

# Морфология и жизненные циклы гельминтов

Часть 8

*Udonellida*



**КАЗАНСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**

**МОРФОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ  
ГЕЛЬМИНТОВ**

**Часть 8**

**UDONELLIDA**

**Учебное пособие**



**КАЗАНЬ**

**2024**

УДК 576.89+595.123.2(075.8)

ББК 28.083:28.6я73

М80

*Печатается по рекомендации учебно-методической комиссии  
Института фундаментальной медицины и биологии  
Казанского (Приволжского) федерального университета  
(протокол № 4 от 15 ноября 2023 г.)*

**Авторы:**

**А.И. Голубев, Л.В. Малютина, Р.М. Сабиров, В.Р. Саитов**

**Научный редактор**

доктор биологических наук, профессор **В.В. Сальников**

**Рецензент**

доктор биологических наук, профессор МГУ **Н.М. Бисерова**

**Морфология и жизненные циклы гельминтов. Часть 8. Udonellida:**

**М80** учебное пособие / А.И. Голубев, Л.В. Малютина, Р.М. Сабиров и др. – Казань: Издательство Казанского университета, 2024. – 52 с.

Учебное пособие является восьмой частью к курсам «Паразитология» и «Биоразнообразие и экология паразитов» и посвящено обзору основных черт организации, жизненных циклов и патогенного значения гельминтов человека и животных. В данной части рассматривается отряд Удонеллид (тип Plathelminthes, отряд Udonellida). Единого мнения о систематическом положении удонеллид в пределах типа Plathelminthes нет: от отряда в классе Monogenea или классе Turbellaria до самостоятельного класса Udonelloidea. Пособие позволяет лучше понять общие проблемы гельминтологии, ориентироваться в положении удонеллид в системе животного царства.

Предназначено для студентов и аспирантов биологических факультетов университетов, а также медицинских, сельскохозяйственных и педагогических вузов, учителей биологии средних учебных заведений.

Фото на 1-й стр. обложки – *Udonella* на щетинке Crustacea (из Parasitic Crustacea, 2019), на 4-й стр. – *Udonella australis* Carvajal & Sepúlveda, 2002 на теле копеподы – паразита лучеперой рыбы *Argyrosomus inodorus* (из L.L. Van As, 2019).

Рис. на 1-й стр. – *Udonella caligorum* Johnston, 1835 (из А.В. Иванова, 1952).

УДК 576.89+595.123.2(075.8)

ББК 28.083:28.6я73

© Издательство Казанского университета, 2024

## СОДЕРЖАНИЕ

1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ UDONELLIDA .....	4
2. ЧЕРТЫ ОРГАНИЗАЦИИ UDONELLIDA .....	6
2.1. Внешний вид и покровы тела .....	6
2.2. Мускулатура .....	10
2.3. Паренхима .....	12
2.4. Органы прикрепления .....	15
2.5. Пищеварительная система .....	19
2.6. Нервная система .....	22
2.7. Выделительная система .....	26
2.8. Половая система .....	30
3. ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ .....	42
4. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ УДОНЕЛЛИД .....	46
ЛИТЕРАТУРА.....	50

## 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ UDONELLIDA

Удонеллиды - своеобразная группа паразитических плоских червей, жизненный цикл которых обычно протекает при участии двух хозяев - рачков из отряда Copepoda (в основном представителей семейства Caligidae, известных как «морские блохи» - «sea lice») и морских рыб, заметное место среди которых занимают представители семейств акуло- и камбалообразных, на теле и жабрах которых эти рачки паразитируют. Тонко подмечено, что удонеллиды - это «блохи на блохах побольше» («big fleas have littler fleas») (Ching, Leighton, 1993).

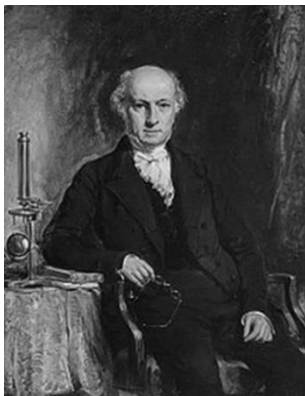
В свое время был приведен список 29 видов ракообразных и около 50 видов рыб, с которыми связаны жизненные циклы удонеллид (Корнакова, 1985а). Время от времени этот список пополняется новыми видами (Aken Ova, Laster, 1996, Carvajal, Sepulveda, 2002, Okawachi et al., 2012 и др.). Стоит отметить, что и сами удонеллиды могут быть носителями паразитов. В частности, в выделительной системе *Udonella murmanica* были найдены паразитические жгутиконосцы из рода *Gryptobia* (Фролов, Корнакова, 2001). Приведенная многоступенчатая паразитарная система является ярким примером явления, названного гиперпаразитизмом. Присутствие удонеллид отмечено во всех районах Мирового океана.

Первое описание удонеллид было сделано английским натуралистом Джорджем Джонстоном (George Johnston) в 1835 году. Червей, обнаруженных на теле веслоногих рачков *Caligus sp.*, паразитирующих на теле атлантического палтуса *Hippoglossus hippoglossus* он назвал *Udonella caligorum*, приняв их из-за характера движения за пиявок. До сих пор у специалистов нет единого мнения о систематическом положении удонеллид в типе Plathelminthes. В 1952 году А. В. Иванов выделил этих червей в самостоятельный класс. Спустя 20 лет они получили статус отряда в классе плоских ресничных червей - Turbellaria (Иванов, Мамкаев 1973). Многие зарубежные зоологи относят удонеллид к сосальщикам - многоустам (класс Monogenea), несмотря (и об этом подробно будет сказано

ниже) на отсутствие у них личинок, снабженных локомоторными ресничками, хитиновидных крючьев прикрепительного диска и существенной разницы в строении покровов и репродуктивной системы, не имеющей специализированного копулятивного аппарата.

Высказывалось также мнение о возможном родстве удонеллид с темноцефалидами (Matjasic, 1959; Nichols, 1975; Пуговкин и др., 1977).

Весомый вклад в изучение удонеллид внесла известная паразитолог нашей страны Елена Евгеньевна Корнакова. В частности, она является одним из авторов, описавших новый вид этих червей - *Udonella murmanica* Kornakova et Timopheeva, 1981.



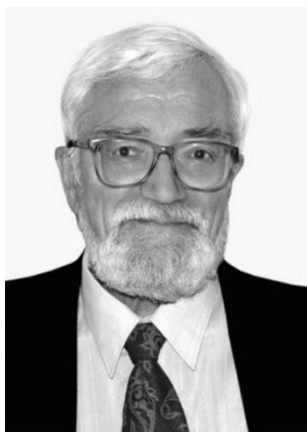
Джордж Джонстон  
(George Johnston)  
(1797 - 1855)  
(портрет Ульяма Боннара, 1849)

Шотландский врач и естествоиспытатель. Автор трудов: «История британских зоофитов», «История британских губок и литофитов», «Каталог британских непаразитических червей».



Иванов Артемий Васильевич  
(1906 - 1992)

Выдающийся зоолог-эволюционист, лауреат Ленинской премии, академик РАН и член немецкой академии естественных наук (Akademie der Naturforshen Leopoldina). Первый заведующий лаборатории эволюционной морфологии Зоологического института Российской академии наук (РАН). Первооткрыватель типа погонофор.



## Мамкаев Юрий Викторович (1933 - 2010)

Видный российский зоолог, заслуженный деятель науки Российской Федерации, доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией эволюционной морфологии Зоологического института РАН. Автор большого количества работ по морфологии беспозвоночных. Теоретик эволюционной морфологии



## Корнакова Елена Евгеньевна

Старший научный сотрудник Зоологического института РАН.

Автор книг «Осторожно: паразиты человека» (2002), «Медицинская паразитология» (2012), «Опасные соседи» (2019).

Стоит подчеркнуть, что на протяжении многих лет *Udonella caligorum* была и остается своеобразным модельным объектом у зоологов, обращающихся к изучению удонеллид. Наиболее полная общая морфология этого вида была представлена в 1952 году А. В. Ивановым (Рис. 1).

## 2. ЧЕРТЫ ОРГАНИЗАЦИИ UDONELLIDA

### 2.1. Внешний вид и покровы тела

Удонеллиды мелкие слегка уплощенные черви. Длина их обычно не превышает 3 мм. Тело большинства видов гладкое. Однако, встречаются удонеллиды, на поверхности которых присутствуют хаотично разбросанные выросты - папиллы (Рис. 2). Покровы слегка окрашены в коричневый цвет и относительно полупрозрачны.

Через них у взрослых особей можно рассмотреть глотку, а в области женского полового канала эллипсоидное яйцо с тонкой нитью - стебельком на заднем полюсе (Рис. 2). У молодых неполовозрелых червей просматриваются многочисленные фолликулы желточников и отдельные элементы выделительной системы (Рис. 1, 2).

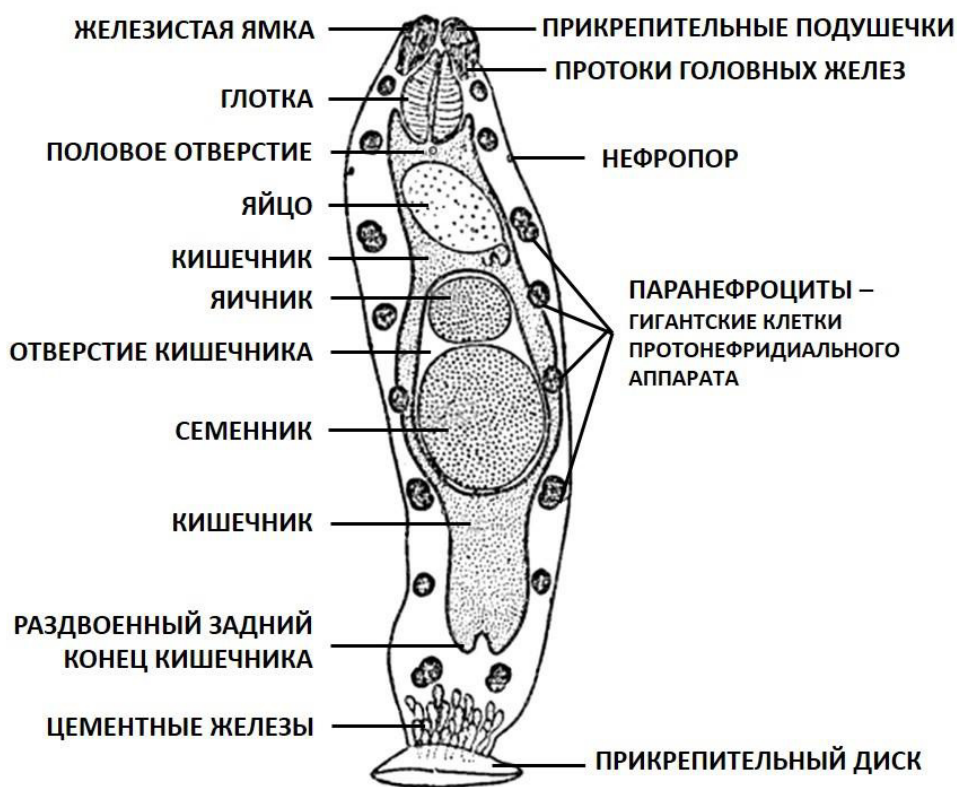


Рис. 1. *Udonella caligorum* Johnston, 1835. Общий вид и расположение основных структурных компонентов (по Иванову, 1952).

Покровы *Udonella caligorum* А. В. Иванов рассматривает как синцитиальный погруженный эпителий с небольшим количеством клеток покрытый двуслойной кутикулой (Рис. 3). Тонкий внешний слой кутикулы (субкутикулы) становится заметным только при азановом методе окрашивания.

Электронная микроскопия позволила убедиться, что покровы тела удонеллид, при описании которых использованы названия «цитоплазматическая пластинка» (Корнакова, 1983) и «тегумент» (Rohde, Watson, 1995) без упоминания о кутикуле, устроены гораздо сложнее.



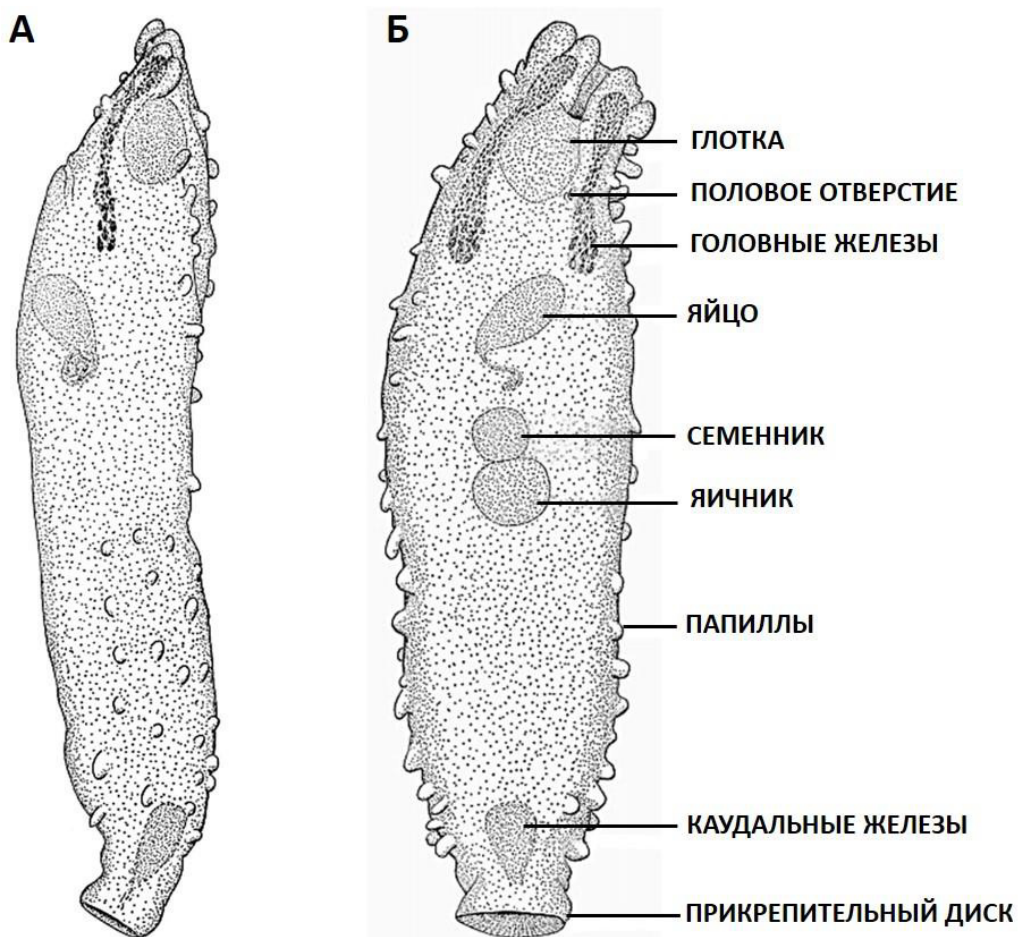


Рис. 2. *Udonella papillifera* n. sp. (по Van der Land, J., 1967) с тела капеподы *Ceratocolax euthynni* - паразита пятнистого тунца *Euthynnus alleteratus* (Гвинейский залив). А - вид с боковой стороны. Б - вид с брюшной стороны.

Оказалось, что тегумент удонеллид (а именно этот синоним стал общепринятым при описании синцитиальных покровов плоских червей) несет на своей поверхности множество микровыростов, имеющих разное строение. В расположении этих структур наблюдается определенная закономерность. В общих чертах картина выглядит следующим образом. В передней части тела червей находят место короткие, часто раздвоенные микровилли, средняя длина которых около 5 мкм (Рис. 4А). На уровне глотки и вплоть до окончания кишечника микровыросты приобретают вид тонких не ветвящихся волосков длиной до 1 мкм (Рис. 4Б).

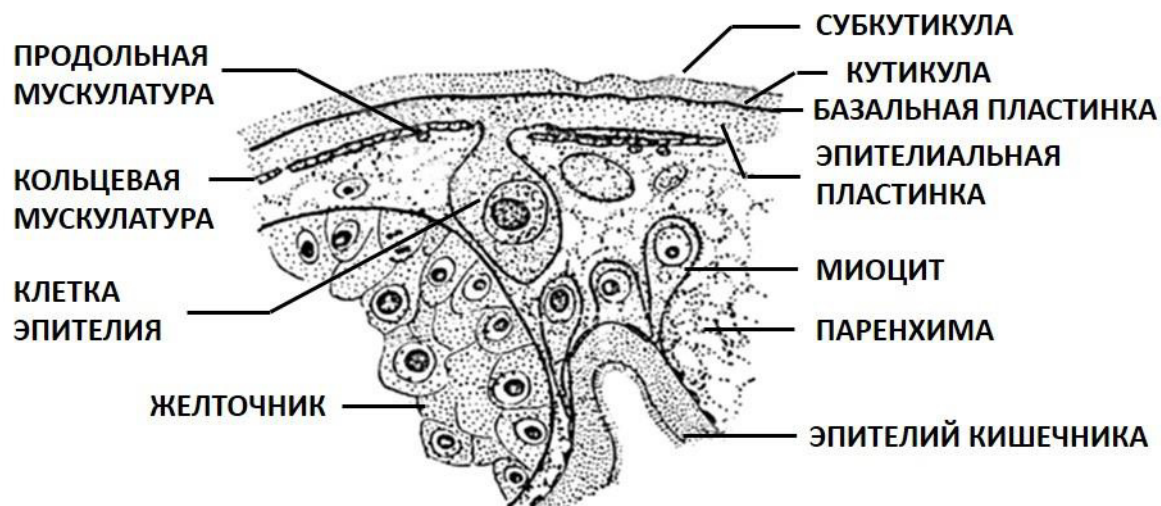


Рис. 3. Часть поперечного среза поверхностного слоя тела *Udonella caligorum* (по Иванову, 1952) (x 780).

В задней области тела тегумент снабжен многочисленными глубокими, обычно ветвящимися, складками, заполненными электронноплотным материалом (Рис. 4В). Возле прикрепительного диска покров удонеллид заметно утолщается за счет мощных лопатовидных выростов, поверхность которых усеяна ветвящимися микроворсинками (Рис. 4Г). Тегумент подстилается базальной пластинкой, под которой находится фибриллярная прослойка, отделяющая покров тела червей от мускулатуры.

Клетки, формирующие тегумент - цитоны, погружены под базальную пластинку, будучи связанными с синцитиальным слоем одним или двумя тонкими отростками. Цитоплазма клеток не отличается высокой секреторной активностью. Подмечено, что митохондрии цитонов крупнее митохондрий цитоплазматического слоя тегумента (Корнакова. 1983).

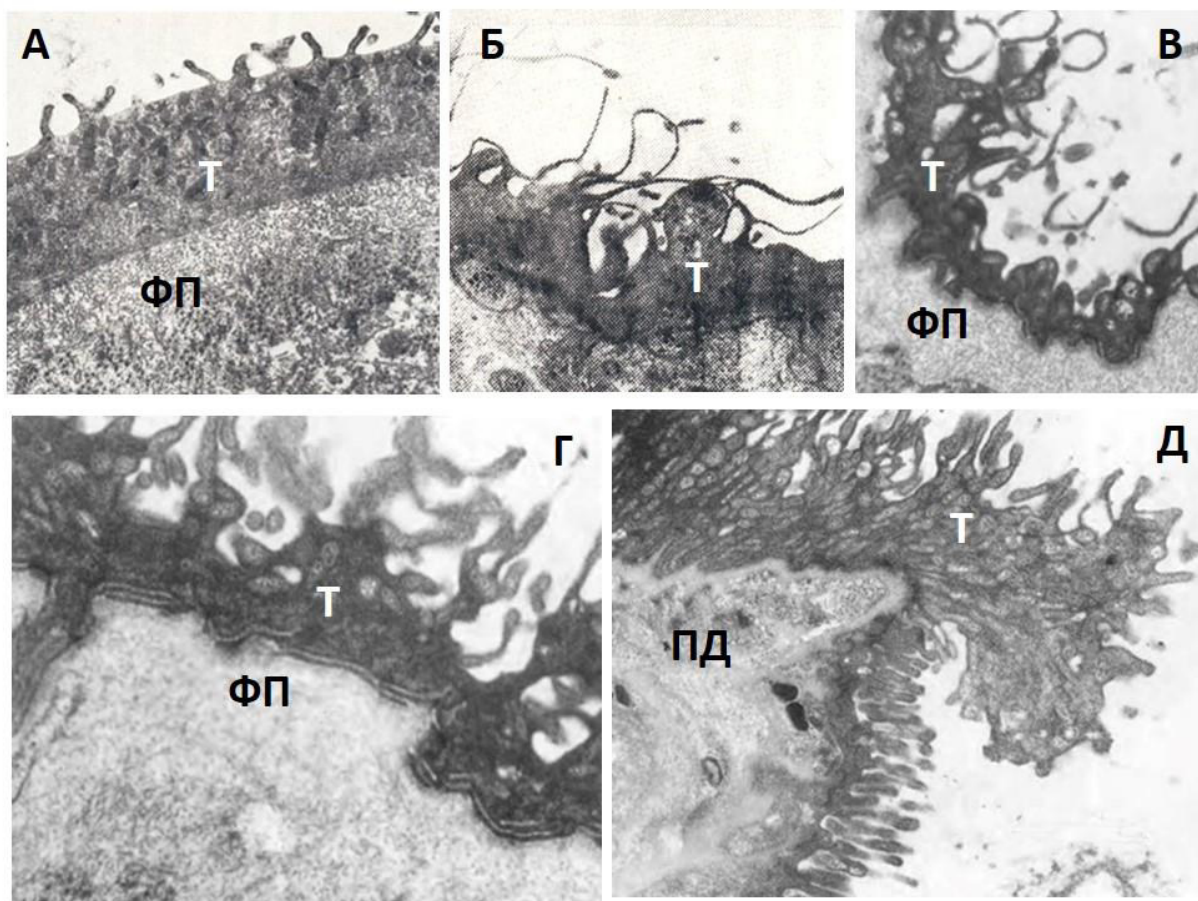


Рис. 4. Строение тегумента удонеллид. Участки тегумента *Udonella turmanica* в передней части тела (А), на уровне глотки и кишечника (Б) (Корнакова, 1983). Участки тегумента *Udonella caligorum*: В, Г - задней части тела, Д - на стыке тегументов тела и прикрепительного диска (Rohde, Watson, 1995).

Условные обозначения: ПД - прикрепительный диск, Т - тегумент, ФП - фибриллярная пластинка.

## 2.2. Мускулатура

В сравнении со свободноживущими плоскими червями кожно-мышечный мешок удонеллид развит слабо. Он образован тремя слоями мускулатуры - наружным кольцевым, средним диагональным и внутренним продольным. Первый из этих слоев состоит из самых тонких, расположенных в один ряд волокон. Самыми толстыми являются продольные мышечные волокна. На срезах, окрашенных кармином, строение мускулатуры кожно-мышечного мешка напоминает картины художников - авангардистов (Рис. 5Б).

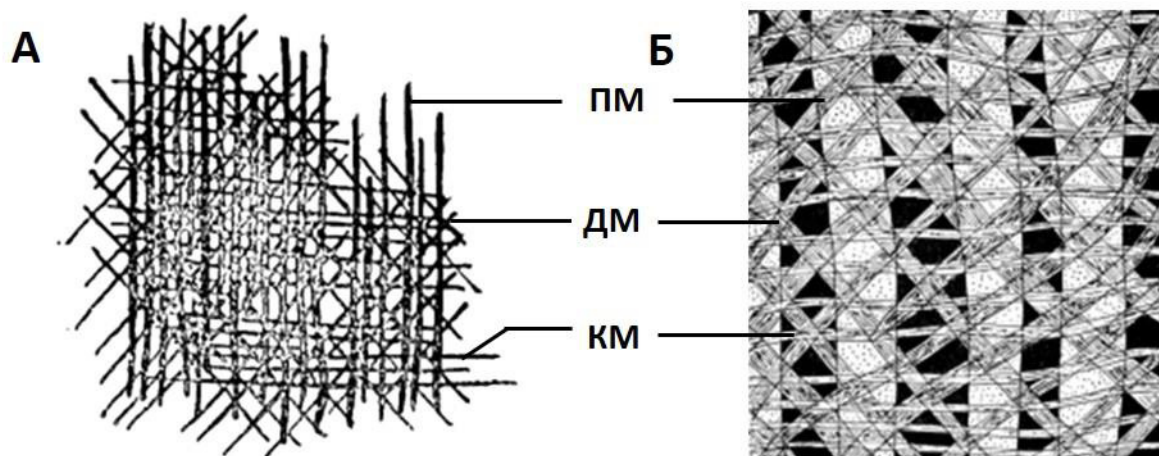


Рис. 5. Мускулатура кожно-мышечного мешка удонеллид. А - *Udonella caligorum* (по Иванову, 1952), Б - *Udonella popillifera* (по Van der Land, 1967).

Условные обозначения: ДМ - диагональные мышечные волокна, КМ - кольцевые мышечные волокна, ПМ - продольные мышечные волокна.

Мускулатура, погруженная в паренхиму, представлена небольшим количеством дорсовентральных волокон, которые наиболее хорошо развиты в средней части тела, где они проходят по бокам от яичника и семенника, между ними и, охватывающим их, кишечником. Высокая концентрация мышечных волокон наблюдается в области прикрепительных подушечек (Рис. 8) и в непосредственной близости от полового отверстия.

Наибольшую плотность и разнообразие получает мускулатура, окружающая, семяизвергательный канал и область соединения семяизвергательного и женского половых каналов. Помимо кольцевой и продольной мускулатуры, здесь присутствуют пучки мышечных волокон, проходящих под углом к продольной оси половой системы (Рис. 6 Б, В). Атриум окружен мощной продольной мускулатурой, связанной с продольными мышцами кожно - мышечного мешка (Рис. 6 А). Все говорит о том (и об этом будет сказано ниже), что дистальные участки половой системы удонеллид принимают самое активное участие, как в транспорте мужских половых клеток, так и в процессе взаимного спаривания.

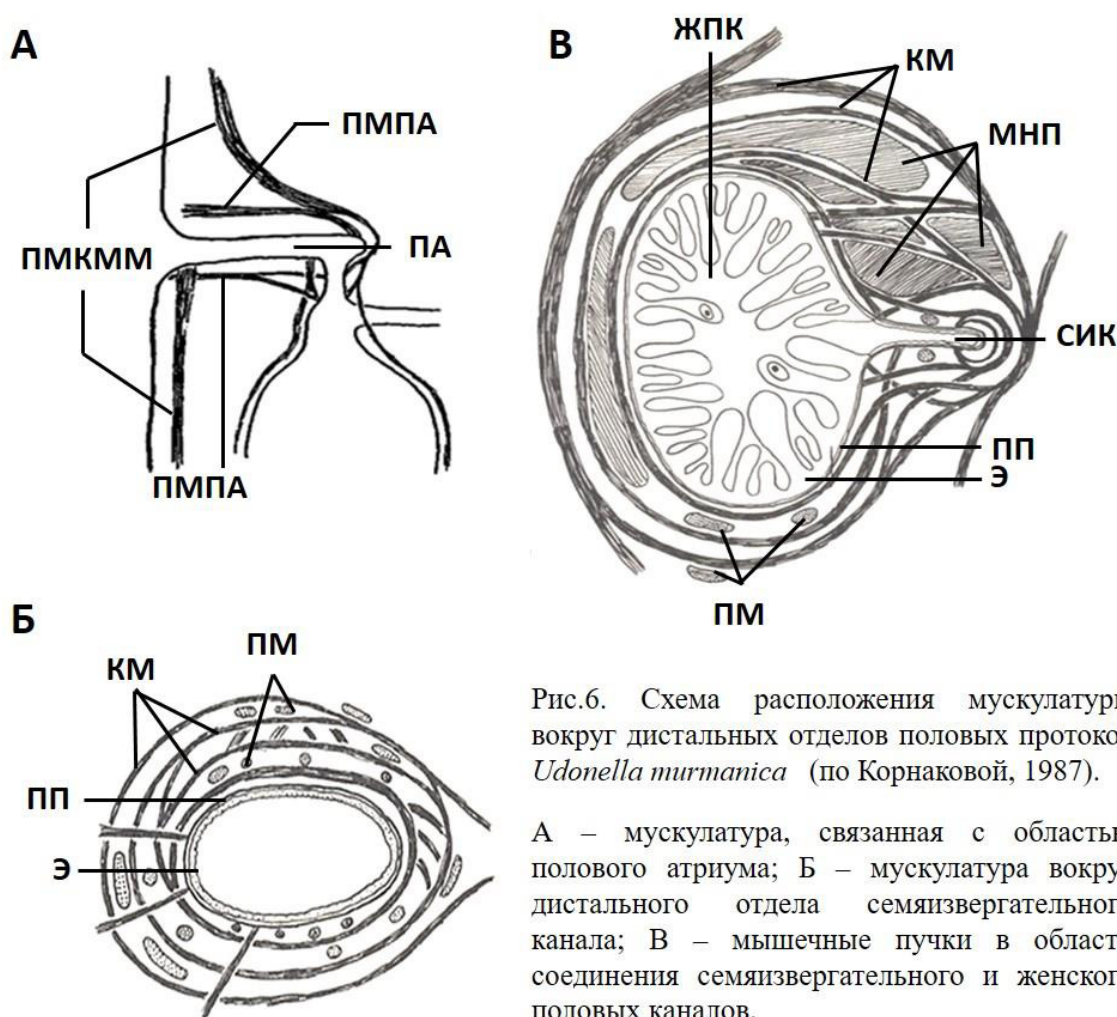


Рис.6. Схема расположения мускулатуры вокруг дистальных отделов половых протоков *Udonella murmanica* (по Корнаковой, 1987).

А – мускулатура, связанная с областью полового атриума; Б – мускулатура вокруг дистального отдела семяизвергательного канала; В – мышечные пучки в области соединения семяизвергательного и женского половых каналов.

Условные обозначения: ЖПК - женский половой канал, KM - кольцевая мускулатура, МНП - пучки мускулатуры, расположенные под углом к продольной оси половой системы, ПА - половой атриум, ПМ - продольная мускулатура, ПМКММ - продольная мускулатура кожно-мышечного мешка, ПМПА - продольная мускулатура полового атриума, ПО - половое отверстие, ПП - пограничная пластинка, СИК - семяизвергательный канал, Э - эпителий.

### 2.3. Перенхима

Паренхима удонеллид представлена рыхлой массой клеток, разделенных прослойками межклеточного вещества. В разных участках тела структурные компоненты могут быть развиты не одинаково, но общий принцип строения этой ткани остается постоянным. Знакомство с паренхимой *Udonella murmanica* позволило выделить в ней три типа клеток (Корнакова, 1989). Клетки первого типа, варьирующие по форме и размерам, встречаются по всему телу, за

исключением участка перед прикрепительным диском. Форма клеток изменяется от округлой до удлинено - веретеновидной. Часто такие клетки имеют 2-3 отростка, которые, в свою очередь, проникая в межклеточные пространства, ветвятся на еще более тонкие веточки (Рис. 7).

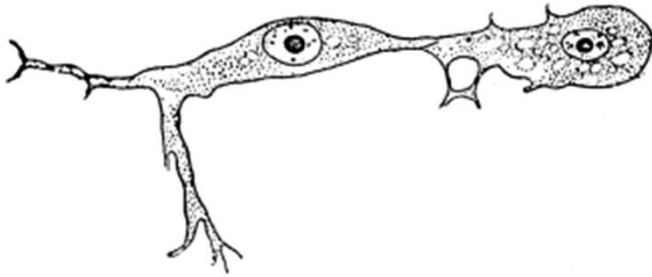


Рис. 7. Клетки паренхимы *Udonella caligorum* (по Иванову, 1952).

Клетки первого типа, лежащие по периферии тела, достигают до 40 мкм в диаметре. Размер их ядер около 7 мкм. Расположенные среди клеток других органов они не превышают в диаметре 3 мкм, при величине ядер менее 1 мкм. Цитоплазма клеток первого типа обладает хорошо развитым синтетическим аппаратом.

Клетки второго типа редки и встречаются в основном в средней части тела червей. Характерной особенностью их является крупное ядро (5-6 мкм), окруженное узким слоем цитоплазмы. Диаметр клеток около 8 мкм. Синтетический аппарат развит слабо. С этим типом клеток у *Udonella murmanica* связано образование крупных схизоцельных полостей.

Клетки паренхимы третьего типа приурочены к заднему участку тела удонеллиды, занимая место между концом кишечника и началом прикрепительного диска. На светооптическом уровне границы самих клеток не видны, различимы лишь их ядра.

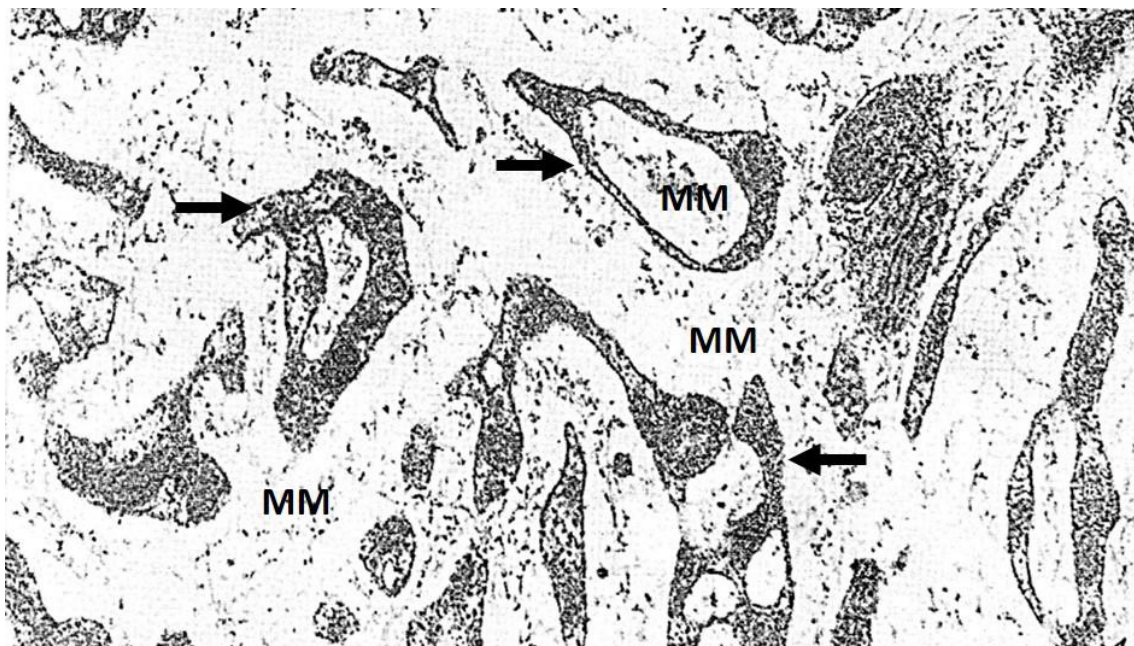


Рис. 8. Задний участок тела *Udonella turmanica*. Стрелками указаны отростки клеток третьего типа в межклеточном матриксе. Ув. 15 000 (по Корнаковой, 1989).

Условные обозначения: MM - межклеточный матрикс.

Электронный микроскоп дает возможность увидеть, что клетки паренхимы здесь дают огромное количество отростков, часто образующих кольцевые полости, так что в межклеточном матриксе, который получает в этой области мощное развитие, формируется сплошной лабиринт (Рис. 8). Цитоплазма клеток имеет повышенную электронную плотность, синтетический аппарат ее выражен слабо.

Во всех выделенных типах клеток не отмечено присутствия гликогена. Изредка в их цитоплазме обнаруживались включения липидов.

Одна из своеобразных особенностей паренхимы удонеллид проявляется в возможности формировании ею синцитиальных образований. У *Udonella caligorum* они были обнаружены в задней части тела (Иванов, 1952), а у *Udonella turmanica* на пространстве от проксимального конца глотки до задней части кишечника. В составе таких синцитиев отмечено до 16 ядер (Корнакова, 1989).

## 2.4. Органы прикрепления

Перемещаясь по телу своих хозяев, удонеллиды попеременно используют свои прикрепительные органы - пару передних прикрепительных ямок и задний конец тела, который одни авторы называют присоской, другие - прикрепительным диском. Железистые прикрепительные ямки имеют правильную овальную форму. Расположены они по бокам ротового отверстия. Края ямок снабжены мелкими выступающими сосочками. Количество сосочков варьирует: у *Udonella caligorum* их 9 - 10 (Иванов, 1952), а у *Udonella australis* визуально выявляется 4 пары (Рис. 9 Б) (Carvajal, Sepulveda, 2002). Дно ямок выстлано тонкими, плотно прижатыми друг к другу, протоками грушевидных одноклеточных головных желез, грозди которых занимают значительное пространство по бокам глотки. В совокупности эта выстилка напоминает высокий цилиндрический эпителий (Рис. 9А).

Центральная часть выстилки образует крупный выступ, названный прикрепительной подушечкой. К стенкам прикрепительных ямок крепятся мощные пучки мышц ретракторов и протракторов. Других специализированных мышц здесь нет. Это может говорить о том, что ямки на переднем конце тела удонеллид не являются присосками, а представляют собой хорошо выраженные железистые образования.

При сокращении мышц-протракторов ямки выворачиваются наружу, а прикрепительные подушечки за счет секрета головных желез становятся способными приклеиваться к субстрату.

В отличие от моногеней, задний прикрепительный орган удонеллид занимает терминальное положение, являясь естественным продолжением тела червей (Рис. 10 А).

Поверхность прикрепления структурно не однородна. В одних участках она состоит из плотно прижатых одна к другой коротких микровиллей (Рис. 10



Б), в других имеются ветвящиеся выросты тегумента, плотно связанные друг с другом своими расширенными основаниям (Рис. 10 В, указаны стрелками).

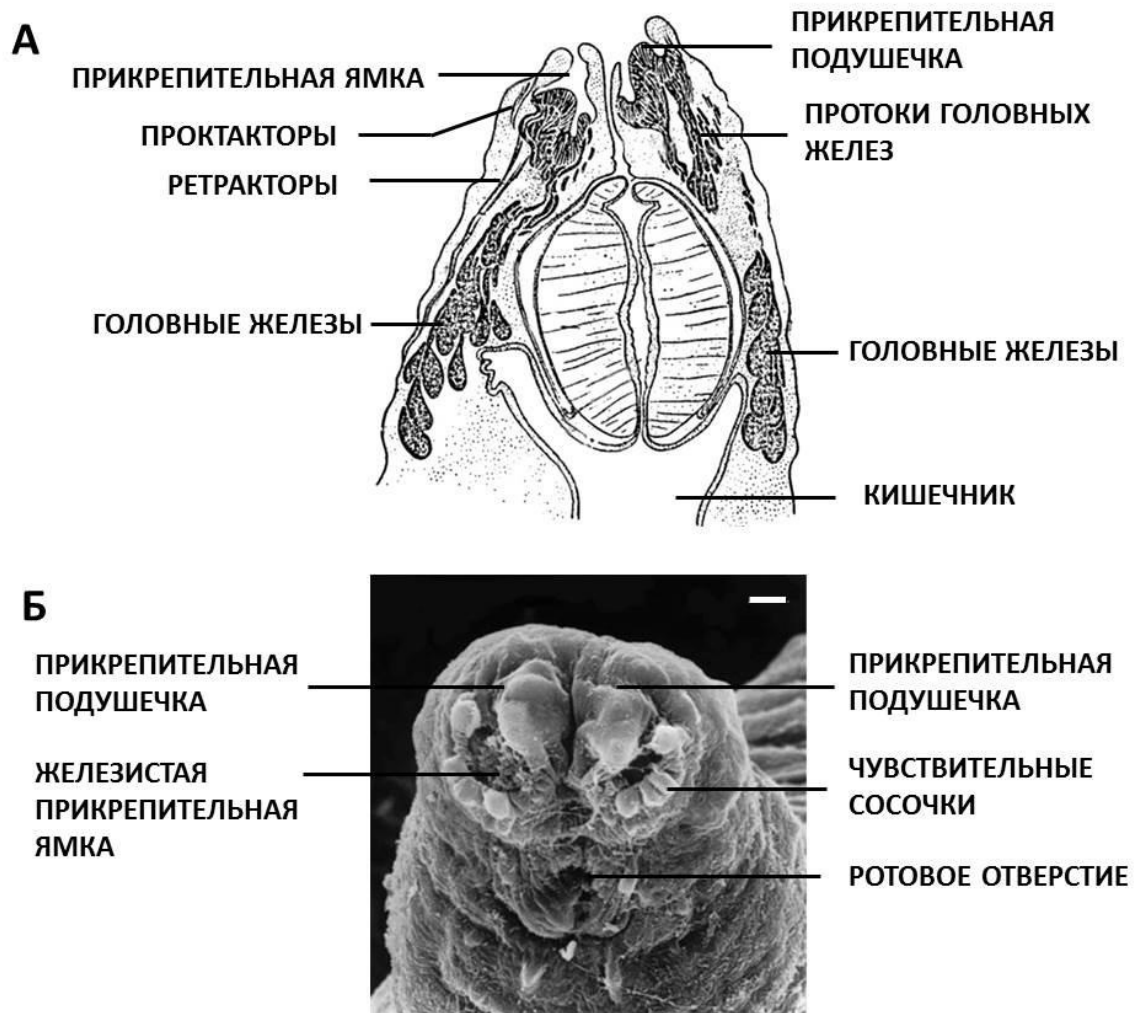


Рис. 9. Прикрепительный аппарат головного отдела удонеллид. А - фронтальный срез переднего конца тела *Udonella caligorum* (по Иванову, 1952); Б - микрофотография головной части тела *Udonella australis n. sp.* (шкала 10 мкм) (по Carvajal, Sepulveda, 2002).

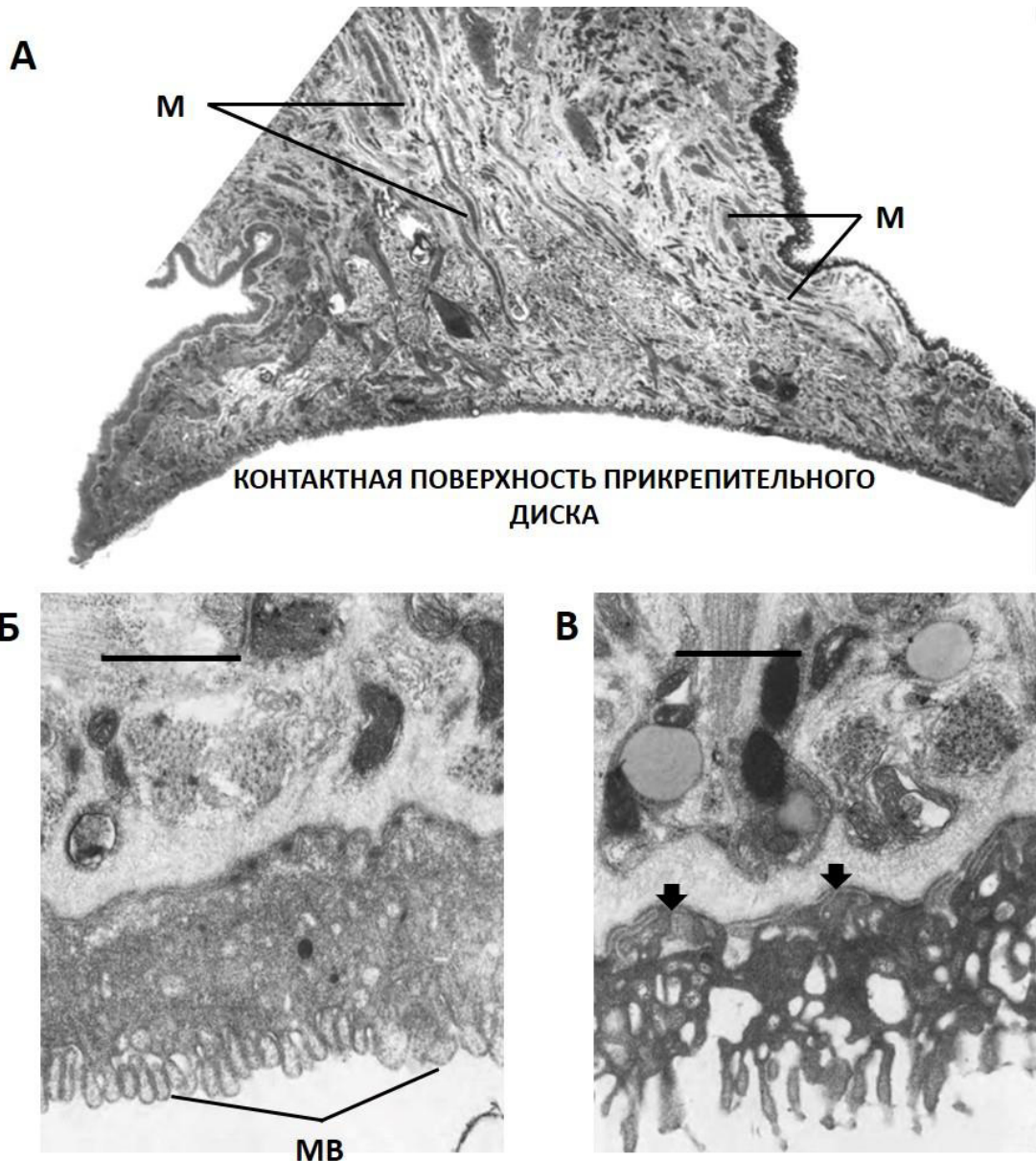


Рис. 10. Строение прикрепительного диска *Udonella caligorum* (по Rohde, Watson, 1995). А - продольный срез заднего конца тела в районе прикрепительного диска; Б, В - строение различных участков адгезивной поверхности прикрепительного диска Шкала 1 мкм.

Условные обозначения: М - мускулатура, МВ - микровилли.

По всей вероятности, наиболее важными в функциональном отношении являются участки контактной поверхности прикрепительного диска с относительно длинными микровиллиями, между которыми открываются

протоки двух типов секреторных желез, отличающихся по плотности и величине эозинофильных гранул. Одни из них (СГ1) имеют сравнительно небольшие размеры и заполнены материалом с высокой электронной плотностью, другие (СГ2) - более крупные, содержат менее плотный и, судя по электроннограммам, более рыхлый секреторный материал (Рис. 11).

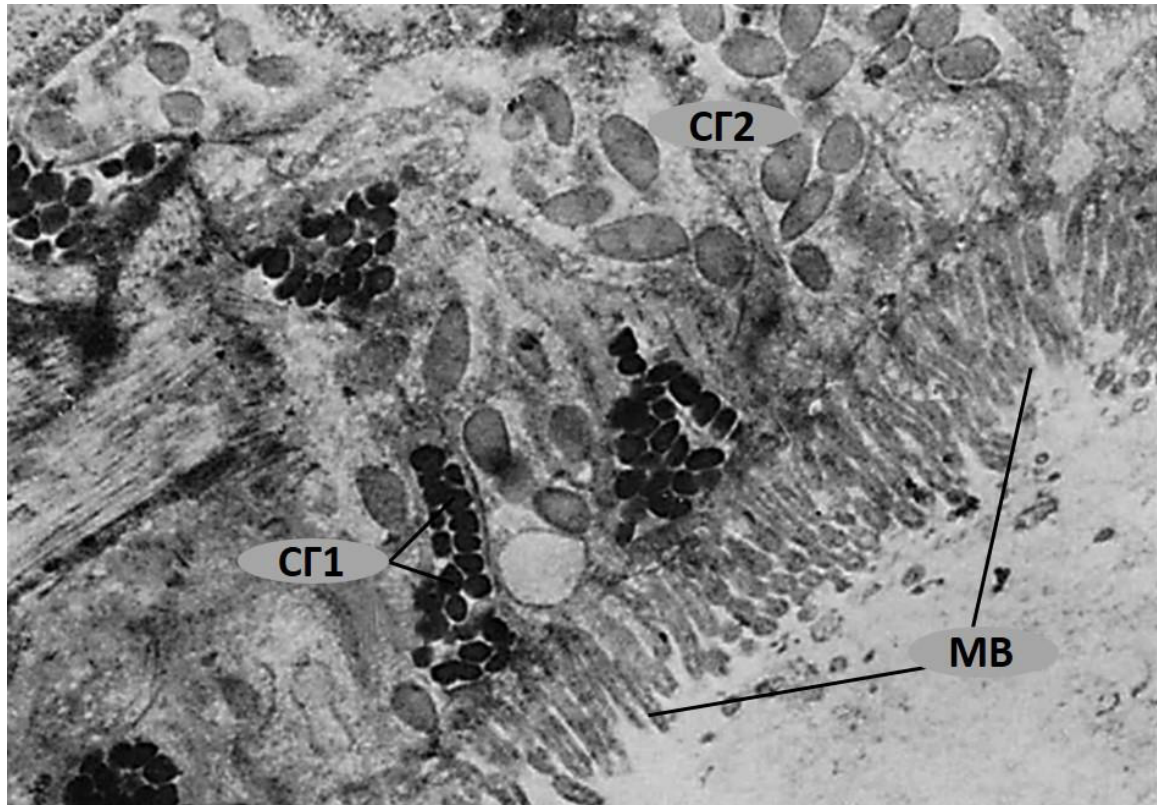


Рис. 11. Участок контактной поверхности прикрепительного диска *Udonella caligorum* с протоками двух типов адгезивных желез (по Nichols, 1975) Ув. 19 500.

Условные обозначения: МВ - микровилли, СГ1 и СГ2 - секреторные гранулы.

Мышечных волокон в заднем прикрепительном органе крайне мало. И уже одно это говорит о том, что быть присоской, ему просто не хватает мускулатуры. Фиксация (прикрепление) на субстрате удонеллидами, по всей вероятности, достигается за счет клейкого материала секреторных желез, которые открываются своими протоками на контактную поверхность диска.

Название «прикрепительный диск» для заднего конца тела удонеллид является, по всем признакам, наиболее оправданным.

## 2.5. Пищеварительная система

Наиболее известны описания пищеварительной системы двух видов удонеллид: *Udonella caligorum* (Иванов, 1952) и *Udonella murmanica* (Корнакова, 1985).

Пищеварительная система удонеллид состоит из глотки, пищевода и кишки. Щелевидное или почти треугольное ротовое отверстие, расположенное субтерминально, продолжается в глоточный карман, который у разных видов имеет не одинаковую длину. Так у *Udonella caligorum* он значительно короче, чем у *Udonella murmanica*. Просвет глоточного кармана выстлан синцитиальным погруженным эпителием. Мускулатуры в стенке глоточного кармана обнаружено не было. Пучки мускулатуры (мышцы-протракторы), обеспечивающие работу глотки, располагаются по ее периферии, доходя от ротового отверстия до средней и проксимальной части глоточного кармана, а также и средней части самой глотки (Рис. 13).

Стенки глотки удонеллид сильно утолщены. Такие глотки у червей принято называть массивными. Набор структурных компонентов глотки достаточно богат (Рис. 12,13). Здесь нашли свое место многочисленные одноклеточные железы (ЖГ), протоки которых (ПГЖ) тянутся вдоль глоточного канала (ГКА), где расширяясь, образуют крупные железистые резервуары (ЖР), клетки глоточной паренхимы (К1), погруженные клетки эпителия глоточного канала (К2), клетки кольцевой мускулатуры (КМ) и, наконец, глоточные нервы (Н). Передний край глотки образует кольцевидную складку - глоточную губу (ГГ), способную отгибаться наружу при выдвигании глотки через ротовое отверстие.

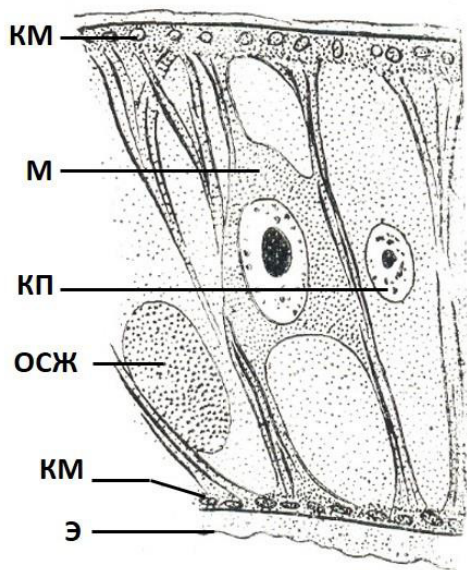


Рис. 12. Схема строения участка стенки глотки *Udonella caligorum* (поперечный срез) (по Иванову, 1952).

Условные обозначения: КМ - кольцевая мускулатура, КП - клетка паренхимы, М - миоцит, ОСЖ - одноклеточная секреторная железа, Э - эпителий.

Коротким пищеводом глотка связана с замкнутым кишечником (Рис. 13). В передней и задней частях он имеет вид трубки, стенки которой лишены дивертикулов. В своей средней части кишечник имеет крупное отверстие, в котором размещаются органы генитального комплекса. Вдоль стенок кишечника проходят немногочисленные мышечные волокна.

Эпителий кишечника (гастродермис) - это синцитий, состоящий из небольшого количества клеток с погруженными в окружающую паренхиму ядродержащими участками. Присутствия секреторных гранул и пищеварительных вакуолей в гастродермисе не обнаружено. Высказано предположение, что типичного для моногеней внутриклеточного пищеварения у удонеллид нет и, в целом, кишка этих червей выглядит всасывающей структурой. Переваривание пищи, по всей вероятности, целиком совершается в полости кишечника (Иванов, 1952; Корнакова, 1985).

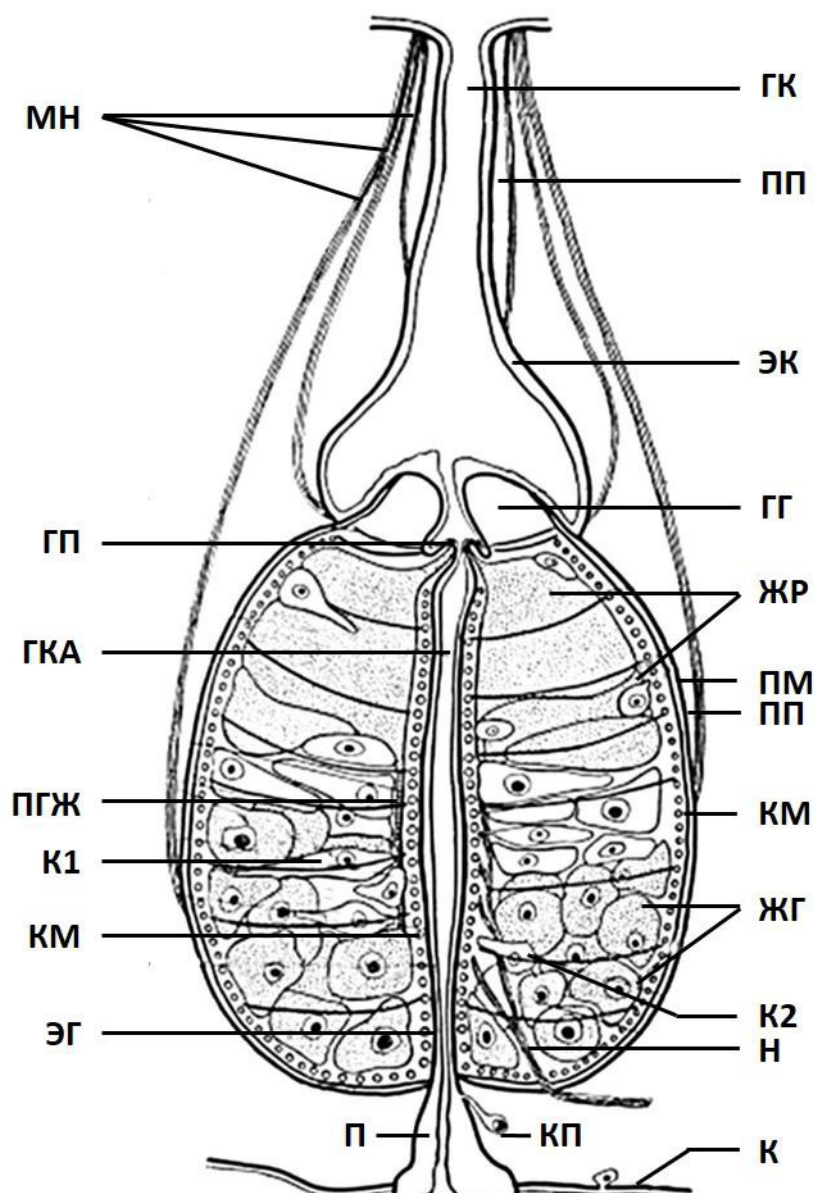


Рис. 13. Схема строения глотки *Udonella turmanica* (по Корнаковой, 1985).

Условные обозначения автора публикации: ГК - глоточный карман, МН - мышцы-протракторы глотки, ПП - пограничная пластинка, ЭК - эпителий глоточного кармана, ГГ - глоточная губа, ГП - глоточные папиллы, ЖР - железистые резервуары, ГКА - глоточный канал, ПМ - продольные мышцы, ПГЖ - протоки глоточных желез, К1 - клетки глоточной паренхимы, КМ - кольцевые мышцы, ЖГ - железы глотки, ЭГ - эпителий глоточного канала, К2 - погруженная клетка синцитиального эпителия глоточного канала, Н - глоточные нервы, П - пищевод, КП - погруженная клетка пищевода, К - кишка.

Пищей удонеллид является слизь, выделяемая рыбами, и остатки пищевого рациона копепод, который, в основном, состоит из обрывков эпителия тех же представителей позвоночных. Вероятен и прямой способ питания

удонеллид частичками кожи рыб. В пользу этого, в частности, говорят маргинальное расположение червей на теле копепод (что позволяет им самостоятельно дотянуться до тела хозяев ветвистоусых рачков) и описание присутствия меланина, который является преобладающим компонентом в коже рыб, в глотке *Udonella myliobati* (Olivier et al., 2000).

## 2.6. Нервная система

Первое краткое описание нервной системы удонеллид с использованием обычных гистологических методов анализа было сделано А. В. Ивановым (1952) на примере *Udonella caligorum*.

Было отмечено, что головной мозг червя, вытянутый в поперечном направлении, расположен над глоткой. В составе мозга показано присутствие двух типов клеток - мелких и крупных. В отличие от мелких нейронов, крупные клетки отличаются ясностью границ и более плотной цитоплазмой. Кроме этого дано краткое описание пары вентролатеральных стволов, связанных на заднем конце тела широкой волокнистой комиссурой (Рис.14).

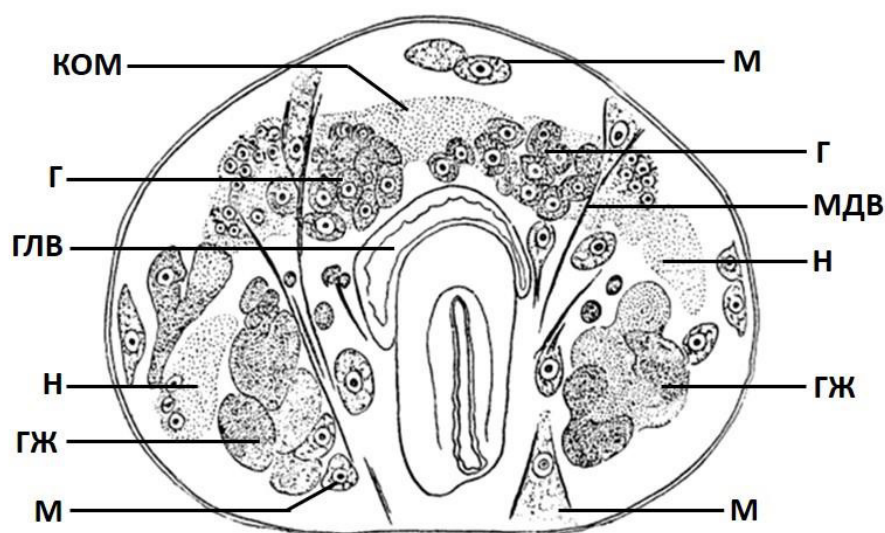


Рис. 14. Поперечный срез головного отдела *Udonella caligorum* (по Иванову, 1952) (x 530).

Условные обозначения, предложенные автором: Г - ганглиозные клетки, ГАВ - глоточное влагиалище, ГЖ - головные железы, КОМ - нервная комиссура, МДВ - дорсовентральное мышечное волокно, МИ - миоцит, Н - нервный ствол.

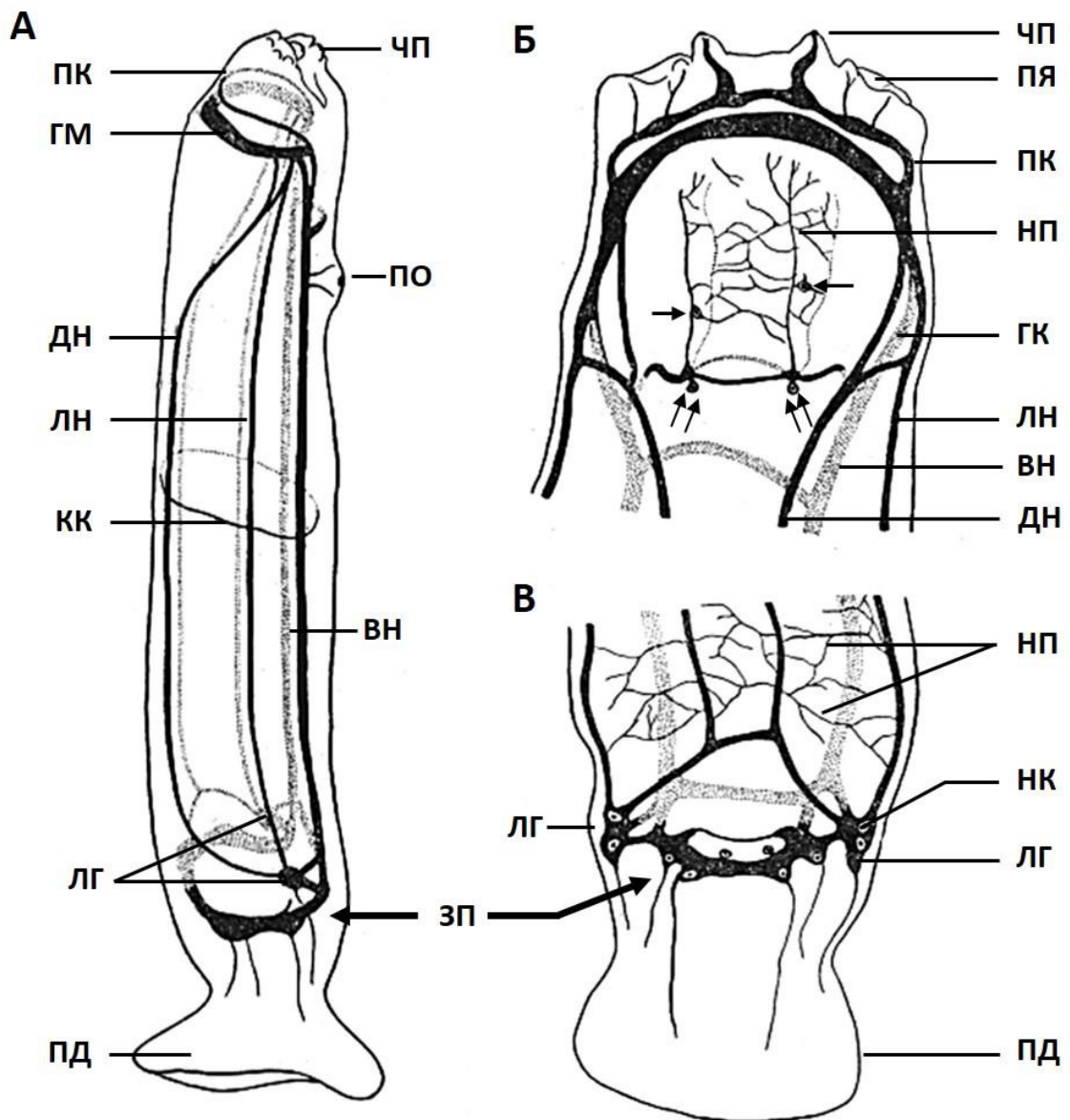


Рис. 15. Схема строения нервной системы *Udonella caligorum* (по Пуговкин, Миничев, Тимофеева, 1977). Условные обозначения авторов публикации: А - общий вид, Б - передний отдел, В - задний отдел.

Условные обозначения: ВН - вентральный ствол, ГК - глоточная комиссура, ГМ - головной мозг, ДН - дорсальный ствол, ЗМ - «задний мозг», КК - кольцевая комиссура, ЛГ - латеральный ганглий, ЛН -латеральный ствол, НК - нервная клетка, НП -нервный плексус, ПД - прикрепительный диск, ПК - предмозговая комиссура, ПО - половое отверстие, ПЯ - передняя прикрепительная ямка, ЧП - чувствительная папилла.

Более полное описание нервной системы *Udonella caligorum* с использованием гистохимического метода, позволяющим обнаружить



холинэстеразу, появилось в литературе, спустя 25 лет (Пуговкин, Миничев, Тимофеева, 1977). По вновь полученным данным нервная система *Udonella caligorum* предстала состоящей из головного мозга, предмозговой комиссуры, трех пар продольных стволов, связанных комиссурами, и диффузным нервным плексусом (Рис. 15).

Головной мозг располагается очень близко от переднего конца тела. От латеральных участков мозга берут начало тонкая предмозговая комиссура и продольные нервные стволы. Предмозговая комиссура проходит параллельно мозгу и имеет несколько утолщений. От неё к чувствительным папиллам головы тянутся два хорошо выраженных нерва и 2-3 тонких веточки, иннервирующие прикрепительные ямки (Рис. 15Б).

Из трех пар продольных нервных стволов наиболее мощными являются вентральные стволы. Дорсальные стволы проходят вдоль медианной области спины. В переднем отделе тела они изгибаются в вентральном направлении и самостоятельными корешками объединяются с мозгом и латеральными стволами (Рис. 15А).

Вентральные стволы иннервируют глотку и передний отдел полового аппарата. Отходя от внутренних корешков вентральных стволов, глоточные нервы объединяются друг с другом, образуя при этом замкнутое кольцо вокруг заднего отдела глотки. В области перехода нервов в окологлоточное кольцо располагаются 2 пары нервных клеток, одна пара из которых находится в толще нерва, а другая пара униполярных нейронов как бы подвешена к нему (Рис. 15Б, обозначены парами стрелок). За счет ветвления двух пар тонких вентральных и дорсальных нервов, идущих из окологлоточного кольца к переднему концу тела, в стенке глотки формируется нервный плексус, в котором было отмечено присутствие (помимо первых двух) еще одной пары нейронов (Рис. 15Б). Весь глоточный отдел нервной системы, таким образом, включает в себя три пары нервных клеток.

Сразу же позади глотки вентральные нервные стволы объединяются нервной комиссурой, а несколько далее посылают парные нервы в область полового отверстия.

На некотором расстоянии от заднего прикрепительного диска продольные нервные стволы вливаются в сложную систему поперечных и полукольцевых комиссур, обеспечивающих иннервацию заднего отдела тела. Одна из полукольцевых комиссур из-за значительной толщины условно была названа задним мозгом (Рис. 15В). Часть коротких комиссур вливаются в структуры, получившие название латеральных ганглиев. Они заполнены клетками, которые связаны с латеральными нервными стволами. Весь этот сложный комплекс нервных образований окружает задний отдел кишечника червей.

Задний мозг имеет неправильное очертание из-за наличия у него передних и задних конусовидных утолщений, содержащих тела униполярных нервных клеток диаметром 15-20 мкм. Пара подобных нейронов располагается также и в каждом из латеральных ганглиев. В заднем направлении из этой области тянутся четыре пары тонких нервов - три из конусовидных вздутий заднего мозга и одна пара от латеральных ганглиев. (Рис. 15В). Отмечено, что, утончаясь, эти нервы исчезают в задней области тела, не достигая прикрепительного органа.

Характерной чертой нервной системы *Udonella caligorum* является мощное развитие нервного плексуса. Подмечено, что волокна плексуса образуют в некоторых участках более густые сплетения, однако эти сгущения непостоянны и могут отсутствовать у отдельных особей. На уровне переднего отдела семенника, из нервного сплетения дифференцируются связки, которые, соединяясь друг с другом, формируют кольцевую комиссуру. Эта комиссура имела у всех изученных взрослых особей. У только что вылупившихся из яиц молодых неполовозрелых особей кольцевая комиссура не обнаружена, что может свидетельствовать о ее вторичном формировании в онтогенезе из недифференцированного нервного плексуса (Пуговкин, Миничев,

Тимофеева, 1977). По мнению авторов, изучение нервного аппарата *Udonella caligorum* подтверждает выводы А. В. Иванова (1952) о близости удонеллид с *Neorhabdocoela* и *Temnocephalida*, и невозможности включения их в состав *Monogenea*, у которых в нервном аппарате отсутствуют (за исключением резко специализированных форм) упорядоченные кольцевые комиссуры, придающих нервному аппарату вид типичного ортогона (Котикова, 1971).

## 2.7. Выделительная система

Подробное описание выделительной системы удонеллид было сделано А. В. Ивановым в работе «Строение *Udonella caligorum* Johnston, 1935, и положение *Udonellidae* в системе плоских червей» (1952).

Выделительный аппарат *Udonella caligorum* имеет типичное для плоских червей протонефридиальное строение. Он представлен двумя парами боковых стволов, многочисленные ветви которых заканчиваются клетками мерцательного пламени, парой мочевых пузырьков, через которые продольные стволы открываются наружу, и одиннадцатью парами гигантских клеток (диаметром 45-80 мкм), называемых паранефроцитами (Рис. 16). Выделительные клетки - паранефроциты хорошо выявляются при гистохимической обработке. Они имеют цианофильную цитоплазму и эозинофильное ядро (Nichols, 1975).

Диаметр мочевых пузырьков, стенки которых образованы всего лишь двумя клетками, достигает у взрослых особей 70 мкм. Внутренняя поверхность их лишена ресничек. Снаружи к пузырькам прилегают 2-3 мышечные клетки. С внешней средой через короткие воронковидные протоки, которые были отмечены у живых червей (Быховский, 1937), пузырьки связаны нефропорами, лишенными специализированной мускулатуры (Рис. 16 Г).

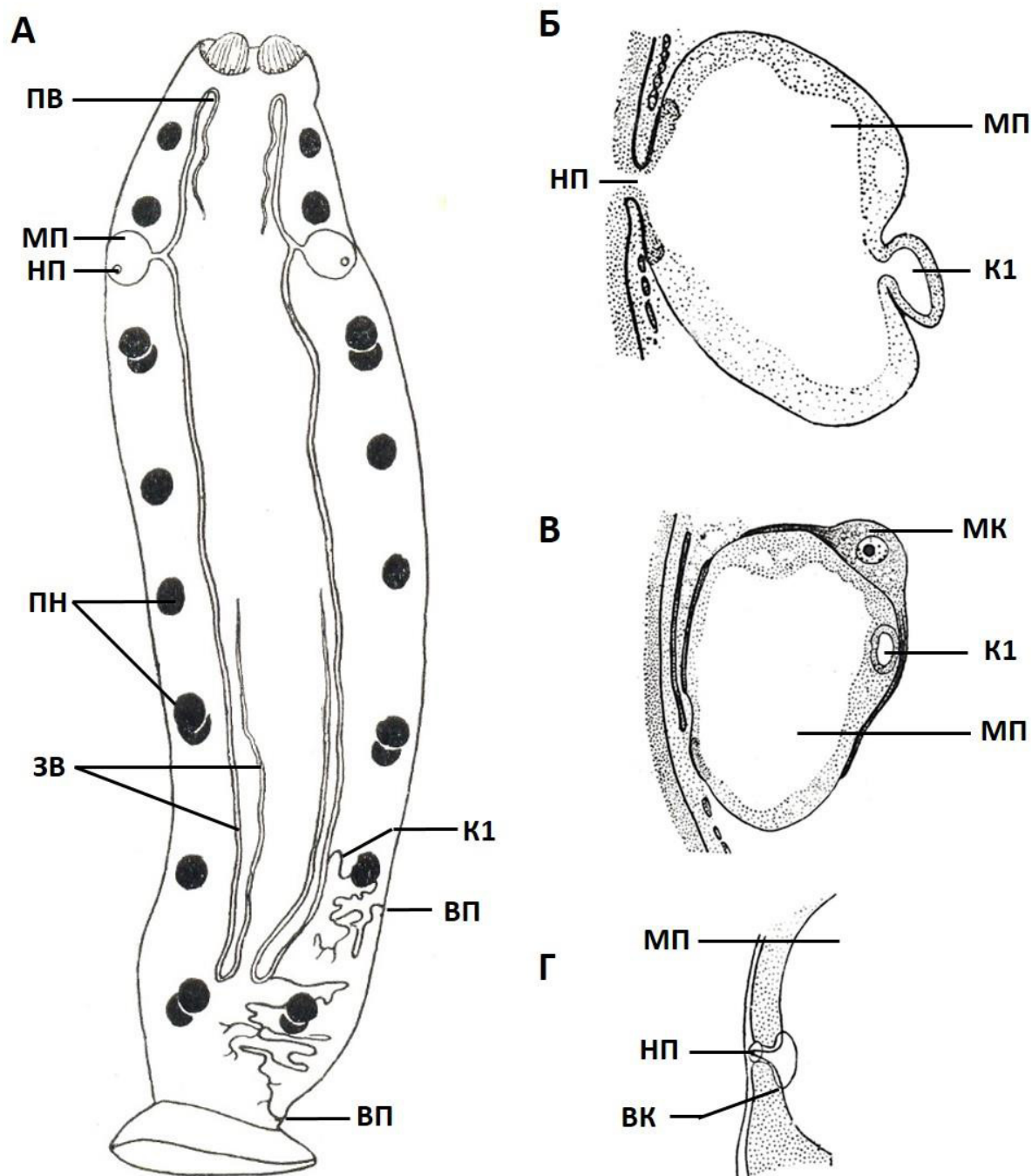


Рис. 16. Органы выделительной системы *Udonella caligorum* (по Иванову, 1952). А - схема строения нефридиальной системы; Б, В - мочевые пузырьки, Г - связь мочевого пузырька с внешней средой.

Условные обозначения: МП - мочевой пузырек, НП - нефропор, ВК - воронковидный канал нефропора, МК - мышечная клетка, К1 - канал паранефроцита, ведущий в главный нефридиальный ствол, ПН - паранефроциты, передняя (ПВ) и задняя (ЗВ) ветви главных выделительных стволов, ВП - вторичные поры.

Каждый из боковых стволов выделительной системы состоит из двух, изогнутых на своих концах, каналов - короткого переднего и длинного заднего, стыкованных в области мочевого пузыря.

Число паранефроцитов у всех изученных *Udonella caligorum* (несколько десятков особей) оказалось постоянным - всего 22, собранных в 11 пар. Располагаются они по бокам тела строго метамерно в 8 поперечных рядов, причем в третьем, шестом и восьмом рядах лежит по две пары клеток (Рис. 16А).

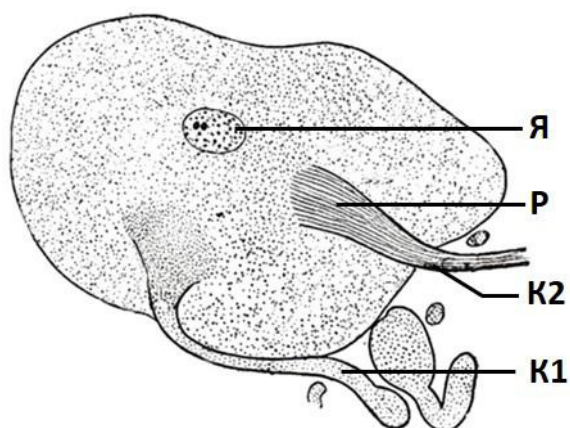


Рис. 17. Один из паранефроцитов *Udonella caligorum* (по Иванову, 1952).

Условные обозначения: Я - ядро оболочки паранефроцита, К1 - канал, ведущий в главный нефридиальный ствол, К2 - снабженный ресничным аппаратом канал, веточки которого открываются вторичными порами на поверхности тела, Р - реснички.

С каждым паранефроцитом связаны два тонких отводящих канала (Рис. 17). Один из них (К1) - короткий, заполненный гомогенным содержимым, делая несколько петель открывается в главный нефридиальный ствол. Вторым (К2), заполненный на выходе из выделительной клетки пучком ресничек, имеет очень большую длину. Уже возле паранефроцита он образует несколько петель и скоро начинает многократно ветвиться. Его многочисленные длинные веточки образуют неправильную, крайне запутанную систему извилистых переплетающихся капилляров, которые в различных местах (и как правило в местах разветвлений), имеют расширения самых причудливых очертаний (Рис. 18). У стенок тела червей каналы становятся шире и открываются наружу узкими порами, названными вторичными. Возле наружных пор каналы часто образуют крупные пузыревидные полости (Рис. 18). Разветвленная система отмеченных

каналов встречается в паренхиме повсюду на протяжении всего тела, а вторичные поры хаотично рассеяны по всей поверхности туловища. Прямой связи каналов, отходящих от паранефроцитов, с клетками мерцательного пламени отмечено не было.

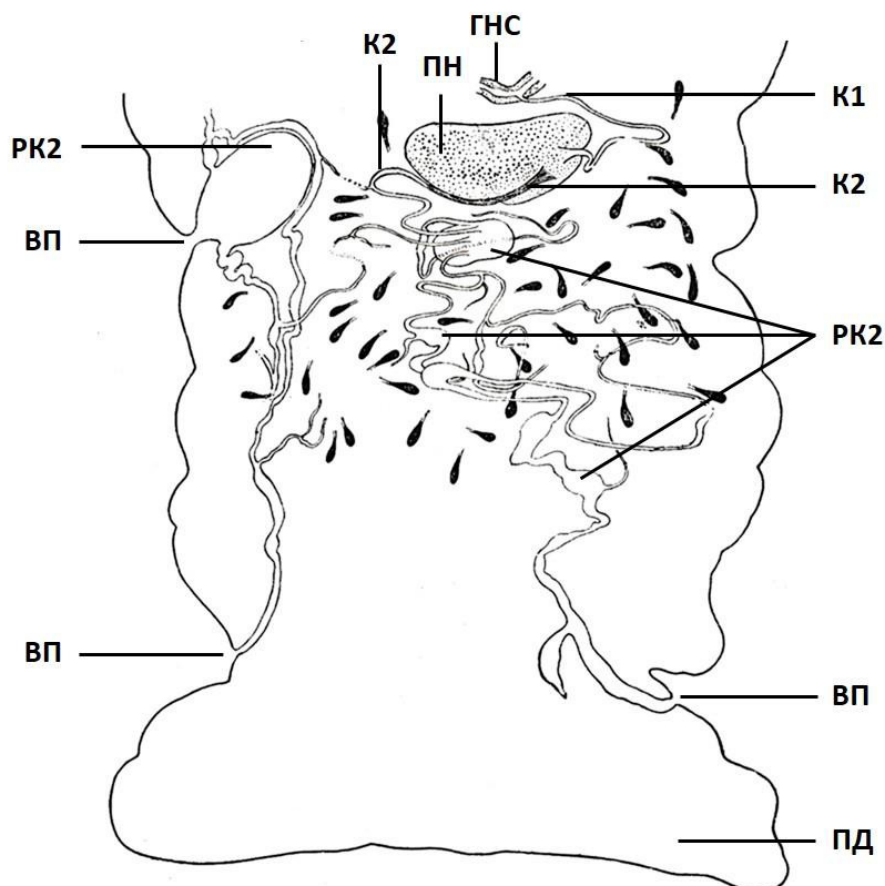


Рис. 18. Вторичные выделительные каналы задней части тела *Udonella caligorum* (по Иванову, 1952).

Условные обозначения: ПН - паранефроцит, К1 - канал, ведущий в главный нефридиальный ствол, К2 - снабженный ресничным аппаратом канал, веточки которого открываются вторичными порами на поверхности тела, РК2 - расширения канала К2, ВП - вторичные поры, ГНС - главный нефридиальный ствол, ПД - прикрепительный диск. Темные каплевидные структуры - терминальные клетки мерцательного пламени.

Анализируя строение выделительной системы *Udonella caligorum* на основе полученных данных, А. В. Иванов приходит к заключению, что она состоит из двух физиологически самостоятельных частей. Одна часть

представлена главными выделительными стволами и их ветвями, лишенными паранефроцитов. Их терминальные клетки (клетки мерцательного пламени) обеспечивают движение экскреторных продуктов в главные стволы, а затем и за пределы тела через выделительные пузырьки. К этой части системы отнесены и лишенные ресничного аппарата каналы, связывающие паранефроциты с главными боковыми стволами. Другая самостоятельная часть представлена каналами паранефроцитов, которые не имеют прямой связи с главными стволами. Эти ветви паранефроцитов обладают собственным ресничным аппаратом, который гонит экскреторные продукты к вторичным порам. По-видимому, выделенные физиологические системы отличаются одна от другой не только различными направлениями тока экскретов, но и разделением экскреторных функций. Одна из них выделяет одни вещества, а другая - другие. Допущена также возможность выполнения паранефроцитами сразу двух функций - почеч накопления (атроцитов) и функции моторных терминальных клеток

«Двуфункциональное» строение паранефроцитов, наличие системы разветвленных каналов, открывающихся вторичными порами, а также обилие десмосомо-подобных контактов в области связи клеток мерцательного пламени с выводящими канальцами (Rohde et al., 1989) существенно отличают строение выделительной системы удонеллид от экскреторного аппарата всех прочих плоских червей. И, в целом, при этом, по своим первичным признакам она стоит гораздо ближе к *Temnoserphala*, чем к *Monogenea* (Иванов, 1952).

## 2.8. Половая система

Удонеллиды гермафродиты. Половая система этих червей во многом уникальна, в частности, - в ней нет ни пениса (цирруса), ни влагалища. Половое отверстие, которым заканчивается общий половой проток - атриум, располагается на брюшной стороне червей, позади глотки.

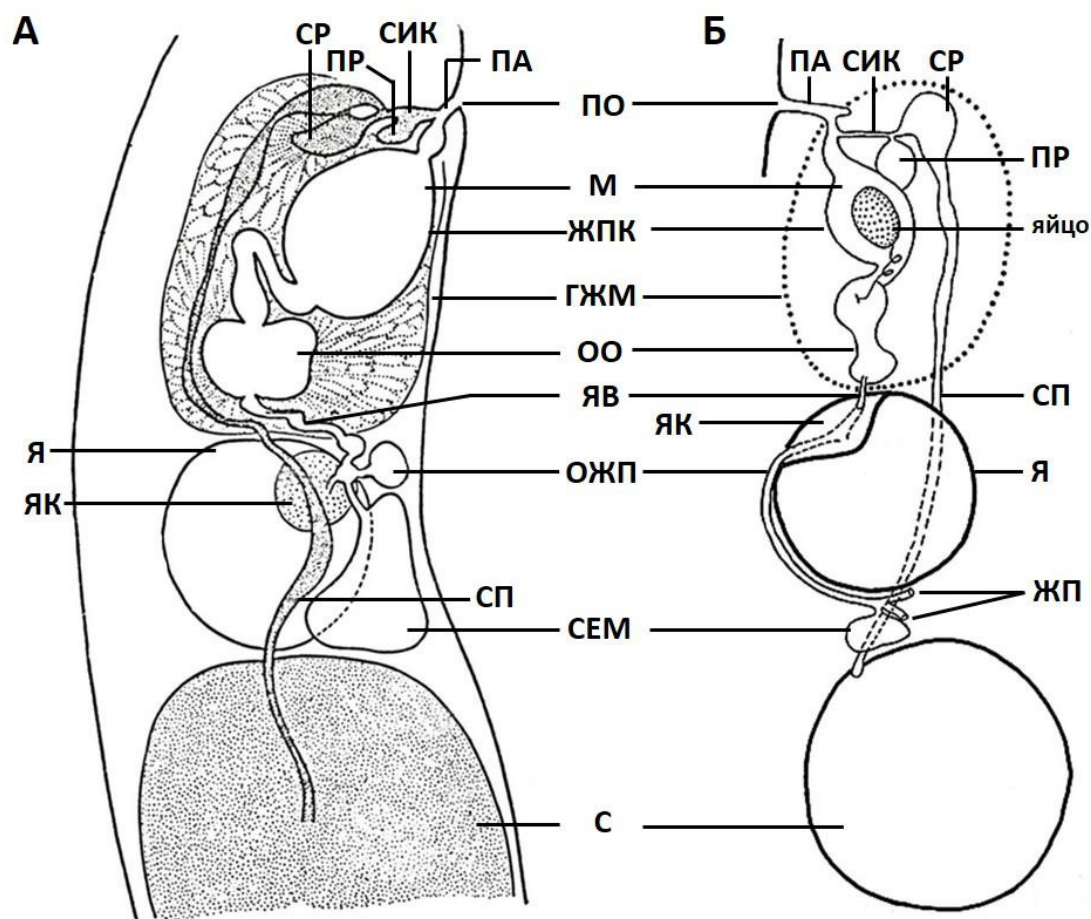


Рис. 19. Схемы строения половой системы удонеллид. А - *Udonella caligorum* (по Иванову, 1952), Б - *Udonella turmanica* (по Корнаковой, 1987).

Условные обозначения: ГЖМ - граница железистой массы, ЖПК - женский половой канал, ЖП - желточные протоки, ОО - оотип, ПА - половой атриум, ОЖП - общий желточный проток, ПО - половое отверстие, ПР - простатический резервуар, С - семенник, СЕМ - семяприемник, СИК - семяизвергательный канал, СП - семяпровод, СР - семенной резервуар, Я - яичник, ЯВ - яйцевод, ЯК - камера яичника, ЖМ - железистая масса, М - матка.

Женская половая система представлена единственным яичником, яйцеводом и женским половым каналом. Проксимальная часть полового канала образует оотип, часто называемый скорлуповой железой, а средняя часть выполняет функцию матки (Рис. 19). Стоит подчеркнуть, что в отличие от моногеней матка удонеллид морфологически не отделена от женского полового канала, а представляет собой его временное расширение.



Яичник имеет округлую форму с размерами у *Udonella turmanica* 200 - 670 мкм (Корнакова, 1985). а у *Udonella caligorum*, размеры которой вдвое меньше, 180 - 300 мкм (Корнакова, Тимофеева, 1981). От окружающих тканей яичник отграничен хорошо выраженной пограничной пластинкой (базальной мембраной по Иванову), образованной уплотненным межклеточным матриксом. Яичник заполнен женскими половыми клетками, находящимися на разных стадиях созревания. Наиболее молодые из них - оогонии, занимают, как правило, периферию, а более зрелые - ооциты центральную область яичника (Рис. 20).

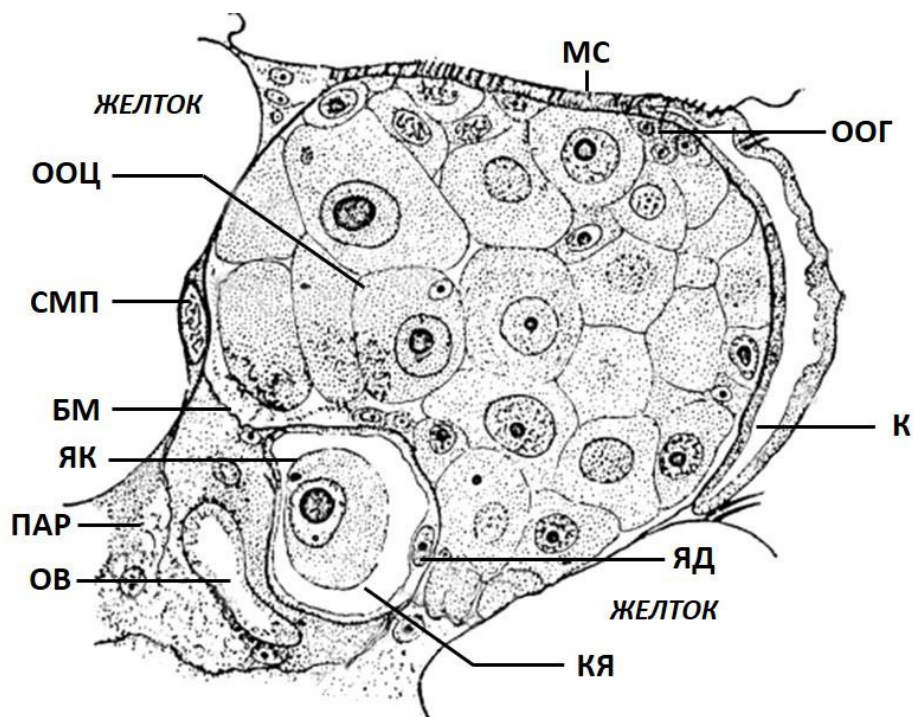


Рис. 20. Строение яичника *Udonella caligorum* (по Иванову, 1952).

Условные обозначения (автора): БМ - базальная мембрана, К - кишечник, МС - мышечная септа между яичником и семенником, НТ - направляющее тельце, ОВ - полости оотипа, ООГ - оогонии, ООЦ - ооцит, ПАР - паренхима, СМП - семяпровод, КЯ - камера яичника, ЯД - ядро клетки стенки яйцевой камеры, ЯК - яйцеклетка (x 500).

Яйцевод выходит из особой полости, названный Артемием Васильевичем Ивановым камерой яичника (Иванов, 1952). Именно из неё поступают в оотип для оплодотворения зрелые яйцеклетки. Стенки яичника и его камеры лишены клеточной выстилки и образованы толстым слоем межклеточного вещества

(Корнакова, 1985). На примере *Udonella murmanica* показано, что у разных червей камера яичника занимает не одинаковое положение. Она может располагаться в передней, средней и задней частях яичника (Рис. 21).

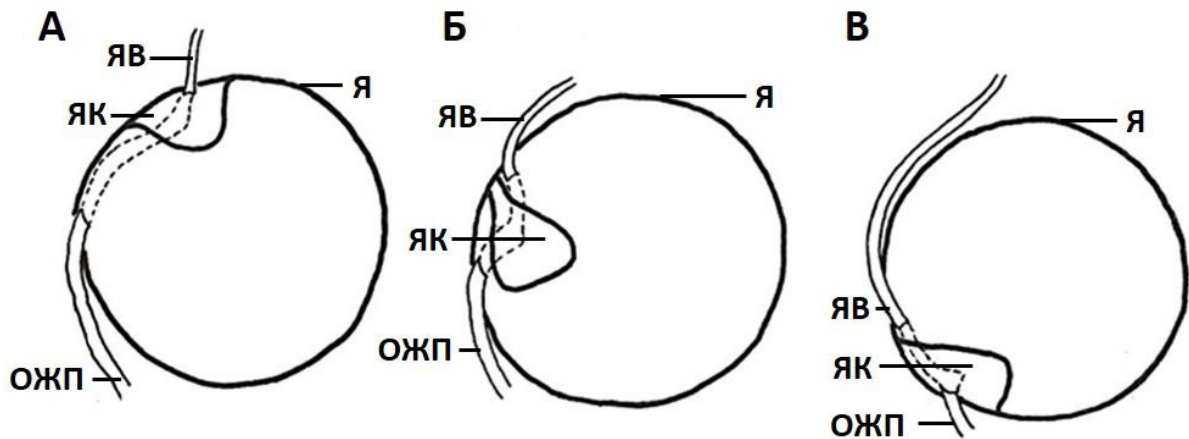


Рис. 21. Варианты расположение камеры яичника у *Udonella murmanica* (вид сбоку) (по Корнаковой, 1987). А - камера в дистальной части яичника; Б - камера в средней части яичника; В - камера в проксимальной части яичника.

Условные обозначения: ОЖП - общий проток желточника и семяприемника, Я - яичник, ЯВ - яйцевод, ЯК - камера яичника.

В яйцевод впадает общий проток желточника и семяприемника. Фолликулярные желточники занимают пространство от задней стенки глотки до окончания кишечника (Рис. 22А). Их функция заключается в синтезе питательных включений яиц, которые в эмбриологии иногда называют дейтероплазмой. Основная масса из них приходится на долю желтка.

Процесс формирования фолликулов имеет многоступенчатый характер. Самые молодые фолликулы состоят из синцитиальной массы с 2-3 крупными ядрами (Рис. 22 Б1). Постепенно количество ядер увеличивается и начинают появляться границы между клетками, в которых они будут находиться (Рис. 22 Б 3-4). За счет дальнейшего деления количество клеток возрастает, а их размеры становятся меньше. Со временем на их периферии появляются характерные для

желточных клеток включения в виде мелких и крупных гранул. В дальнейшем отдельные фолликулы объединяются в одну обширную желточную массу (Рис. 22 Б 5).

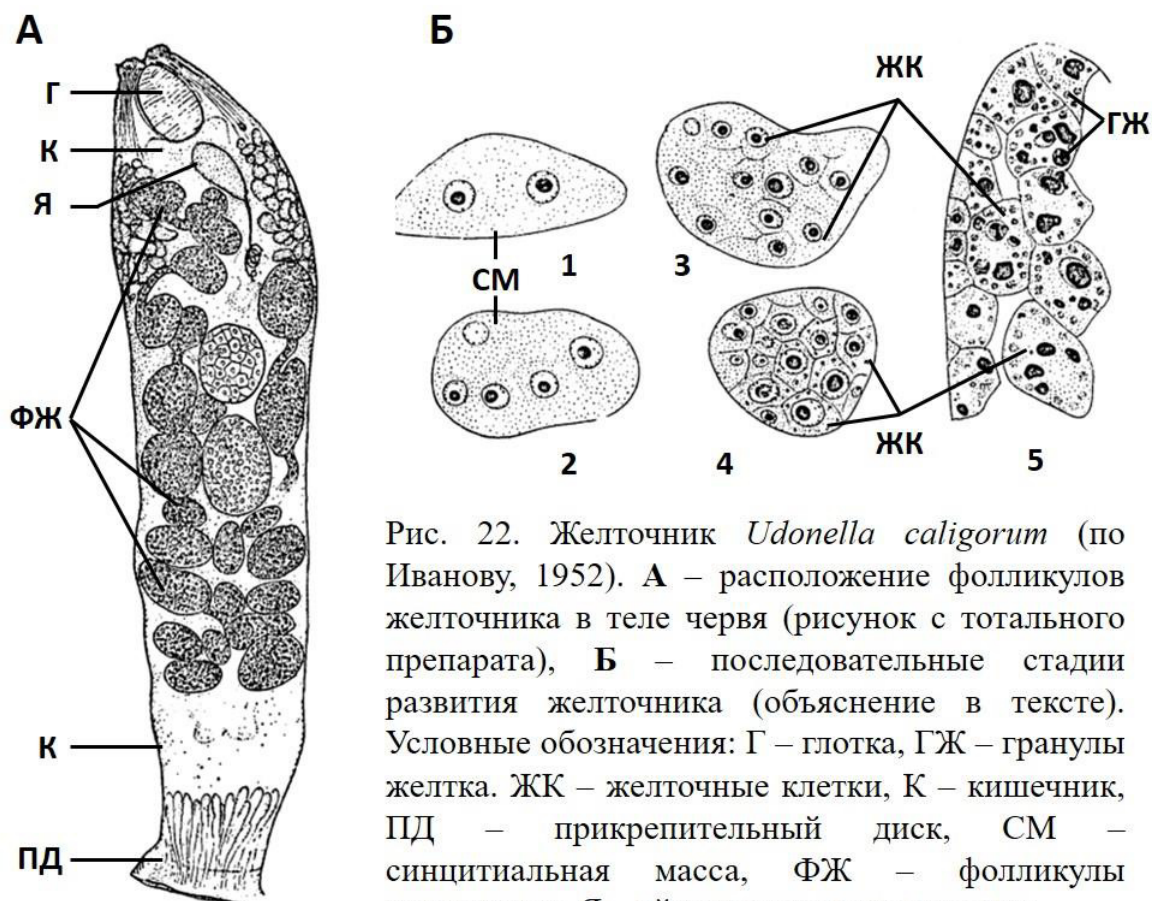


Рис. 22. Желточник *Udonella caligorum* (по Иванову, 1952). А – расположение фолликулов желточника в теле червя (рисунок с тотального препарата), Б – последовательные стадии развития желточника (объяснение в тексте). Условные обозначения: Г – глотка, ГЖ – гранулы желтка. ЖК – желточные клетки, К – кишечник, ПД – прикрепительный диск, СМ – синцитиальная масса, ФЖ – фолликулы желточника, Я – яйцо в оотипе удонеллиды.

В работе половой системы удонеллид, помимо желточников, активное участие принимают не менее восьми типов клеток, получивших название дополнительных секреторных желез. За исключением одного вида этих клеток, названных у *Udonella caligorum* скорлуповыми железами (Иванов, 1952), а у *Udonella murmanica* железами V типа (Корнакова, 1987), все они собраны в компактную железистую массу, охватывающую половые протоки от семенника до атриума. Скорлуповые железы представлены в ней лишь своими протоками. Собственной пограничной пластинки железистая масса не имеет. Наружный слой её образован мелкими секреторными клетками удлиненной формы.

Передняя область железистой массы занята несколькими десятками (у *Udonella murmanica* их 50 - 70) одноклеточных желез, посылающих свои секреторные продукты в простатический резервуар мужской половой системы (Рис. 23). На светооптическом уровне не удастся увидеть достоверной разницы в их строении. Это позволила сделать электронная микроскопия. По характеру ультратонкого строения цитоплазмы и продуктов секреции у *Udonella murmanica* выявлены три типа одноклеточных простатических желез. Кроме этого, в продуктах секреции, поступивших в простатические резервуары, было замечено присутствие митохондрий и других органоидов этих клеток, что позволило сделать предположение о голокриновом способе секреции простатических желез (Корнакова, 1987). Остальные дополнительные железы (I - IV типа) тесно связаны с оотипом и маткой женской половой системы.

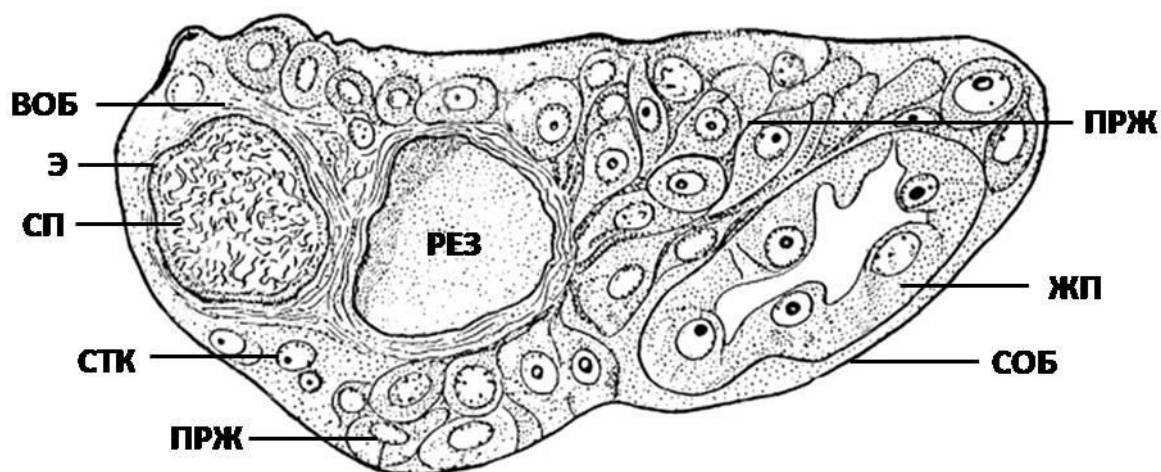


Рис. 23. Поперечный разрез железистой массы *Udonella caligorum* на уровне резервуара предстательной железы (по Иванову, 1952).

Условные обозначения: ВОБ - волокнистая соединительнотканная оболочка, ЖП - желточный проток, ПРЖ - простатические железистые клетки, РЕЗ - простатический резервуар, СОБ - соединительнотканная оболочка железистой массы, СП - семенной пузырь, СТК - клетки соединительной ткани, Э - эпителий. (x 750).

Оотип - один из важнейших отделов женской половой системы. В нем происходит оплодотворение женских половых клеток, окружение их продуктами

желточников, а затем и одевание в твердую оболочку. Сформировавшиеся яйца имеют вытянутую овальную форму и снабжены на одном из полюсов эластичным стебельком, который заканчивается прикрепительным диском диаметром обычно не более 80 мкм. Длина стебельков может быть различной, что послужило поводом использовать это явление в качестве признака для разделения удонеллид на отдельные группы (Aken'Ova, Lester, 1996). Стоит отметить, что справедливость такого подхода остается под вопросом (Grobler et al., 2003). До сих пор нет общего мнения и о наличии крышечки - оперкулула у яиц удонеллид. Однако показано, что личинки червей могут оставлять после себя фрагменты яиц с ровными (не разорванными) краями, что определенно говорит о наличии «слабых мест» в их скорлупе (Рис. 24). Кроме яйцеклетки каждое яйцо несет в себе 30 - 50 желточных клеток.

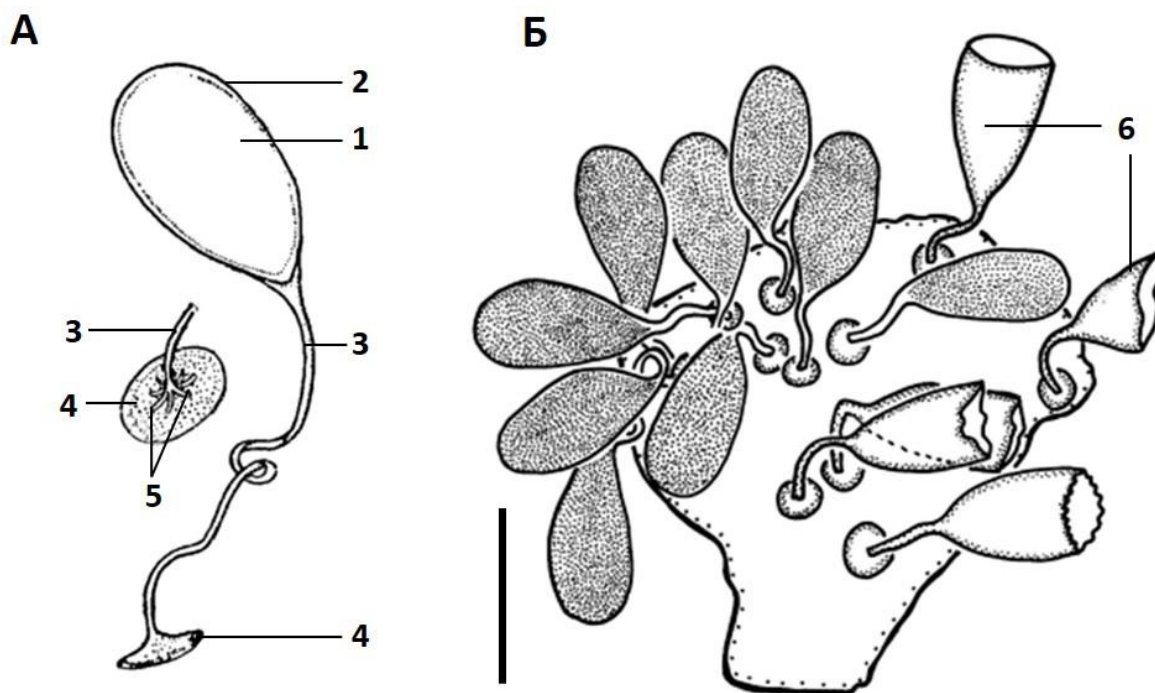


Рис. 24. Строение яиц удонеллид. А - рисунок яйца *Udonella caligorum* (по Иванову, 1952); Б - яйца *Udonella myliobati* на теле копеподы *Caligus epidemicus* (по Aken'Ova, Lester, 1996).

Условные обозначения: 1 - эмбрион, 2 - оболочка яйца, 3 - стебелек яйца, 4 - прикрепительный диск стебелька, 5 - отросток стебелька, 6 - скорлупа яиц после выупления личинок червей. Масштаб 200 мкм.

Оотип удонеллид состоит из трех отделов: проксимального среднего и дистального, плавно переходящего в следующее расширение женского полового канала - матку. Стенки разных отделов оотипа образованы эпителием и не одинаковыми наборами протоков пяти типов (I - V) дополнительных секреторных желез (Корнакова, 1985) (Рис. 25).

Проксимальный отдел оотипа *Udonella turmanica* имеет округлую форму (размером 30 - 40 x 25 - 40 мкм) и принимает в себя яйцевод и протоки желез II и III типов. Секрет желез II типа состоит из окруженных мембраной гранул (размером 0.25 - 0.5 мкм), внутри которых правильными рядами лежат мелкие электронноплотные глобулы. Железы III не многочисленны. Тела этих клеток встречаются и в передней, и в средней части железистой массы, но все их протоки собираются на вентральной стороне проксимального отдела оотипа. Их секрет имеет вид округлых или вытянутых мембраноограниченных гранул (0.3 - 0.8 мкм), внутри которых присутствует несколько концентрических слоев материала разной электронной плотности.

Проксимальный отдел оотипа переходит в его среднюю суженную часть. Вентральная и латеральная стенки этого отдела образованы из лежащих вплотную друг к другу протоков секреторных желез I типа. Секрет этих клеток весьма характерен. Он состоит из округлых гранул, в центре которых находится вещество невысокой электронной плотности, окруженное электронноплотным материалом. Диаметр оотипа в этом отделе около 25 мкм, длина участка поверхности, образованного протоками желез около 50 мкм. Выведение секрета происходит путем экзоцитоза.

Из секрета желез I типа формируется основная толща скорлупы яйца. С внешней стороны образующейся скорлупы обычно присутствуют гранулы секрета II типа, что позволяет говорить о возможном участии в этом процессе и железистых клеток II типа.

Помимо протоков желез I типа в средней части оотипа впадают протоки желез IV типа. В дистальной части отдела они формируют два симметрично расположенных образования, названных грибовидными телами. (Рис. 25Г).

Диаметр округлой части грибовидных тел 10 - 14 мкм. В протоках желез, кроме мелких электронноплотных секреторных гранул, встречаются митохондрии и мембранограниченные пузырьки небольшой величины. Выведение секрета происходит по микроапокриновому типу.

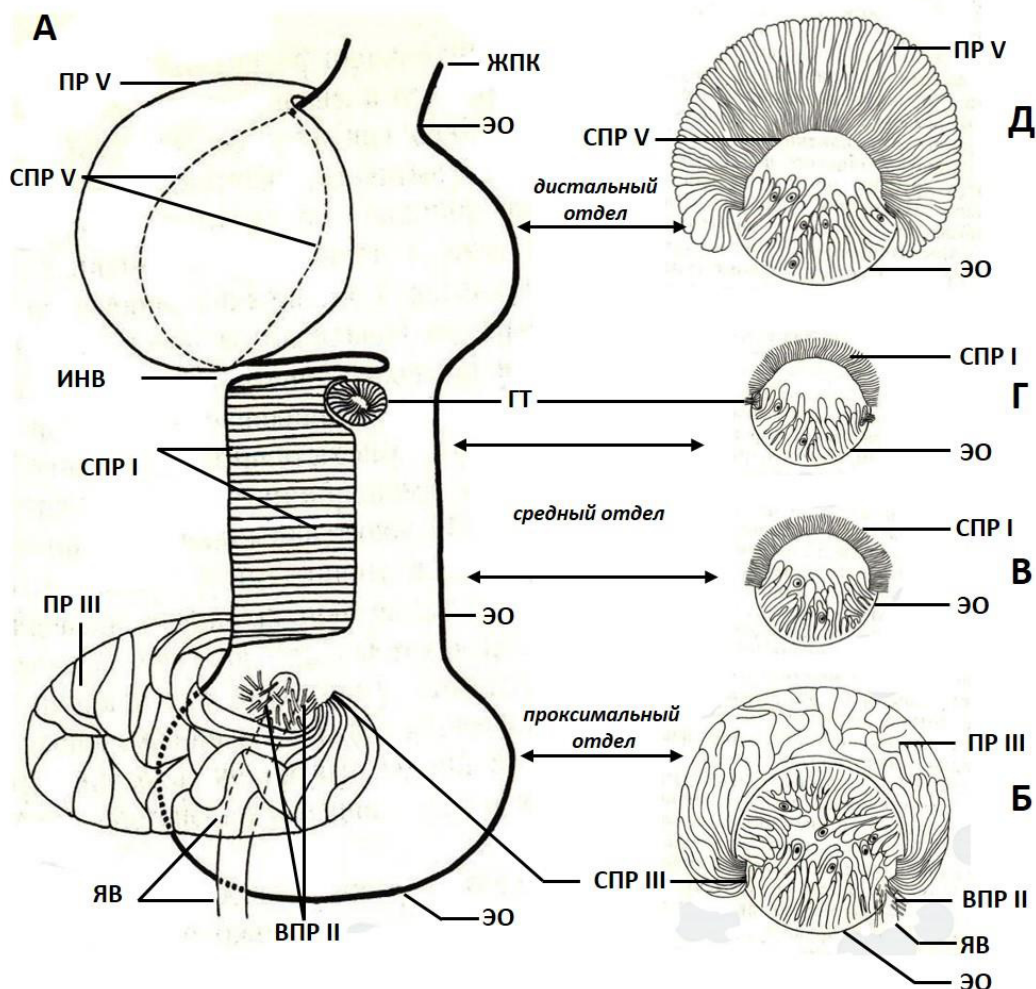


Рис. 25. Схема строения оотипа *Udonella turmanica* (по Корнаковой, 1987). А – общий вид оотипа с правой стороны; Б – поперечный срез проксимальный отдел; В – поперечный срез через средний отдел; Г – поперечный срез через средний отдел на уровне грибовидных тел; Д – поперечный срез через дистальный отдел оотипа.

Условные обозначения: ВПР II – вхождение в оотип и яйцевод протоков секреторных клеток II типа, ГТ – грибовидные тела, ЖПК – женский половой канал, ИНВ – инвагинация стенки оотипа, ПР III – скопление протоков секреторных клеток III типа возле оотипа, ПР V – скопление протоков многоядерных желез возле оотипа, СПР I – участок стенки оотипа, образованный протоками секреторных клеток I типа, СПР III – участок стенки оотипа, образованный протоками секреторных клеток III типа, СПР V – участок стенки оотипа, образованный протоками многоядерных желез, ЭО – стенка оотипа, покрытая эпителием, ЯВ – яйцевод.

Протоки желез I и IV типов образуют вентральную и вентролатеральную часть стенки среднего отдела оотипа. Дорсальная стенка образована эпителием. Характерным образованием дистальной части среднего отдела оотипа *Udonella murmanica* является глубокая и узкая инвагинация, образованная мышечной стенкой оотипа (Рис. 25А).

Дистальный отдел оотипа *Udonella murmanica* имеет форму овала диаметром 50 – 60 мкм. В него открываются протоки многоядерных желез V типа, образующих заднюю часть вентральной и латеральной стенок оотипа. Тела этих клеток лежат в паренхиме между стенками тела и внутренними органами. Дорсальная стенка дистального отдела оотипа и расположенные рядом с ней латеральные участки оотипа покрыты эпителием. Отмечено, что когда в средней части оотипа можно обнаружить уже сформировавшуюся скорлупу, яйцо еще лишено прикрепительного стебелька. Возможно, что секрет желез V типа не принимает непосредственного участия в образовании скорлупы яйца. Вероятно, функция этих дополнительных желез заключается в образовании его прикрепительного диска (Корнакова, 1987).

В отличие от моногеней, матка удонеллид, как было сказано выше, морфологически не отделена от женского полового канала. Она представляет собой лишь его временное расширение, диаметр которого варьирует по мере прохождения яйца, готового к откладке (Рис. 19Б).

Эпителий всех протоков женской половой системы удонеллид устроен по единому плану. Он складчатый за счет глубоких инвагинаций базальной мембраны и апикальной поверхности и не имеет по всей длине протоков постоянной толщины. Наименьшее количество складок отмечено в эпителии матки. От апикальной поверхности эпителия отходят тонкие пластинчатые выросты с анастомозами друг с другом и соседними участками поверхности (Рис. 26).



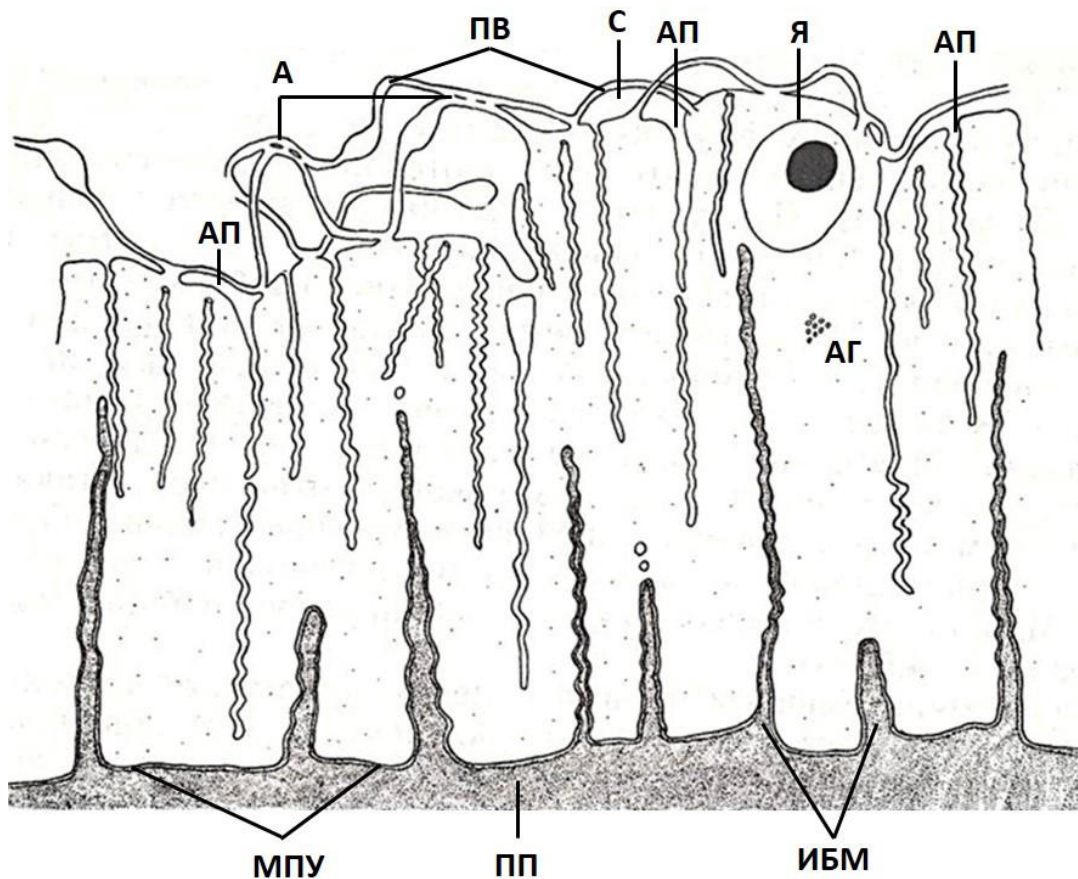


Рис. 26. Схема строения синцитиального эпителия женского полового канала *Udonella turmanica* (по Корнаковой, 1987).

Условные обозначения: А- анастомозы, АГ – аппарат Гольджи, АП – апикальные инвагинации, ИБМ – инвагинации базальной мембраны, МПУ – мембрановидное уплотнение пограничной пластинки, ПВ – пластинчатые выросты, ПП – пограничная пластинка, С – складка эпителия, Я – ядро.

Мужская половая система состоит из единственного семенника и семяпровода (Рис. 27). Семенник, как и яичник, имеет округлую форму и, обычно, крупнее яичника (230 – 430 x 180- 430 у *Udonella caligorum* и 410 - 880 x 270 x 520 у *Udonella turmanica* (Корнаковой, Тимофеева, 1981). От окружающих тканей семенник ограничен пограничной пластинкой, образованной волокнами межклеточного вещества. Внутри семенника без определенного порядка располагаются половые клетки на разных стадиях сперматогенеза.

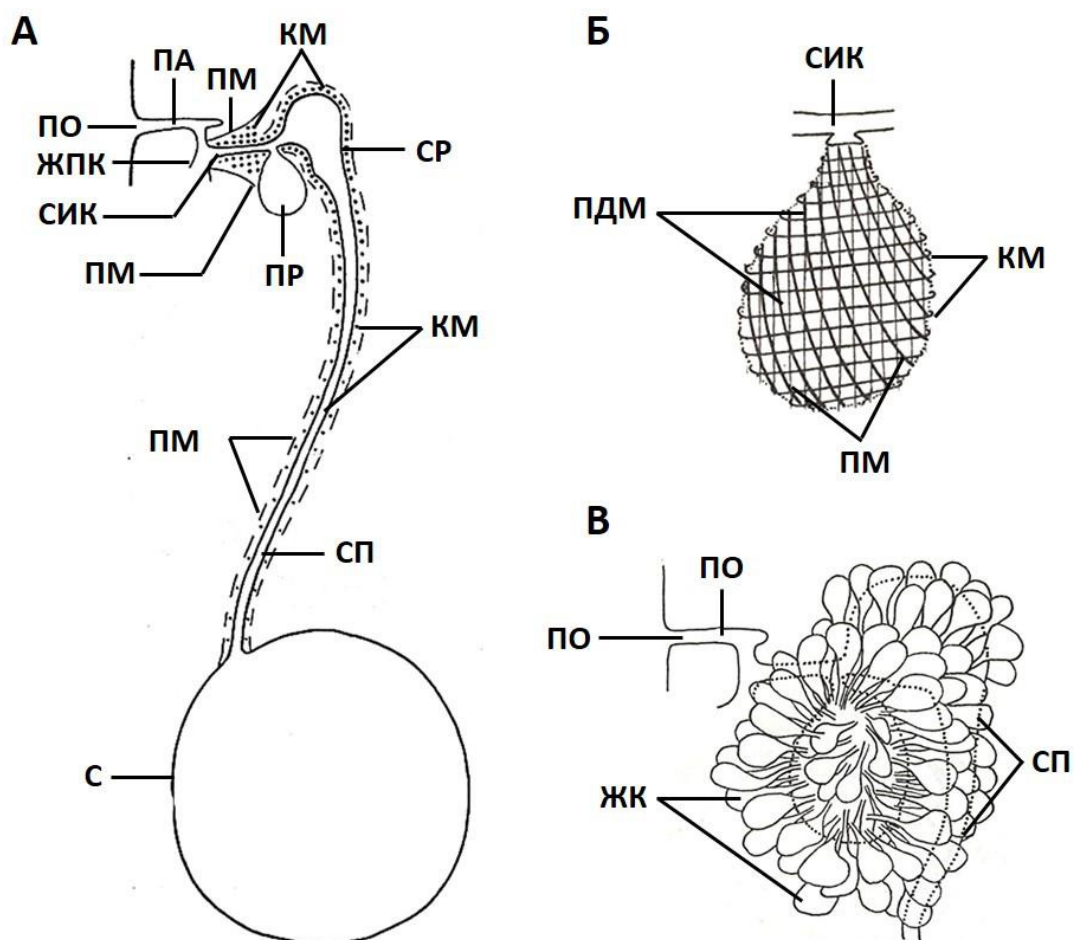


Рис. 27. Строение мужской половой системы *Udonella murmanica* (по Корнаковой, 1987). А - общий план строения. Б - расположение слоев мускулатуры в стенке резервуара простатических желез. В - расположение железистых клеток простатического резервуара.

Условные обозначения: ЖК - железистые клетки, ЖПК - женский половой канал, КМ - кольцевые мышцы, ПА - половой атриум, ПМ - продольные мышцы, ПО - половое отверстие, ПР - простатический резервуар, С - семенник, СИК - семяизвергательный канал, СП - семяпровод, СР - семенной резервуар.

Дистальная часть семяпровода расширяется в семенной резервуар (семенной пузырек), тесно связанный с резервуаром простатических желез, окруженным волокнами продольной, кольцевой, косо-продольной мускулатуры и плотным слоем одноклеточных секреторных простатических желез (Рис. 27 Б, В). Эпителий семяпровода имеет синцитиальное строение. Снаружи он окружен волокнами продольной и кольцевой мускулатуры, наибольшая концентрация

которой отмечена вокруг, выходящего из семенного пузырька семяизвергательного канала. Семяизвергательный канал, имеющий вид тонкой короткой трубки, впадает в небольшой общий участок половой системы, открывающийся в половой атриум (Рис. 27 А).

Некоторые авторы допускали, что при отсутствии совокупительного аппарата у удонеллид имеет место самооплодотворение (Fuhrmann, 1928, Догель, 1940). Однако, А. В. Иванов (1952) и Е. Е. Корнакова (1987) полагают, что наиболее вероятным способом полового процесса у удонеллид является перекрестное оплодотворение. Сделано предположение, что функцию копулятивного органа при этом принимает на себя половой атриум, который при участии своих продольных мышц (Рис. 6А), вероятно выполняющих роль протракторов, способен выворачиваться и попадать в половое отверстие соседних особей, обычно плотно сидящих на теле рачка – хозяина. Сперма, введенная в матку партнера, должна проникнуть по женскому половому пути до семяприемника, где сперматозоиды могут, по-видимому, сохраняться более или менее долго в жизнеспособном состоянии (Иванов, 1952).

### 3. ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

Эмбрионального развития удонеллид хорошо изучено на примере ставшей знаменитой *Udonella caligorum* Johnston, 1835, паразитирующей на теле копепод *Lepeophtheirus hospitalis* Fraser, 1919, которые, в свою очередь, поражают кожу и жабры звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* (Pallas, 1811) в окрестностях островов Сан-Хуан (штат Вашингтон) (Schell, 1972).

Весь процесс эмбрионального развития не превышает 14 - 16 дней. Бесцветные яйца длиной от 327 - 358 мкм, снабженные прикрепительным стебельком, откладываются червями по одному в кластеры с количеством яйцеклеток от 10 до 30 штук. На теле веслоногого рачка может оказаться от 175 до 200 яиц. В отложенных яйцах зигота, окруженная клетками желтка, занимает 1/25 внутренней части яйца. По мере расходования желтка содержимое яйца

постепенно истощается. Остаточный материал в яйцах сохраняется до вылупления личинок. Дробление зиготы не начинается, пока яйцо присутствует в матке червя.

В первые дни развития зародыш предстает на срезах в виде массы плотно собранных и постоянно делящихся однородных клеток. При этом форма его меняется. В течение первых 3 дней эмбрион имеет сферическую форму, но день 4 становится яйцевидным (Рис. 28).

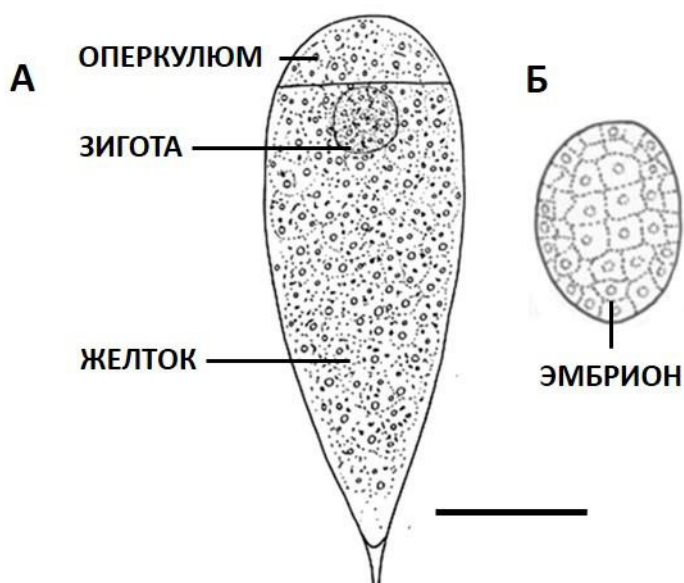


Рис. 28. Ранние стадии формирования личинок удонеллид. А – строение яйца удонеллиды при посадке на тело копеподы. Б - поперечный срез эмбриона удонеллиды на четвертый день развития (по Schell, 1972). Шкала 0.1 мм

Первые признаки структурной дифференцировки зародыша проявляются на шестой день его развития. На переднем конце зародыша появляются очертания глотки в виде своеобразного плоского пончика, ориентированного под углом 30 градусов к продольной оси эмбриона (Рис. 29 А).

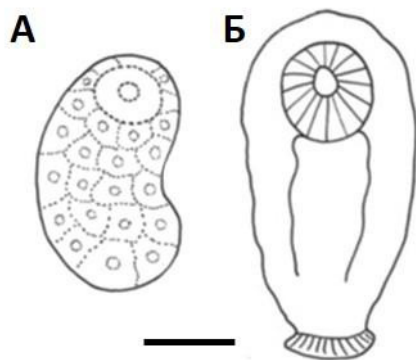


Рис. 29. Строение зародыша удонеллиды *Udonella caligorum* на шестой (А) и десятый (Б) день развития (по Schell, 1972). Объяснение в тексте. Шкала 0.5 мм

К седьмому дню развития эмбриона глотка становится более выпуклой за счет развития мышечных волокон. К концу девятых суток у зародыша появляется зачаток мешковидного кишечника и прикрепительная присоска в виде непрозрачного утолщения заднего конца тела (Рис. 29 Б).

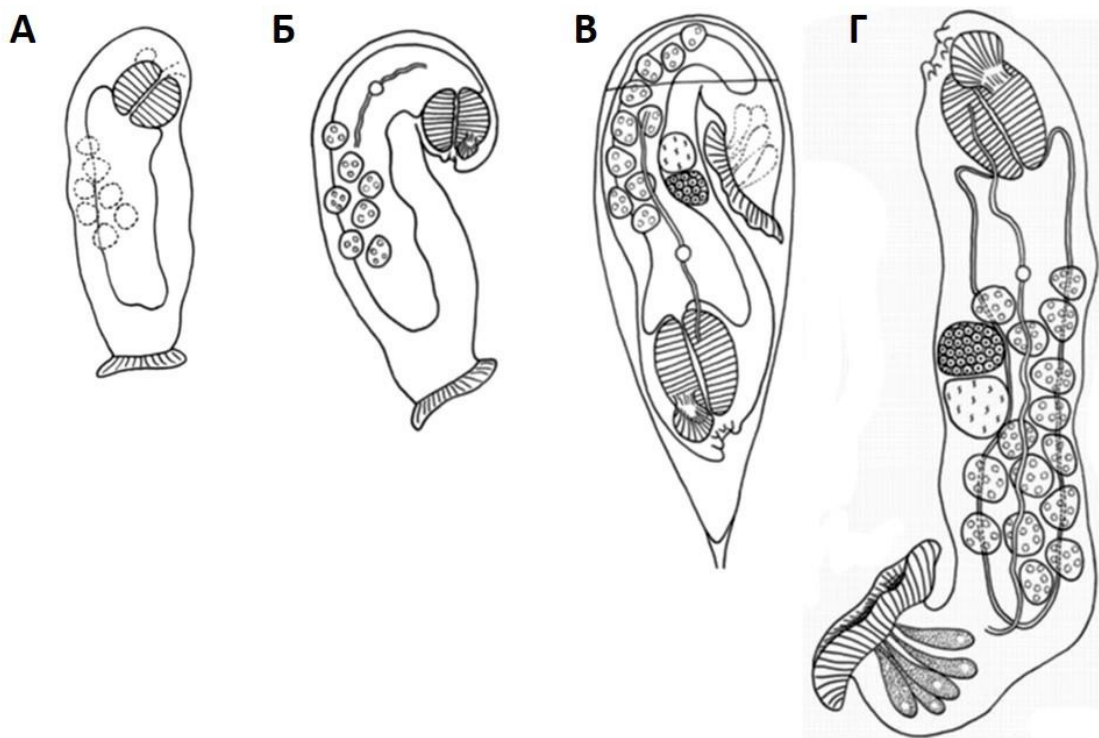


Рис. 30. Строение эмбрионов *Udonella caligorum* за неделю до выхода личинок из яйца (по Schell, 1972). А - схема строения эмбриона к 11-му дню развития. Б - зародыш на стадии формирования выделительной системы. В - строение личинки перед выходом из яйца. Г - строение только что вылупившейся личинка. Объяснение в тексте.

К 11-му дню на переднем полюсе эмбриона появляются два плотных образования, названные псевдоприсосками, которые в своё время войдут в состав глотки, а в области боковой и дорсальной поверхностей кишечника в средней части тела зародыша размещаются первые желточные фолликулы (Рис.30 А).

К 12 дню развития эмбриона фолликулы приобретают более четкие очертания, а рядом с ними появляются мочевой пузырь и фрагменты собирательных каналов выделительной системы (Рис.30 Б).

Яичник и семенник появляются одновременно к концу 13 дня развития в средней части тела, вентрально от кишечника. В это время они примерно такой же величины, как и отдельные желточные фолликулы (Рис. 30 В). Со временем их размеры значительно увеличатся.

Большинство личинок удонеллид выходят из своих яиц между 14 и 16 днями развития. Однако, некоторые из них делают это на 13-й день, а были и такие, выход которых был отмечен лишь на 22-й день. Выходу из яйца предшествует ряд энергичных изгибов и выпрямлений тела личинок, что, вероятно, имеет прямое отношение к процессу вскрытия яиц. Большинство личинки выходят из яиц вперед задней присоской, что обеспечивает быструю фиксацию на теле рачков.

Только что вылупившиеся личинки (Рис. 30 Г) меньше взрослых особей и лишены матки, оотипа и части желточных фолликулов, которые будут формироваться в течение некоторого времени после вылупления. Размеры вышедших из яиц личинок варьируют от 325 до 420 мкм в длину и от 66 до 70 мкм в ширину.

#### 4. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ УДОНЕЛЛИД

Жизненный цикл удонеллид весьма своеобразен. В отличие от всех остальных плоских паразитических червей в нем отсутствует стадия свободноплавающей личинки, снабженной ресничками. Другими словами, развитие удонеллид прямое.

Круг хозяев *Udonella caligorum*, насчитывающий около 30 видов ракообразных, включает представителей отрядов Caligoida, Lernaеoida, Branchiura, а также семейства Cancerellidae, неопределенного положения в системе ракообразных (Корнакова, Тимофеева, 1981).

Жизненный цикл удонеллид начинается с откладки яиц на поверхность тела копепод. Все последующие события, имеющие место в жизненном цикле этих червей показаны с пояснениями на рисунке 31.

До сих пор нет четкого представления о факторах, определяющих интенсивность поражения ракообразных удонеллидами. Очевидно лишь одно - на теле самок копепод червей и отложенных ими яиц обычно больше, чем на покровах самцов (Kabata, 1973, Aken Ova, Lester, 1996, Marin et al., 2002, и др.). В выборе удонеллидами места откладки яиц и проживания на теле ракообразных хозяев прослеживается определенная избирательность. В качестве примера ниже приводятся хорошо проиллюстрированные данные по зараженности удонеллидами копеподы *Pseudocaligus fugu*, паразитирующей на коже иглобрюха *Takifugu niphobles* (внутреннее море Сето, западная Япония) удонеллидой *Udonella fugu* (Рис. 32).

В период с ноября 2004 года по декабрь 2006 года с тела одинакового количества самок и самцов рачков (79 и 79) было собрано 233 особи и 1020 яиц удонеллид. Частота встречаемости *Udonella fugu* у самок и самцов *Pseudocaligus fugu* было 37% и 39% соответственно. Это один из редких примеров количественного превосходства удонеллид на теле самцов копепод.

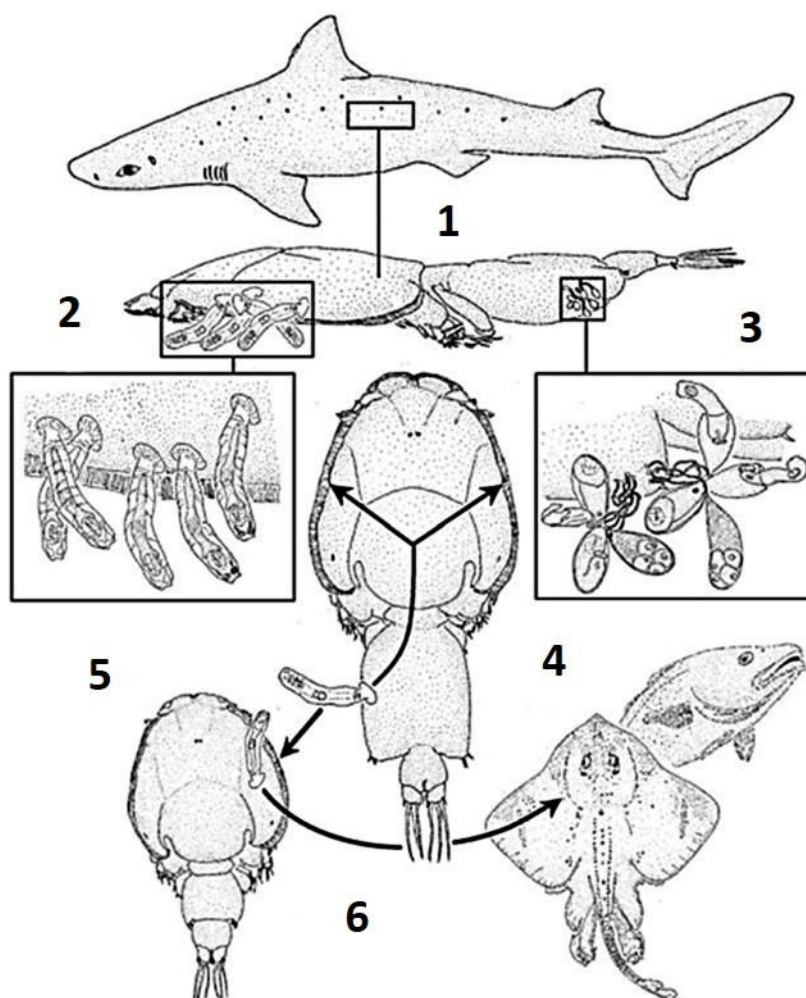


Рис. 31. Гипотетический жизненный цикл *Udonella caligorum* (по Benz и Bullard 2004).

Условные обозначения и пояснения: 1- веслоногие рачки заражают рыб и, в свою очередь, служат местом поселения для удонеллид; 2 - взрослые удонеллиды обычно прикрепляются к боковым поверхностям головогруди взрослых копепоид; 3 - яйца удонеллид обычно можно найти в области уросомы (задней части тела копепоид); 4 - вылупившиеся из яиц личинки удонеллид мигрируют в переднюю часть веслоногих рачков, где и происходит их созревание; 5 - перенос удонеллид с одной копепоиды на другую обычно происходит при спаривании рачков; 6 - удонеллиды попадают на тела других рыб, при смене рачками своих хозяев.

Максимальное количество половозрелых удонеллид отмечено на спинной стороне копепоид по бокам головогруди (с, d), что, видимо, способствует их надежному кормлению и совокуплению. Свои яйца, во избежание их отслоения, удонеллиды откладывали преимущественно на вентральной стороне уросомы. Из общего количества собранных яиц 694 оказались на теле самок, а 326 на теле самцов (Рис. 32 Б)(Okawachi et al., 2012).



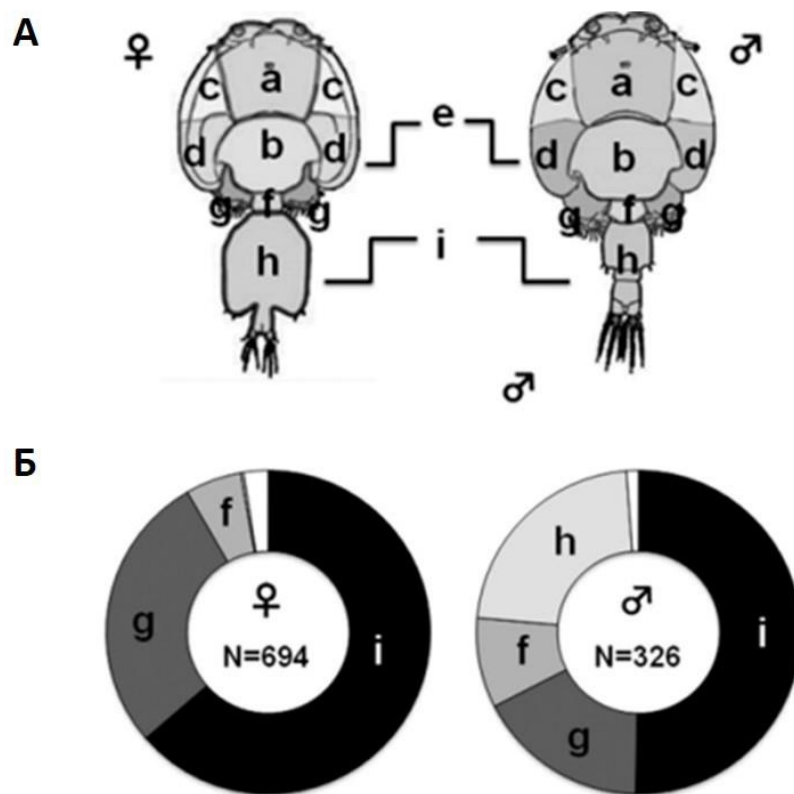


Рис. 32. Места поселения *Udonella fugu* на дорсальной стороне тела копеподы *Pseudocaligus fugu* (А) и графическое отражение количества отложенных яиц на различных участках тела (а - h) самок и самцов копеподы (Б).

Условные обозначения: е - дорсальная поверхность головогруди; і - вентральная поверхность уросомы усоногих рачков; а, b, с, d, g, f, h - точки поселения удонеллид на теле копепод (по Okawachi, et al. 2012).

Есть мнение, что явление такого численного дисбаланса связано с более длительным сроком жизни самок копепод. На теле самцов личинкам удонеллидам просто может не хватить времени для достижения половозрелости (Aken Ova, Lester, 1996).

Имеются основания для предположения и о том, что в различных районах Мирового океана удонеллиды по - разному выбирают места для откладки своих яиц на теле копепод. Например показано, что *Udonella caligorum* в европейских водах предпочитает откладывать яйца на яйцевых мешках самок рачков, в то время как в американских водах чаще всего выбирают места на панцирях и генитальных сегментах (Causey, 1961).

Описаны случаи полного отсутствия *Udonella myliobati* (Olivier et al., 2000) и *Udonella caligorum* (Nichols, 1975) на теле самцов усоногих рачков. Интересно отметить, что речь идет о копеподах из рода *Lepeophtheirus*. В первом случае это *Lepeophtheirus natalensis*, паразитирующие на теле пятнистой акулы *Carcharias taurus* из южноафриканских вод, во втором - *Lepeophtheirus longipes* - паразита морского окуня *Sebastes maliger* (северо-западное побережье США). Вероятно, это случайное совпадение, а, возможно, и то, что внешняя морфология самцов упомянутого рода в чем - то не отвечает условиям откладки яиц удонеллидами.

Крайне редки находки удонеллид на теле личинок копепод. Так у 102 ортонауплиусов копеподы *Caligus epidemicus* только один оказался инфицирован одной взрослой *Udonella myliobati* (Aken'Ova, Lester, 1996).

Время от времени классическая картина жизненного цикла удонеллид существенно меняется. В работе Корнаковой Е.Е. «Биология удонеллид: становление отношений в системе удонеллиды - копеподы - рыбы» (1985) приведены данные о встречаемости этих червей только на одном из хозяев, без участия другого. В частности, упомянуты случаи присутствия удонеллид непосредственно на теле и жабрах рыб, с одной стороны, и на рачках, покинувших рыбу и плавающих в планктоне, с другой.

## ЛИТЕРАТУРА

Быховский Б.Е. Онтогенез и филогенетические взаимоотношения плоских паразитических червей // Известия АН СССР. - Сер. биол. - 1937. - № 4. - С. 54-1383.

Догель В.А. Сравнительная анатомия беспозвоночных. Ч. 2. -Л.: Учпедгиз, 1940. - 496 с.

Иванов А.В. Строение *Udonella caligorum* Johnston, 1835 и положение Udonellida в системе плоских червей // Паразитология. Сборник ЗИН АН СССР. - 1952. - Т. 14. - С. 112-163.

Иванов А.В., Мамкаев Ю.В. Ресничные черви (Turbellaria), их происхождение и эволюция. - Л: Наука, 1973. - 221 с.

Котикова Е.А. Гистохимический метод изучения морфологии нервной системы у плоских червей // Паразитология. - 1967. - Т. I(1). - С. 79-81.

Корнакова Е.Е. Ультраструктура тегумента *Udonella murmanica* // Труды ЗИН АН СССР. - 1983. - Т. 121. - С. 52-56.

Корнакова Е.Е. Строение передних отделов пищеварительной системы некоторых представителей диплозоонид (Monogenea, Diplozoonidae) // Паразитологический сборник. - 1983б. - Т. 31б. - С. 95-107.

Корнакова Е.Е. Биология удонеллид: происхождение взаимоотношений в системе удонеллиды - копеподы - рыбы // Паразитол. сб. - 1985а. -Т. 33. - С. 88-98.

Корнакова Е.Е. Строение пищеварительной системы *Udonella murmanica* (Turbellaria, Udonellida) и филогенетические связи удонеллид // Паразитология. - 1985б. - Т. 19. - С. 206-212.

Корнакова Е.Е. Строение половой системы *Udonella murmanica* (Turbellaria, Udonellida) // Труды ЗИН АН СССР. - 1987. - Т. 161. - С. 24-50.

Корнакова Е.Е. Строение паренхимы *Udonella murmanica* (Turbellaria, Udonellida) и основные тенденции в эволюции соединительной ткани Plathelminthes // Паразитол. сб. -1989. - Т. 36. - С. 161-179.

Корнакова Е.Е. Ультраструктура передних отделов пищеварительной системы *Udonella murmanica* (Turbellaria, Udonellida) // Тр. ЗИН АН СССР. - 1990. - Т. 221. - С. 79-86.

Корнакова Е.Е. Ультраструктура клеточной паренхимы и экстраклеточного матрикса у *Passerilepis crenata* (Cestoda: Cyclophyllidea) // Паразитология. - 1994.- Т. 28. - С. 119-132.

Корнакова Е.Е., Тимофеева Т.А. Новый вид удонеллид с побережья восточного Мурмана // Паразитология. - 1981. - Т. 15. - С. 56-61.

Котикова Е.А. Сравнительно-анатомическое исследование нервного аппарата плоских червей (Plathelminthes). - Автореф. канд. дисс. - Л., 1971. - 21 с.

Пуговкин А.П., Миничев Ю.С. Тимофеева Т.А. Нервная система *Udonella caligorum* Johnston (Turbellaria, Udonellida) // Паразитология. - 1977. - Т. 11. - С. 3-8.

Фролов А.О., Корнакова Е.Е. *Cryptobia udonellae* sp. n. (Kinetoplastidea: Cryptobiida) - паразит выделительной системы *Udonella murmanica* (Udonellida) // Паразитология. - 2001. - 35(5). - С. 454-459.

Aken'Ova T.O., Lester R.J.G. *Udonella myliobati* n. comb. (Platyhelminthes: Udonellidae) and its occurrence in Eastern Australia // J. Parasitol. - 1996. - 82(6). - P. 1017-1023.

Benz G.W., Bullard S.A. Metazoan parasites and associates of chondrichthyans with emphasis on taxa harmful to captive hosts. In: The Elasmobranch Husbandry Manual: Captive Care of Sharks and Rays and their Relatives (ed. by Smith M., Warmolts D., Thoney D., Hueter R.). - 2004. - P. 325-416.

Causey D. The site of *Udonella caligorum* (Trematoda) upon parasitic copepod hosts // American Midland Naturalist. - 1961. - V. 66. - P. 314-318.

Carvajal J, Sepúlveda F. *Udonella australis* n. sp. (Monogenea), an epibiont on sea-lice from native fish off southern Chile // Systematic Parasitol. - 2002. - V. 52. - P. 67-74.

Ching H.L., Leighton B.J. The presence of *Udonella ophiodontis* in Washington and of *U. caligorum* in British Columbia // J. Helminthological Society of Washington. - 1993. - V. 60(1). - P. 137-140.

Fuhrmann O. Trematoda. Handbuch der Zoologie von Kükenthal und Krumbach. - 1928. - 140 p.

Grobler N.J, Chrislison K.W, Olivier P.A.S., Von As Jo G. Observations on the development of *Udonella caligorum* Johnston, 1835 (Monogenea: Polyonchoinea) on a parasitic copepod species of *Caligus* (Copepoda: Caligidae), collected from Lake St Lucia, South Africa // African Zoology. - 2003. - V. 3A(2). - P. 393-396.

Goater T.M., Goater C.P., Esch G.W. Parasitism: The Diversity and Ecology of Animal Parasites. - Cambridge Univ. Press, 2014. - 510p.

Johnston G. Illustration in British Zoology // Magazine Natural History. - 1835. - 8. - P. 96-498.

Justine, J.L. Cladistic study in the monogenea (Platyhelminthes), based upon a parsimony analysis of spermiogenetic and spermatozoal ultrastructural characters // International Journal for Parasitology. - 1991. - V. 21(7). - P. 821-838.

Kabata Z. Distribution of *Udonella caligorum* Johnston, 1835 (Monogenea: Udonellidae) on *Caligus elongatus* Nordmann, 1832 (Copepoda: Caligidae) // J. Fisheries Research Board of Canada. - 1973. - V. 30. - P. 1793-1798.

Kornakova E.E. On morphology and phylogeny of Udonellida // Fortschritte der Zoologie. - 1988. - V. 36. - P. 45-49.

Kornakova, E.E., Joffe B.J. A new variant of the neodermatan-type spermiogenesis in parasitic "turbellarian", *Notentera ivanovi* (Platyhelminthes) and the origin of the Neodermata // Acta Zool. - 1999. - V. 80. - P. 135-151.

Matjasic J. Morfologija, biologija in zoogeografija evropskih temnocefalov in njihov sistematski položaj // Razprave Slov. Acad. Znan. in Umetn. - 1959. - N 5. - P. 141-181.

Marín S.L, Sepúlveda F, Carvaja J., George-Nascimento M. The feasibility of using *Udonella* sp. (Platyhelminthes: Udonellidae) as a biological control for the sea louse *Caligus*

*rogercresseyi*, Boxshall and Bravo 2000, (Copepoda: Caligidae) in southern Chile // Aquaculture. - 2002. – 208. - P. 11-21.

*Nichols K.C.* Observations on lesser-known flatworms *Udonella* // Int. J. Parasitology. - 1975. - V. 5. - N 5. - P. 475-482.

*Okawachi H., Ohtsuka S., Ismail N. B., Venmathi Maran B.A., Ogawa K.* Seasonal occurrence and microhabitat of the hyperparasitic monogenean *Udonella fugu* on the caligid Copepod *Pseudocaligus fugu* infecting the grass puffer *Takifugu niphobles* in the Seto Inland Sea, Japan // Ocean Science Journal. - 2012. - V. 47(3). - P. 181–187.

*Olivier P., Dippenaar S., Khalil L., Mokgalong N.* Observations on a lesser-known monogenean, *Udonella myliobati*, from a copepod parasite, *Lepeophtheirus natalensis*, parasitizing the spotted ragged-tooth shark, *Carcharias taurus*, from South African waters // Onderstepoort Journal of Veterinary Research. - 2000. - V. 67. - P. 135-140.

*Price E.W.* North American monogenetic trematodes. II. The families Monocotylidae, Microbothriidae, Acanthocotylidae, and Udonellidae (Capsaloidea) // Journal of Washington Academy of Science. - 1938. - V. 28. - P. 183-198.

*Rohde K., Watson N., Roubal F.* Ultrastructure of flame bulbs, sense receptors, tegument and sperm of *Udonella* (Platyhelminthes) and the phylogenetic position of the genus // Zoologischer Anzeiger. - 1989. - V. 222. - P. 143- 157.

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

*Schell S.C.* The Early development of *Udonella caligorum* Johnston, 1835 (*Trematoda: Monogenea*) // The J. Parasitol. - 1972. - V. 58(6). - P. 1119-1121.

*Van As L.L.* Hypersymbionts and Hyperparasites of Parasitic Crustacea. Parasitic Crustacea. - 2019. - P. 343-385.

*Van der Land J.* Remarks on the subclass Udonellida (*Monogenea*), with description of a new species // Zoologische Mededelingen. - 1967. - V. 42. - P. 67-81.

*Учебное издание*

**Голубев** Анатолий Иванович  
**Малютина** Людмила Васильевна  
**Сабиров** Рушан Мирзович  
**Сайтов** Вадим Расимович

**МОРФОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ  
ГЕЛЬМИНТОВ**

**Часть 8**

**UDONELLIDA**

**Учебное пособие**

Подписано в печать 22.01.2024.

Бумага офсетная. Печать цифровая.

Формат 60x84 1/16. Гарнитура «Times New Roman».

Усл. печ. л. Уч.-изд. л. Тираж 100 экз. Заказ 75/1.

Отпечатано с готового оригинал-макета  
в типографии Издательства Казанского университета

420008, г. Казань, ул. Профессора Нужи́на, 1/37  
тел. (843) 206-52-14 (1704), 206-52-14 (1705)

