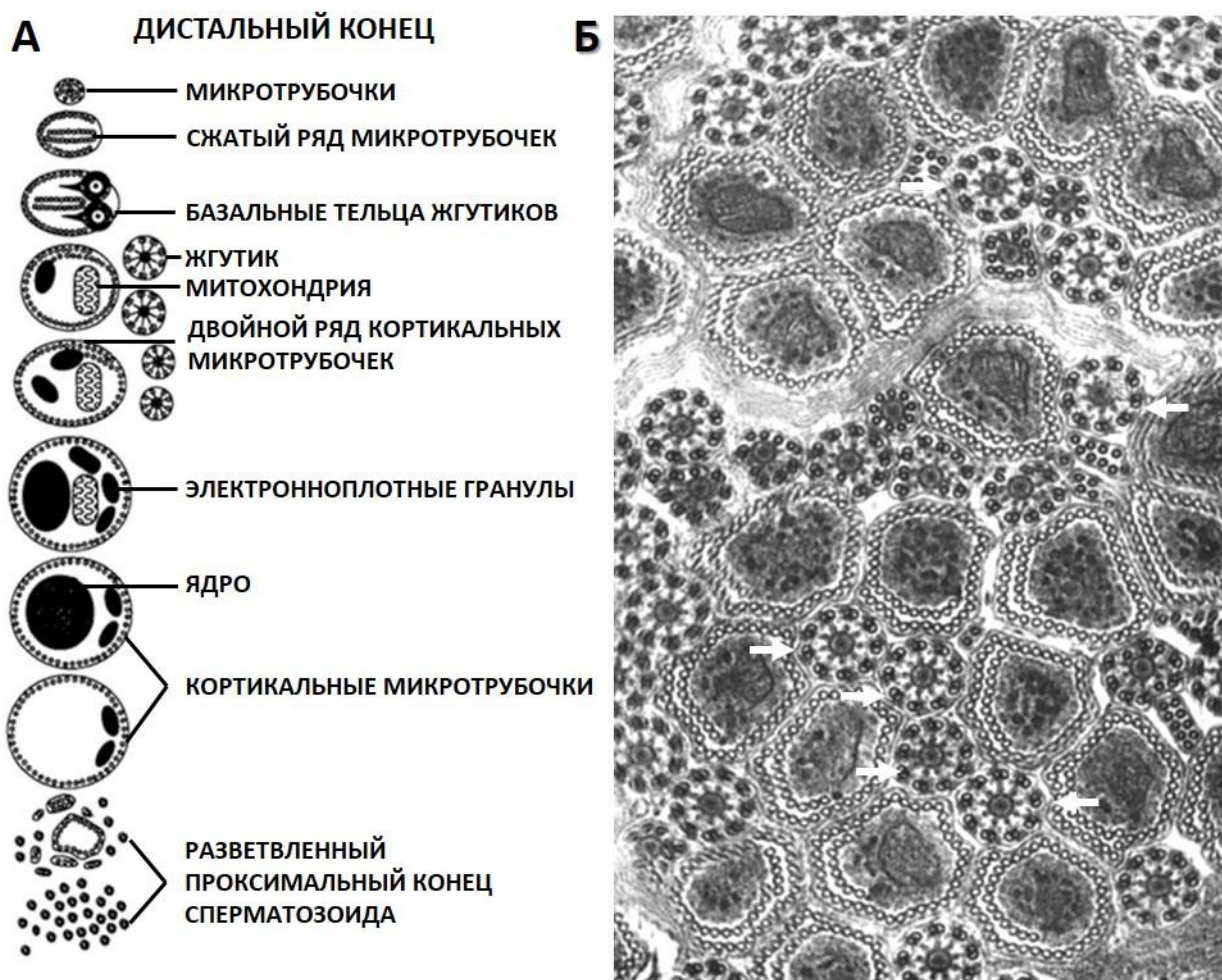


Рис. 22. Диаграмма зрелого сперматозоида, составленная из поперечных срезов - (А) и зона созревания мужских половых клеток (Б) темноцефалиды *Actinodactylella blanchardi* (стрелками указаны жгутики) (по Watson, Rohde, 1995).

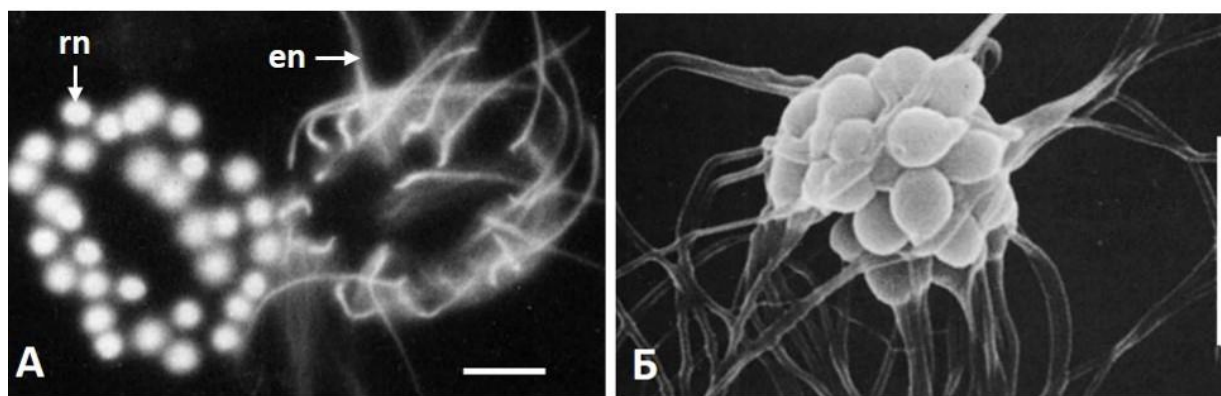


Рис. 23. Ранние стадии сперматогенеза *Troglacaridicola sp.* А – две группы сперматид, по 32 в каждой. Левая группа – ранние сперматиды с круглыми ядрами (rn), правая – растущие сперматиды с удлинёнными ядрами (en). Масштаб 10 мкм; Б – группа из 32 сперматид на ранней стадии удлинения. На головках сперматид заметны апикальные выросты. Шкала 1 мкм (по Iomini et al., 1994).

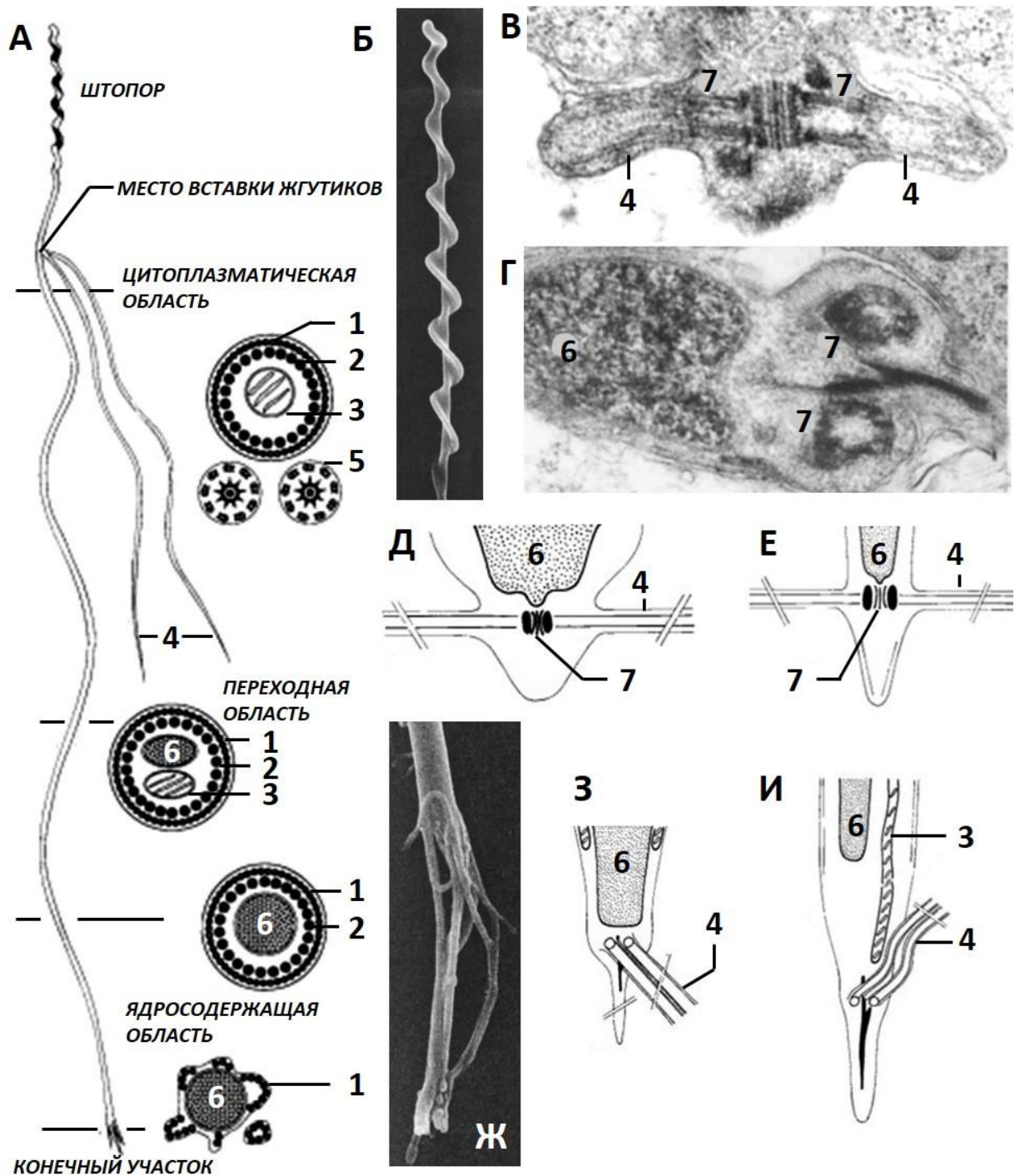


Рис. 24. Строение и отдельные этапы формирования сперматоида темноцефалиды *Troglocaridicola* sp. (по Юмини et al., 1994). А – схема строения зрелого сперматоида; Б – штопор. Сканирующая микроскопия. Шкала 1 мкм; В – закладка жгутико; Г – участок сперматиды с ядром, формирующимся центриолями и плотным материал между ними (указано звездочкой); Д, Е, Ж, З – этапы формирования жгутиков; И – разветвленный проксимальный конец зрелого сперматоида. Сканирующая микроскопия.

Условные обозначения: 1 – кортикальные микротрубочки, 2 – электронноплотные гранулы диаметром 25 нм, 3 – митохондрии, 4 – жгутики, 5 – аксонемы жгутиков, 6 – ядро, 7 – центриоли.

Спустя некоторое время на теле растущих сперматид появляются два коротких боковых выроста, которые позже превратятся в органы движения - жгутики. Какое-то время они будут расти в противоположных направлениях, пока еще без осевых комплексов – аксонем. Постепенно ядра сперматид становятся все длиннее и вместе с митохондриями (в числе одной - двух) опускаются ниже места формирования жгутиков. А сами жгутики в результате вращения центриолей, расположенных у их оснований, постепенно сближаются и, наконец, располагаются параллельно друг другу, приобретая аксонему, построенную по формуле  $9+ \langle 1 \rangle$ .

Зрелый сперматозоид *Troglocaridicola sp* длиной около 90 мкм, снабжен двумя жгутиками, которые в состоянии покоя свернуты спиралью вокруг тела клетки.

Различные методы микроскопии позволили выделить в сперматозоидах по характеру строения несколько специфичных участков (рис. 24 А):

- апикальную область, названную «штопором», имеющую вид 7-и витковой спирали длиной 10 мкм;

- область, в которой два параллельных жгутика длиной 25 мкм вставлены перпендикулярно продольной оси сперматозоида на границе между областью штопора и областью цитоплазмы;

- цитоплазматическая область длиной 45 мкм без внешней дифференциации;

- переходная область;

- ядродержащая область длиной около 35 мкм с необычно расщепленным окончанием. В оригинале «frayed extremity».

Штопор берет начало от апикального выроста головки сперматиды на ранней стадии ее удлинения (рис. 24 Б, указано стрелками). Построен штопор из электронно-плотного материала, который появился в районе расположения центриолей на стадии их укрупнения (рис. 24 Г).

В цитоплазматических и передних частях ядродержащих участков зрелых сперматозоидов *Troglocaridicola sp*. между кортикальными микротрубочками (в количестве около 50 на каждом поперечном срезе) и аксонемами расположены гранулы диаметром 25 нм, собранные в нити, спирально закрученные относительно продольной оси клетки. На отрезке нити длиной 1 мкм располагается до 22 таких гранул. Ранее подобные гранулы были отмечены у некоторых видов плоских червей с не жгутиковым движением сперматозоидов. О вероятном предназначении этих гранул сказано выше. Ядерная область сперматозоида не содержит ни



митохондрий, ни гранул размером 25 нм и заканчивается необычным расщепленным хвостиком, в веточках которого присутствуют кортикальные микротрубочки.

### 6.3. Женская половая система

Темноцефалиды, как и все турбеллярии, относятся к червям с неофорным уровнем организации женской половой системы. В процессе эволюции сложная половая железа Neophora разделилась на два отдела: гермарий, в котором образуются алецитальные (лишенные желтка) яйцеклетки, и вителлярый (желточник), где формируются богатые питательным материалом желточные клетки.

В особом отделе (оотипе) важнейшего объединяющего органа женской половой системы - вагине после оплодотворения яйцеклетки оба типа этих клеток попадают в общую капсулу (или кокон), где желток будет служить пищей развивающемуся зародышу. Оболочка кокона (или скорлупа) будет строиться за счет секрета цементных желез, которые занимают место на внешней стенке оотипа. Выделяют вагины простые и сложные. Сложные вагины – крупные удлинённые образования с хорошо выраженными отдельными участками: промежуточным, проксимальным, срединным (обычно сфероидным с толстыми стенками) и дистальным (рис. 25 А). Участок вагины перед входом в половой (генитальный) атриум снабжен ассиметричным сфинктером, передняя стенка которого развита мощнее, чем задняя (рис. 25 А, Б). У некоторых видов эта разница выражена очень ярко (рис. 25 Г).

Непременным атрибутом вагины является крупный толстостенный резервуар, называемый в иностранной литературе «vesicula resorbens» и приводимый всегда с сокращением «vr». Проксимальная стенка этого резервуара на небольшую глубину внедряется в конечный отдел кишечника червей (рис. 26, 27). К настоящему времени приведены доказательства тому, что это образование, при участии ферментов кишечника, является местом утилизации половых клеток, не принявших участия в процессе оплодотворения (Moretto, 2001).

Протоки желточника приходят к месту слияния гамет или через vesicula resorbens (рис. 25 А), либо через боковую стенку самого оотипа (рис. 27).

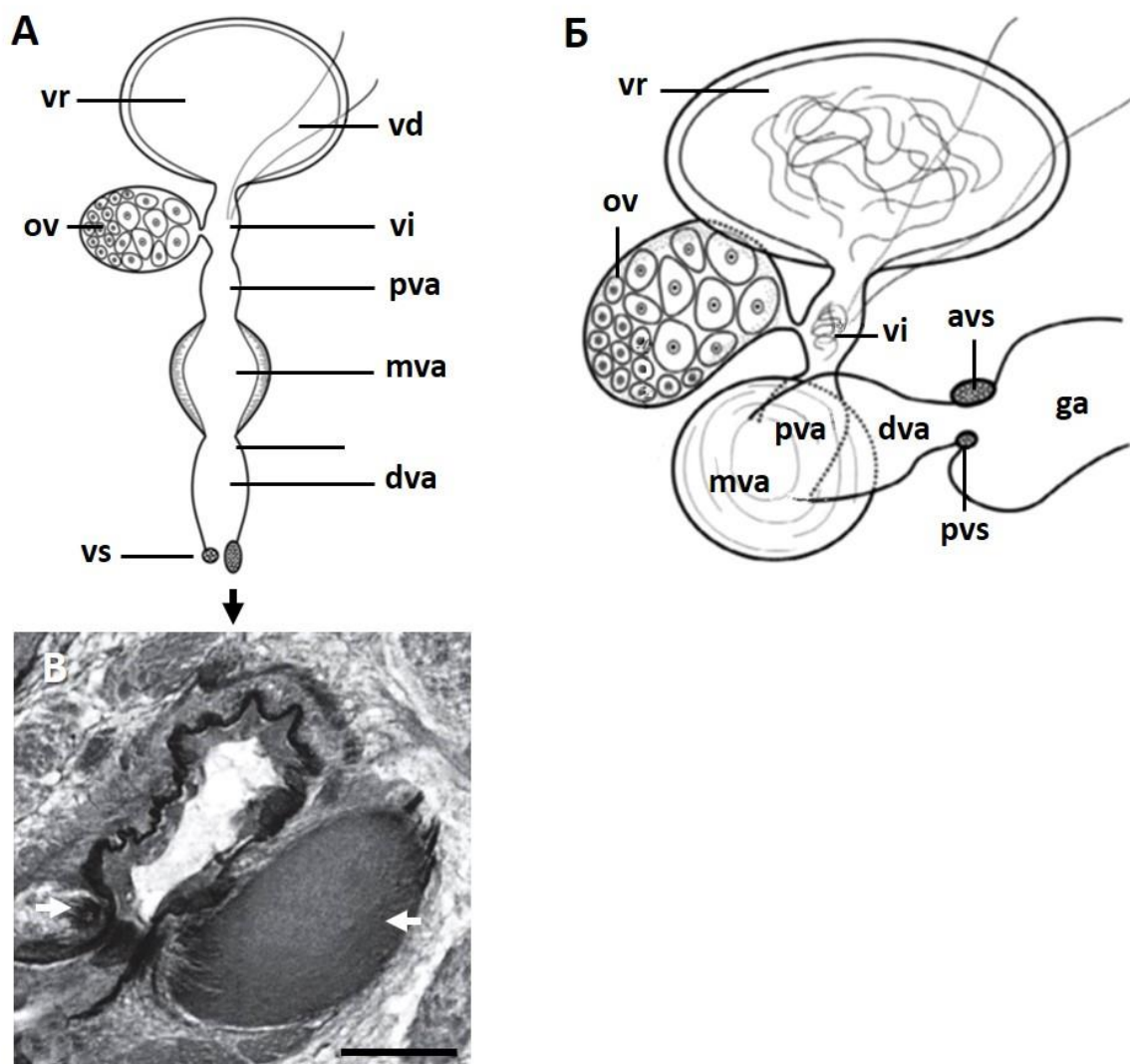


Рис. 25. Фрагменты женской половой системы темноцефалид. А – схема строения «сложной» вагины. Б – схема строения женской половой системы *Temnocephala caddisflyi n. sp* (по Amato et al., 2011). В – асимметричный сфинктер вагины *Temnocephala gargantua* (по De Leon, Volonterio, 2018). Шкала 30 мкм.

Условные обозначения: ov – яичник, vr - «vesicula resorbens», vd – проток желточника, vi, pva, mva, dva – промежуточный, проксимальный, промежуточный и дистальный участки вагины, avsv, psv – передний и задний участки сфинктера вагины, ga – генитальный атриум, vs – асимметричный сфинктер вагины.

Готовые к посадке на покровы хозяев яйца темноцефалид имеют вид удлинненных мешочков, на одном из полюсов которых имеется прикрепительный стебелек, на другом – у многих видов присутствует оперкулум – крышечка, притороченная к основной массе яйца с помощью пластинчатого пояска. (рис. 28 А), у других – вся головка яйца склеена из пластинок самой разной формы (рис. 28 Г). У большинства видов темноцефалид на вершине оперкулула располагается особый концевой волосок (рис. 28).

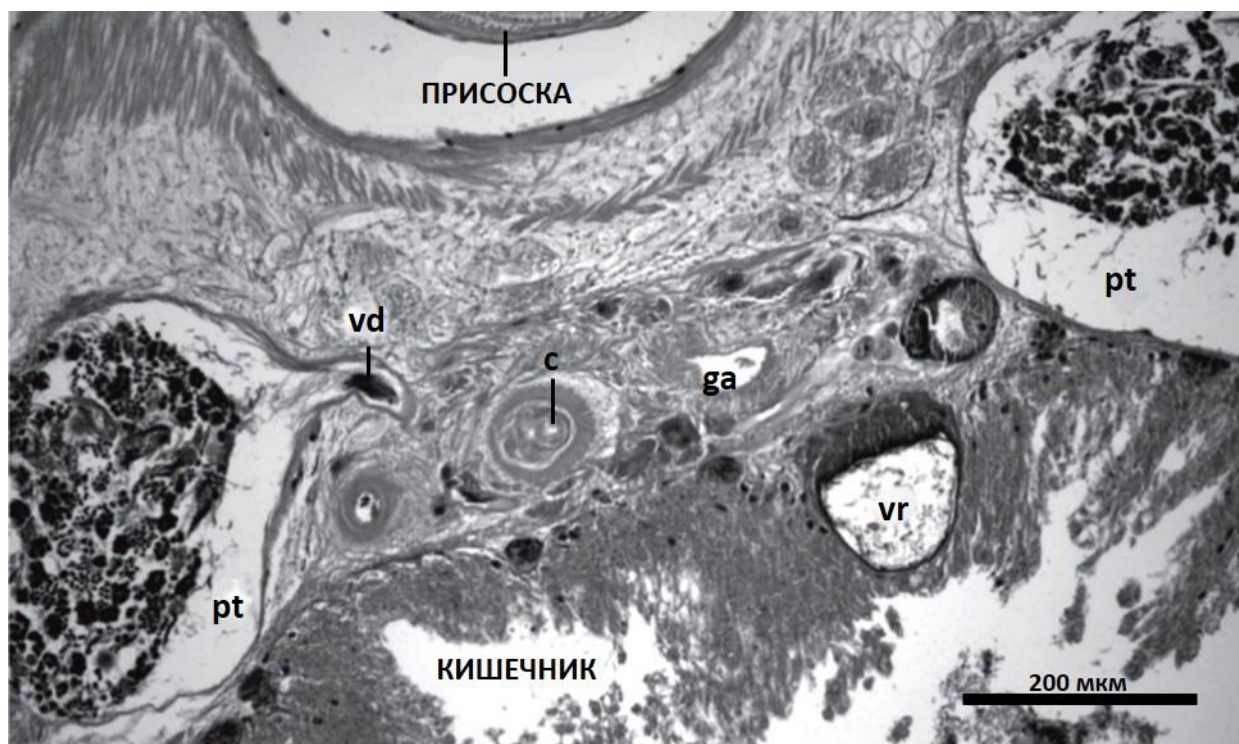


Рис. 26. Фотография фронтального среза *Temnosewellia vietnamensis* n. sp., иллюстрирующая размещение и относительные размеры структур генитального аппарата.

Условные обозначения: с – циррус, га – генитальный атриум, I – кишечник, о – яичник, pt – задние семенники, vd – семявыносящие протоки, vr - vesicula resorbens. (по Damborenea, Brusa, 2009).

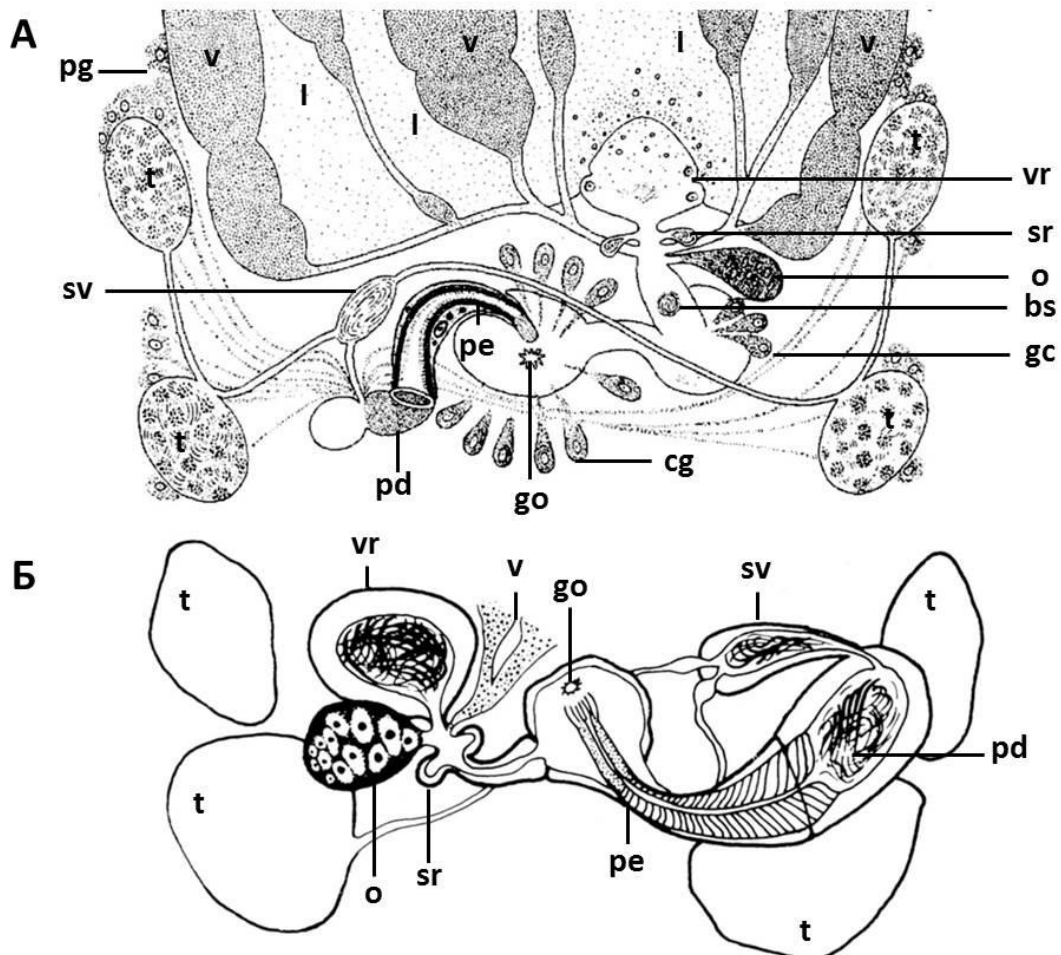


Рис. 27. Схемы строения репродуктивной системы темноцефалид. А – *Temnocephala geonoma* (по Williams, 1994); Б - *Temnocephala haswelli* (по Ponce de Leon, 1989).

Условные обозначения: bs – комок сперматозоидов, cg – цементные железы, gc – железистые клетки простаты, go – гонопор (общее половое отверстие), l – кишечник, o – яичник, pd – луковица простатической железы, pe – циррус, pg – простатические железы, gv - vesicula resorbens, sr – семяприемники, sv – семенной резервуар, t – семенники, v – желточник.

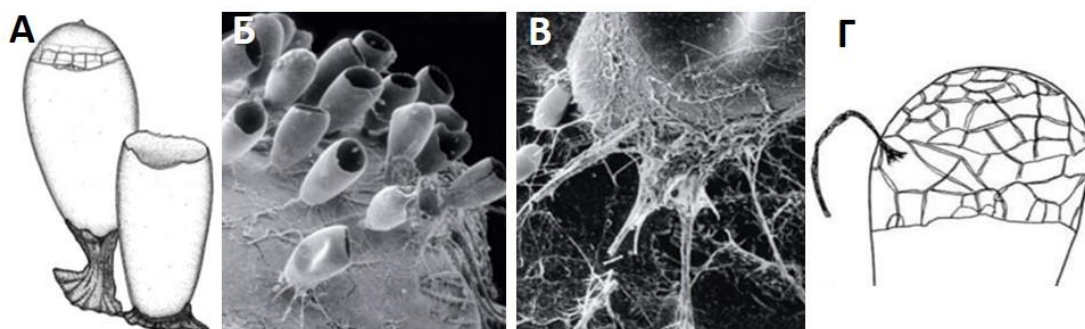


Рис. 28. Яйца и яйце кладки темноцефалид. Строение яиц *Diceratocephala boschmai* (рисунок по Volonteri, 2009); Б - невылупившиеся и вылупившиеся яйца *D. boschmai* на карапаксе пресноводного рака *Cherax destructor*; В – прикрепительные нити стебелька яиц *D. Boschmai*. Сканирующая микроскопия. (по Ngamniyom et al., 2014); Г – яйцо с концевым волоском из кладки *Temnocephala dionii n. sp* (De León et al., 2015).

## 7. ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Пищеварительная система темноцефалид имеет замкнутый характер. Три основных составляющих этой системы – рот, глотка и мешкообразный кишечник. Рот расположен около переднего конца тела, всегда на вентральной стороне. Между ртом и глоткой присутствует короткая ротовая сумка (или глоточный мешок), в которую у некоторых темноцефалид выступает передняя часть глотки - глоточный конус (рис. 30). У темноцефалид – эктосимбионтов, которые способны питаться крупной, порою жесткой пищей в виде мелких ракообразных и личинок насекомых, глотка получает наиболее мощное развитие и становится настоящей машиной по дроблению и перетиранию добычи (рис. 29 А). У таких темноцефалид внутренняя полость эллипсоидной глотки делит ее на две симметричные половины с относительно одинаковым расположением мускулатуры. Слои мускулатуры расположены в определенном порядке.

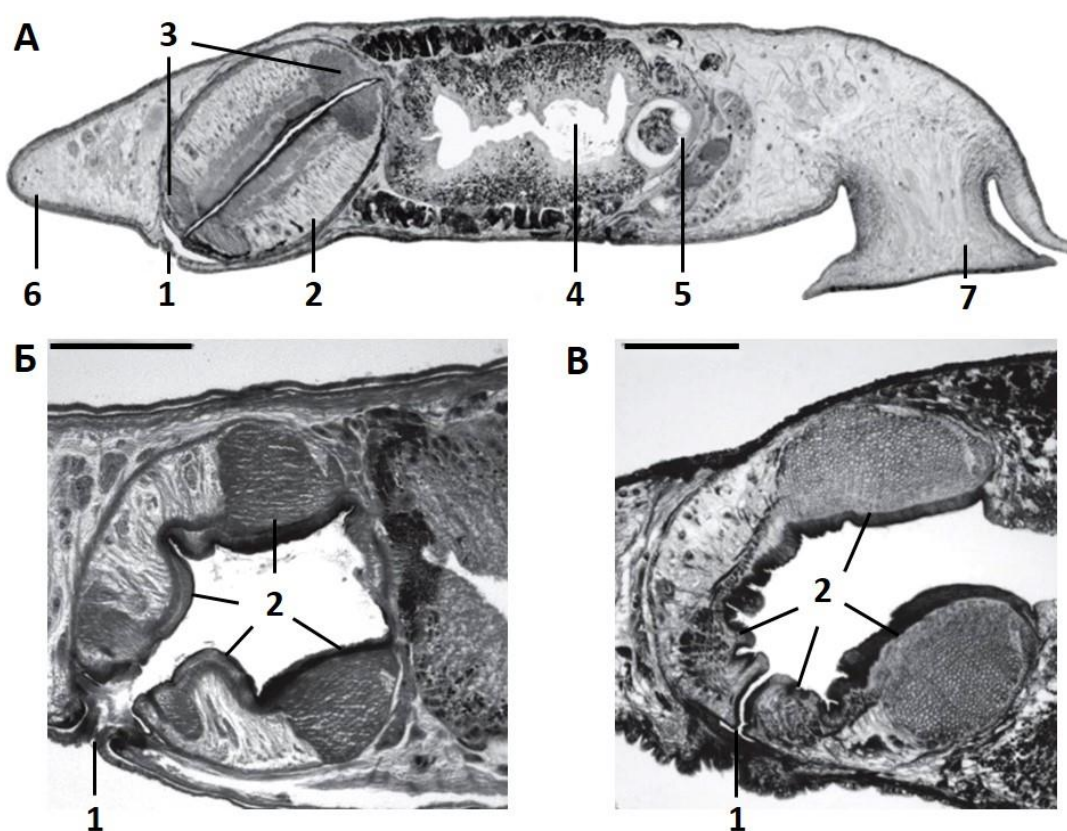


Рис. 29. Пищеварительная система темноцефалид. А – продольный срез *Temnocephala gargantua* sp. nov. Шкала 300  $\mu$ m. Глотки *Temnocephala tali* (Б) и *Temnocephala rochensis* (В) Шкалы 100  $\mu$ m. (по Ponce de León, Volonterio, 2018).

Условные обозначения: 1 – рот, 2 – глотка, 3 – сфинктеры, 4 – кишечник, 5 - vesicula resorbens, 6 – щупальце, 7 – присоска.

Под эпителием внутренней стенки глотки находится слой внутренней кольцевой мускулатуры. К нему прилегает внутренняя продольная мускулатура, за которой следует толстый пласт радиальных мышц, а за ним снова слои (только уже внешней) продольной и кольцевой мускулатуры. Спинная сторона глотки покрыта еще одним слоем мускулатуры, названным слоем экстрафарингеальных продольных мышечных волокон (рис. 30).

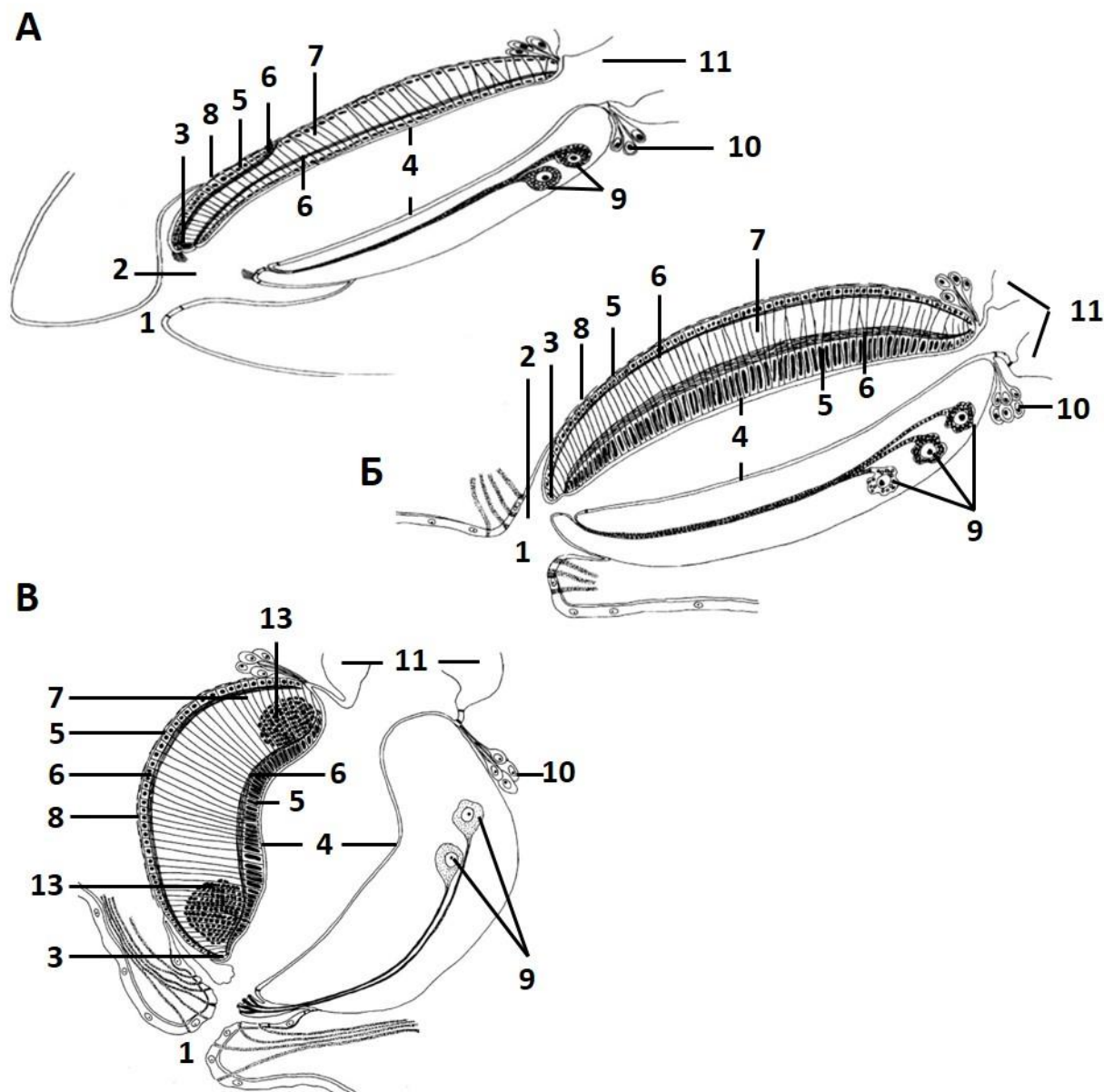


Рис. 30. Схемы строения глоток темноцефалид из семейств Didymorchiidae, Actinodactylellidae, Temnocephalidae (подотряд Темноцефалоидеа). А - *Didymorchis sp.*; Б - *Diceratocephala boschmai*; В - *Temnocephala dendyi* (по Joffe et al., 1997).

Условные обозначения: 1 – ротовое отверстие, 2 – ротовая сумка, 3 – глоточный конус, 4 – эпителий глотки, 5 – кольцевая мускулатура, 6 – продольная мускулатура, 7 – радиальная мускулатура, 8 – экстраглоточная продольная мускулатура, 9 – глоточные железы, 10 – цитоны, 11 – желудок, 12, 13 – передний и задний сфинктеры глотки.

Подобная мускулатура отсутствует у Scutariellidae. Волокна экстраглочных мышц не переходят в стенку глоточного конуса. У многих видов в передней и задней частях глотки располагаются два мышечных сфинктера, из которых задний, обычно, развит более сильно (рис. 29, 30 В). Сфинктеры глоток разных видов существенно отличаются количеством мышечных волокон.

У темноцефалид, которые питаются мелкой нежной живностью, такой как инфузории и коловратки, глотка устроена намного проще. К таким видам, например, относятся представители семейства Craspedellinae - *Craspedella pedum* и *C. spenceri*. Уникальной чертой организации глотки этих темноцефалид является присутствие в эпителии волокон кольцевой (*Craspedella pedum*), а у *C. spenceri* кольцевой и продольной мускулатуры (рис. 31 В. Г).

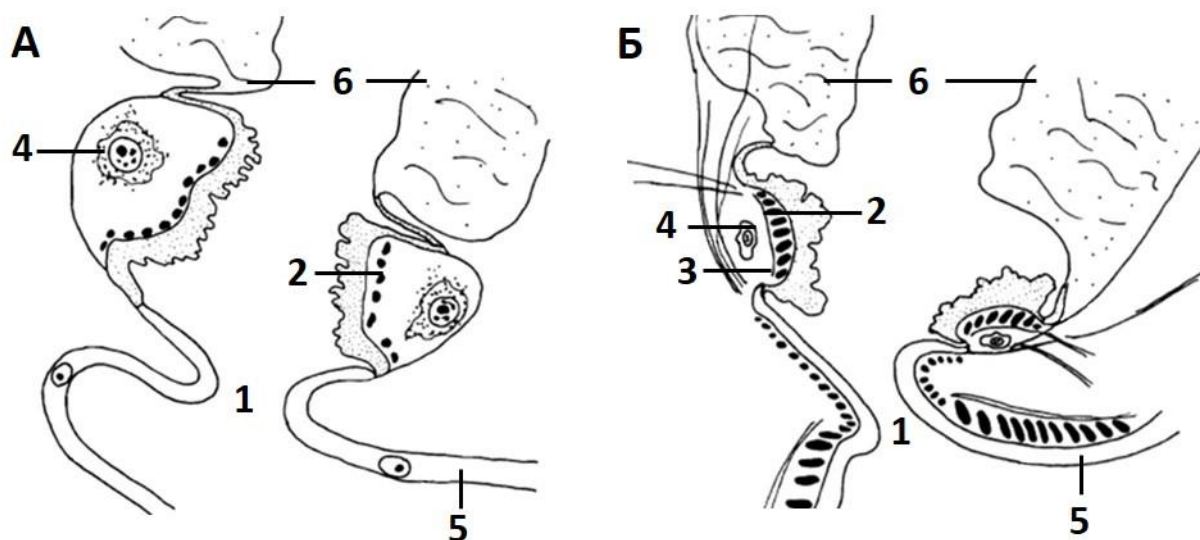


Рис. 31. Схемы строения глоток темноцефалид семейства Craspedellinae. А - *Craspedella pedum*; Б - *Craspedella spenceri* (по Joffe et al., 1997).

Условные обозначения: 1 – ротовое отверстие, 2 – кольцевая мускулатура, 3 – продольная мускулатура, 4 – глоточная железа, 5 – покровный эпителий, 6 – кишечник.

Эпителий глотки темноцефалид заслуживает особого внимания. По природе он мультисинцитиальный. Особенности его строения вполне могут быть использованы в качестве систематических признаков этих червей. Одна из его особенностей - это трубчатое строение. У *Didymorchis sp.* эпителий рта, глоточного мешка и глотки образован восьмью последовательно расположенными трубчатыми синцитиальными пластинками, не имеющими продольных стыков. Эпителий рта, глоточного

мешка и глотки *Diceratocephala hoschmai* построен серией из шести последовательных синцитиальных кольцевых пластин. У *Temnocephala dendyi* эпителий ротовой полости и дистальной части глоточного мешка очень похож на эпидермальный синцитий, покрывающий вентральную сторону тела вокруг рта, а эпителий остальной части глоточного мешка и глотка состоит из четырех трубчатых синцитиальных пластинок. Эпителиальная выстилка рта и глоточного мешка *Craspedella pedum* и *C. spenceri* не отличается от внешнего эпидермиса, а сама глотка окружена парой трубчатых синцитиев (Joffe et al., 1997).

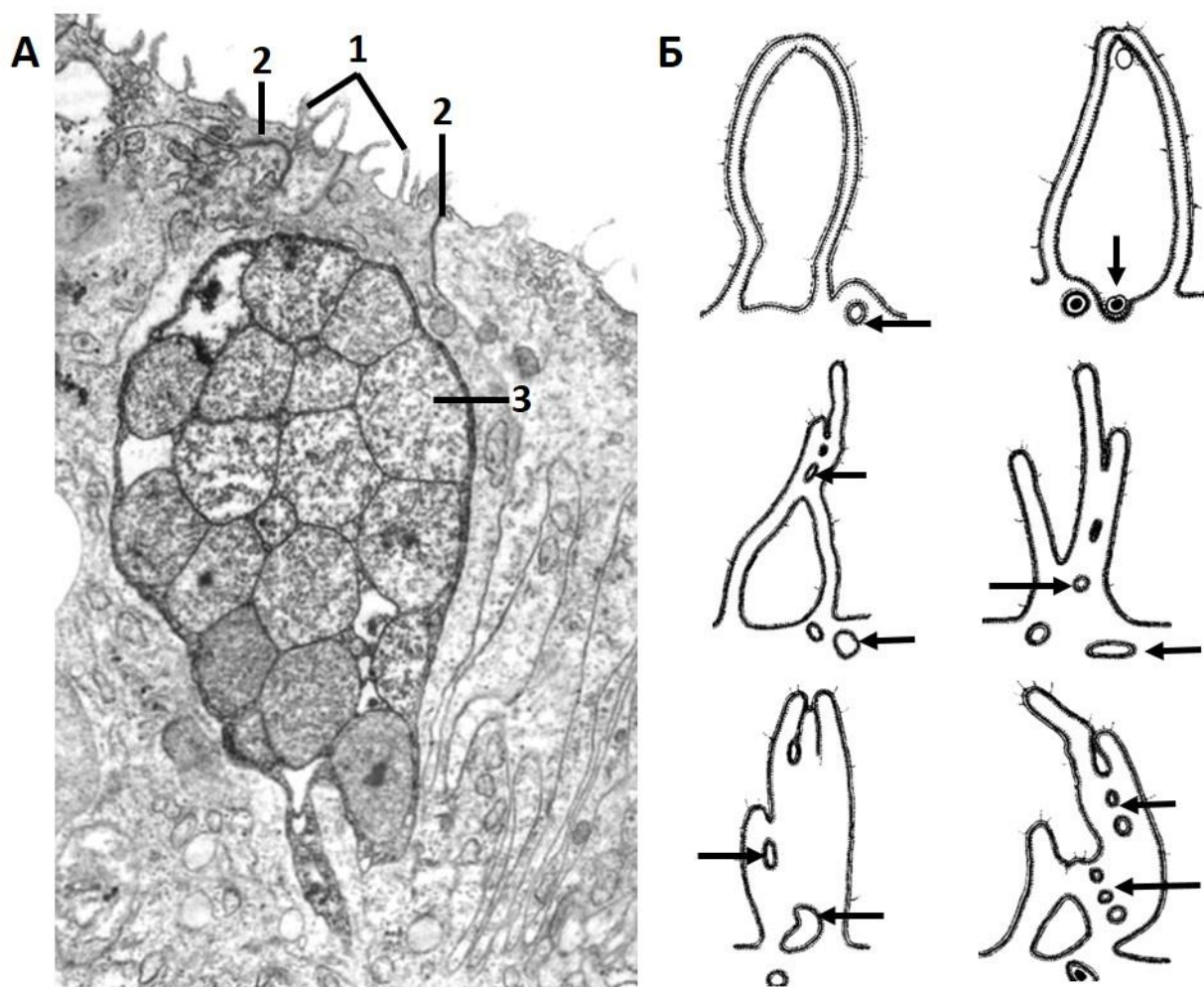


Рис. 32. Строение эпителия кишечника *Temnocephala minor*. А – участок эпителия с секреторной железой; Б – структуры, образованные слиянием двух, трех и более микровилл в процессе пиноцитоза (по Williams, 1994).

Условные обозначения: 1 – микровилли, 2 – септированные контакты, 3 – секреторная железа. Стрелками указаны пиноцитозные пузырьки.

Похоже, что крупные, мускулистые, с большим количеством синцитиальных пластинок глотки темноцефалид обладают двумя заметными особенностями: присутствием в их толще секреторных желез, а



в задней части (перед входом в кишечник) небольших групп цитонов (рис. 30 А, Б). По всей вероятности, цитоны являются ядродержащими участками эпителиальных пластинок.

Через короткий пищевод, который у одних видов выражен крайне слабо, а у других окружен слоем кольцевых мышц, напоминающих сфинктер, глотка открывается в мешковидный кишечник, часто вытянутый вплоть до задних семенников. Эпителий кишечника образован столбчатыми клетками, каждая из которых несет несколько микровиллей. У просвета кишечника мембраны соседних клеток связаны септированными десмосомами. Соседние микровилли, вступая в контакт друг с другом, образуют замысловатые фигуры (рис. 32 Б), которые иллюстрируют активно протекающий в кишечнике процесс микропиноцитоза (Haswell, 1887, Williams, 1994). Содержимым пиноцитозных пузырьков служат продукты переваривания поступающей в кишечник добычи, за счет ферментов крупных одноклеточных секреторных желез, хорошо выделяющихся в толще кишечного эпителия (рис. 32 А).

## 8. ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ (ЭКСКРЕТОРНАЯ) СИСТЕМА

Выделительная система темноцефалид имеет типичное для всех плоских червей протонефридиальное строение. Она представлена разветвленной системой каналов эктодермального происхождения. Они наиболее плотно собраны в кортикальной паренхиме. Их тонкие ветвления заканчиваются терминальными клетками – циртоцитами, обычно называемые специалистами любившимися словами – «клетки мерцательного пламени» за характер движения ресничного аппарата этих клеток при выполнении своих функций – создании непрерывного тока жидкости (рис. 33).

Два наиболее крупных латеральных канала связаны с мочевыми пузырями, названными в свое время Уильямом Хасвеллом (Haswell, 1887) терминальными мешками. Именно в этих толстостенных образованиях, имеющих обычно грушевидную форму, происходит накопление жидкости, подлежащей выведению из тела червей. Располагаются мочевые пузыри по бокам спинной стороны сразу за глазными пятнами. С внешней средой они прикрыты экскреторными синцитиальными пластинками, которые по характеру строения поверхности и внешним очертаниям могут быть использованы в качестве систематических признаков темноцефалид. На

внешней стороне этих пластинок находятся выводные отверстия протонефридиев – нефридиопоры (рис. 34, 35).

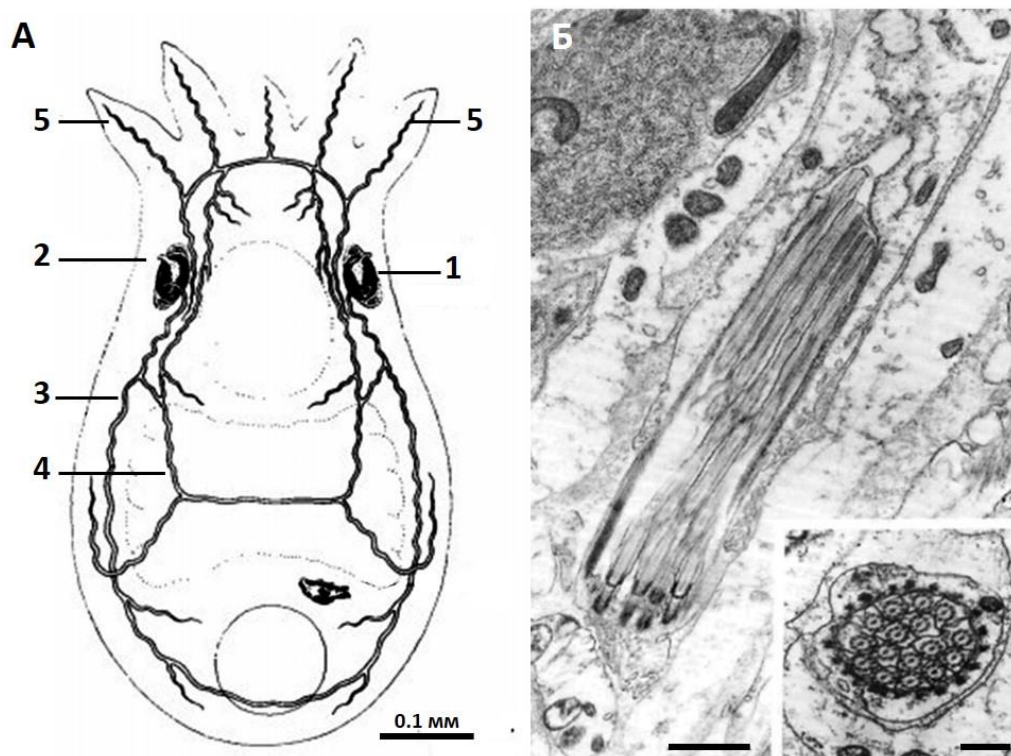


Рис. 33. Выделительная система темноцефалид. А – схема строения экскреторной системы *Temnocephala geonota* (вид с дорсальной стороны) (по Williams, 1980; Б – клетка мерцательного пламени *Temnocephala minor* (продольный и поперечный срезы). Шкала 0.4 мкм (по Williams, 1994).

Условные обозначения: 1 – мочевой пузырь (терминальный мешок), 2 – нефридиальная пора, 3 и 4 – латеральный и медиальный каналы протонефридия, 5 – выделительные каналы щупалец.

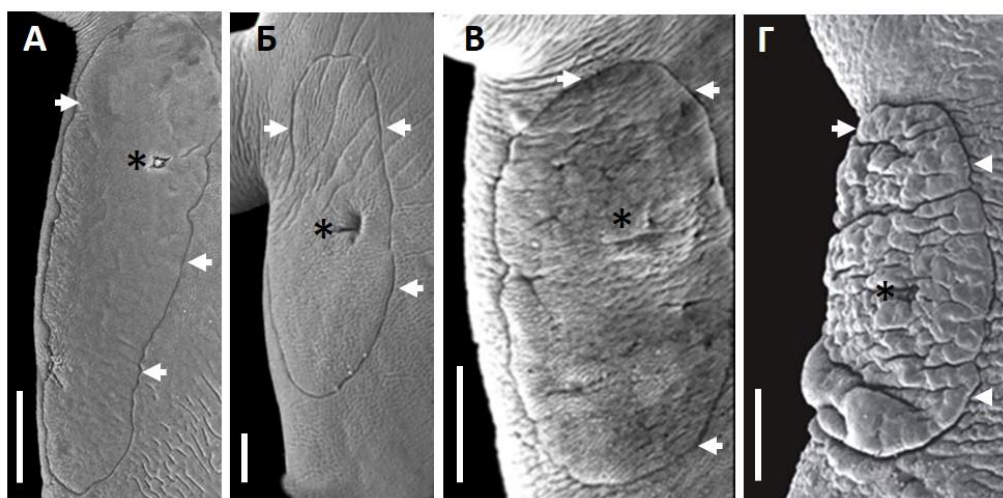


Рис. 34. Экскреторные пластинки темноцефалид. А - *Temnocephala pignalberiae*. Шкала 100 мкм (Amato et al., 2010); Б - *Temnocephala longivaginata*. Шкала 500 мкм (Seixas et al., 2011); В – *Temnocephala chilensis*. Шкала 100 мкм (Damborenea, Cannon, 2001); Г – *Temnocephala minutocirrus*. Шкала 50 мкм.

(Amato et al., 2007).

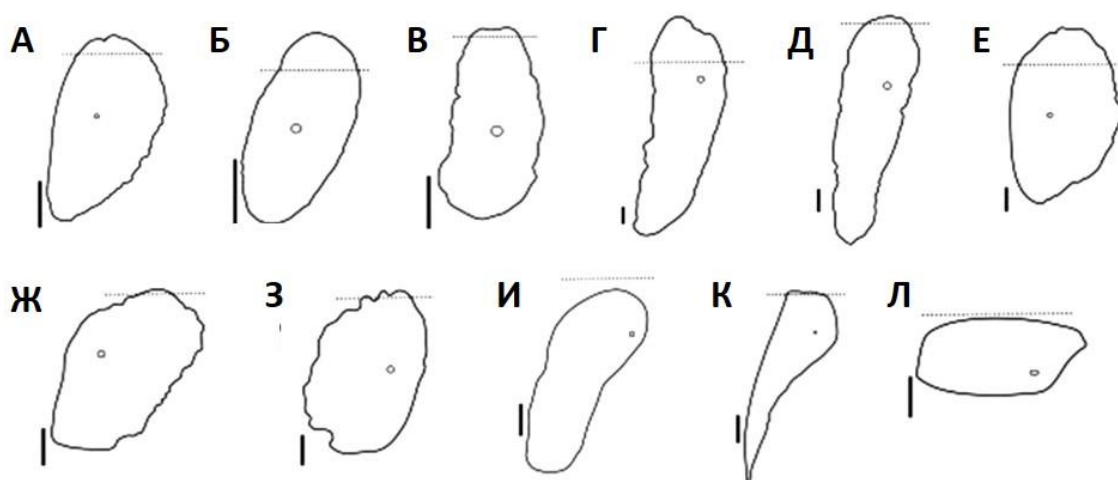


Рис. 35. Рисунки внешнего вида экскреторных пластинок 10 видов темноцефалид по данным сканирующей электронной микроскопии. А - *Temnocephala iheringi*; Б - *Temnocephala lutzi*; В - *Temnocephala minutocirrus*; Г - *Temnocephala pignalberiae*; Д - *Temnocephala pignalberiae* (collected in Poconé M.T.); Е - *Temnocephala rochensis*; Ж - *Temnocephala haswelli*; З - *Temnocephala cyanoglandula*; И - *Temnocephala curvicirri*; К - *Temnocephala caddisflyi*; Л - *Temnocephala trapeziformis*. Шкала 50 мкм (по Seixas et al., 2015).

В тела циртоцитов реснички встроены при участии базальных телец, не имея закрепляющих корешков. Аксонемы ресничек имеют формулу 9+2. Количество ресничек в циртоцитах разных видов варьирует в широких пределах, так же, как и в пределах одного протонефридия. В частности, у *Temnocephala novaezealandiae* количество ресничек, составляющих пучки мерцательного пламени в 10 исследованных клетках, было следующим: 7, 11, 12, 13, 14, 14, 14, 15, 16, 24 (Williams, 1981). Реснички мерцательного пламени, имеют не одинаковую длину. Об этом можно судить по их количеству в пучках на разном удалении от тела циртоцита (рис. 36).

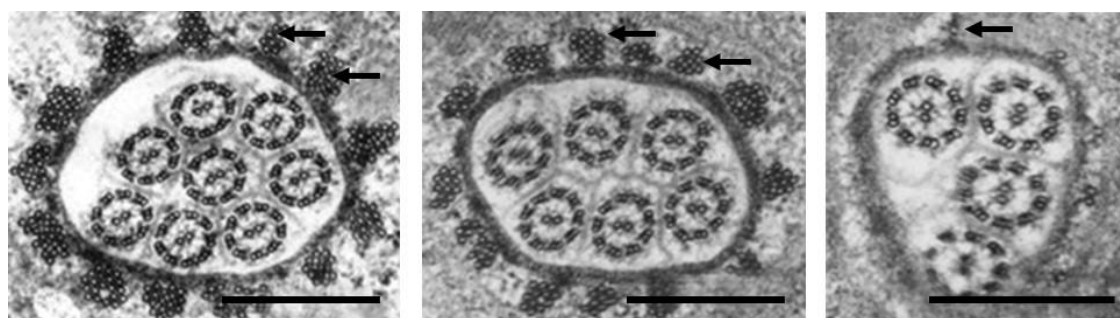


Рис. 36. Поперечные срезы мерцательного пламени *Didymorchis sp.* на разном удалении от тела циртоцита (по Rohde, 1987).

Стрелками указаны стержни из микротрубочек. Из последней микрофотографии видно, что стержни из микротрубочек короче пучка ресничек мерцательного пламени. Масштаб – 0,5 мкм.

Полость циртоцита, по которой проходят реснички мерцательного пламени, имеет вид корзинки. Её стенки образованы многочисленными (от 20 и более) пальцеобразными отростками (микровиллями), отходящими от кольцевой каемки – велума. По своему строению это область циртоцита весьма похожа на кромку зонтика медуз. Пучок ресничек окружен частоколом из десятков (чаще всего 20-и) продольно ориентированных стержней, каждый из которых состоит из 8 – 10 микротрубочек, плотно связанных одна с другой электронноплотным материалом. Основания стержней встроены в велум. Снаружи от стержней, выполняющих опорно – скелетную функцию, присутствует большое количество тонких боковых веточек микровилей, связанных друг с другом, стенкой ресничного канала и окружающим циртоцит экстрацеллюлярным материалом полисахаридными нитями гликокаликса (рис. 37 А).

Одной из важнейших задач протонефридиальной системы является фильтрация жидкости, подлежащей выведению из организма червей. Фильтрующий аппарат формируется при обоюдном участии микровиллей циртоцита и первой клетки выводящего канала, совмещенными в шахматном порядке.

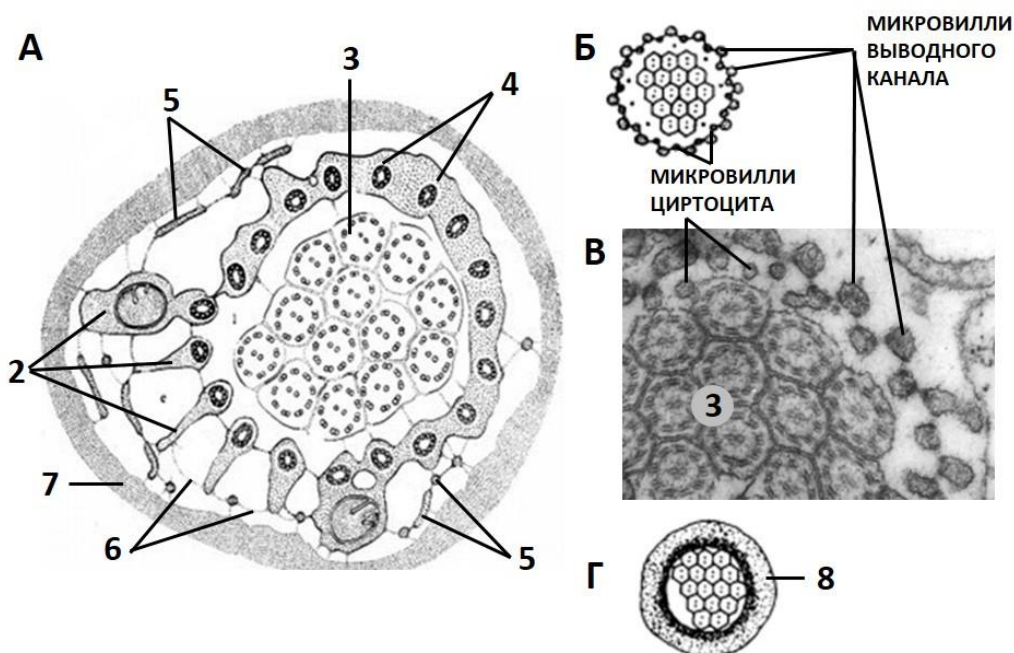


Рис. 37. Поперечные срезы отдельных участков циртоцитов темноцефалид. А – схема строения клетки мерцательного пламени *Ternnocephala novaezealandiae* в районе расположения велума (по Rohde, 1991); Б, Г - схемы строения зоны фильтрации и выводящего канала с окончаниями ресничек мерцательного пламени; В – электроннограмма участка фильтрации *Gyrocotyle urna* (по Хуландер, 1987).

Условные обозначения: 1 – велум, 2 – боковые выросты микровиллей циртоцита, 3 - реснички мерцательного пламени, 4 - стержни из микротрубочек, 5 – нитчатые выросты микровиллей, 6 – нити гликокаликса, 7 - экстрацеллюлярный материал, 8 – стенка выводящего канала.

На поперечных срезах аппарат фильтрации предстает в виде двухслойного кольца, по периферии которого располагаются микровилли выводящего канала, а изнутри - микровилли клетки мерцательного пламени. Поскольку строение аппарата фильтрации у плоских червей имеет много общего, мы посчитали возможным проиллюстрировать это наглядными схемами и фотографией, приведенными в работе по строению протонефридиальной системы личинки *Gyrocotyle urna* (Хуландер, 1987) (рис. 37 Б, В, Г).

Считается, что помимо выведения конечных продуктов обмена веществ, протонефридиальная система имеет отношение и к осморегуляции червей. И, тем не менее, у темноцефалид на примере четырех видов из трех разных семейств - *Diceratocephala boschmai* (Actinodactylellidae), *Temnocephala dendyi* и *Achenella sathonota* (Temnocephalidae), *Craspedella sp.* (Craspedellinae), дано описание добавочных осморегуляторных образований в виде особо дифференцированных пластинок синцитиального эпителия, названных по месту их положения на дорзальной стороне червей - посттентакулярными (постщупальцевыми) (рис. 38, 39).

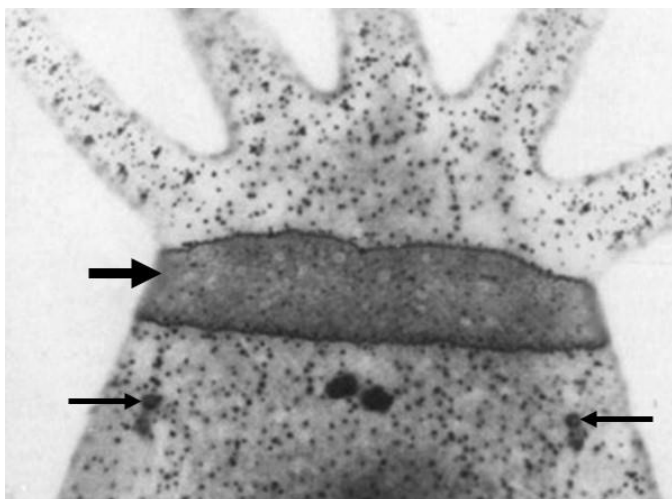


Рис. 38. Строение переднего участка тела темноцефалиды *Craspedella sp.* Крупной стрелкой показана посттентакулярный синцитий. Мелкими стрелками указаны нефридиопоры (из Joffe et al., 1996).

Дополнительные осморегуляторные органы изученных червей имеют вид одного или пары небольших синцитиев, по-разному расположенных на их спинной стороне в непосредственной близости от околоротовых щупалец. От других пластинок синцития сильно выделяются при окрашивании азотнокислым серебром.

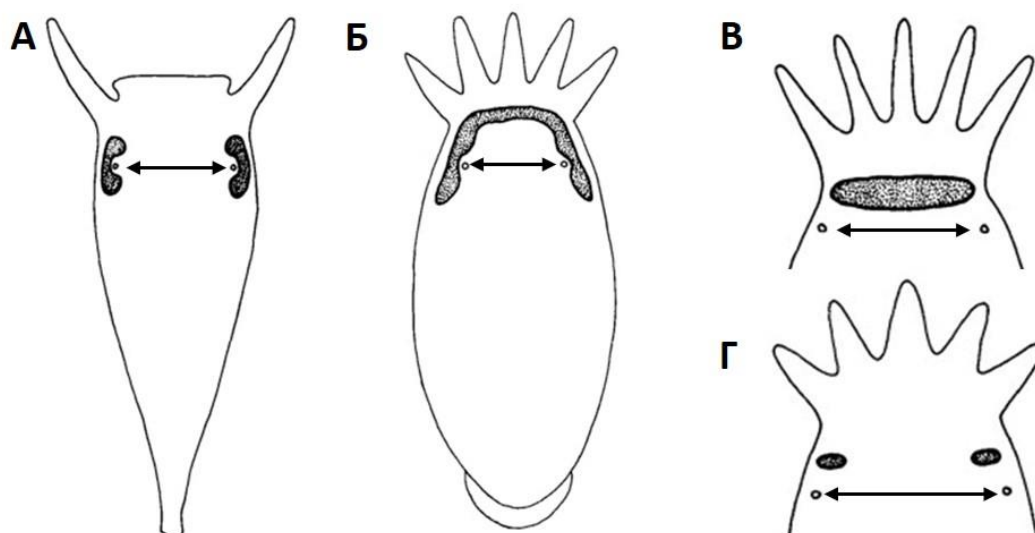


Рис. 39. Форма и местоположение посттентакулярных синцитиев четырех видов темноцефалид. А - *Diceratocephala boschmai*; Б - *Temnocephala dendyi*; В - *Craspedella sp.*; Г - *Achenella sathonota* (Joffe et al., 1995). Стрелками указаны нефридиопоры.

Ультратонкое строение посттентакулярных пластинок синцитиев во многих деталях подобно строению экскреторных (мочевых) пузырей, изученных темноцефалид. В обширной литературе по строению покровного эпителия плоских червей структур с функциями посттентакулярных пластинок темноцефалид отмечено не было.

Сделано предположение о том, что вспомогательные осморегуляторные органы изученных темноцефалид являются адаптацией к жизни в жаберной камере ракообразных хозяев, которые характеризуются высокой способностью поддерживать осмотический и ионный баланс в стрессовых условиях (Joffe et al., 1995).

## 9. ЭМБРИОГЕНЕЗ И ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ

### 9.1. Эмбриональное развитие

Первые данные об особенностях эмбрионального развития темноцефалид были получены при изучении этого процесса у *Temnocephala fasciata* (Haswell, 1909) и *Caridinicola indica* (Fernando, 1934).

Позднее были опубликованы два сообщения об эмбриогенезе одного из наиболее известных видов этих червей - *Temnocephala novae-zealandiae* Haswell. Первое из них, проиллюстрированное всего одним рисунком, нашло место на двух страницах журнала Nature (Harrison, 1947a). А второе

(более подробное) с большим количеством иллюстраций появилось в том же году в журнале «Transactions of the Royal Society of New Zealand» (Harrison, 1947б).

Зрелые яйца темноцефалиды *Temnocephala novae-zealandiae* (грушевидной формы, размером 450 x 350 мкм) содержат зиготу, окруженную клетками желтка, а вместе взятые, они заключены в прочную хитиновую оболочку. Начавшееся дробление зиготы отмечено появлением почти в центре яйца плотной группы клеток, названной бластодермой (рис. 40 А). Ранняя сегментация приводит к формированию бластодермы с двумя зародышевыми слоями: внешним - эпибластом и внутренним - гипобластом, Процесс сопровождается постепенным слиянием клеток желтка, что приведет к образованию желточного синцития. Внутри гипобласта возникает полость, названная эндоцелем (рис. 40 Б). Следует заметить, что этот термин используется при описании строения гастральной полости кишечнополостных, в частности актиний. Эндоцель – это полость между двумя септами, экзоцель – полость между двумя парами септ. Полость гипобласта – эндоцель Рой Харрисон считает гомологичной архентерону.

Справка. Архентерон (archenteron) это первично - кишечная (или гастральная) полость зародыша, возникающая путем инвагинации одной части клеток зародыша в другую, или путем расхождения клеток первоначально плотного зачатка.

На последующем этапе эмбриогенеза эпибласт дает начало развитию глотки, нервной системы, стенки тела, щупальцам и задней присоски, а гипобласт формирует пищевод и кишечник, а также экскреторную систему, мужскую и женскую репродуктивную систему. При этом, пищеварительная система состоит из двух объединенных частей: эпибластической (глотка и глоточная сумка) и гипобластической (пищевод и кишечник).

Стенка тела зародыша строится из клеток, которые мигрируют из эмбриональной ткани в центральной массе клеток желтка на периферию яйца и здесь объединяются. Перед выходом из яйца зародыш, завершивший свое развитие, обладает всем необходимым для самостоятельного существования (рис. 41).

Оба этих вида обитают на панцире рака *Cherax quadricarinatus*, располагая свои яйца обычно вблизи жабр и суставов конечностей. Яйца имеют толстую коричневую полупрозрачную оболочку, что позволяет надежно выделять ключевые морфологические признаки при развитии зародыша. В отдельной публикации при участии упомянутых авторов дано прекрасное описание эмбрионального развития нервной системы

*Craspedella pedum* (Younossi-Hartenstein, Jones, Hartenstein, 2001).  
 Подробнее об этом будет сказано ниже.

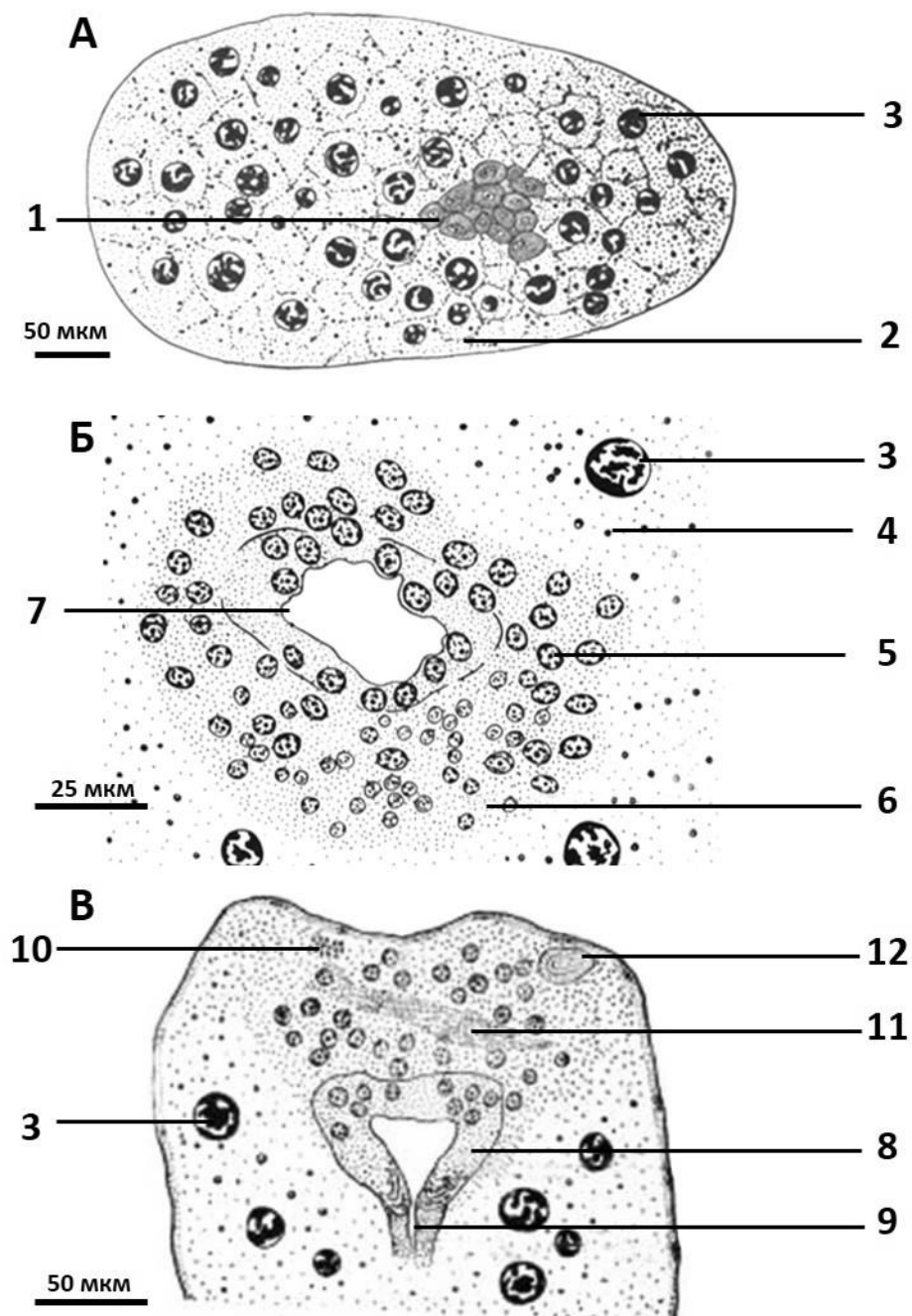


Рис. 40. Ранние стадии эмбриогенеза *Temnocephala novae-zealandiae*. А – формирование бластодермы; Б – образование эпибласта и гипобласта; В – начало формирования нервной, экскреторной и пищеварительной систем (по Harrison, 1947 б).

Условные обозначения: 1 – бластодерма, 2 – клетка желтка, 3 – ядро клетки желтка, 4 – гранулы желтка, 5 – клетка гипобласта, 6 – клетки эпибласта, 7 – эндоцель, 8 – глотка, 9 – пищевод, 10 – зачаток глазка, 11 – зачаток нервной ткани, 12 – терминальный мешок экскреторной системы.



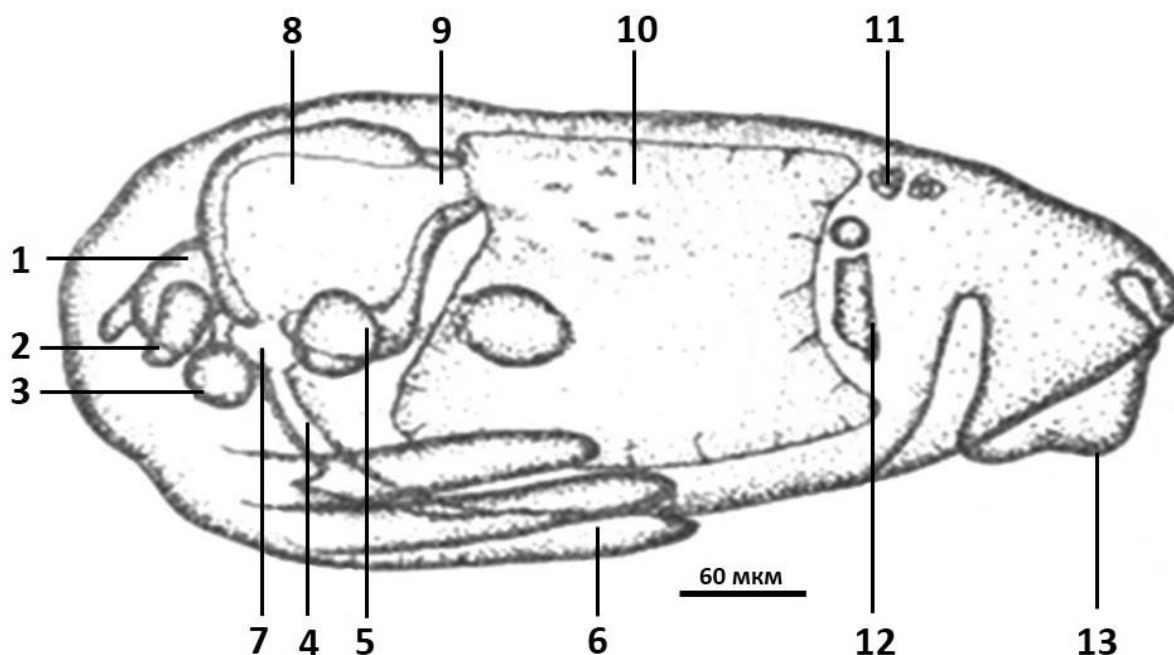


Рис. 41. Строение зародыша *Temnocephala novae-zealandiae* незадолго до выхода из яйца (по Harrison, 1947 б).

Условные обозначения: 1 - мозг, 2 - пигментированный глазок, 3 - терминальный мешок экскреторной системы, 4 - эмбриональная складка, 5 - простатическая железа, 6 - щупальца, 7 - ротовая сумка, 8 - глотка, 9 - пищевод, 10 - кишечник, 11 - желточник, 12 - генитальный комплекс, 13 - задняя присоска.

Яйца типичного неофорного типа - небольшой ооцит окружен слоем из 200 - 300 желточных клеток. Как уже было сказано выше, в формировании яиц принимают участие два самостоятельных органа женской половой системы - яичники и желточники. Такие яйца называют эктолецитальными.

Выделено 8 основных стадий в эмбриональном развитии изученных видов. В цитируемой работе *Diceratocephala boschmai* была использована в качестве вспомогательного объекта при необходимости более наглядной демонстрации строения эмбриона на той, или иной, стадиях его формирования.

Стадия 1. В центре яйца начинается процесс дробления яйцеклетки (рис. 43). Появляются первые признаки формирования зачатка. Клетки желтка утрачивают оболочки, образуя многоядерный синцитий. Большинство ядер желтка первоначально располагаются на периферии под оболочкой яйца, оставляя снаружи цитоплазматический слой шириной от 5 до 8 мкм (рис. 42 А). На более поздних стадиях ядра желтка получают более равномерное распределение по яйцу (рис. 42 Б).

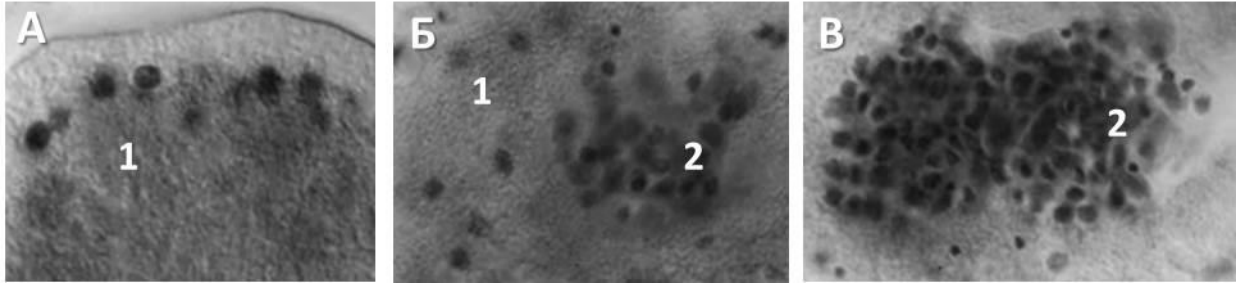


Рис. 42. Иллюстрации первых трех стадий эмбрионального развития *Craspedella pedum* (по Younossi-Hartenstein, Hartenstein, 2001).

Условные обозначения: 1 – ядра клеток желтка; 2 – эмбриональный зачаток.

Стадия 2. Эмбриональный зачаток располагается почти в центре яйца. Количество клеток в нем увеличивается до 50 – 150. Клетки зачатка группируются в кластеры из 6-8 бластомеров в каждом.

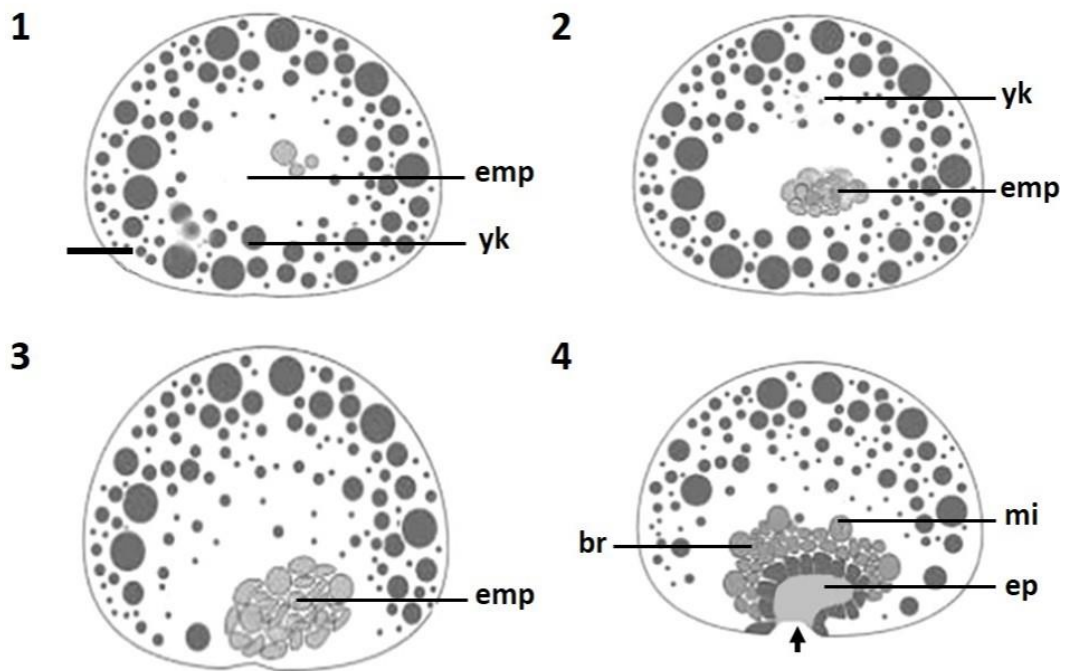
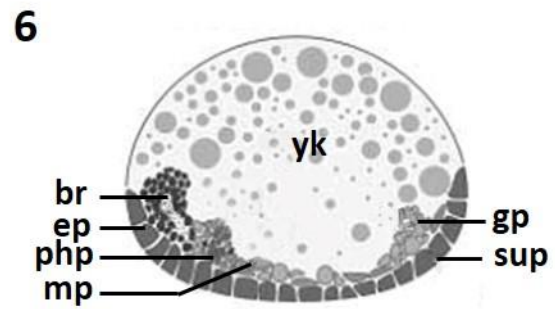
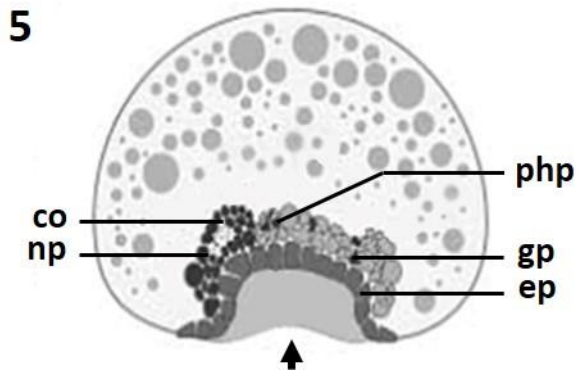
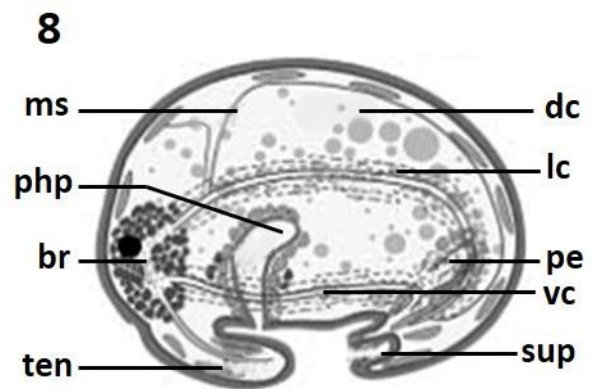
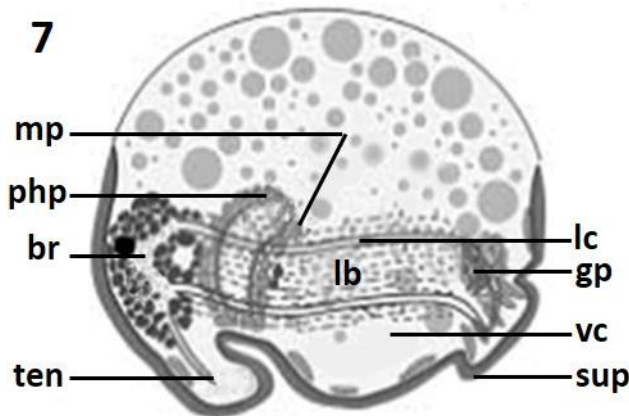


Рис. 43. Стадии эмбрионального развития темноцефалиды *Craspedella pedum* (по Younossi-Hartenstein, Hartenstein 2001).

Стадии 1 – 4. Условные обозначения: emp – эмбриональный зачаток, yk – ядра клеток желтка, br – зачаток мозга, ep – зачаток эпителия. Стрелкой указана эмбриональная инвагинация. Объяснение в тексте.



(продолжение рис. 43.) Стадии 5 – 6. Условные обозначения: br – мозг, np – нейропиль, ep – зачаток эпителия, php – зачаток глотки, gp – зачаток мужских гениталий, mp – клетки предшественники мускулатуры, sup – зачаток присоски, yk – ядра желточных клеток.



(окончание рис. 43.) Стадии 7 – 8. Условные обозначения: br – мозг, mp – клетки предшественники мускулатуры, php – зачаток глотки, ph – глотка, lb – «lateral bands» («боковые полосы»), образованные аксонами и предшественниками мускулатуры и выделительной системы, lc и vc – ниточки латеральных и вентральных коннективов, ms – клетки мускулатуры, dc – дорсальный коннектив, pe – пенис, ten – щупальце, sup – присоска. Шкала 25 мкм.

Стадия 3. Митотическая активность бластомеров нарастает. Количество клеток эмбрионального зачатка увеличивается до 200–600 и он начинает проявлять признаки двусторонней симметрии, принимая форма, «бабочки», с двумя симметрично расположенными «крыльями», образующими левую и правую стороны эмбриона соответственно (рис. 42 В).

Стадия 4. Процесс дальнейшего эмбрионального развития происходит без четкого выявления зародышевых листков. В частности,

зачатки долей мозга появляются непосредственно в мезенхимной массе клеток формирующегося эмбриона. В то же время, небольшая группа клеток кубической формы, расположенных медиальнее и позади мозга, принимает чашевидную форму, создав зачаток эпидермиса. Новообразование имело вид инвагинации, направленной внутрь развивающегося зародыша (рис. 42). Авторы исследования назвали его «эмбриональной инвагинацией».

Стадия 5. Эмбриональная инвагинация еще присутствует. Клетки эпидермиса, входящие в состав ее стенки, сливаются, образуя синцитиальный слой. Часть нейронов зачатка мозга формируют нейропиль. Перед эмбриональной инвагинацией начинается формирование глотки: группа кубовидных клеток, представляющих эпителий глотки, окружается кольцом из небольшого количества глоточных миобластов. По обе стороны от эмбриональной инвагинации группируются миобласты, которые будут участвовать в образовании мускулатуры стенки тела зародыша.

Стадия 6. Инвагинированный эпидермальный зачаток выворачивается, покрывая вентральную сторону зародыша, а затем и весь желток. Клетки эпидермиса уплощаются и становятся очень тонкими. Миобласты остаются сосредоточенными в двух продольных полосах, которые тянутся по бокам эмбриона. Под синцитиальным слоем эпидермиса образовалась базальная мембрана. Мозг сжался в гантелеобразную массу плотно упакованных нейронов, окружающих нейропиль.

Появились первые признаки протонефридиальной системы в виде рыхлого ряда 12-15 клеток мерцательного пламени, расположенных латеральнее полос миобластов. Шестая стадия развития была названа «филотипической» стадией плоских червей, где зародыши всех членов типа несут наибольшее сходство друг с другом.

Стадия 7. Эта стадия развития зародыша характеризуется появлением в передней части мозга глазных пятен и началом дифференцировки присоски. У обоих видов (*C. pedum* и *D. boschmai*) отмечен прогресс в формировании эпителия и мускулатуры глотки. Внешний слой глоток эмбрионов состоит из крупных нерегулярно расположенных уплощенных клетки, дальнейшая судьба которых не прослеживалась (рис. 44).

Стадия 8. Завершилось образование глазных пятен. Идет активный процесс по формированию щупалец и присоски. По внешнему эпителию тонким слоем располагается желток. За исключением эпителия, все остальные эмбриональные структуры, включая мозг, глотку, соматическую

мускулатуру, щупальца и глотку, собраны в плотную группу на брюшной стороне эмбриона, занимающую менее четверти объема яйца. Постепенно эта конструкция принимала большие размеры и ее составляющие перемещались на свои окончательные позиции.

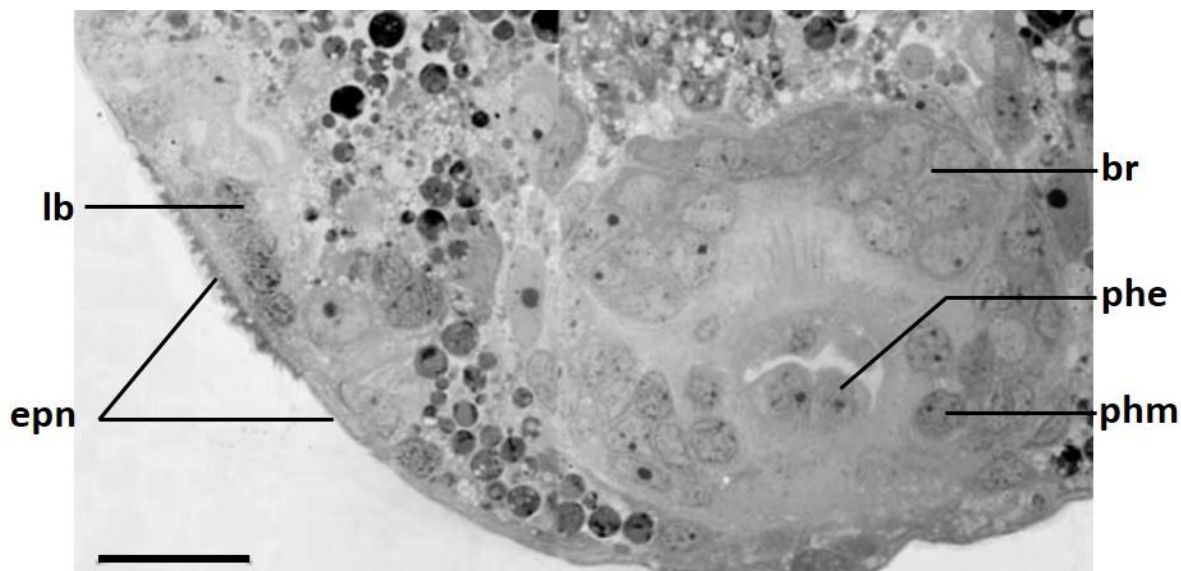


Рис. 44. Поздняя (7) стадия органогенеза *Diceratocephala boschmai*. Поперечный срез на уровне мозга (по Younossi-Hartenstein, Hartenstein 2001).

Условные обозначения: br – мозг, lb – зачаток продольной мускулатуры, epn – ядра клеток эпидермиса, phe –зачаток эпителия глотки, phm - зачаток мускулатуры глотки. Шкала 250 мкм.

Два обстоятельства были особо подчеркнуты при описании эмбрионального развития изученных темноцефалид.

Первое касается формирования щупалец. Зачатки щупалец образованы группами расположенных по кругу клеток эпидермиса. Подчеркнуто, что их рост не связан с пролиферацией. Клетки просто сливаются в синцитий, который растет в длину, а ядра остаются у основания щупалец (рис. 45).

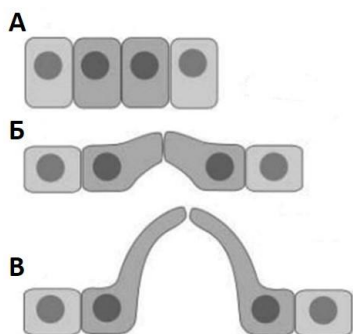


Рис. 45. Схема морфогенеза щупалец темноцефалид на трех последующих (А, Б, В) стадиях развития (по Younossi-Hartenstein, Hartenstein, 2001).

Второе – дает представление о деталях морфогенеза глотки червей. Показано, что эпителий глотки изначально формируется без какой-либо связи с покровным эпидермисом.

Предшественники эпителия глотки появляются в виде группы мезенхимных клеток, окруженных зачатками глоточных мышц. В ходе дальнейшего развития зародыша эпителий глотки соединяется с эпидермисом и это приводит к образованию рта созревающего эмбриона (рис. 46).

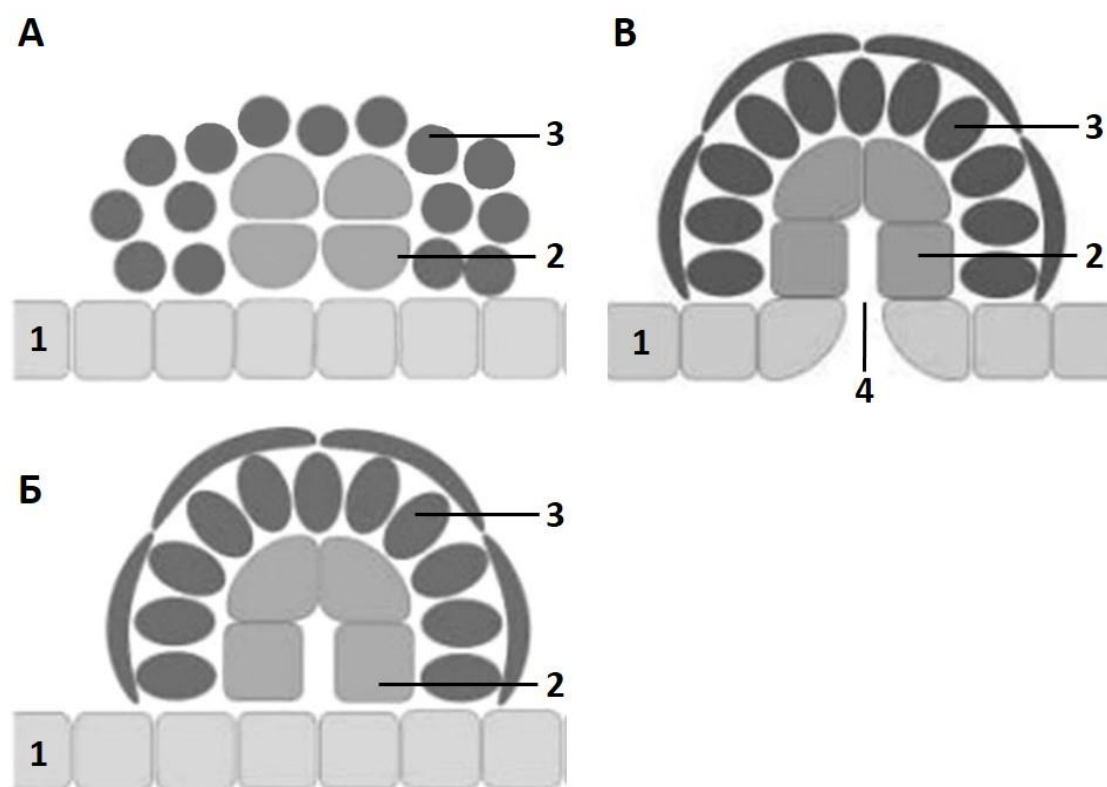


Рис. 46. Схема последовательных стадий развития зачатка глотки темноцефалид (А – В) (по Younossi-Hartenstein, Hartenstein, 2001).

Условные обозначения: 1 – эпидермис; 2 – зачаток эпителия глотки; 3 – зачаток мускулатуры; 4 – ротовое отверстие.

На примере *Craspedella pedum* на ряду с изучением процесса эмбрионального развития темноцефалид прослежены и частные особенности эмбриогенеза нервной системы этих беспозвоночных (Younossi-Hartenstein et al., 2001).

Как уже было сказано, становление нервной системы *Craspedella pedum* начинается очень рано, когда эмбрион еще являет собой многослойную массу мезенхимных клеток. Представление о первых этапах этого процесса с пояснениями в тексте дано на рисунке 43 (стадии 1 – 4).

С появлением «эмбриональной инвагинации» клетки зародыша, которым предстоит формировать мозг, начинают прорастать аксонами. Клетки и волокнистые элементы мозга, при участии эмбриональной инвагинации, на вентральной стороне яйца формируют плотное скопление, названное яйцевидным диском (рис. 47 А). Передняя треть диска даст начало двум полушариям мозга, а аксоны его нейронов войдут в состав латеральных и вентральных коннективов.

Большинство аксонов клеток, формирующих мозг, будут собраны в пучки, из которых один не парный (ml – медиальный) и пять парных (передне - медиальный - amct; передний - act, латеральный – lct, задний – rct, задне – медиальный – pmct). Все пучки сходятся медиально, образуя массивную мозговую (церебральную) комиссуру (рис. 47 Б, 48 Б). Многие аксоны всех пяти пучков собираются в вентральные и латеральные коннективы, которые на шестой (по классификации авторов) стадии развития нервной системы по выходе из мозга проходят по всей длине зародыша (рис. 48 Б). Дорсальные коннективы формируются несколько позднее.

Вентральные и латеральные коннективы занимают место между покровным эпителием (который к настоящему времени слился в синцитиальный слой и покоится на базальной мембране) и слоями миобластов. Дорсальные коннективы будут проходить вне полосы миобластов, по краю эпителиального синцития, который пока еще покрывает только небольшая часть брюшной стороны яйца.

Отростки аксонов, входящих в состав всех трех пар коннективов, образуют между ними многочисленные поперечные связки (рис. 47 В).

Первой появляется комиссура (vco б), связывающая вентральные коннективы, располагается она перед зачатком мужских гениталий (рис. 47 Б, В и 48 А). Со временем, разрастаясь, она станет самой заметной в ряду комиссур нервной системы юных и половозрелых темноцефалид, объединяющих коннективы.

Последующая стадия развития нервной системы характеризуется появлением многочисленных веточек аксонов, вырастающих из коннективов (рис. 48 В). Сначала появляются комиссуры между вентральными и латеральными коннективами (lco1–8). За ними следуют вентральные комиссуры (vco). Редкие и нерегулярные связки между латеральными и дорсальными коннективами (dlco), появляются на более поздней стадии эмбрионального развития.

Веточки аксонов вентральных коннективов и нейронов мозга начинают иннервировать зачаток глотки (рис. 47 Б, В), образуя её внешнее

нервное кольцо, названное базисепителиальным (phne). Оно занимает место между эпителием глотки и ее мускулатурой. В создании нервного аппарата глотки участвуют еще три пучка аксонов. Два из них выходят из вентральных коннективов. Они названы задними корешками глоточного нервного кольца (pr). Третий, получивший название переднего корешка глоточного нервного кольца (ar), тянется из заднего медиального пучка мозга. Дойдя до глотки, он образует перед ней небольшую спайку. Здесь его аксоны переплетаются с аксонами, пришедшими из вентрального коннектива.

На последующей стадии развития, структурно определяемой по появлению пигментированных глазных пятен и образованию зачатков щупалец, пучки аксонов, отходящие от вентральных и латеральных коннективов образуют плотное сплетение под щупальцевыми почками. По мере удлинения щупалец аксоны этого сплетения растут, иннервируя их мышечные волокна и эпидермис (рис. 47 В).

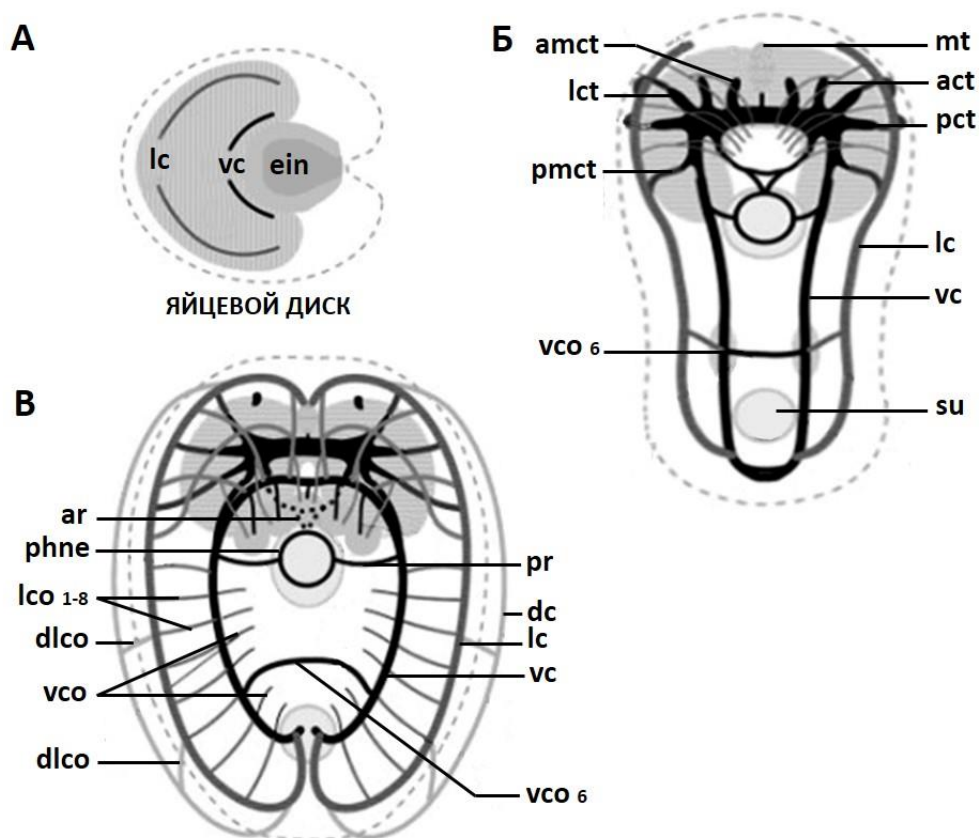


Рис. 47. Стадии эмбрионального развития нервной системы *Craspedella pedum* (по Younossi-Hartenstein et al., 2001). Объяснение в тексте.

Условные обозначения: ein – эмбриональная инвагинация, lc – латеральные коннективы, vc – вентральные коннективы, dc – дорсальные коннективы, su – присоска, lco – латеральные комиссуры, vco – вентральные комиссуры, dlco – дорсолатеральные комиссуры, ar – передний корешок глоточного нервного кольца, pr – задний корешок нервного кольца глотки, phne – внешнее нервное кольцо глотки, tnp – нервы щупалец. Пучки аксонов клеток головного мозга: ml – медиальный, amct – передне – медиальный, act – передний, lct – латеральный, pct – задний, pmct – задне – медиальный, vco 6 – самая крупная вентральная комиссура.



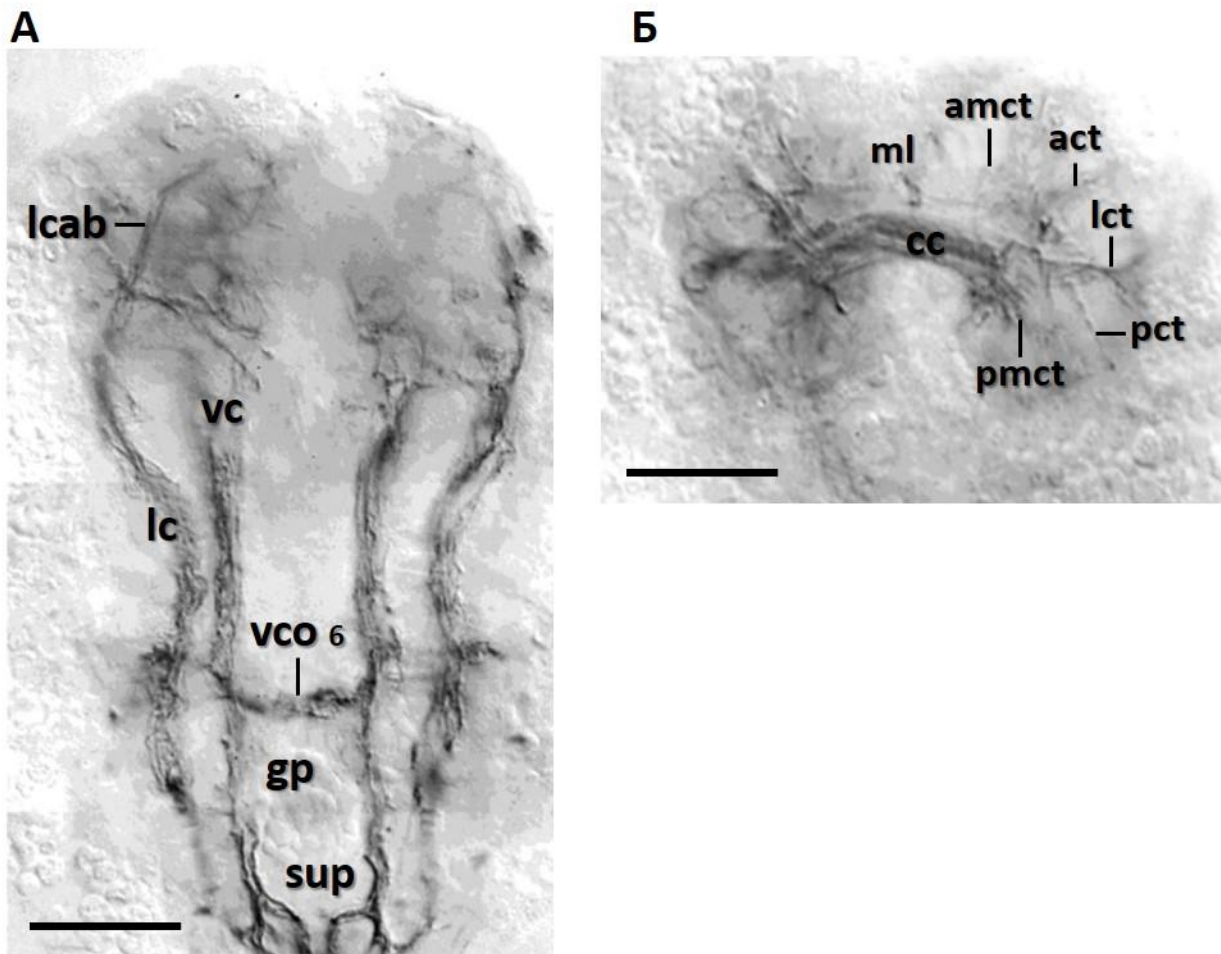


Рис. 48. Нервная система зародыша *Craspedella pedum* на стадии двух пар коннективов и единственной вентральной комиссурой (vco 6), помеченная антиацетилированным антителом к бета-тубулину. Вид с вентральной стороны. А – коннективы, идущие по всей длине тела. Б – срез головного мозга. Шкала 40 мкм. (по Younossi-Hartenstein et al., 2001).

Условные обозначения: lc – латеральный коннектив, lcab – передняя веточка латерального коннектива, vc – вентральный коннектив, vco – комиссура, связывающая латеральные и вентральные коннективы, sup – зачаток задней присоски, cc – церебральная комиссура. Пучки аксонов клеток головного мозга: ml – медиальный, amct – передне – медиальный, act – передний, lct – латеральный, pct – задний, pmct – задне – медиальный.

К концу эмбрионального развития центральная нервная система *Craspedella pedum* приобретает типичный для всех мелких темноцефалид вид. В головном отделе червей располагается мозг, состоящий из двух утолщений, соединенных церебральной комиссурой, а по всей длине остальной части тела тянутся три пары коннективов, связанные восьмью комиссурами разного диаметра (рис. 49). Кортикальная часть мозга образована приблизительно 600-800 униполярными нейронами, окружающими

нейропиль. В различных участках мозг пронизан мышечными волокнами и периферическими отростками железистых клеток.

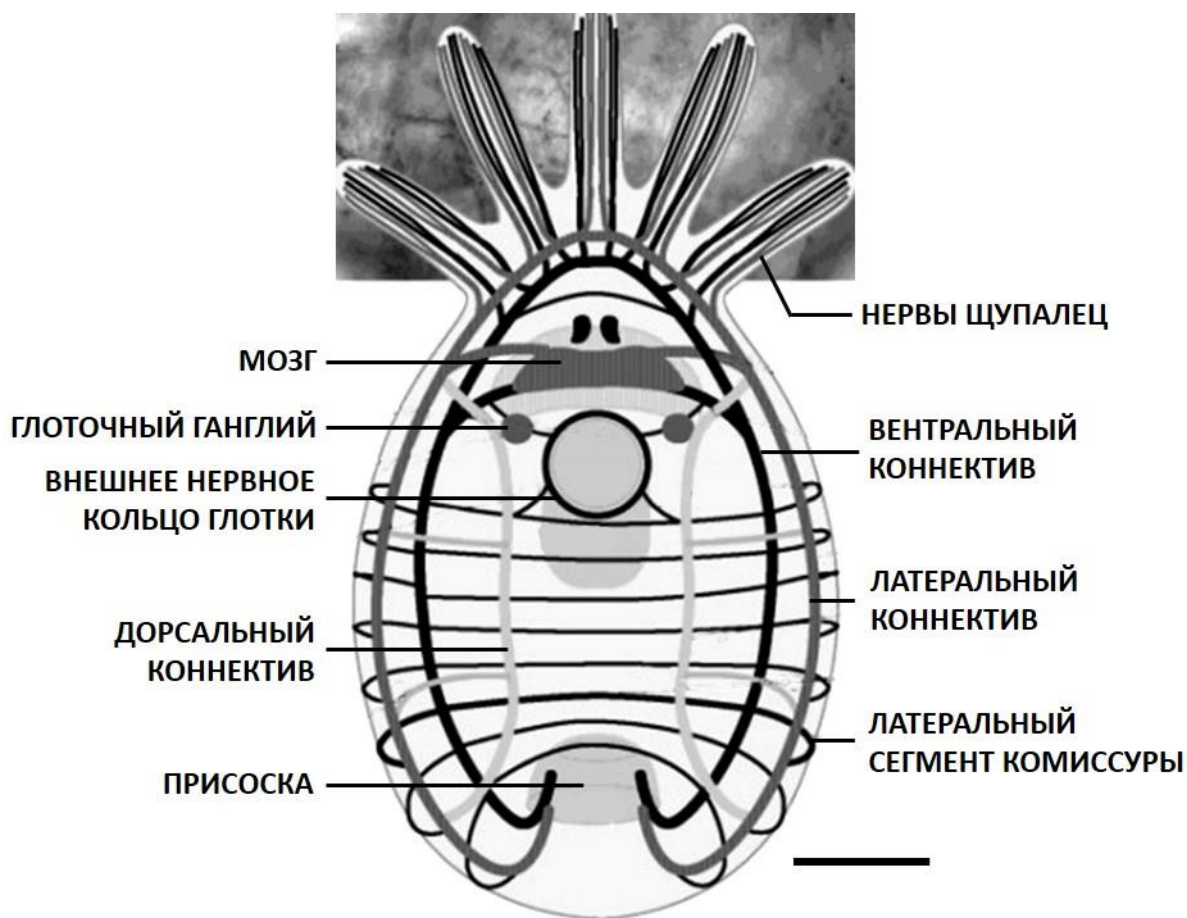


Рис. 49. Строение нервной системы молодой *Craspedella pedum* (по Younossi-Hartenstein et al., 2001).

Сделано предположение, что ранняя закладка нервной системы (в цитируемой работе буквально - «presocious» - преждевременная) у темноцефалид, которые по выходе из яиц передвигаются исключительно за счет сложной мышечной системы щупалец и задней присоски, связана с необходимостью управления этими процессами. Для сравнения приведены примеры поздней дифференцировки нервной системы у многоветвистых турбеллярий и мизостомид. Личинки и молодые особи этих червей двигаются с помощью ресничек, что не требует сложных нервных импульсов.

## 9.2. Жизненный цикл темноцефалид

Темноцефалиды размножаются круглогодично. Жизненный цикл их короток - развитие происходит без метаморфоза. Из яйца вылупляются молодые особи, представляющие собой миниатюрные копии своих половозрелых родственников. Все дальнейшее развитие их сводится к созреванию репродуктивной системы.

Типичным примером такого развития может служить жизненный цикл *Diceratocephala boschmai* (рис. 50). Длина взрослых особей этого вида 3 мм, при выходе из яйца – 1,3 мм.

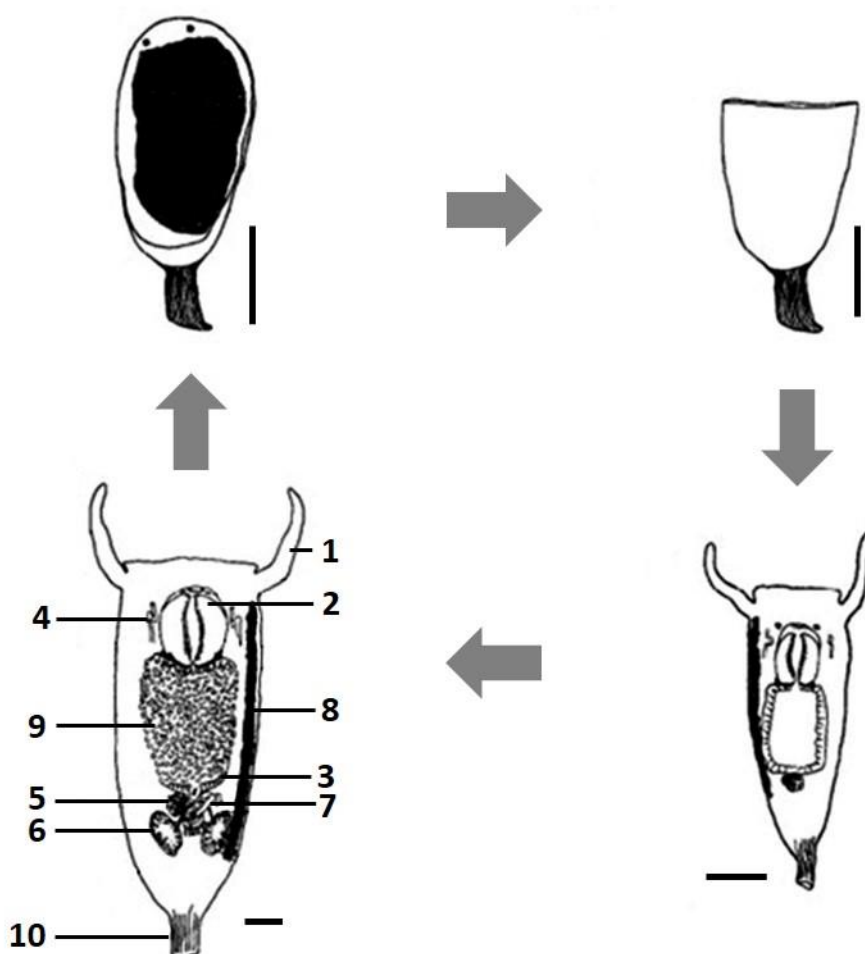


Рис. 50. Жизненный цикл темноцефалиды *Diceratocephala boschmai* Ваер, 1953 (семейство Actinodactylellidae) (по Jones, Lester, 1992).

Условные обозначения: 1 – щупальце, 2 – глотка, 3 – кишечник (почти полностью прикрыт желточником), 4 – терминальный мешок экскреторной системы, 5 – матка, 6 – семенник, 7 – семенной пузырек, 8 – рабдитные железы, 9 – желточник, 10 – прикрепительный стебелек. Масштаб 250 мкм

Как уже было сказано ранее, эта темноцефалида является эктокомменсалом пресноводного рака *Cherax quadricarinatus*. Яйца белокремового цвета (длиною 644 мкм и шириной 332 мкм) с помощью

стебелька длиной 150 мкм прикрепляются к панцирю хозяина рядом с взрослыми червями. Через 15-20 дней при температуре 28°C из яиц вылупились миниатюрные ресничные особи с неразвитыми репродуктивными органами. Половое созревание, сопровождающееся увеличением размеров, наступало на 53 – 70 день пребывания на теле ракообразного. Молодые черви часто меняли свое положение на панцире. Взрослые особи предпочитали малоподвижный образ жизни.

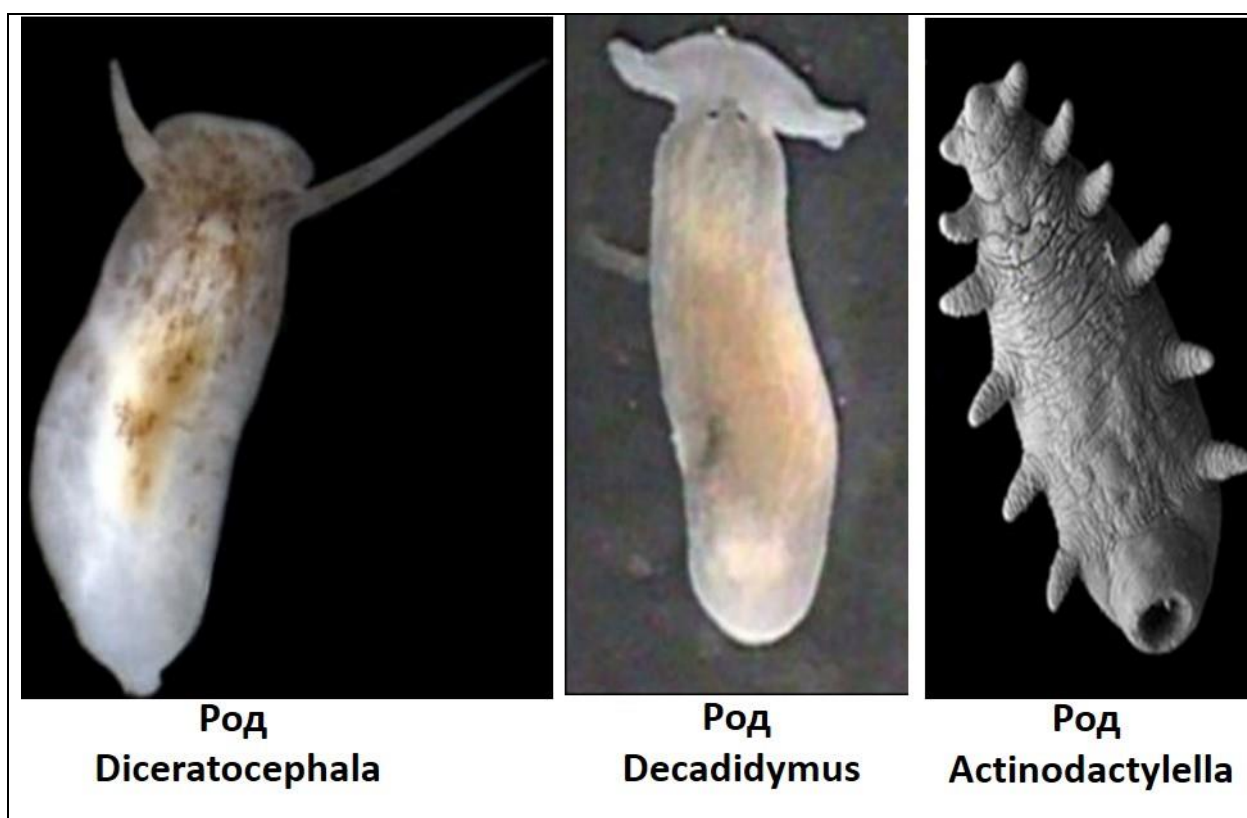
В условиях *in vitro* при кормлении два раза в неделю и регулярной смене воды *Diceratocephala boschmai* могли прожить до 14 недель. Ранее возможность проживания вне хозяина была отмечена и для других видов темноцефалид. В частности, *Temnocephala brevicornis* могла выжить без хозяина 71 день (Pereira, Cuocolo 1940), *Temnocephala tasmanicus* 707 дней, *T. aurantica* 245 дней, *T. quadricornis* 76 дней, *T. pygmaea* 59 дней (Hickman 1966), а *Temnocephala novae-zealandiae* не менее 31 дня (Nichols (1975)). И при всем этом, нет достоверных данных о свободном проживании этих необычных червей. Что же привлекает темноцефалид к образу жизни на теле своих хозяев? Убедительный ответ на этот вопрос, похоже, можно искать в связях темноцефалид со своими любимыми хозяевами – ракообразными. Было сделано предположение (Jennings, 1971), что раки привлекают червей комфортом своей поверхности для откладки яиц и легкой доступностью к пище – раки весьма неопрятные едоки и большая часть их продуктов питания распределяется по окружающей среде. Но самое главное, пожалуй, заключается в том, что они являются надежной защитой темноцефалид от хищников (Jones, Lester, 1992).

## ВМЕСТО ЭПИЛОГА

Описание темноцефалид будет оставаться не полным, если оставить без внимания их внешнее родовое разнообразие. Наиболее наглядными в этом плане нам показались данные, приведенные Kim B. Sewell в журнале «Museum Victoria Science Reports» (2013). В этой работе дано развернутое представление о фауне Temnoscephalida Австралии, которая на год публикации насчитывала 91 вид этих червей, отнесенных к 13 родам. Основные внешние признаки отдельных представителей разных родов темноцефалид, положенные в основу их классификации, показаны на ниже приведенных фотографиях (таб. 1).

Таблица 1.

Наиболее ярко выраженные внешние морфологические признаки австралийских Temnoscephalida, использованные при их родовой идентификации (по Sewell, 2013).

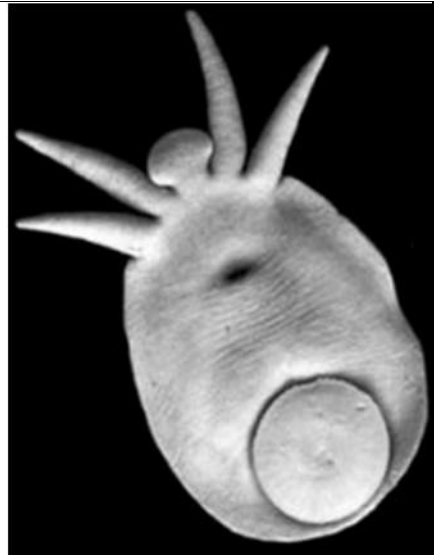




Род  
**Temnohaswellia**



Род  
**Zygopella**



Род  
**Temnomonticellia**



Род  
**Craspedella**



Род  
**Gelasinella**



Род  
**Heptacraspedella**

## ЛИТЕРАТУРА

Иоффе Б. И. Строение темноцефалид и морфологические изменения при переходе к паразитизму у плоских червей // Паразитология.– 1981.- Т. XV.- № 3.– С. 209-218.

Иоффе Б. И., Котикова Е. А. Нервная система Scutariellidae (Turbellaria, Темноcephalida) // Паразитология. - 1983.- Т. 17.- № 2.- С. 101-106.

Amato J. F. R., Amato S. B., Daudt L. C. C. New species of Temnocephala Blanchard (Platyhelminthes, Temnocephalida) ectosymbiont on *Aegla serrana* Buckup & Rossi (Crustacea, Anomura) from southern Brazil // Rev. Bras. Zool. – 2003. - V. 20 (3).- P. 493-500.

Amato J. F. R., Amato S. B. New species of Temnocephala Blanchard (Platyhelminthes, Temnocephalida) ectosymbiont on giant water bugs, *Belostoma* spp. (Hemiptera, Belostomatidae) from southern Brazil // Revista Brasileira de Zoologia.- 2005.- V. 22.– P. 107–118.

Amato J. F. R., Amato S. B., Seixas S. A. *Temnocephala lutzi* Monticelli (Platyhelminthes, Temnocephalida) ectosymbiont on two species of *Trichodactylus* Latreille (Crustacea, Decapoda, Trichodactylidae) from southern Brazil // Revista Brasileira de Zoologia.– 2005.- V. 22 (4).– P. 1085-1094.

Amato J. F. R., Seixas S. A., Amato S. B. A new species of Temnocephala Blanchard (Platyhelminthes, Temnocephalida) ectosymbiont on creeping water bugs, *Cryphocricos granulatus* De Carlo (Hemiptera, Naucoridae) from southern Brazil // Revista Brasileira de Zoologia.– 2007.-V. 24.- P. 1043–1051.

Amato J. F. R., Amato S. B., Seixas S. A., Vidigal T. Trichoptera - the newest insect order host of temnocephalans (Platyhelminthes, Temnocephalida) and the description of a new species of Temnocephala from Brazil // Zootaxa. – 2011. – 2975. - P. 47–58.

Cannon L. R. G. Temnocephalan symbionts of the freshwater crayfish *Cherax quadricarinatus* from northern Australia // Hydrobiologia. – 1991. - 227.- P. 341-347.

Cannon L. R. G. New temnocephalans (Platyhelminthes): ectosymbionts of freshwater crabs and shrimps // Mem Queensl Mus. – 1993. – 33.– P. 17–40.

Cannon L. R. G., Sewell K. B. Observations on *Dactylocephala madagascariensis* (Vayssière, 1892), a temnocephalan with twelve tentacles from Madagascar // Zoosystema. – 2001. - 23 (1).– P. 11-17.

Damborenea M. C. Scanning electron microscope study of epidermal surface of six ectosymbiotic Temnocephala species (Platyhelminthes) from Argentina // Hydrobiologia.– 1992.- 246.- P. 111-118.

*Damborenea M. C., Cannon L. R. G.* The mosaic of the epidermal syncytia in *Didymorchis sp.* (Didymorchidae, Temnocephalida) from South America // Belg. J. Zool. – 2001.- 131(1).– P. 167-171.

*Damborenea C., Brusa F.* A new species of *Temnosewellia* (Platyhelminthes, Temnocephalida) ectosymbiont on *Villopotamon thaii* (Crustacea, Decapoda, Potamidae) from Vietnam // Zoosystema. – 2009. - 31 (2).– P. 321-332.

*De León R. P.* Description of *Temnocephala haswelli n. sp.* (Platyhelminthes) from the mantle cavity of *Pomacea canaliculata* (Lamarck) // The Journal of Parasitology. – 1989. - 75 (4). - P. 524-526.

*De León R. P., Vera B. B., Volonterio O.* Description of a new *Temnocephala* species (Platyhelminthes) from the Southern Neotropical Region // Journal of Parasitology.– 2015.- 101(4).– P. 424–428.

*Falleni A., Lucchesi P., Gremigni, V.* The female gonad of the epizoic platyhelminth *Troglocaridicola sp.* (Rhabdozoa, Temnocephalida, Scutariellidae): ultrastructural and cytochemical investigations // Micron. – 2002. - 33(5). – P. 417– 428.

*Fernando W.* Studies on the Temnocephaloidea.- II. The Embryology of *Caridi-nicola indica* // Proceedings of the Zoological Society of London. – 1934. - 104(4). – P. 827–850.

*Fyfe M. L.* The anatomy and systematic position of *Temnocephala novae-zealandiae* Haswell // Trans. R. Soc. N.Z. – 1942. – 72.– P. 253-267.

*Garcés A. C., Puerta L., Tabares Y., Lenis C., Velásquez L. E.* *Temnocephala colombiensis n. sp.* (Platyhelminthes: Temnocephalidae) from Antioquia, Colombia // Revista Mexicana de Biodiversidad.– 2013.- 84(4). – P. 1090–1099.

*Harrison R. A.* Embryology of *Temnocephala novae-zealandiae* Haswell // Nature. – 1947(a)- 160(4075).- P. 798–799.

*Harrison R. A.* Embryology of *Temnocephala novae-zealandiae* Haswell // Transactions of the Royal Society of New Zeland. – 1947 (b).– 76(4).– P. 524-536.

*Haswell W. A.* On *Temnocephala*, an Aberrant Monogenetic Trematode // Journal of Cell Science. - 1887. - P. 279 – 300.

*Haswell W. A.* A monograph of the Temnocephaleae // Proc. Linn. Soc. New South Wales, Macleay Memorial. – 1893.-P. 93-152.

*Haswell W. A.* The development of the Temnocephaleae. Part. I. // Quart. J. Micr. Sci. – 1909.- 54.– P. 415–441.

*Hertel L. A.* Excretion and Osmoregulation in the Flatworms // Transactions of the American Microscopical Society. – 1993. - 112(1).- P. 10-17.



*Hickman V. V.* Tasmanian Temnocephalidea // Pap. Proc. r. Sot. Tasm.– 1966.– 101. – P. 227-250.

*Iomini C., Ferraguti M., Melone G., Justine J. L.* Spermiogenesis in a Scutariellid (Platyhelminthes) // Acta Zoologica. – 1994. - 75(4).– P. 287–295.

*Jennings J. B.* Parasitism and commensalism in the Turbellaria // Adv. Parasitol. – 1971.- 9. –P. 1 - 392.

*Jennings J. B., Cannon L. R. G, Hick A. J.* The Nature and Origin of the Epidermal Scales of *Notodactylus handschini* - an Unusual Temnocephalid Turbellarian Ectosymbiotic on Crayfish from Northern Queensland // Reference: Biol.Bull. - 1992. – 182.– P. 117-128.

*Joffe B. I., Solovei I. V., Cannon L. R. G.* The Structure of the Epidermis in *Didymorchis* (Temnocephalida: Platyhelminthes) // Australian Journal of Zoology. – 1995.- 43(6).– P. 631–641.

*Joffe B. I., Solovei I. V., Watson N. A., Cannon L. R. G.* Structure and evolution of the pharynx in the Temnocephalida (Platyhelminthes) // Canadian Journal of Zoology.– 1997. - 75(2). – P. 205–226.

*Joffe B. I., Cannon L. R. G., Schockaert E. R.* On the phylogeny of families and genera within the Temnocephalida // Hydrobiologia. – 1998.- 383.- P. 263-268.

*Joffe B. I., Cannon L. R. G.* The GAIF-Positive hopulation of neurons in the evolution of the Temnocephalida // Acta Zoologica. – 1998. - 79(3). – P. 257–265.

*Joffe B. I., Solovei I. V., Cannon L. R. G.* Sensory cells in the sucker of *Craspedella pedum* (Plathelminthes, Temnocephalida): in vivo staining with DiO and SEM and TEM observations // Zoomorphology. – 1998.- 118.– P. 61–68.

*Justine J. L., León R. P., Mattei X.* Ultrastructural observations on the spermatozoa of two Temnocephalids (Platyhelminthes) // Acta Zoologica.– 1987.- 68(1).– P. 1–7.

*Justine J. L.* Spermatozoa as phylogenetic characters for the Platyhelminthes // The Systematics Association. - 2000.- Special Volume Series 60. - Interrelationships of the Platyhelminthes. Chapter 12. – P. 231 - 238.

*Martíne-Aquino A., Vigliano-relva J., Brusa F., Damborenea C.* Historical biogeography of Temnocephalida (Platyhelminthes, Rhabdoceola): testing the Gondwanan hypothesis // Systematics and Biodiversity.– 2016.- 15(4). – P. 327–345.

*Merton H.* Beiträge zur Anatomie und Histologie von Temnocephala // Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. – 1914.- 35. – P. 1-58.

Moretto H. J. A. The resorptive vesicle of *Temnocephala jheringi* (Temnocephalida) // Belg. J.Zool.- 2001. - 131(1). – P. 179 – 182.

Ngamniyom A., Sriyapai T., Silprasit K. *Diceratocephala boschmai* (Platyhelminthes: Temnocephalida) from crayfish farms in Thailand: investigation of the topographic surface and analysis of 18S ribosomal DNA sequences // Turkish Journal of Zoology. – 2014.- 38.– P. 471-478.

Nichols K.C. Observations on lesser-known flatworms: *Temnocephala* // Int. J. Parasitol. – 1975.- 5.– P. 245-252.

Ohtaka A., Gelder S. R., Nishino M., Ikeda M., Toyama H., Cui Y.-D., Wang Z.-Y. Distributions of two ectosymbionts, branchiobdellidans (Annelida: Clitellata) and scutariellids (Platyhelminthes: “Turbellaria”: Temnocephalida), on atyid shrimp (Arthropoda: Crustacea) in southeast China // Journal of Natural History. – 2012.- 46(25-26).– P. 1547–1556.

Oki I., Tamura S., Takai M., Kawakatsu M. Chromosomes of *Temnocephala minor*, an ectosymbiotic turbellarian on Australian crayfish found in Kagoshima Prefecture, with karyological notes on exotic turbellarians found in Japan // Hydrobiologia.- 1995.- 305(1-3).– P. 71–77.

Pereira C., Cuocolo R. Contribuicao para o conhecimento da morfologia, bionomia e ecologia de *Temnocephala brevicornis* Monticelli (1889) // Arches. Inst. Biol. S. Paulo. – 1940.-11.– P. 367-398.

Rohde K. The evolution of protonephridia of the Platyhelminthes // Hydrobiologia. – 1991.- 227(1).- P. 315–321.

Rohde K., Watson N. A. Comparative ultrastructural study of four species of symbiotic Platyhelminthes, *Temnocephala* sp. (Temnocephalida), *Udonella caligorum* (Udonellida), *Anoplodiscus cirrusspiralis* (Monogenea: Monopisthocotylea), and *Philophthalmus* sp. (Trematoda: Digenea) // Folia Parasitologica.– 1995.– 42.– P. 11-28.

Schaefer C. W Observations on Temnocephalid Hosts and Distributions // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research.– 1971.- 9(1).- P. 139–143.

Schockaert E. R., Hooge M., Sluys R., Schilling S., Tyler S., Artois T. Global diversity of free living flatworms (Platyhelminthes, “Turbellaria”) in freshwater // Hydrobiologia. - 2008. - 595.- P. 41 -48.

Seixas S. A., Amato J. F. R., Amato S. B. First report of *Temnocephala haswelli* (Platyhelminthes: Temnocephalida) in *Pomacea canaliculata* (Mollusca: Ampullariidae) from Brazil: description update based on specimens from the state of Rio Grande do Sul Brazil // Zoologia (Curitiba).– 2010.- 27(3).– P. 455–464.

Seixas S. A, Amato J. F. R, Amato S. B. A new species of *Temnocephala Blanchard* (Platyhelminthes, Temnocephalida) ectosymbiont on *Dilocarcinus*

*septemdentatus* (Decapoda, Trichodactylidae) from the Brazilian Amazonia // Neotropical Helminthology. – 2011.- 5.– P. 201–212.

*Seixas S. A., Amato J. F. R., Amato S. B.* A new species of *Temnocephala* (Platyhelminthes, Temnocephalida) ectosymbiont on *Neritina zebra* (Mollusca, Neritidae) from the Brazilian Amazonia // Neotropical Helminthology.- 2015.- 9(1). – P. 41-53.

*Seixas S. A., Dametto N., Périgo E.* New species of *Temnocephala* (Platyhelminthes, Temnocephalida) ectosymbiont on vulnerable species of aeglids (Crustacea, Anomura) from the Neotropical Region // Biota Neotropica. – 2018. - 18(4). – P. 1 – 11.

*Sewell K. B., Cannon L. R. G.* A scanning electron microscope study of *Craspedella* sp. from the branchial chamber of redclaw crayfish, *Cherax quadricarinatus*, from Queensland, Australia // Hydrobiologia. – 1995. - 305.- P. 151-158.

*Sewell K. B., Whittington I. D.* A light microscope study of the attachment organs and their role in locomotion of *Craspedella* sp. (Platyhelminthes: Rhabdocoela: Temnocephalidae), an ectosymbiont from the branchial chamber of *Cherax quadricarinatus* (Crustacea: Parastacidae) in Queensland, Australia // Journal of Natural History. – 1995. - 29(5). – P. 1121–1141.

*Sewell K. B., Cannon L. R. G., Blair D.* A review of *Temnohaswellia* and *Temnosewellia* (Platyhelminthes: Temnocephalida: Temnocephalidae) ectosymbionts from Australian crayfish *Euastacus* (Parastacidae) // Memoirs of the Queensland Museum. – 2006. - 52(1). – P. 199–280.

*Tavakol S., Luus-Powell W. J., Smit W. J., Baker C., Hoffman A., Halajian A.* First introduction of two Australian Temnocephalan species into Africa with an Alien Host: Double Trouble // Journal of Parasitology. – 2016. - 102(6).– P. 653–658.

*Tyler S., Schilling S., Hooge M. Bush, L. F.* (Comp.) (2006–2016) Turbellarian taxonomic database. Version 1.7. Available from: <http://turbellaria.umaine.edu>. (accessed 21 September 2016).

*Volonterio O., Ponce de Leon R.* The first ultrastructural description of the Haswell cells in Temnocephalidae (Platyhelminthes, Temnocephalida), with insights into their function // Parasitology Research. – 2004.- 92(5).– P 355–360.

*Volonterio O.* First report of the introduction of an Australian Temnocephalidan into the New World // Journal of Parasitology. – 2009.- 95(1).– P. 120–123.

*Watson N. A., Rohde K.* Ultrastructure of spermiogenesis and spermatozoa in the platyhelminths *Actinodactylella blanchardi* (Temnocephalida, Actinodactylellidae), *Didymorchis* sp. (Temnocephalida, Didymorchidae) and

*Gieysztoriu sp.* (Dalyelliida, Dalyelliidae), with implications for the phylogeny of the Rhabdocoela // *Invertebrate Reproduction and Development*. – 1995. - 27(2). – P. 145–158.

*Williams J. B.* Studies on the epidermis of Temnocephala I. Ultrastructure of the epidermis of *Temnocephala novae-zealandiae* // *Australian Journal of Zoology*. – 1975.- 23(3). - P. 321 – 331.

*Williams J. B.* Studies on the epidermis of Temnocephala II. Epidermal sensory receptors of *Temnocephala novae-zealandiae*, *Australian Journal of Zoology*. – 1977. - 25(2). - P. 187 – 191.

*Williams J. B.* Studies on the epidermis of Temnocephala. V. Further observations on the ultrastructure of the epidermis of *Temnocephala novae-zealandiae*, including notes on glycocalyx // *Australian Journal of Zoology*. – 1980.- 28.– P. 43-57.

*Williams J. B.* Classification of the Temnocephaloidea (Platyhelminthes) // *Journal of Natural History*. – 1981. - 15(2). – P. 277 - 299.

*Williams J. B.* Studies on the epidermis of Temnocephala VI. Epidermal topography of *T. novae-zealandiae* and other Australasian Temnocephalids, with notes on microvillar and coated vesicle function and the evolution of a cuticle // *Australian Journal of Zoology*. – 1982.- 30(3). – P. 375 - 390.

*Williams J. B.* The Genital system of Temnocephala. I. Ultrastructural features of the differentiating spermatid of *Temnocephala novae-zealandiae*, including notes on a possible correlation between cellular autophagy and mitochondrial function // *Australian Journal of Zoology*. – 1983.- 31(3).– P. 317–331.

*Williams J. B.* Cells in the parenchyma of Temnocephala I. A large secretory cell, with a “Honeycomb” nucleus surrounded by juxtannuclear desmosomes: a new cell type in *Temnocephala novae-zealandiae* // *Australian Journal of Zoology*. – 1984.- 32(2).– P. 207 – 218.

*Williams J. B.* Phylogenetic relationships of the Temnocephaloidea (Platyhelminthes). Advances in the biology of Turbellarians and related Platyhelminthes. Phylogenetic relationships of the Temnocephaloidea (platyhelminthes) // *Hydrobiologia*. – 1986.– 132.– P. 59 – 67.

*Williams J. B.* Cells in the parenchyma of Temnocephala (Temnocephalidae: Platyhelminthes): “Parenchymal cells” of *T. novae-zealandiae* and secretory cells of an Australian species // *International Journal for Parasitology*. – 1988.- 18(6).– P. 839–846.

*Williams J. B., Ingerfeld M.* Cells in the parenchyma of Temnocephala: Rhabdite-secreting cells of *Temnocephala novae-zealandiae* (Temnocephalidae:

Platyhelminthes) // International Journal for Parasitology. – 1988.- 18(5).– P. 651–659.

*Williams J. B.* Scanning electron microscope study of the epidermal surface of *Temnocephala geonoma* and an adherent diatom, with notes on the affinities of the Temnocephaloidea (Platyhelminthes) // New Zealand Journal of Zoology.– 1991.- 18(3).- P. 243–250.

*Williams J.B.* Unicellular adhesive secretion glands and other cells in the parenchyma of *Temnocephala novae-zealandiae* (Platyhelminthes, Temnocephaloidea): Intercell relationships and nuclear pockets // New Zealand Journal of Zoology. – 1994.- 21(2).– P. 167–178.

*Williams J. B.* Ultrastructural observations on *Temnocephala minor* (Platyhelminthes, Temnocephaloidea), including notes on endocytosis // New Zealand Journal of Zoology. – 1994. - 21(2).– P. 195–208.

*Williams J. B.* Comparative study of sperm morphology and reproductive biology of *Kronborgia* and *Temnocephala* (Platyhelminthes, Neophora): Implications for platyhelminth phylogeny // New Zealand Journal of Zoology. – 1994.- 21(2).– P. 179–194.

*Xylander W. E. R.* Ultrastructure of the lycophora larva of *Gyrocotyle urna* (Cestoda, Gyrocotylidae) // Zoomorphology. – 1987. - 107(2). – P. 88–95.

*Xylander W. E. R.* Investigations on the protonephridial system of postlarval *Gyrocotyle urna* and *Amphilina foliacea* (Cestoda) // International Journal for Parasitology. – 1992.- 22(3). – P. 287–300.

*Xylander W. E. R.* Epidermis and sensory receptors of *Temnocephala minor* (Plathelminthes, Rhabdocoela, Temnocephalida): an electron microscopic study // Zoomorphology. – 1997.- 117.- P. 147–154.

*Younossi-Hartenstein A., Jones M., Hartenstein V.* Embryonic development of the nervous system of the temnocephalid flatworm *Craspedella pedum* // The Journal of Comparative Neurology. – 2001. - 434(1). – P. 56–68.

*Younossi-Hartenstein A., Hartenstein V.* The embryonic development of the temnocephalid flatworms *Craspedella pedum* and *Diceratocephala boschmai* // Cell and Tissue Research. – 2001.- 304(2). – P. 295–310.

*Zivano A., Brusa F., Damborenea C.* Integrated morphological and ecological traits to identify *Temnocephala digitata* (Platyhelminthes, Temnocephalida) and neotype designation // Zoologischer Anzeiger.– 2020.– 287.– P. 31 – 44.

Голубев Анатолий Иванович  
Малютина Людмила Васильевна  
Сабиров Рушан Мирзович  
Порфирьев Андрей Георгиевич  
Саитов Вадим Расимович  
Сальникова Марина Михайловна

**МОРФОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ  
ГЕЛЬМИНТОВ**

Часть 7

**TEMNOCERHALIDA**

Учебное пособие