



Казанский
федеральный
УНИВЕРСИТЕТ



Морфология и жизненные циклы гельминтов

Часть 9

Capsalidea



КАЗАНСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

*220-летию любимой Alma mater
- Казанского университета*

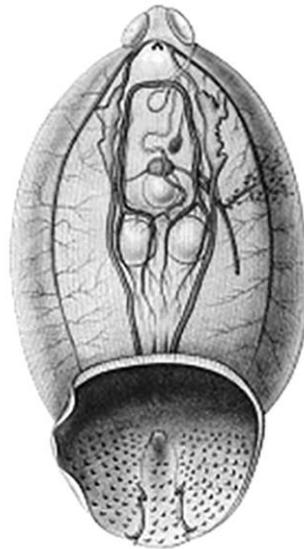
А.И. Голубев, Л.В. Малютина, Р.М. Сабиров

**МОРФОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ
ГЕЛЬМИНТОВ**

Часть 9

CAPSALIDEA

Учебное пособие



КАЗАНЬ

2024

УДК 576.89:595.122.1

ББК 28.6

С 59

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

Научный редактор -

доктор биологических наук, профессор В.В. Сальников

Рецензент -

доктор биологических наук, профессор МГУ Н.М. Бисерова

Голубев А. И.

С 59 Морфология и жизненные циклы гельминтов: учебное пособие.

Ч. 9. Capsalidea / А.И. Голубев, Л.В. Малютина, Р.М. Сабиров/ -
Казань: Казан. ун-т, 2024. – 82 с.

Пособие является девятой частью к курсам «Паразитология», «Биоразнообразие и экология паразитов», посвященного обзору основных черт организации, жизненных циклов и патогенного значения гельминтов человека и животных. В данной части рассматривается отряд Capsalidea (тип Plathelminthes, класс Monogenea), включающий в себя эктопаразитов «кожи», плавников и жабр морских рыб. Пособие позволяют лучше понять общие проблемы гельминтологии, ориентироваться в положении капсалид 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 с. обложки – *Neobenedenia melleni* (Oliveira et al., 2020); на 4-й с. - *Lagenivaginopseudobedenia* sp. (Monogenea, Capsalidae) на жабрах лучеперой рыбы *Etelis coruscans* (Lutjanidae), лицензия Creative Commons Attribution-Share Alike 4.0 International.

Рис. на 1-й с. – капсалида *Entobdella hippoglossi* (рис. Ван Бенедена из Kearn, 2014).

УДК 576.89:595.122.1

ББК 28.6

© Голубев А.И., Малютина Л.В.,
Сабиров Р.М., 2024

© Казанский университет, 2024

СОДЕРЖАНИЕ

1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ CAPSALIDEA.....	4
2. ОРГАНИЗАЦИЯ ПОЛОВОЗРЕЛЫХ КАПСАЛИД.....	9
2.1. Внешний вид. Органы прикрепления.....	9
2.2. Покровы. Кожно–мышечный мешок.....	17
2.3. Нервная система.....	24
2.4. Пищеварительная система. Пищеварение.....	31
2.5. Половая система.....	34
2.5.1. Мужская половая система.....	37
2.5.2. Женская половая система.....	41
2.5.3. Строение половых клеток.....	43
3. РЕПРОДУКТИВНАЯ СТРАТЕГИЯ КАПСАЛИД.....	45
4. ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ.....	50
5. ЛИЧИНКА КАПСАЛИД – ОНКОМИРАЦИДИЙ.....	56
6. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ КАПСАЛИД.....	63
7. ЭКОНОМИЧЕСКИЙ УЩЕРБ НАНОСИМЫЙ КАПСАЛИДАМИ В УСЛОВИЯХ АКВАКУЛЬТУР.....	65
8. МЕТОДЫ БОРЬБЫ С КАПСАЛИДПАМИ В АКВАКУЛЬТУРАХ.....	69
9. ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	72
ЛИТЕРАТУРА.....	73

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ CAPSALIDEA

Capsalidea - отряд класса моногенетических сосальщиков (Monogenea). Капсалиды - паразиты «кожи», плавников, жабр, роговицы глаз и носовых полостей рыб, обитающих в водах трех океанов - Атлантического, Тихого и Индийского. К настоящему времени известно более 200 видов капсалид. Однако, есть доказательства того, что многие из этих видов не являются валидными поскольку неоднократно были описаны под разными названиями (Chisholm, Whittington, 2007). Большинство видов капсалид встречается на атлантических рыбах. На основании этого было сделано предположение, что именно Атлантика стала местом происхождения этих плоских червей (Lawler, 1981).

Капсалиды - необычный отряд моногеней, поскольку их виды охватывают все основные группы рыб в качестве своих хозяев. Более 180 видов капсалид паразитируют на теле костистых рыб - телеостов, 15 видов из пяти родов обитают на телах пластинчатожаберных (акулы и скаты) и лишь два вида этих гельминтов выбрали в качестве своих хозяев андройдных (проходных) осетровых - это *Nitzschia sturionis* и *Nitzschia quadritestes*.

Присутствие в жизненных циклах капсалид древних (акула, скат, осетр) и современных (телеостных) рыб - хозяев указывают на то, что эволюция капсалидов является сложной и остается не совсем ясной к настоящему времени.

По мнению известного специалиста, в области изучения Capsalidae Яна Уиттингтона (Whittington, 2004), первые два вида капсалид, принятые за пиявок и известные к настоящему времени как *Entobdella hippoglossi* и *Nitzschia sturionis* были описаны известными натуралистами XVIII столетия Отто Мюллером (1776 год) и Питером Абельдгаардом (1794 год).



Мюллер Отто Фредерик
(Otto Frederik Müller)
(11.03. 1730 - 26.12.1784)

Выдающийся естествоиспытатель. Был первым исследованием фауны объединенных королевств Норвегии и Дании, классифицировав более трех тысяч местных видов. Состоял членом национальных академий наук Швеции, Германии и Франции.



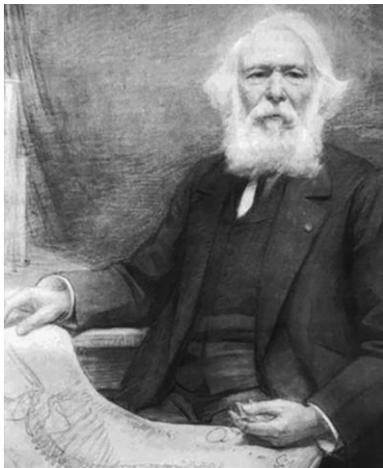
Питер Кристиан Абильтгаард
Peter Christian Abildgaard
(22.12.1740 - 21.01.1801)

Датский врач и ветеринар. Был президентом и отцом-основателем первого Датского ветеринарного и сельскохозяйственного колледжа. В 1789 году основал Ассоциацию естественной истории Дании.

Большинство капсалид – мелкие черви, длина которых варьирует в пределах нескольких миллиметров. И, тем не менее, некоторые из них являются одними из крупнейших зарегистрированных представителей Monogenea. К таким видам, в частности, относятся: *Capsala martinieri* Bosc, 1811 (длиной 27 мм и шириной 23 мм) - исключительный паразит солнечной рыбы *Mola mola*, *Nitzschia sturionis*, Abildgaard 1794 (длиной 13 - 14 мм и шириной 5 - 6 мм) - специфический паразит осетровых и *Entobdella hippoglossi* Muller, 1776 - обычный эктопаразит камбалообразных рыб. Длина взрослых особей *Entobdella hippoglossi* достигает 24 мм при ширине 11 мм (Whittington, 2004).

В 1858 году известный бельгийский ученый Ван Бенеден на основе глубокого изучения морфологии и жизненных циклов червей, ведущих жизнь эндо - и эктопаразитов, подразделил трематод на две группы - моногеней (Monogeneses) с прямым развитием и дигеней (Digeneses), обладающих

развитием с метаморфозом. Прекрасно описанная и проиллюстрированная *Entobdella hippoglossi* (см рис. на 1-й с. пособия) стала первой в списке видов червей, названных моногенетическими сосальщиками.



**Пьер Жозеф Ван Бенеден
(Pierre-Joseph van Beneden)
(19.12.1809 - 8.01.1894)**

С 1836 года профессор католического университета в Лувене. С 1881 года – президент Академии наук Бельгии.

В настоящее время существуют два подхода к классификации Monogenea. В 1912 году швед Нильс Однер предложил по принципиальному различию строения прикрепительного аппарата поделить моногеней на два подкласса - Monopisthocotylea и Polyopisthocotylea. Такой подход к разделению моногеней пользуется популярностью на Западе.



**Нильс Йохан Теодор Однер
(Nils Johan Teodor Odhner)
(25.02.1879 - 29.10.1928)**

Шведский исследователь Арктики, зоолог, педагог, профессор, доктор наук, член Королевской академии наук Швеции, специалист по трематодам и десятиногим ракообразным. С 1923 по 1928 год занимал пост вице - секретаря академии наук Швеции.

В нашей стране обычно используется деление дигеней на подклассы, предложенное Б.Е. Быховским (1957). По его мнению, этих сосальщиков следует поделить на Polyonchoinea и Oligonchoinea по наличию или отсутствию у них краевых крючков прикрепительных дисков.



Борис Евсеевич Быховский
(27.08.1908 – 26.01.74)

Советский учёный-зоолог, паразитолог, академик АН СССР (1964), директор Зоологического института АН СССР (1962 - 1974), основатель и первый главный редактор журнала «Паразитология».

Общее представление о разнообразии внешнего вида представителей моногеней из выделенных подклассов Monogenea дано на рис. 1.

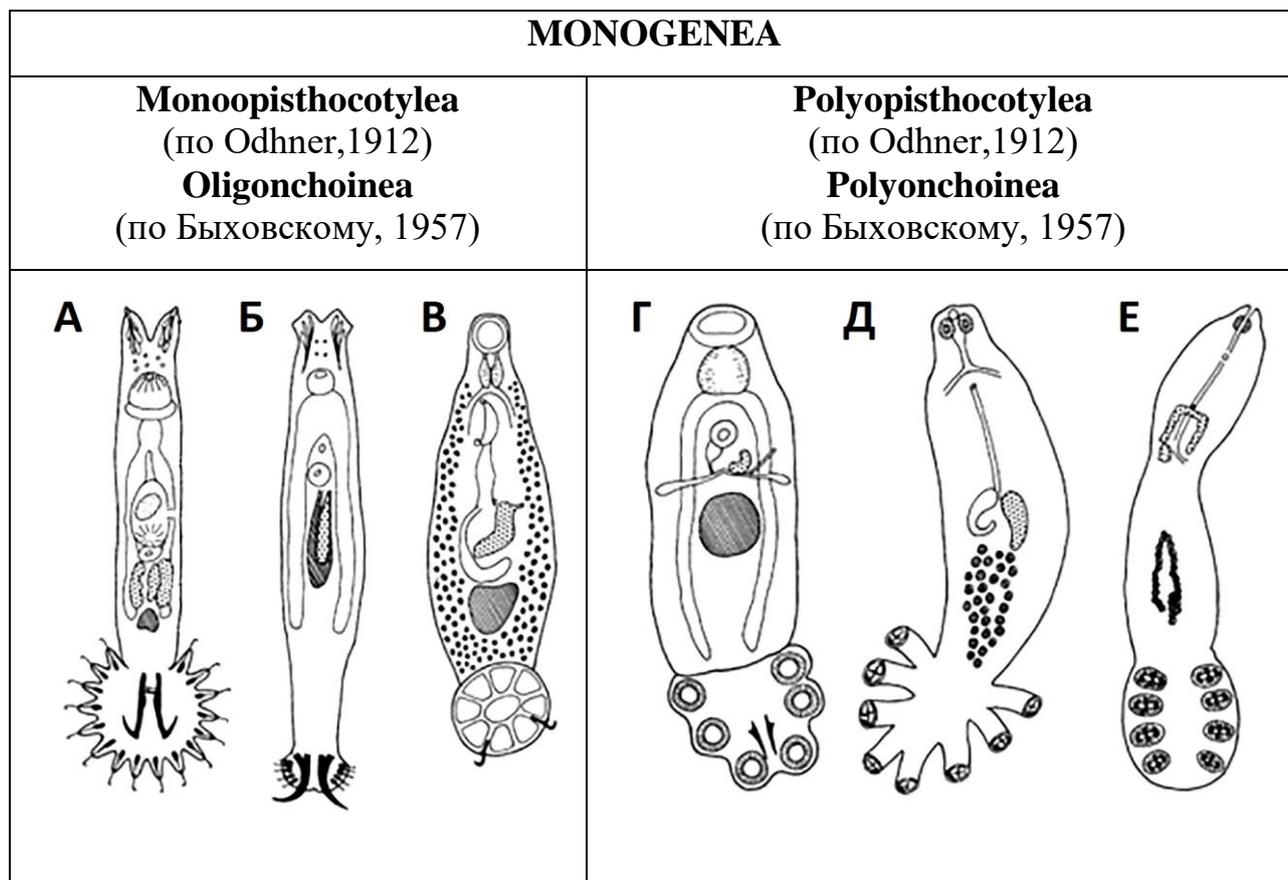


Рис. 1. Выборочные рисунки моногеней из двух подклассов (вид с брюшной стороны). Наиболее характерные виды Monogenea из шести семейств. А - Gyrodactylidae, Б - Dactylogyridae, В - Monocotylidae, Г - Polystomatidae, Д - Dicliphoridae, Е - Hexastomatidae (из Encyclopedia of Parasitology Mehlhorn. Springer - 2008, том 2, стр 844).

Стоит отметить, что подклассы моногеней отличаются не только внешним видом своих представителей, но и характером их питания. *Monopisthocotylea* питаются эпителиальными клетками (или их слизью) своих хозяев, а *Polyopisthocotylea* питаются исключительно их кровью.

Долгое время систематическое положение капсалид определялось рангом семейства (*Capsalidae*). В 1988 году Б.И. Лебедевым разработана новая система класса моногеней, в которой эти эктопаразиты возведены в ранг отряда - *Capsalidea* Lebedev, 1988, включающий три семейства: *Capsalidae* Baird, 1853, *Dionchidae* Vuchowsky, 1959 и *Euplocotylidae* Malmberg, 1990. К настоящему времени отряд *Capsalidea* насчитывает около 50 родов.



**Борис Иванович Лебедев
(1941)**

Доктор биологических наук. Заведующий отделом зоологии Биолого-почвенного института ДВО РАН. Специалист в области изучения жаберных сосальщиков рыб (*Plathelminthes*; *Monogenoidea*). Редактор и член редакционного Совета международного журнала "Systematic Parasitology»

Наиболее хорошо изученной к настоящему времени капсалидой является *Entobdella soleae* (Van Beneden & Hesse, 1863). Она (Рис. 2) и станет модельным объектом в настоящем пособии во многом, в частности, благодаря трудам почетного пожизненного члена Гельминтологического общества Вашингтона, члена Лондонского Линнеевского общества - Graham C. Kearn.

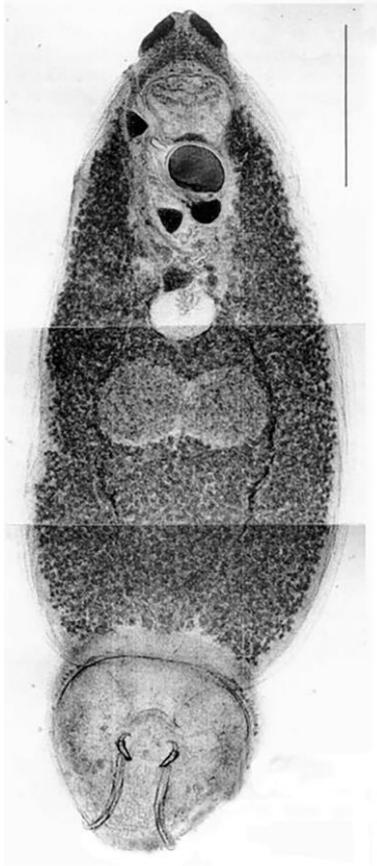


Рис. 2. Фотография взрослой особи *Entobdella soleae* с вентральной стороны тела. Масштабная линейка 1 мм (по Kearn, 2002).

«It is a beautiful animal and I never tire of watching it alive» (Kearn, 2002). «Это красивое животное, и я никогда не устаю наблюдать за ним вживую».

Из Kearn G. (2002). *Entobdella soleae* - pointers to the future. International Journal for Parasitology 32(3), 367-372.

1. ОРГАНИЗАЦИЯ ПОЛОВОЗРЕЛЫХ КАПСАЛИД

1.1. Внешний вид. Органы прикрепления

Тело большинства капсалид овальное или эллипсоидное. Головной отдел тела снабжен своеобразными органами прикрепления, а более точно - прилипания, в виде пары круговых дисков или двух неглубоких присосок, либо в виде пары боковых адгезивных полей различной конфигурации (Рис. 3). Железистые клетки, вырабатывающие «липкие» секреты, выявлены не только в этих образованиях, но и в пространстве между ними. На примере двух видов капсалид (*Benedenia rohdei* и *Benedenia lutjani*) было показано, что в головном отделе червей вырабатывается три типа различных по своей химической природе адгезивных продуктов. Два из них - синтезируют клетки боковых органов прикрепления, а один - клетки, расположенные в пространстве между ними (Рис. 3Б) (Whittington, Cribb, 1999).

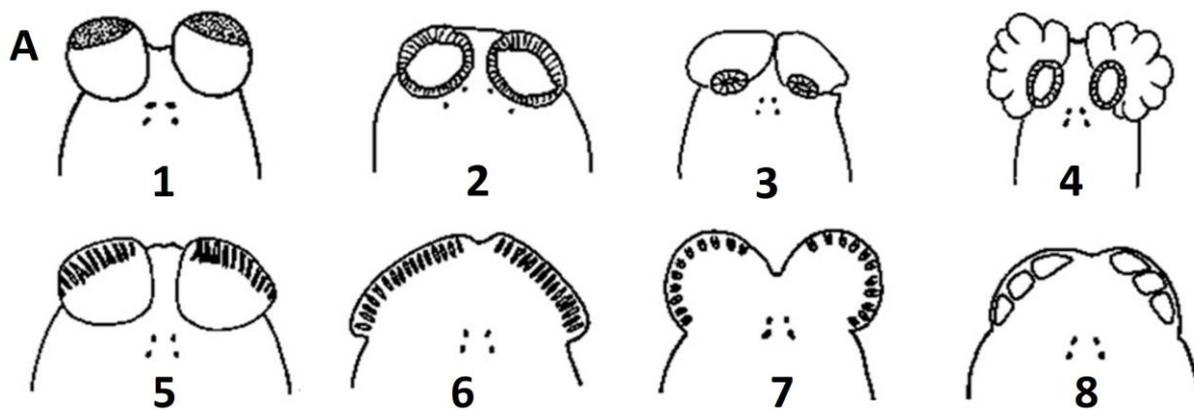
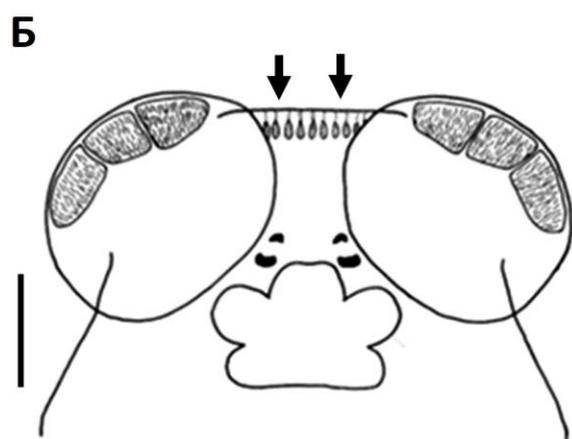


Рис. 3. Схемы строения передних органов прикрепления Capsalidae.

А - диаграммы, дающие представление о разнообразии строения передних органов прикрепления Capsalidae (по Perkins et al., 2009). Б - схема строения передних органов прикрепления капсалиды *Benedenia lutjani* (по Whittington, Cribb, 1999). Шкала 100 мкм. Стрелками указаны секреторные клетки головного отдела между двумя боковыми органами прикрепления.



Названия передних органов прикрепления капсалид на рисунке 3А (по Perkins et al., 2009). 1 - парные круговые диски, 2 - парные круглые диски с передней - железистой и задней - мышечной областями, 3 - парные кольцевые диски с мускулистыми присосками, 4 - парные мускулистые присоски с широкими изрезанными краями, 5 - парные круглые диски с боковыми гребнями, 6 - парные диадемы, 7 - парные переднебоковые поля с большим количеством округлых структур, 8 - парные переднебоковые адгезивные подушечки с отдельными областями секреторных клеток.

У некоторых видов энтобделлид боковые прикрепительные органы имеют эффектный вид диадемы (Рис. 4).

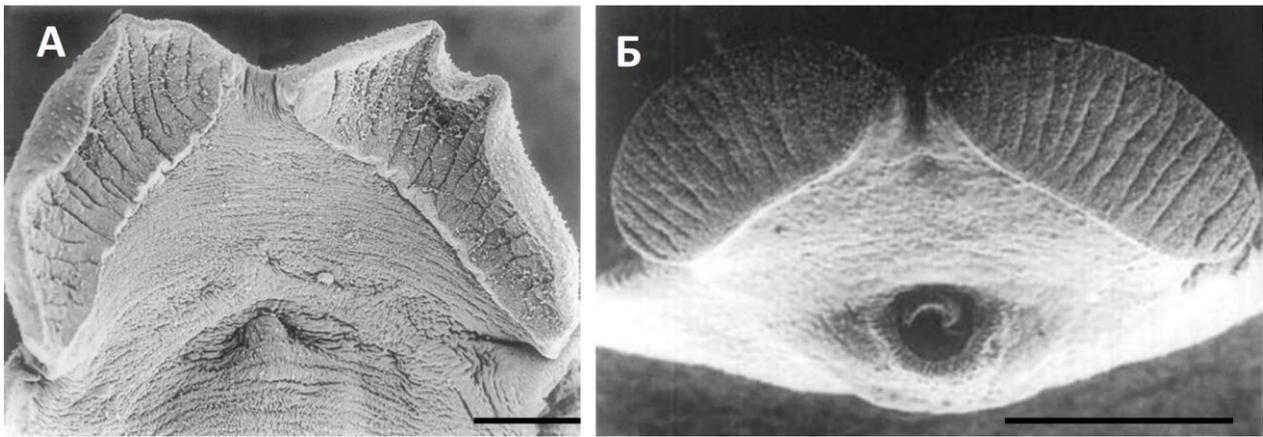


Рис. 4. Передне - вентральная сторона капсулиды *Entobdella* sp. (SEM). Показана диадема, образованная двумя боковыми прикрепительными органами («клейкие подушечки» - «adhesive pads»), разделенными промежуточным пространством. А - по Whittington, Cribb, 1998). Б - по Whittington, Cribb, 2001). Шкала 100 мкм.

На заднем конце тела капсалид располагается главный орган, обеспечивающий фиксацию червей на теле своих хозяев - прикрепительный диск или гаптор (haptor), вооруженный мелкими и крупными крючьями из склеропротеинового материала (Lyons, 1964). Мелкие крючья, названные краевыми или маргинальными, располагаются на внутренней кромке краевой мембраны, играющей важную роль в присасывании червей к телу своих хозяев. Они используются для кратковременной фиксации на покровах хозяев при миграции по их телу. Крупные крючья, занимающие центрально - заднюю область гапторов, получили название - склеритов, хамулей (hamuli) или якорей (anchor). Последнее название, пожалуй, наиболее полно отражает функциональное предназначение этих образований, поскольку они призваны закреплять паразитов на местах их длительного пребывания. Наиболее часто крупные крючья представлены тремя парами: дополнительной, передней и задней (Рис. 5). Передняя пара крючьев всегда выделяется своими более крупными размерами (Рис. 4, 5А).

Термин «hamuli» был предложен в 1963 году известным паразитологом Бермингемского университета Дж. Ллевеллином (Llewellyn, 1963).

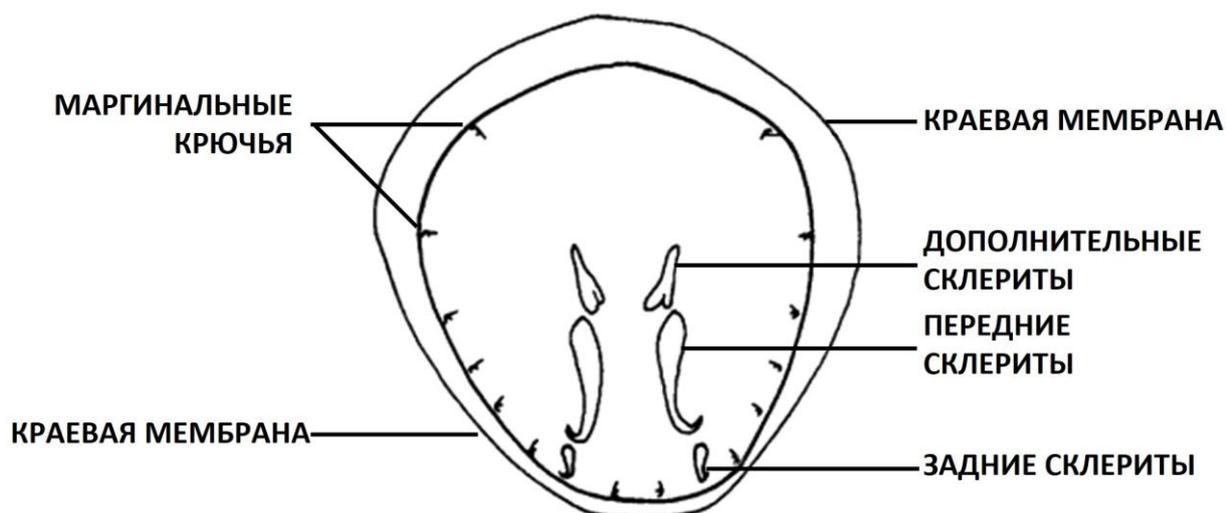


Рис. 5. Обобщенная схема строения заднего прикрепительного диска (гаптора) капсалид (по Whittington, 2004).

В отечественной литературе дань этому названию отдается словами «гемули» (Егорова, 1997, 2004) или «хамули» (Тимофеева, 2004).

Вариации в организации заднего прикрепительного диска капсалид весьма многочисленны. Они проявляются в строении, размерах и местоположении центральных склеритов (Рис. 6А), в отсутствии или особенностях строения краевого клапана, в отсутствии или характере септирования вентральной стороны гаптора на отдельные камеры (Рис. 6Б), в частичной утрате краевых или центральных крючьев, в отсутствии или наличии папиллярных структур (Рис. 6В, Г).

Количество септ гаптора даже в пределах одного рода капсалид может быть различным. Так в роде *Trochapus*, Diesing, 1850, насчитывающим около 20 видов, есть группы червей с 5, 8 и 10 радиальными перегородками прикрепительного диска (Arai, Koski, 1964).

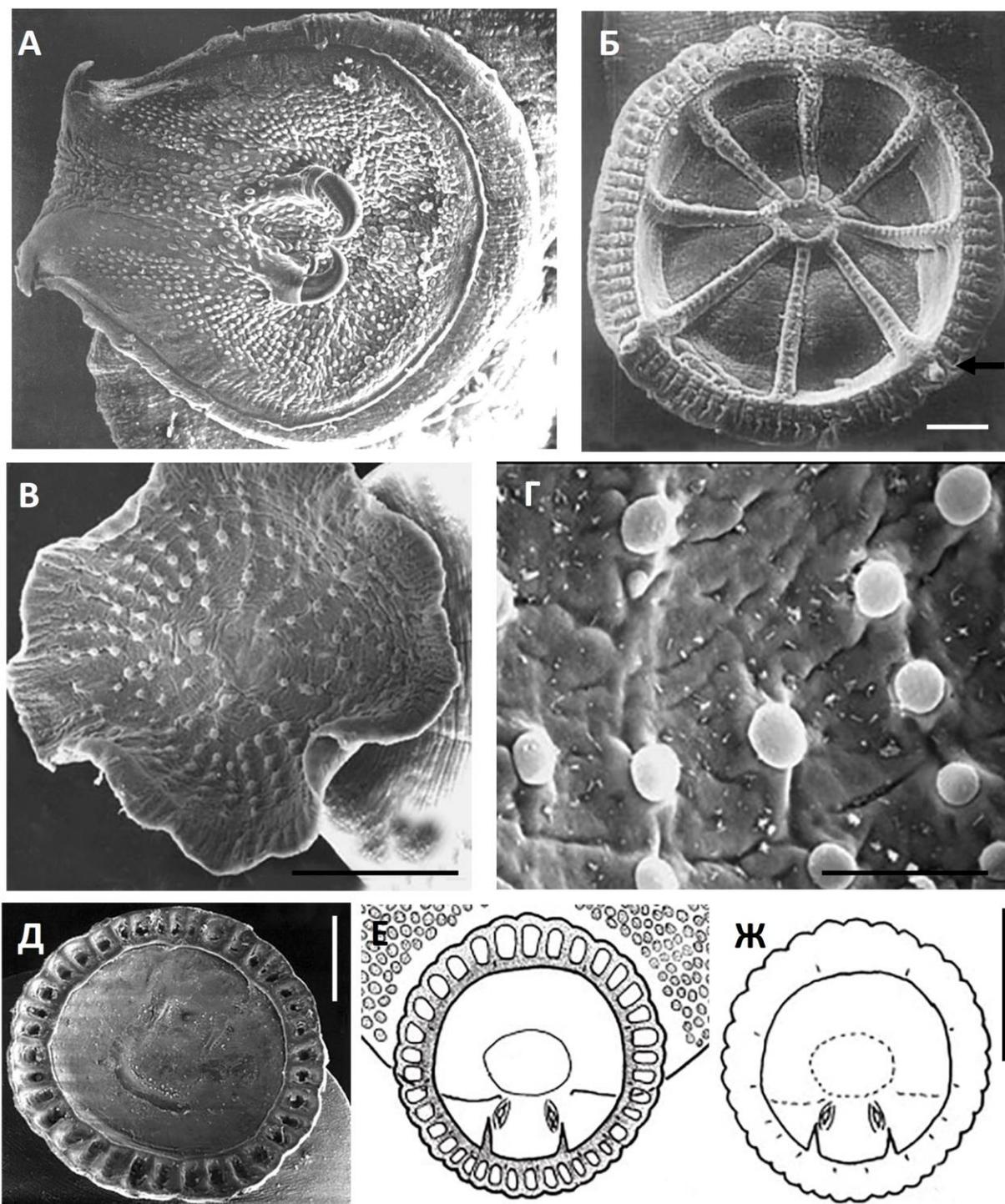


Рис. 6. Примеры строения задних прикрепительных дисков капсалид, изученных с использованием SEM. А - гаптор капсалиды *Entobdella soleae*, Б - септированный гаптор капсалиды *Nasicola brasiliensis*. Семь мышечных септ (перегородок) формируют центральное семиугольное поле. Стрелкой указано местоположение одного из 14 маргинальных крючков. Краевой клапан изрезан многочисленными инвагинациями. Такие краевые мембраны получили название «рифленых» или «плиссированных» (по Kohn et. al., 2004), В - гаптор *Trimusculotrema schwartzi* (шкала 500мкм) и его фрагмент – Г, (шкала 50 мкм) с папиллами. SEM (по Dyer, Poly, 2002). Д, Е, Ж - SEM и схемы строения гаптора *Dioncoseudobenedenia ancoralis* sp. с большим количеством (до 40) мелких присосок на краевой мембране (шкала 100 мкм) (по Deveney, Whittington, 2011).

Наиболее наглядно морфологическое разнообразие гапторов проявляет себя при сравнении внешнего вида близкородственных видов (Рис. 7).

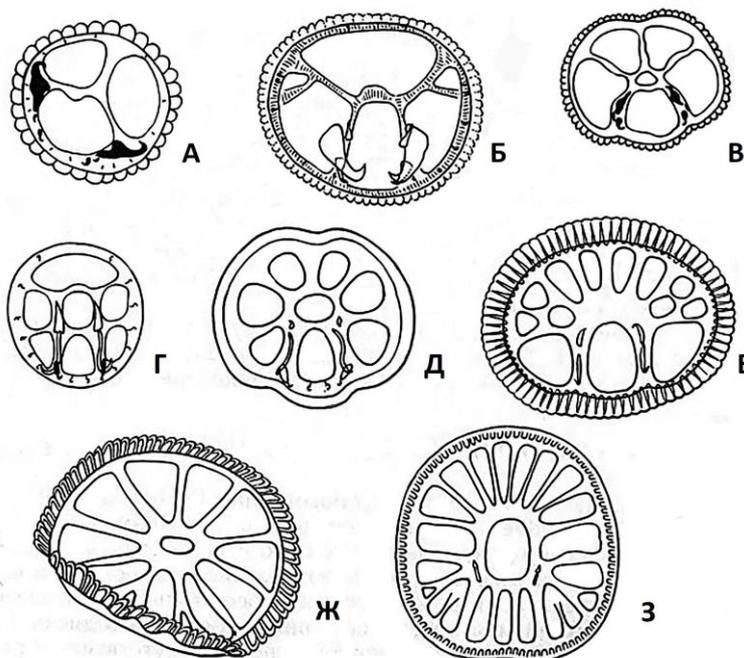


Рис. 7. Различные типы прикрепительных дисков у капсалид подсемейства Trochopodinae. А - *Trilobiodiscus lutiani* (по Быховский, Нагибина, 1967), Б - *Tetrasepta dischizosepta* (по Suriano, 1975), В - *Megalocotyloides epinepheli* (по Быховский, Нагибина, 1967), Г - *Pseudobenedenia dissostichii* (по Тимофеева и др., 1987), Д - *Pseudobenedeniella branchialis* (по Тимофеева и др., 1987), Е - *Sessilorbis limopharynx* (по Мамаев, 1970), Ж - *Trochopus antigoniae* (по Егорова, Коротаева, 1990), З - *Sprostonia multitestis* (по Мамаев, 1970). (Из Егорова, 1994).

В отличие от большинства капсалид представители подсемейства Encotyllabinae, паразитирующие на жабрах или в полости глотки морских костистых рыб, устроены весьма своеобразно. Латеральные участки их тела загибаются вентрально, а задний прикрепительный диск (гаптор) связан с телом червей стебельком различной длины, что в целом придает червям удлиненно - трубчатый вид. Головной отдел червей снабжен двумя фестончатыми (гофрированными) краевыми дисками, несущими глубокие мускулистые присоски (Рис. 3 А (4) и 8 А, Б).



Рис. 8. Вид с брюшной стороны капсалиды *Encotyllabe spari*, обитающей на зубных пластинках глотки кистеперых рыб из рода *Plectorhynchus*. SEM. Шкала 100 мкм (по Khalil, Abdul-Salam, 1988). Б – Прикрепительный аппарат головного отдела капсалиды *Encotyllabe kuwaitensis* – паразита тропических рыб рода *Caranx*



На примере *Entobdella soleae*, паразитирующей на теле лучеперой рыбы *Solea solea*, известной как европейский морской язык, показан один из наиболее вероятных способов (механизмов) фиксации гаптора. Отмечено, что в местах прикрепления капсалид кожа рыб образует своеобразное выпячивание (вздутие), описанное как «blister» - «волдырь» (Kearn, 1964). При отсутствии в гапторе *Entobdella soleae* секреторных желез становится вполне очевидным, что задний прикрепительный диск фиксируется на теле рыбы с помощью силы всасывания, а не за счет адгезивного секрета. При закреплении на коже рыбы в основном с помощью дополнительного и переднего склеритов (Рис. 9). Всасывающий эффект достигается за счет сокращения двух сухожилий, связанных с мускулатурой тела. При этом краевая мембрана, снабженная четырнадцатью мелкими маргинальными крючками, воспрепятствует поступлению окружающей воды в полость гаптора.

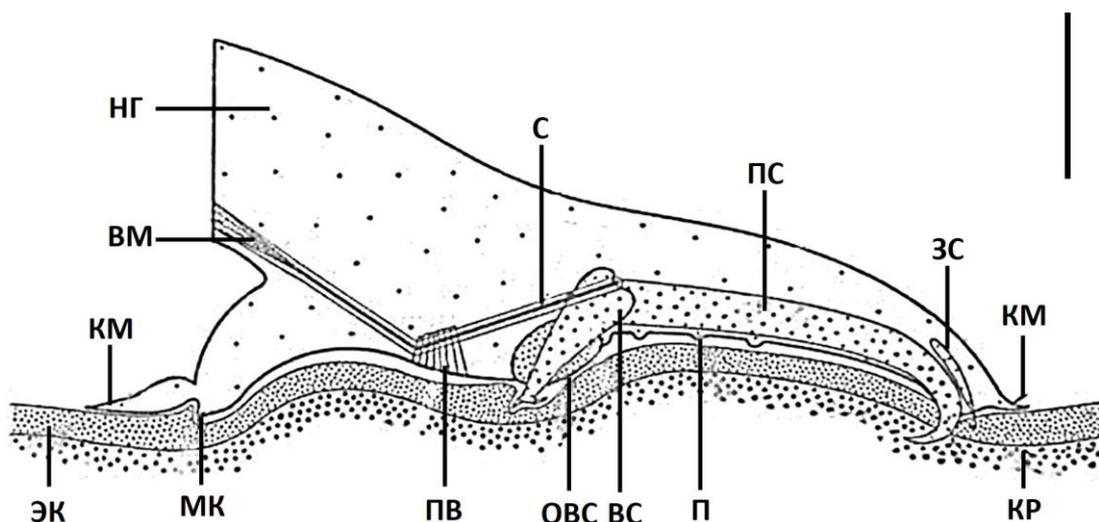


Рис. 9. Схема строения парасагитального среза гаптора *Entobdella soleae*, закрепленного на коже морского языка - *Solea solea*. Шкала 0.5 мм (по Kearн, 1964).

Условные обозначения: в м - внешняя мышца, в с - вспомогательный склерит, п с - передний склерит, з с - задний склерит, к м - краевая мембрана. к р - кожа рыбы, м к - маргинальный крючок, н г - ножка гаптора, о в с - оболочка, окружающая вспомогательный склерит, п - папилла, п в - волокна, прикрепляющие сухожилия к вентральной поверхности гаптора, с - сухожилие в сухожильном канале. э к - эпидермис кожи рыбы.

Заключение, сделанное G.C. Kearн о «всасывающем» механизме закрепления гаптора капсалид на коже рыб, нашло убедительное подтверждение в обстоятельном исследовании строения и работы этого органа у *Capsala sp.*, паразитирующей на теле голубого марлина (*Makaira nigricans*) (Istiophoridae) (Ingram, Parker. 2005). Семикамерный гаптор этой капсалиды вооружен только добавочными склеритами. Краевые и центральные крючья в нем отсутствуют. Закрепление гаптора на теле рыбы обеспечивают внутренние тяжи перекрещенной, кльцевой и диагональной мускулатуры и пара сухожилий, связывающих склериты с мышцами тела червей (Рис. 10).

Дана теоретическая оценка эффективности всасывания. По мнению авторов, она в два раза превышает максимальную теоретическую силу сопротивления, которую могут испытывать *Capsala sp.* когда *M. nigricans* плывет с ускорением 1 и 20 м в секунду.

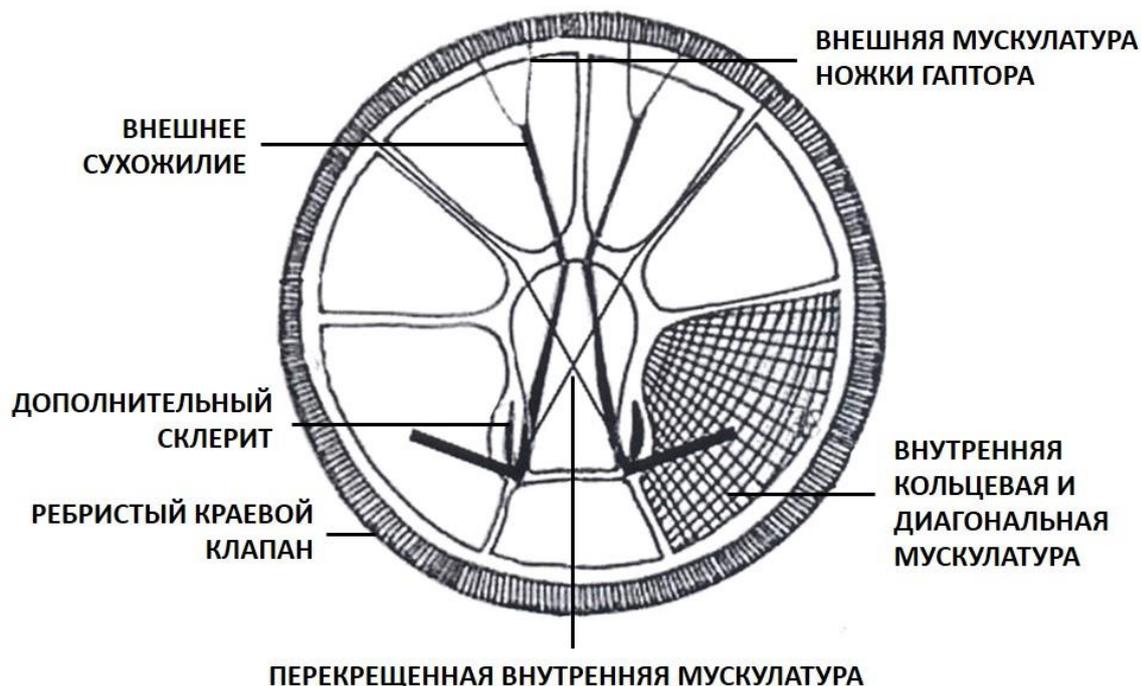


Рис. 10. Схема строения семикамерного заднего прикрепительного диска *Capsala sp.* (по Ingram, Parker, 2005).

Сделано предположение, что сосочки (папиллы) на внутренней поверхности прикрепительного диска обеспечивают распределение отрицательного давления по внутренней поверхности гаптора и сопротивление сдвигающим силам, возникающим при плавании рыбы (Ingram, Parker, 2005).

1.2. Покровы. Кожно-мышечный мешок

Представление об организации внешней поверхности капсалид сложилось при анализе обобщенных данных о строении покровов *Entobdella soleae* и *Acanthocotyle elegans*, снятой с тела ската морская лисица (*Raia clavata*) (Lyons, 1968, 1970, 1973). Оказалось, что большая часть тела изученных червей, за исключением области адгезивных желез головного отдела, покрыта синцитиальным эпителием. Эпителий значительной части головного отдела

состоит из отдельных клеток, связанными септированными десмосомами с синцитиальным эпителием.

Толщина покровного эпителия дорсальной стороны тела у *Entobdella* 11-19 мкм, а у *Acanthocotyle* около 6 мкм. Эпителий вентральной стороны гораздо тоньше: у *E. soleae* - 1-3 мкм, а у *A. elegans* - около 1 мкм.

С дорсальной стороны тело капсалид покрыто микроворсинками. На эпидермисе адгезивных головных желез червей они короткие и густо расположены по - одиночке. Эпителий остальной части спинной стороны капсалид (включая и прикрепительный диск) снабжен длинным микроворсинками (у *E. soleae* - 10-16 мкм, у *A. elegans* - 3-9 мкм), исходящими из выростов эпителия, названных базальными расширениями (Рис. 12). Базальные расширения (высотой 3-5 мкм) могут нести на себе от одной до трех микроворсинок. На одном квадратном микрометре дорсальной поверхности *E. soleae* отмечено до 7 базальных расширений микроворсинок. На брюшной поверхности червей выросты покрова не обнаружены.

И, тем не менее, присутствие микровиллей на брюшной стороне капсалид может иметь место. Примером служит *Benedenia sp.*- паразит кожи морских синеполосатых окунеобразных рыб *Haemulon sciurus* (Рис. 11).

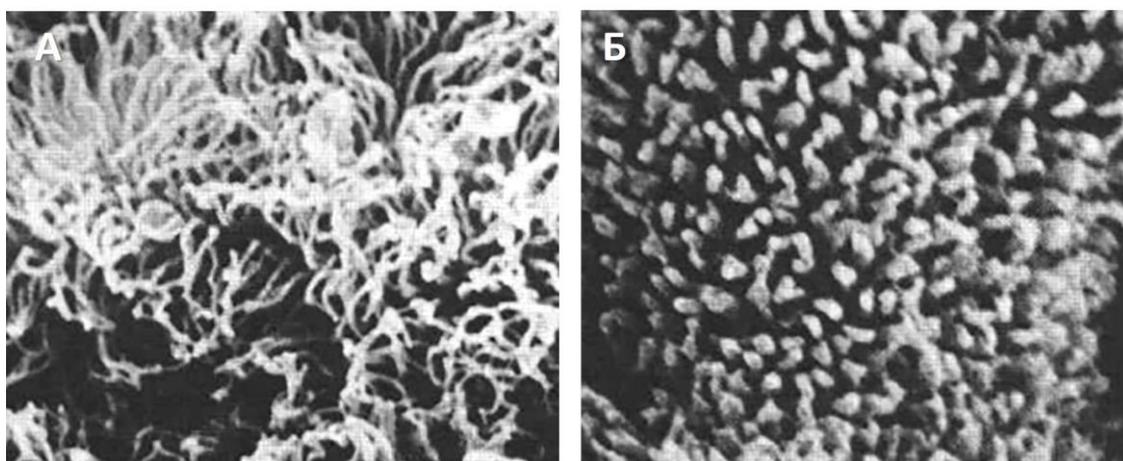


Рис. 11. Сканирующая электронная микроскопия поверхности тела капсалиды *Benedenia sp.* А - длинные микроворсинки спинной (дорсальной) поверхности тела, Б - короткие микровилли вентральная поверхность тела. x10 000 (по Cone and Beverley-Burton, 1981).

Ядра эпителия расположены в телах клеток, которые лежат в паренхиме под покровными мышечными слоями (Рис.12). У *E. soleae* тела эпителиальных клеток заметно вытянуты и имеют длину 20-30 мкм, достигая в поперечнике 15 мкм. На ультратонких срезах они легко узнавались по электроннопрозрачной цитоплазме и большому количеству электронноплотных гранул. Каждая гранула представляет собой мембраноограниченное тело от палочковидной до гантелевидной формы длиной около 0,2-0,4 мкм и 0,1-0,2 мкм в поперечнике. Предполагается, что гранулы содержат конденсированный мукопротеин, секрция которого происходит из базальных расширений отростков микроворсинок.

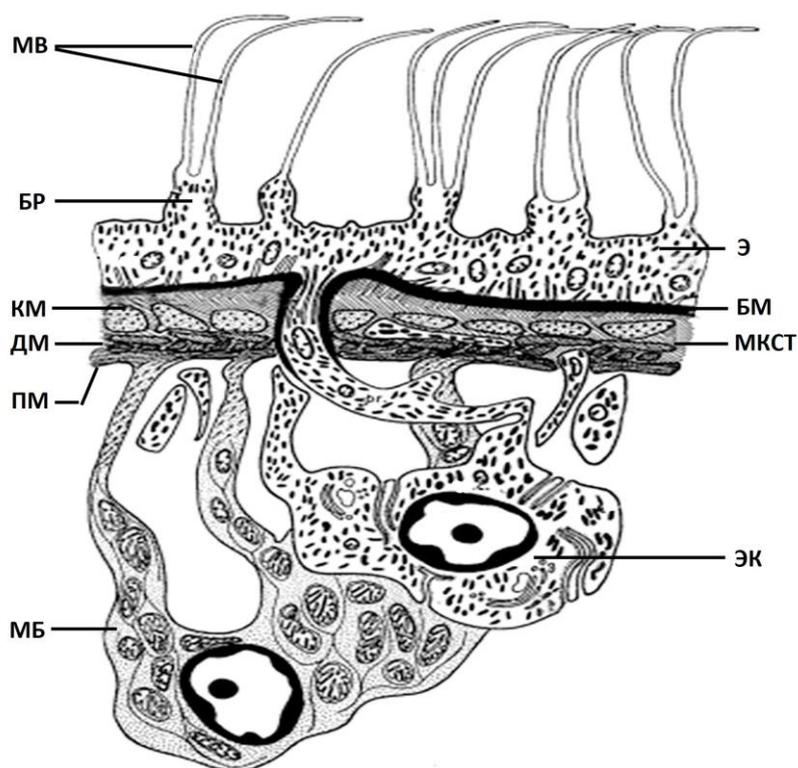


Рис. 12. Схематическая реконструкция продольного среза через дорсальную стенку тела *Entobdella soleae* (по Lyons, 1970).

Условные обозначения: бм - базальная мембрана, бр - базальное расширение, дм - диагональная мускулатура, км - кольцевая мускулатура, мб - миобласт, мв - микроворсинки, мкст - межклеточная соединительная ткань, э - эпителий, эк - тело эпителиальной клетки.

Высказано предположение, что длинные микроворсинки выполняют сразу несколько функций: удерживают коврик слизи, который может быть защитным от механических воздействий, выполняет осморегуляторную и антибактериальную функции, а также значительно увеличивают дыхательную поверхность червей. Высокая потребность *E. soleae* в кислороде была продемонстрирована экспериментально (Kearn, 1962).

Покровный эпителий подстилается тонкой базальной мембраной. Под ней последовательно располагаются слои кольцевой, диагональной и продольной мускулатуры кожно-мышечного мешка. Крупные ядродержащие тела мускулатуры (миоциты) располагаются в паренхиме попеременно с телами эпителиальных клеток (Рис. 12). Пространство между базальной мембраной и тяжами мускулатуры червей заполнено межклеточным (интерстициальным) материалом. Этот слой у *A. elegans*, по сравнению с *E. soleae*, значительно тоньше. Во многом это связано с размерами изученных червей (Lyons, 1970). Капсалида *A. elegans* более мелкий и тонкий червь (2,5 мм x 0,6 мм) в то время, как длина *E. soleae* достигает 3 мм, при ширине 1-5 мм.

Хорошо развитая мускулатура обеспечивает характерное волнообразное движение тела капсалид (всегда от задней части к передней), имеющее прямое отношение к интенсивности дыхания гельминтов. Показано, что скорость волнообразного движения увеличивается с уменьшением содержания кислорода в окружающей морской воде и наоборот (Kearn, 1962). В условиях эксперимента при температуре + 10 С скорость «волнистости» *Entobdella soleae* в обычно насыщенной кислородом морской воде (т.е. в воде, содержащей около 6 мл кислорода на литр) составляла в среднем 35 волн в минуту. Волнистость обычно была постоянной, но у многих червей она могла прерываться на паузу продолжительностью 1-2 секунды.

Изменение температуры не влияло на форму волн, но их частота могла увеличиваться примерно вдвое при повышении температуры на 10 С. Пути

ПОТОКОВ ВОДЫ, ВЫЗЫВАЕМЫХ «ВОЛНИСТОСТЬЮ», и выявленных при наблюдении за движением частиц кармина в ходе эксперимента, показаны на рис. 13.

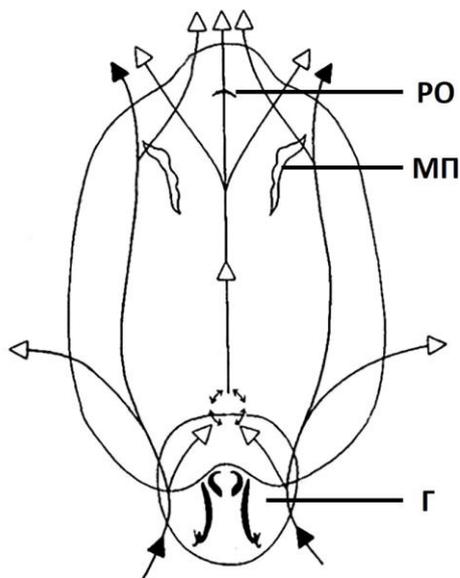


Рис. 13. Схема потоков воды (указаны стелками), вызываемые «волнистостью» тела капсалиды *Entobdella soleae* (по Kearns, 1962).
Условные обозначения: г - гаптор, мп - мочевой пузырь, ро - ротовое отверстие.

Покровы капсалид богаты чувствительными ресничными образованиями. Как и у всех Monogenea, выделено три типа таких рецепторов: А - одиночные с одной неподвижной ресничкой (9+2) без корешков, Б - сложные уницилиарные (одноресничные) рецепторы, состоящие из ряда ассоциированных нервных окончаний, В - сложные многоресничные рецепторы, образованные одним или несколькими нервными окончаниями, каждое из которых несет несколько видоизмененных ресничек, снабженных длинными корешками.

Одиночные рецепторы состоят из концевой реснички длиной 9-11 мкм, устроенной по формуле 9+2, и встроенной в расширение (нервную луковицу) одного из отростков биполярного нейрона (Рис. 14), тело которого находится в паренхиме. Нервная луковица и базальная часть осевого аппарата реснички погружены в своеобразную чашу, закреплённую в эпидермисе септированными десмосомами. Стенки «чаши» образованы цитоплазматической мембраной

реснички. В литературе такие обрамления известны как «нервные воротнички». Базальное тело реснички, выражено слабо, присутствия корешков не отмечено.

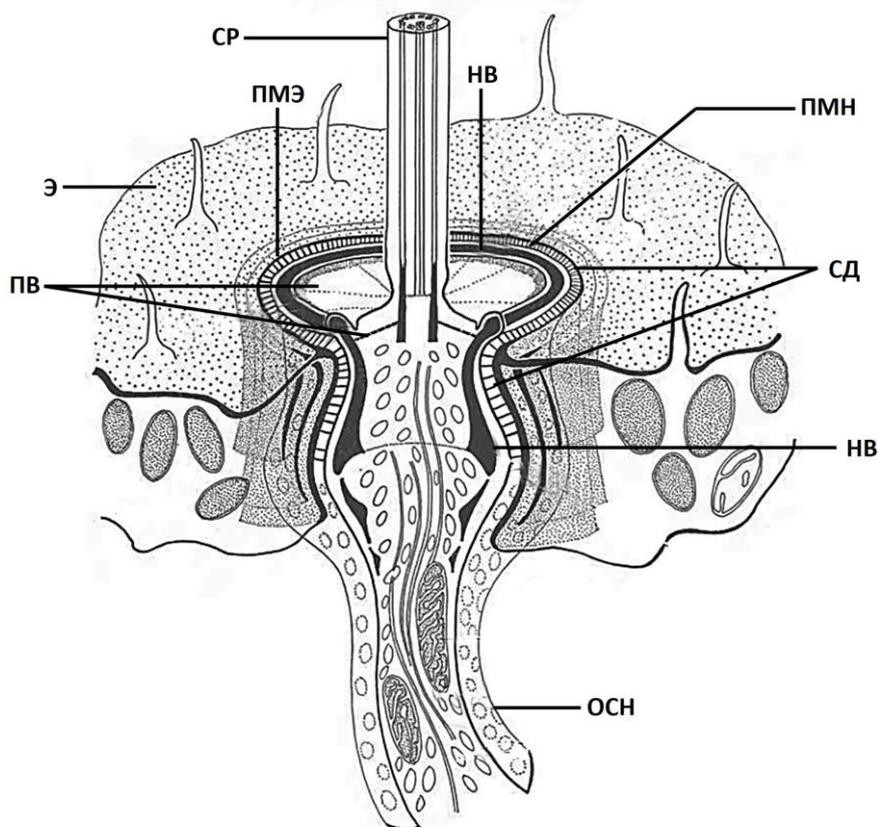


Рис. 14. Реконструкция ультратонкого строения одиночного цилиарного рецептора капсалиды *Entobdella soleae* (Lyons, 1969).

Условные обозначения: осн - отросток сенсорного нейрона, нв – нервный воротничок, пв - переходные волокна, пмн - плазматическая мембрана нейрона, пмэ - плазматическая мембрана эпителия, сд - септированная десмосома, ср - сенсорная ресничка, э - эпителий.

На уровне базального тела ресничка «закреплена» в нервной луковице девятью волокнами, названными «переходными» («transitional fibres»). В поперечном сечении они выглядят как спицы колеса. Одоресничные одиночные рецепторы известны как тангоресничные. Они являются разновидностью тактильных рецепторов, раздражение которых вызывает ощущение прикосновения.

Сложные уницилярные рецепторы состоят из нескольких собранных в группы нервных окончаний, каждое из которых при участии нервных

воротничков отдельно запечатано в эпидермис и заканчивается одной ресничкой с осевым цилиндром, устроенным обычно по формуле 9+2 (Рис. 15).

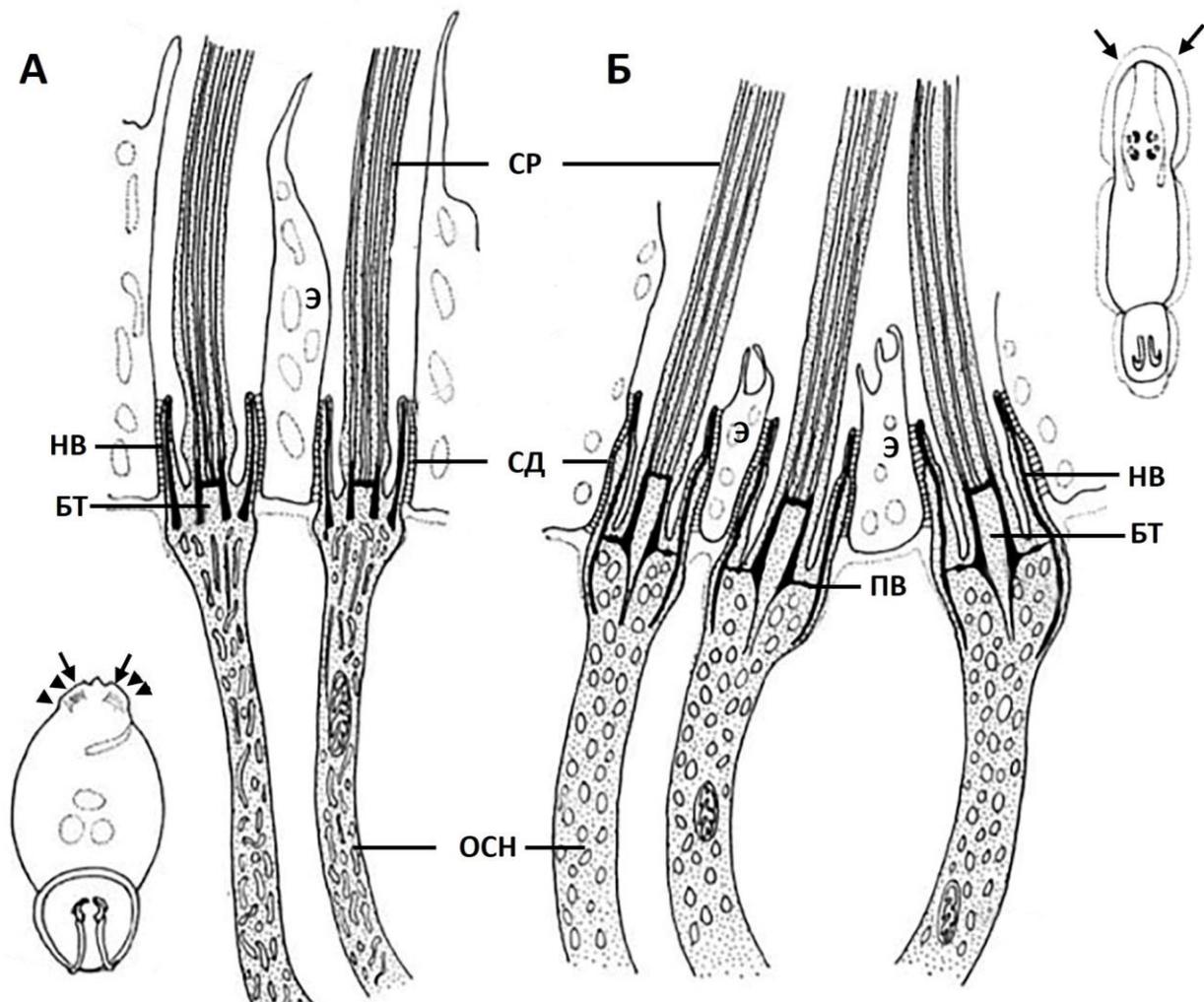


Рис. 15. Сложные уницилярные рецепторы головных участков тела *Entobdella soleae*. А - взрослая особь; Б - личинка (онкомирацидий) (по Lyons, 1973).

Условные обозначения: бт - базальное тельце, нв - нервный воротничок, осн - отросток сенсорного нейрона, пв - переходные волокна, сд - септированная десмосома, ср - сенсорная ресничка, э - эпителий.

Сложные мультицилиарные рецепторы образованы 1-5 связанными нервными окончаниями, каждое из которых снабжено множеством сильно модифицированных ресничек, окруженных единым нервным воротничком (Рис. 16). Вокруг отдельных ресничек в этих рецепторах нервного воротничка нет. (Lyons, 1969). Рецепторы этого типа обнаружены в ресничных ямках на «голове» личинки *E. soleae*. (Lyons, 1972).

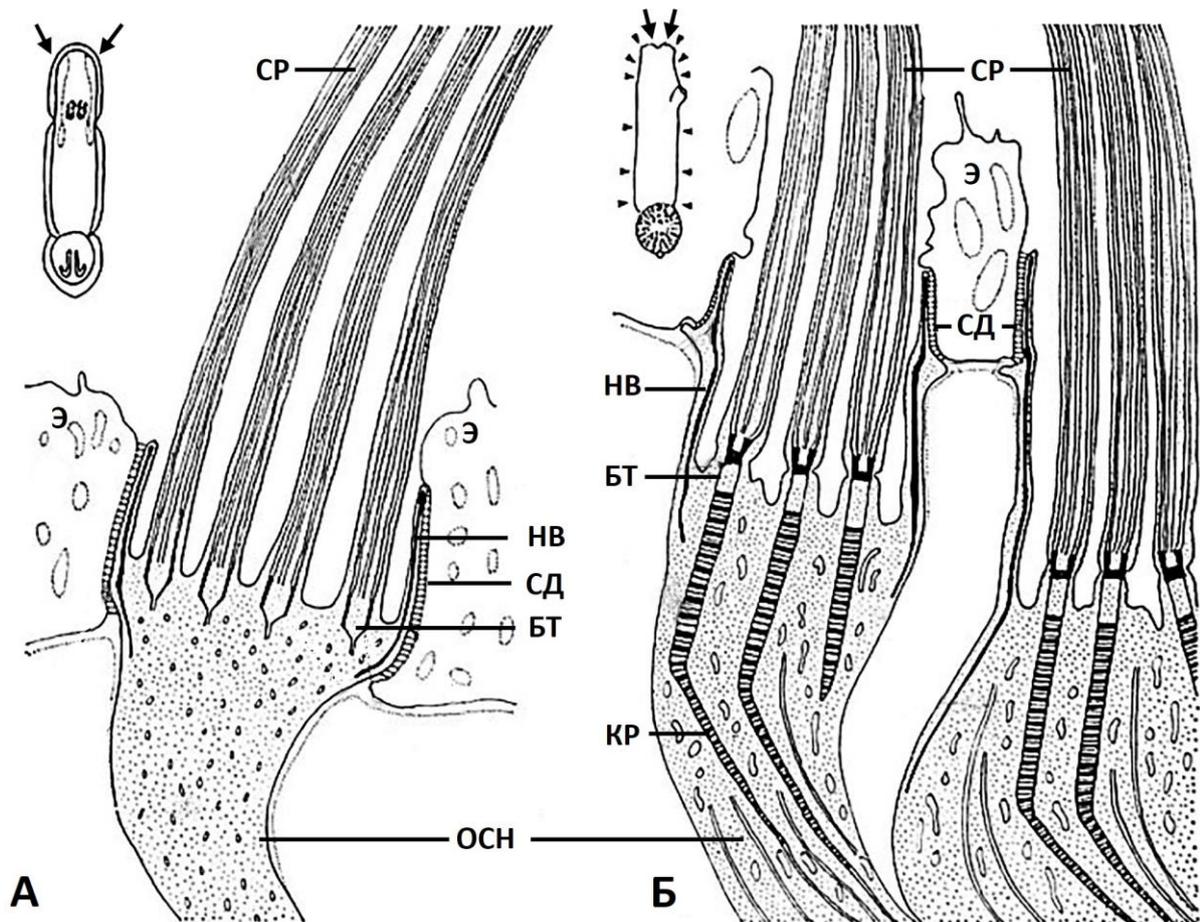


Рис. 16. Схемы строения составных (сложных) мультицилиарных рецепторов капсалид: А - головного отдела личинки *E. Soleae*, Б - головного отдела и тела половозрелой *Acanthocotyle lohianchi*.

Условные обозначения: бт - базальное тельце сенсорных ресничек, кр - корешок реснички, нв - нервный воротничок, осн - отростки сенсорных нейронов, сд - септированная десмосома, ср - сенсорная ресничка, э - эпителий (Lyons, 1973).

Отсутствие схемы строения 9+2 в осевых цилиндрах ресничек в сложных мультицилиарных рецепторах позволяет предположить, что они не могут быть очень чувствительны к механическим воздействиям и, по всей вероятности, имеют отношение к хеморецепции (Lyons, 1973).

1.3. Нервная система

По мнению одного из ведущих специалистов нашей страны по изучению капсалид, Т. А. Тимофеевой, нервная система этих гельминтов имеет единый

план строения. Это было проиллюстрировано глубоким изучением нервной системы *Nitzschia sturionis* с привлечением данных о строении нервной системы капсалид - *Entobdella hippoglossi*, *Capsala malae* и *Capsala ovalis*, изученных А. Лангом еще в конце XIX столетия (Lang, 1880, см. рис 13) (Тимофеева, 1983).

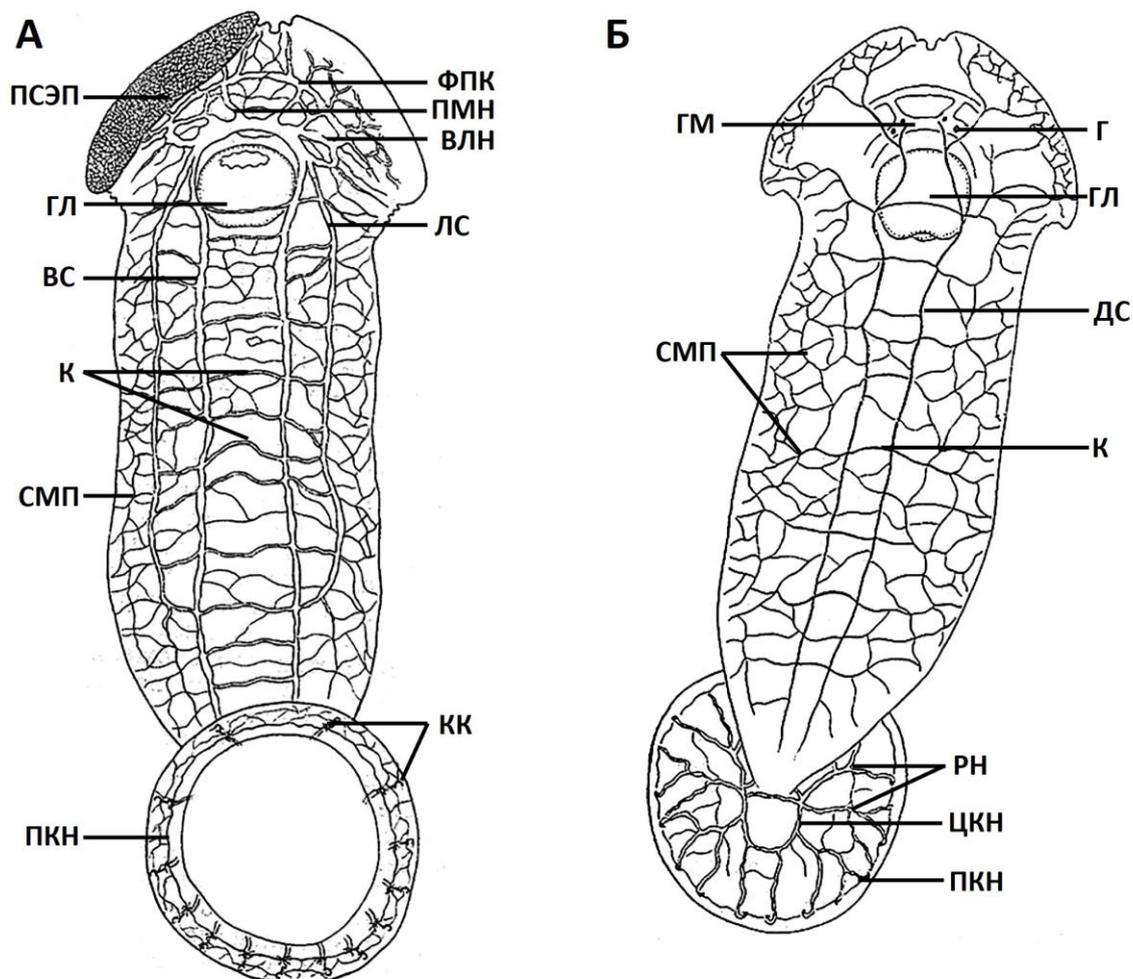


Рис. 17. Нервная система взрослых особей капсалиды *Nitzschia sturionis* (по Тимофеевой, 1983). А - вентральная сторона, Б - дорсальная сторона.

Условные обозначения (автора): влк - вентро-латеральный нерв, гм - головной мозг, к - комиссуры, кк - краевые крючья, лс - латеральный нервный ствол, пкн - периферический кольцевой нерв, пмн - передне-медиальный нерв, псэп - поверхностный субэпителиальный плексус, рн - радиальный нерв, смп - субмышечный плексус, фпк - фронтальное полукольцо, цкн - центральный кольцевой нерв.

Мозг капсалид имеет форму дуги и располагается непосредственно перед глоткой. От задне - боковых частей мозга общими корешками отходят вентральные и латеральные нервные стволы (Рис. 17).

Передние ветви латеральных стволов, соединяясь друг с другом, образуют хорошо выраженное фронтальное полукольцо, с которым тесно связаны передние медиальные и вентро - латеральные нервы, отходящие от передне - боковых участков мозга. Перед вступлением в фронтальное полукольцо вентро - латеральные нервы соединяются комиссурами с передними медиальными нервами. От фронтального полукольца отходит множество тонких ветвящихся нервов, образующих плексус, иннервирующий головные железистые органы. С ним тесно связан субэпителиальный нервный плексус поверхности железистых органов, имеющий вид тонкой сеточки.

Дорсальные нервные стволы отходят от передне-спинной части мозга вертикальными корешками и тянутся медиально вдоль тела червей вплоть до заднего прикрепительного диска. Продольные нервные стволы связаны постцеребральными комиссурами. Между дорсальными стволами у взрослых особей имеется 7 - 8 комиссур, а вентро - латеральных комиссур насчитывается более 12.

Характерной чертой строения нервной системы туловищного отдела капсалид является мощное развитие по краям тела латерального субмускулярного плексуса. Веточки плексуса тесно переплетаются с боковыми ветвлениями кишечника. Наиболее наглядно эта связь прослеживается у крупных видов капсалид, таких как *Capsala laevis* (Verrill, 1875) (Рис. 32).

Хорошо развитая железистая глотка *N. sturionis* иннервируется парой глоточных нервов, отходящих от вентральных стволов (Рис. 18 А, Б). В средней части глотки глоточные нервы подходят к ней с боковых сторон, соединяясь полукольцевой комиссурой. На переднем и заднем концах глотки имеется еще по одной кольцевой комиссуре. Все три комиссуры связаны между собой плексусом. Две задние комиссуры соединены дорсально и вентрально двумя

парами коннективов. На заднем конце глотки от глоточных нервов отходит по тонкой веточке, иннервирующих стенки глоточного канала.

В иннервации заднего прикрепительного диска главная роль принадлежит кольцевым образованиям: центральному и двум поверхностным кольцевым нервам, проходящим по внутренней и внешней кромкам краевой мембраны гаптора.

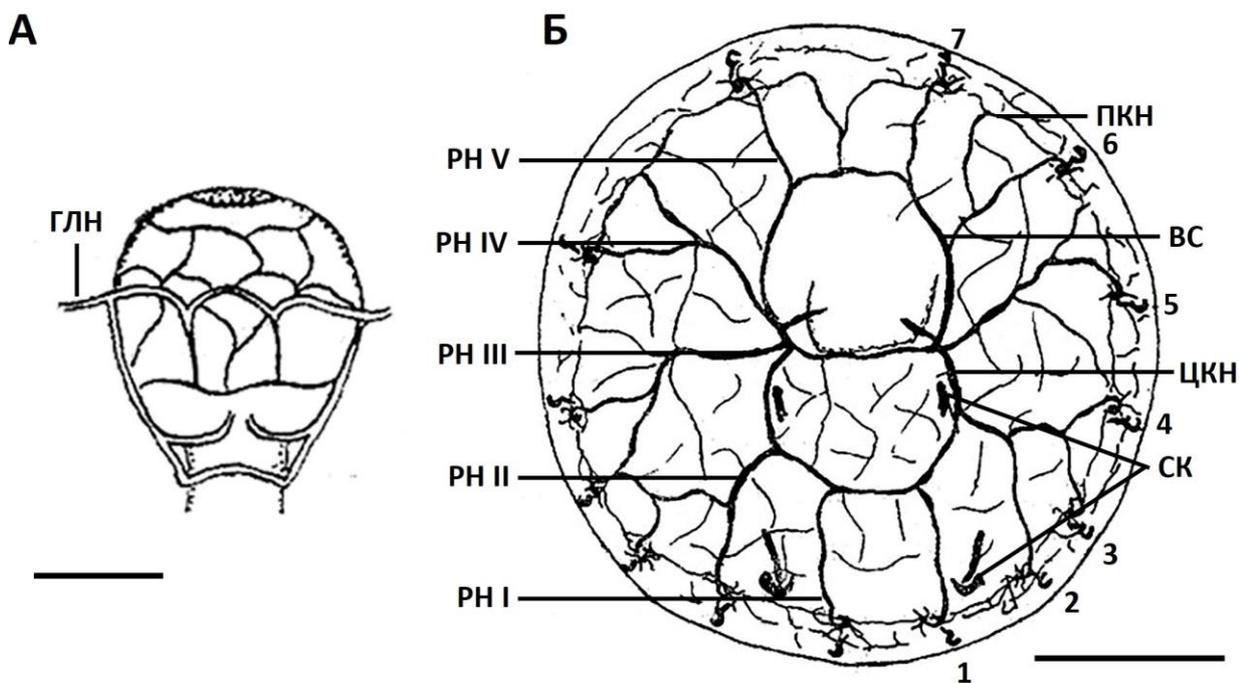


Рис. 18. Иннервация глотки (А) и заднего прикрепительного диска (Б) *Nitzschia sturionis* (по Тимофеева, 1983).

Условные обозначения (от автора): глн - глоточный нерв, вс - вентральный ствол, пкн - периферический кольцевой нерв, рнI - рнV - радиальные нервы, ск - срединные крючья, цкн - центральный кольцевой нерв. Цифрами (1 - 7) обозначены краевые крючья заднего прикрепительного диска.

Центральный кольцевой нерв взрослых червей располагается в задней половине прикрепительного диска. От него отходят 5 пар радиальных веточек, ветвления которых вместе с веточками внутреннего нервного кольца краевой мембраны образуют у рукояток каждого краевого крючка гаптора нервные сплетения. Иннервацию средних крючьев заднего прикрепительного диска выявить не удалось.

У многих моногеней впереди глотки занимают место группы пигментных гранул, которые представляют собой остатки пигментных глаз личинок капсалид - онкомирацидиев. У большинства представителей подсемейств капсалид *Calicotylinae* и *Merizocotylineae* глазные пятна не обнаружены (Тимофеева, 1985).

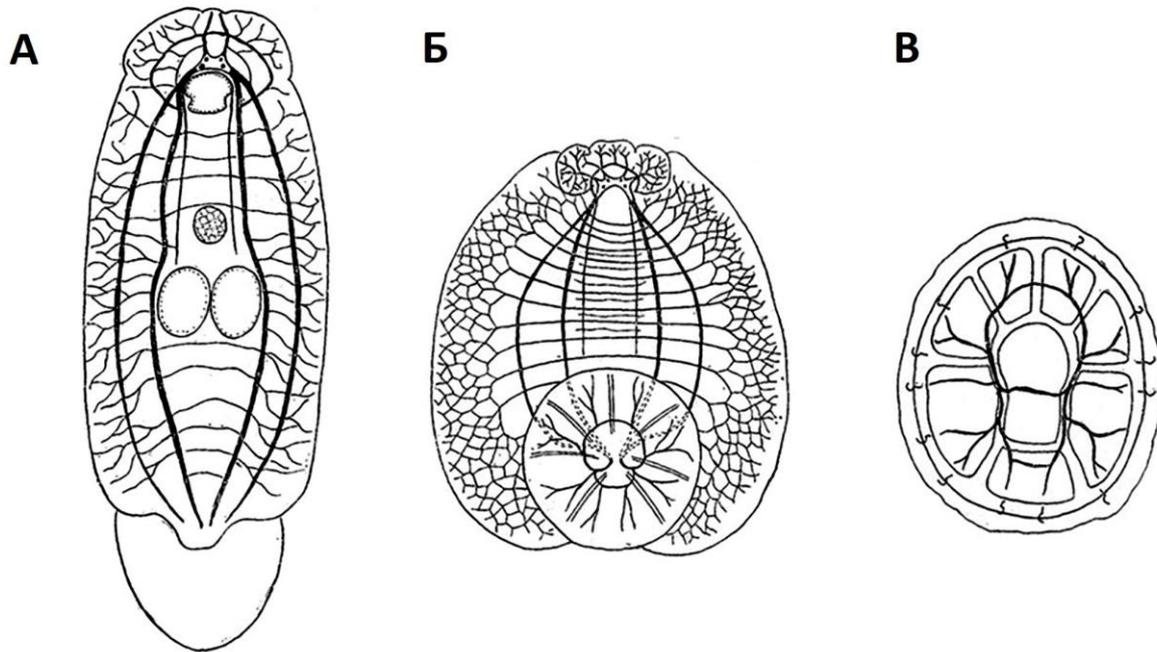


Рис. 19. Нервная система капсалид по А. Лангу (Lang, 1880). А - *Entobdella hippoglossi*. Б - *Capsala malae*. В – прикрепительный диск *Capsala ovalis* (по Тимофеева, 1983).

В подтверждении единого плана строения нервной системы капсалид Тимофеева Т. Т в заключительной части статьи «Нервная система *Nitzschia sturionis* (Abildgaard) (Monogenea, Capsalidae)» (1983) приводит (без комментариев) схемы нервной системы трех видов капсалид, изученных швейцарским зоологом Арнольдом Лангом еще в 1880 году (Lang, 1880) (Рис. 19).

Нервная система капсалид серотонинергического типа. На примере *Entobdella soleae* было показано, что 5-НТ-иммунореактивность хорошо проявляет себя как в центральной, так и в периферической нервной системе, при этом наиболее сильное окрашивание происходит в иннервации передней

части тела, особенно в парных церебральных ганглиях, глотке и адгезивных подушечках (Рис. 20).

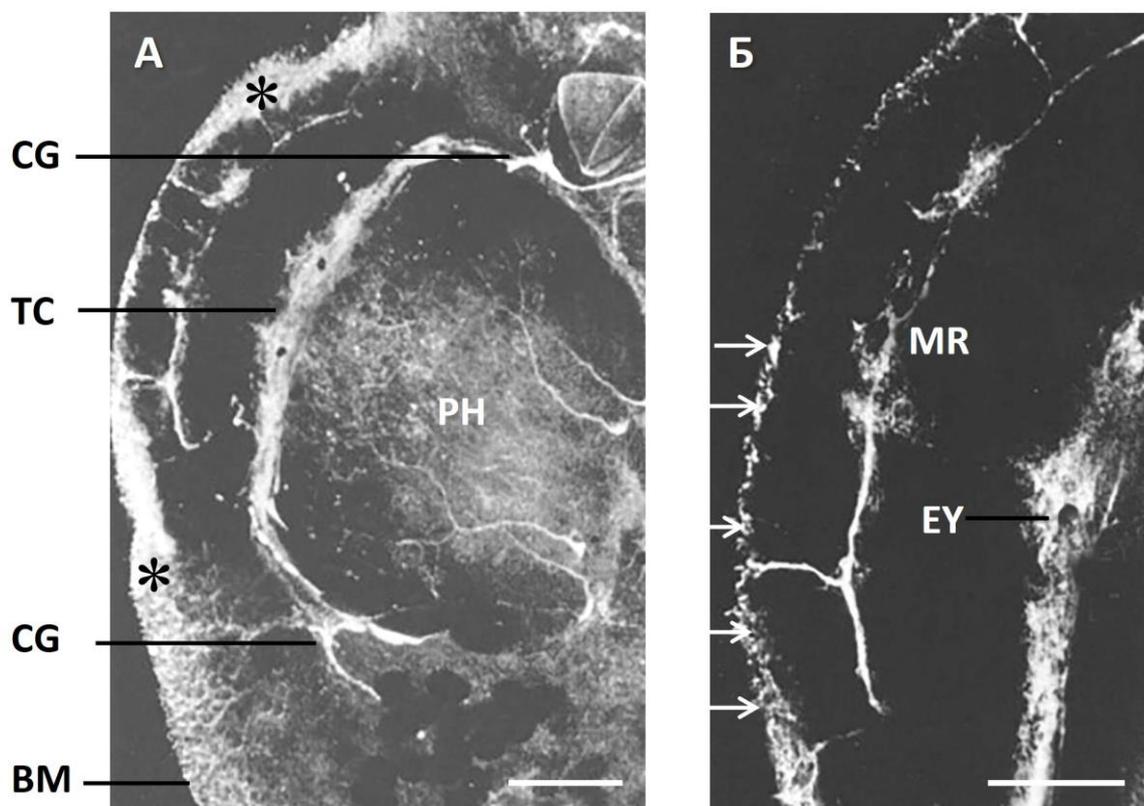


Рис. 20. Показана 5-НТ-иммунореактивность в области церебральных ганглиев и адгезивных подушечек (А) (шкала 50 мкм), рта и глазков (Б) (шкала 100 мкм) капсалиды *Entobdela soleae*.

Условные обозначения: * - участки адгезивной подушечки, ВМ - участок бокового края тела, СG - церебральные ганглии, ЕУ - глазок, МR - предротовое скопление 5-НТ элементов, РН - иннервация глотки, ТC - поперечная связка церебральных ганглиев. Стрелками (Б) указаны нервные окончания передне-боковых участков тела (по Marks et al., 1994).

В репродуктивной системе окрашивание наблюдалось на многочисленных клеточных телах и волокнах, иннервирующих мускулатуру аппарата сборки яиц (Рис. 21).

В заднем прикрепительном диске обширный набор 5-НТ волокон, исходящих из продольных нервных стволов, иннервирует гапторальную мускулатуру, склериты и, возможно, вентральные сенсорные сосочки (Рис. 22) (Marks et al., 1994).

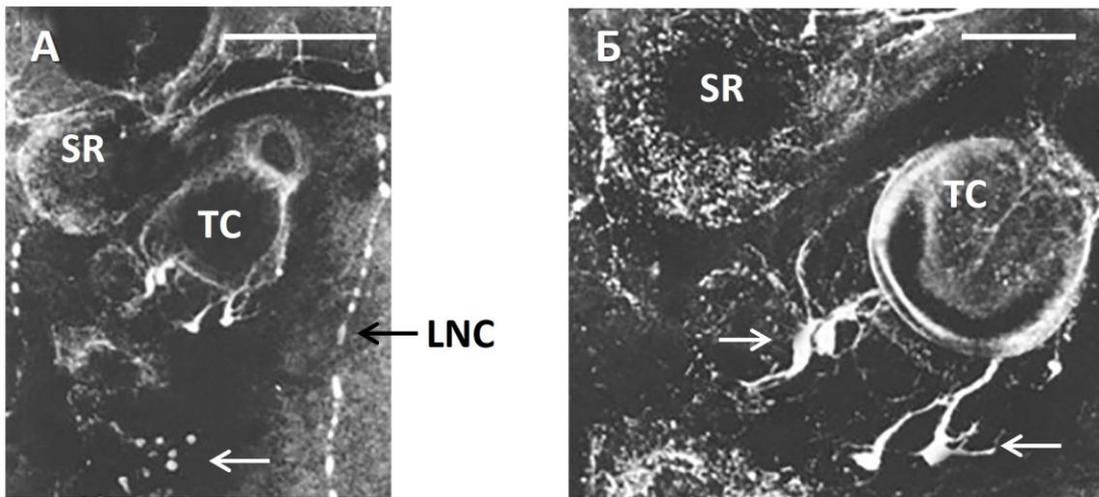


Рис. 21. Конфокальная микроскопия иммуноокрашивания на 5-НТ аппарата сборки яиц *E. soleae*. А - обзорная микрофотография, показывающая, что 5-НТ реактивность локализуется преимущественно в клетках и волокнах, иннервирующих мускулатуру аппарата сборки яиц (оотипа). Шкала 50 мкм. Условные обозначения: LNC - латеральный нервный канатик, SR - резервуар сперматофора, ТС - тетраэдрическая яйцевая камера. Стрелкой указан кластер клеток, связанный с железой Мелиса. Шкала 50 мкм. Б - стрелками указаны участки уни- и биполярных нейронов, иннервирующих дистальную тетраэдрическую камеру (ТС) оотипа. Шкала 100 мкм (по Marks et al., 1994).

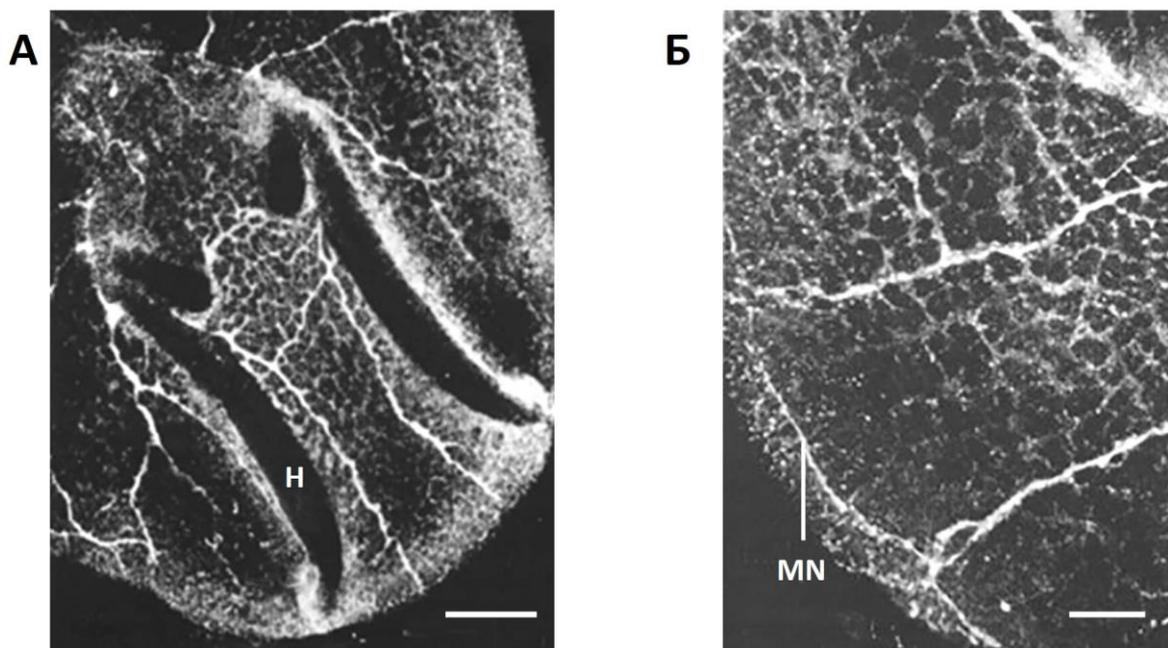


Рис. 22. Микрофотографии препаратов заднего прикрепительного диска *E. soleae*, иммуноокрашенных на S-НТ. А - многочисленные нервные пути в области расположения задних склеритов (Н). Шкала 100 мкм. Б - картина связи лучевых нервов с маргинальным нервом (MN), идущим вдоль бокового края гаптора. Шкала 100 мкм (по Marks et al., 1994).

1.4. Пищеварительная система. Пищеварение

При наличии общего плана строения пищеварительной системы, особенности питания представителей подклассов Monogenea - Monooristhocotylea и Polyoristhocotylea существенно отличаются друг от друга. Питание кровью своих хозяев представителям Polyoristhocotylea обеспечено всасывающим аппаратом в виде хорошо развитой ротовой присоски на переднем конце тела и мощной мышечной глоткой. У капсалид и других представителей Monooristhocotylea рот расположен на вентральной стороне тела и характер питания червей во многом определяется особым строением глотки. Она состоит из двух хорошо выраженных отделов. Передняя (дистальная) область богата мускулатурой, а задняя (проксимальная) - характеризуется обилием железистых клеток (от 40 до 45 штук, отделенных друг от друга мышечными волокнами), секрет которых выводится в полость глотки через их папиллярные выросты (Рис. 23).

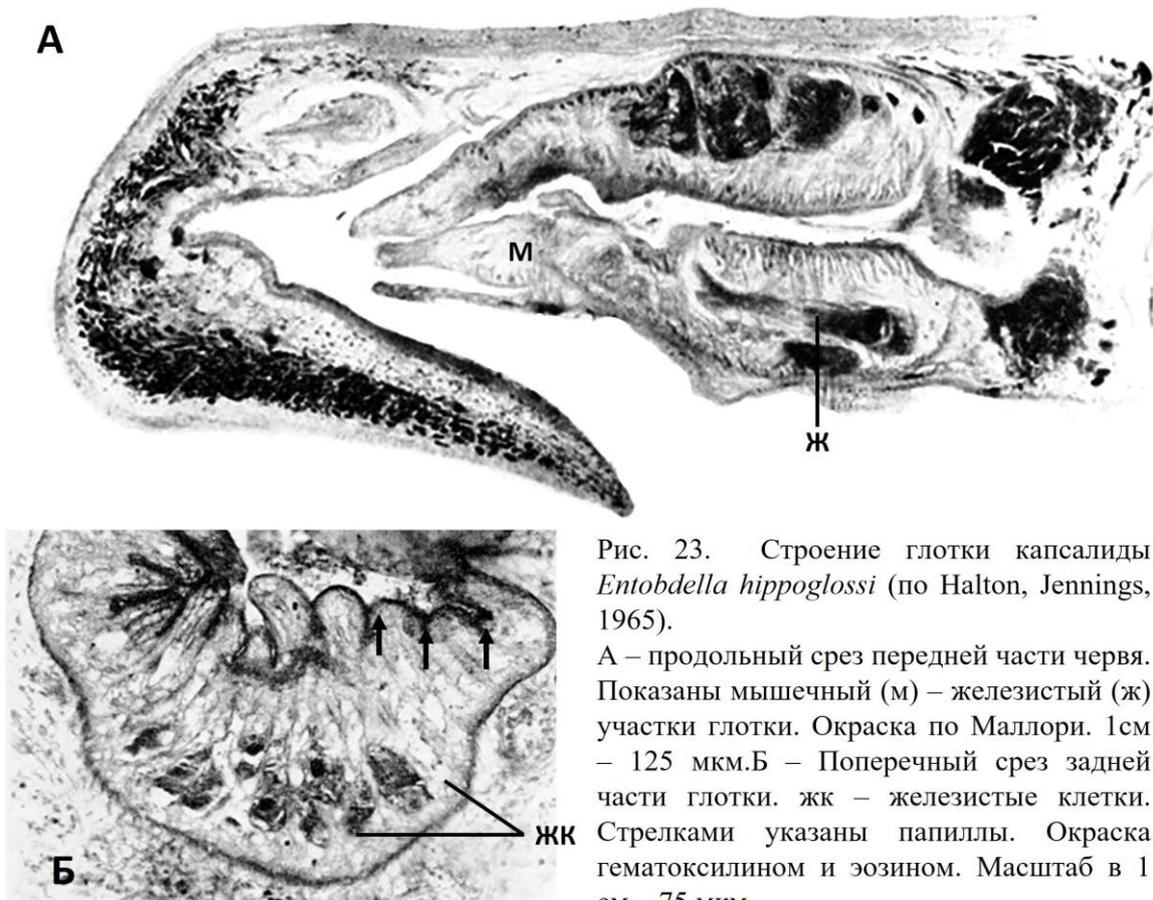


Рис. 23. Строение глотки капсалиды *Entobdella hippoglossi* (по Halton, Jennings, 1965).

А – продольный срез передней части червя. Показаны мышечный (м) – железистый (ж) участки глотки. Окраска по Маллори. 1 см – 125 мкм. Б – Поперечный срез задней части глотки. жк – железистые клетки. Стрелками указаны папиллы. Окраска гематоксилином и эозином. Масштаб в 1 см – 75 мкм.

Наличие «секреторного» отдела указывает на то, что глотка капсалид является местом первичного активного усвоения поступающей в неё пищи. Это обстоятельство позволило Грем Керну назвать глотку капсалиды *Entobdella soleae* «питающим органом» - «feeding organ» (Kearn, 1963). Представлены схемы строения «feeding organ» в различных ракурсах (Рис. 24) и приведена наиболее вероятная модель его использования (Рис. 25).

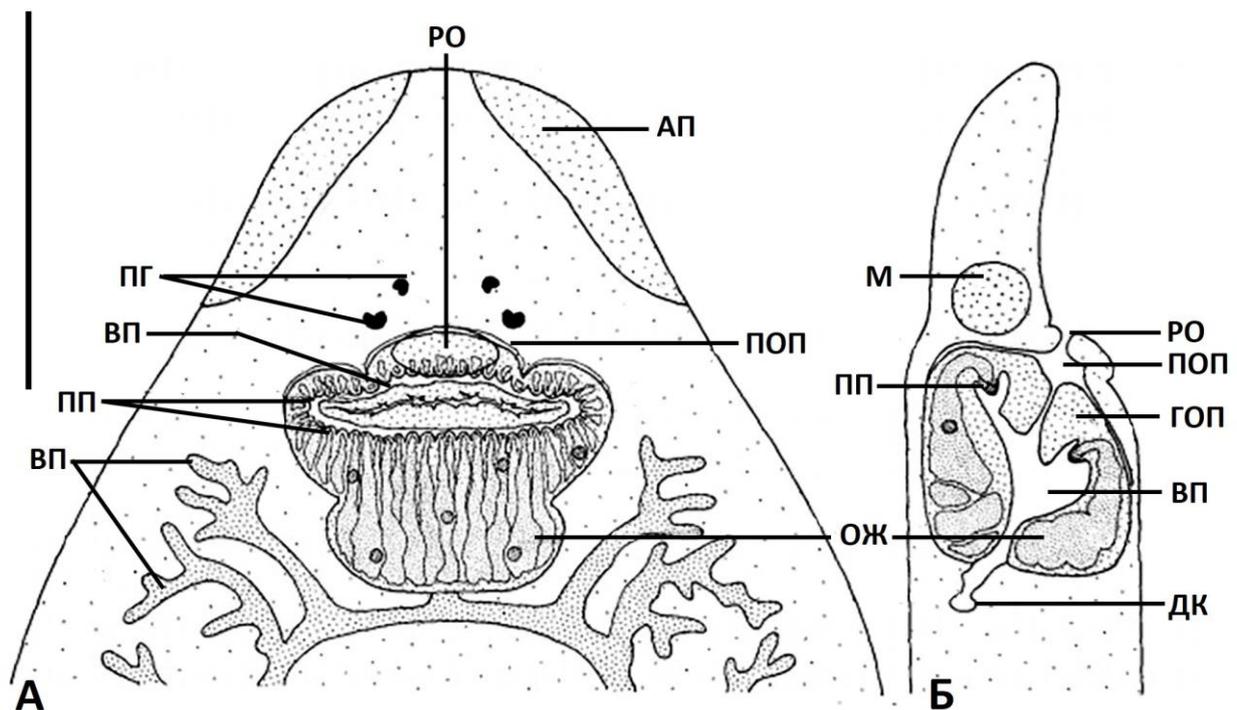


Рис. 24. Строение питающего органа *Entobdella soleae*. А - вид с вентральной стороны тела. Б - вид с латеральной стороны тела (по Kearn, 1963).

Условные обозначения: ап - адгезивное поле головного отдела, вк - ветви кишечника, вп - внутренняя полость органа питания, гоп - губа органа питания, дк - дивертикула кишечника, м - мозг, ож - одноклеточные железы (общее количество около 60), пг - пигментные глазки, поп - полость, вмещающая орган питания, пп - папиллы, ро - ротовое отверстие.

Приступая к питанию, черви выворачивают свой питающий аппарат и охватывают круглую область кожи рыбы-хозяина. Фиксированное положение рта паразита на «коже» хозяина при этом надежно обеспечивают адгезивные структуры передней кромки головного отдела червя.

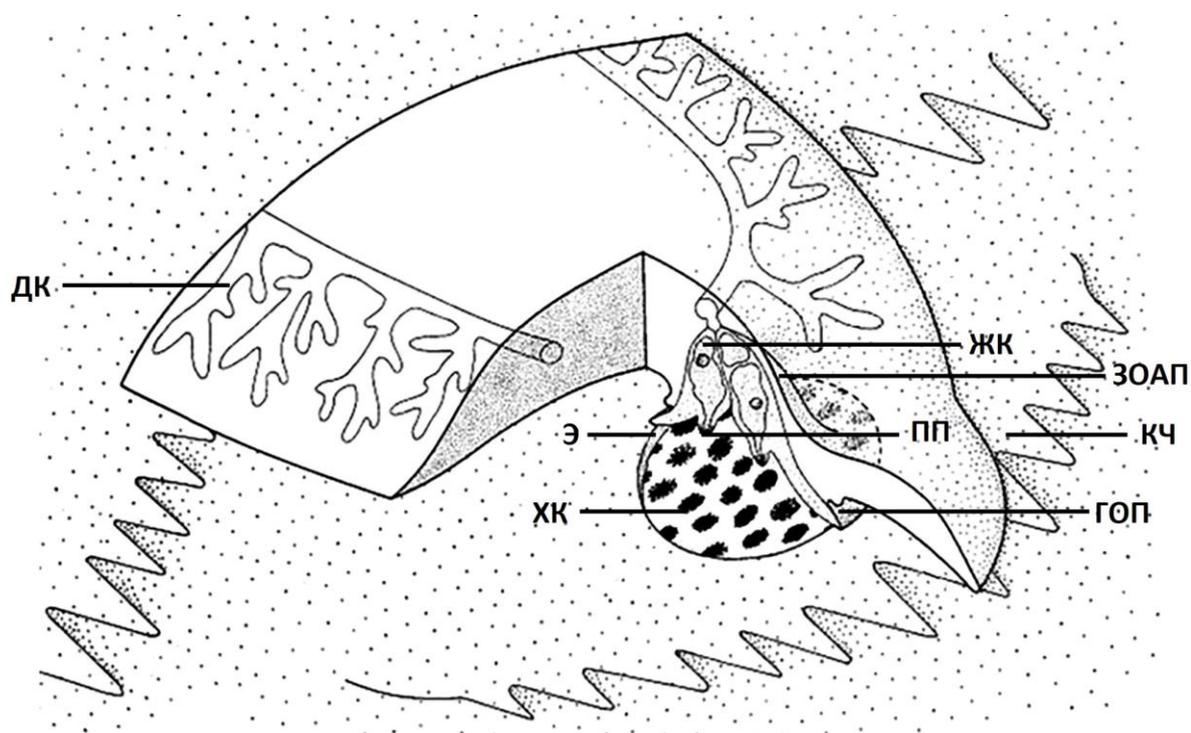


Рис. 25. Схематическая реконструкция передней области *Entobdella soleae* в процессе кормления (по Kearн, 1963). Объяснение в тексте.

Условные обозначения: гоп - губа органа питания, дк - дивертикула кишечника капсалиды, жк - железистые клетки, зоап - задняя область аппарата питания, кч - ктеноидная чешуя рыбы, пп - папилла, хк - хроматофор кожи морского - языка (*Solea solea*) обнаженной эрозией эпидермиса капсалиды, э - эпидермис капсалиды.

Одноклеточные железы органа вырабатывают протеолитический секрет, который превращает эпидермис рыбы в жидкую массу. Для переваривания она, при активном участии мускулатуры, через короткий пищевод перекачивается в дивертикулы двух пролольных кишечных ствола, которые сливаются на заднем конце тела червей. Анальное отверстие отсутствует. Отходы питания выводятся наружу через ротовое отверстие.

Локализация различных мышечных волокон, обеспечивающих весь объем работы глоточного аппарата наиболее полно изучена в глотке паразита осетровых рыб *Nitszchia sturionis*. Показано, что глотка капсалид располагается в особой сумке, часто называемой глоточным карманом, от стенки которой она отделена прослойкой паренхимы (Рис.26) (Иоффе и др., 1987).

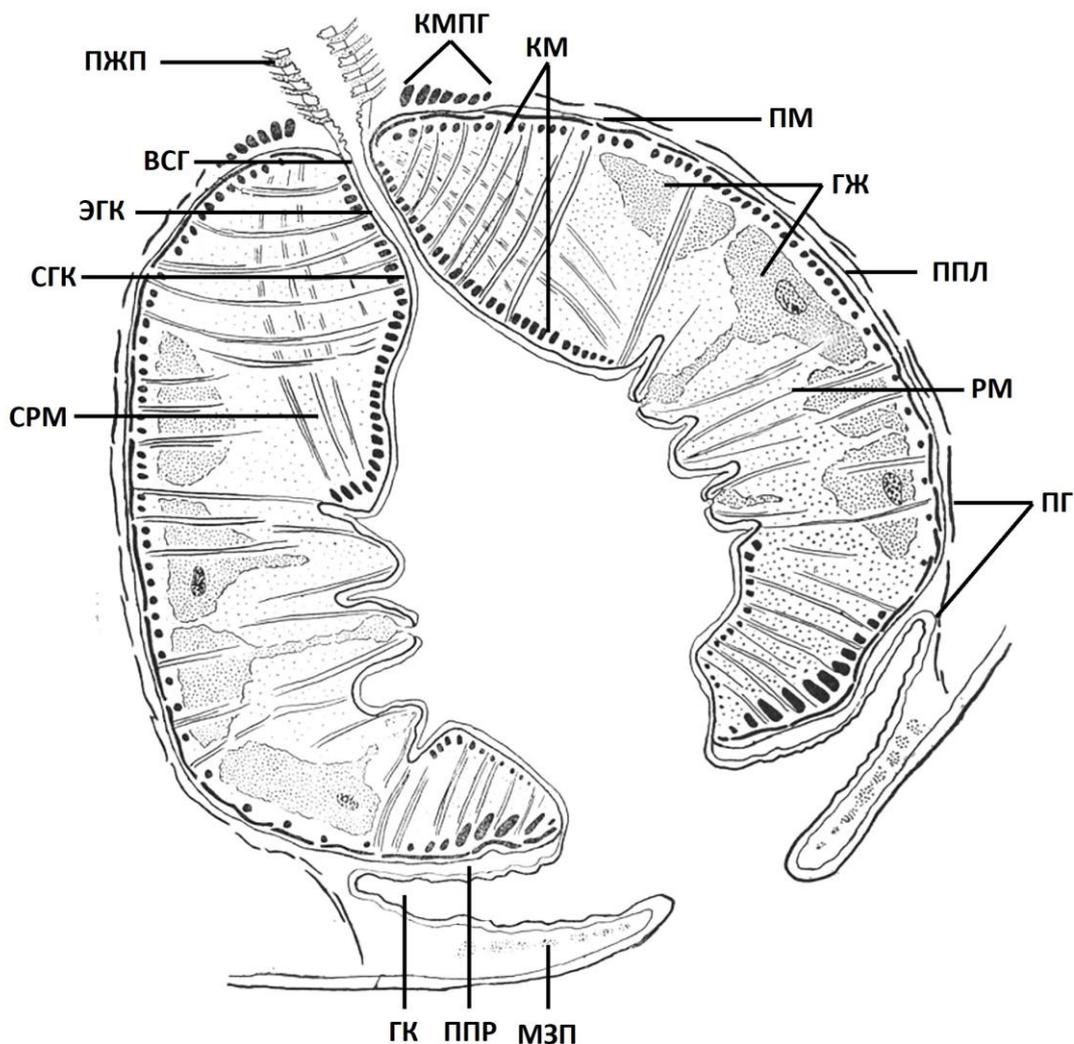


Рис 26. Строение глотки *Nitszchia sturionis* (поперечный срез) (по Иоффе и др., 1987). Оставлены условные обозначения, предложенные авторами: всг - внутренняя стенка глотки, гж - клетки глоточных желез, гк - глоточный карман, км - кольцевые мышечные волокна, кмпг - кольцевые мышечные волокна у проксимального конца глотки, мзр - мышечные волокна, закрывающие ротовое отверстие, пг - мышечные волокна протракторов глотки, пжп - протоки желез пищевода, пм - продольные мышечные волокна, ппл - пограничная пластинка; внутренней стенки глотки, ппр - паренхимная прослойка между внутренней стенкой глотки и стенкой глоточного кармана, рм - радиальные мышечные волокна, сгк - стенка глоточного канала, срм - специализированные радиальные мышечные волокна, эгк - эпителий стенки глоточного канала.

1.5. Половая система

Капсалиды гермафродиты. И стоит отметить, что гермафродитизм этих червей носит ярко выраженный индивидуальный характер, который находит отражение в тесной связи выводящих половых протоков. На левой стороне червей, сразу за головными прикрепительными структурами и рядом с ротовым

отверстием, находится углубление стенки тела, которое можно назвать половым атриумом. В него открываются две поры (Рис. 27 А).

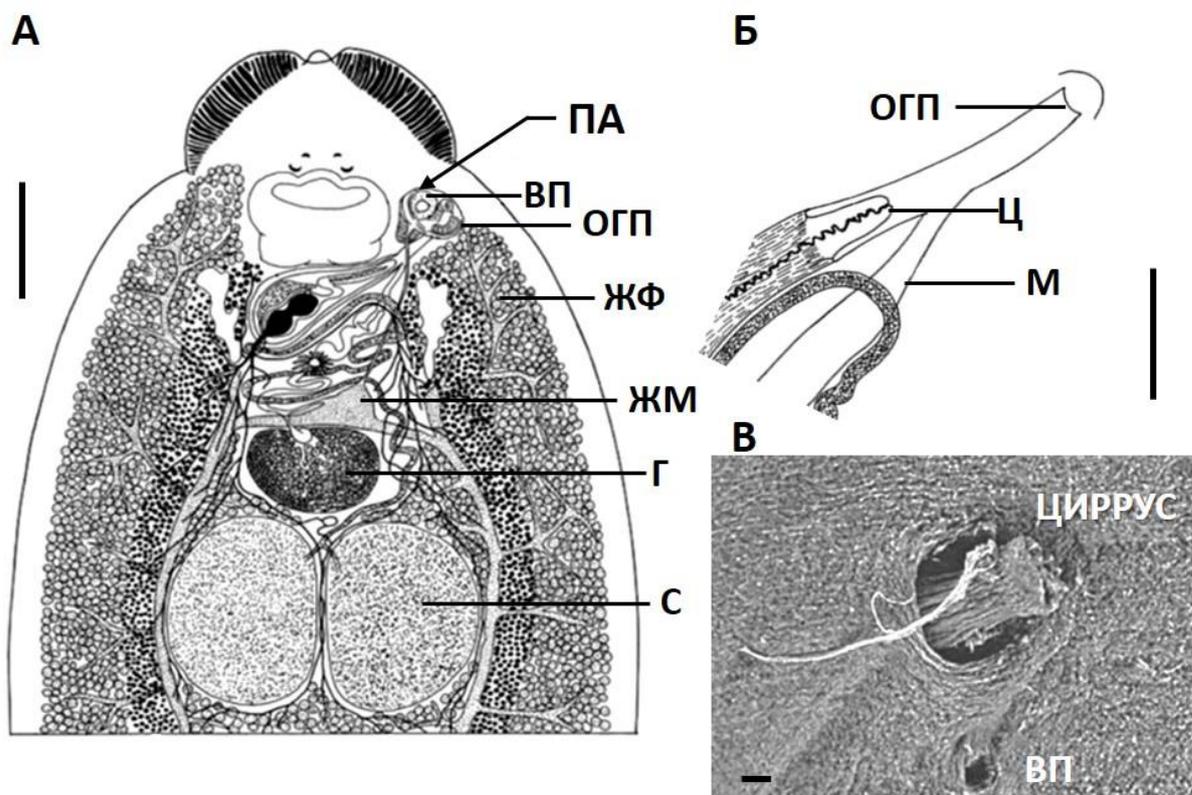


Рис. 27. Половая система капсалид. А - передняя часть тела капсалиды *Neotentobdella diadema*. Стрелкой указан половой атриум. Шкала 1 мм. (по Kearns, Whittington, 2015). Б - участок половой системы капсалиды *Neotentobdella garneri* в месте вхождения матки в сумку цирруса. Шкала 500 мкм (по Whittington, Kearns, 2009). В - SEM участка полового атриума капсалиды *Nasicola klawei* (Stunkard, 1962). Шкала 0.15 мм. Пенис частично вывернут из общего полового отверстия (Kohn et al., 2004).

Условные обозначения: вп - вагинальная пора, г - гермарий, жм - желточный мешок, жф - желточные фолликулы, м - матка, огп - общая генитальная пора, па - половой атриум, с - семенники, ц - циррус.

Одна из них является общим генитальным отверстием. Через него происходит выход цирруса и откладка яиц из терминального (дистального) конца матки, впадающего в сумку цирруса (Рис.27 Б) у левого заднего края глотки. Другое отверстие - это вагинальная пора, ведущая во влагалище (вагину) (Рис. 27 В).

Стенки атриума снабжены кольцевой мускулатурой, что предполагает способность быть закрытым (Llewellyn, Euzet, 1964). Внешняя кромка атриума образована рядом выростов, которые называют губами. Рядом с вагинальной

губой обычно находится небольшой склерит (Рис. 28, 29 А, Б), а на внутренней поверхности атриума присутствуют многочисленные группы мелких шипиков. И те, и другие, вероятно, играют важную роль в обеспечении надежной взаимной фиксации особей при перекрестном оплодотворении.

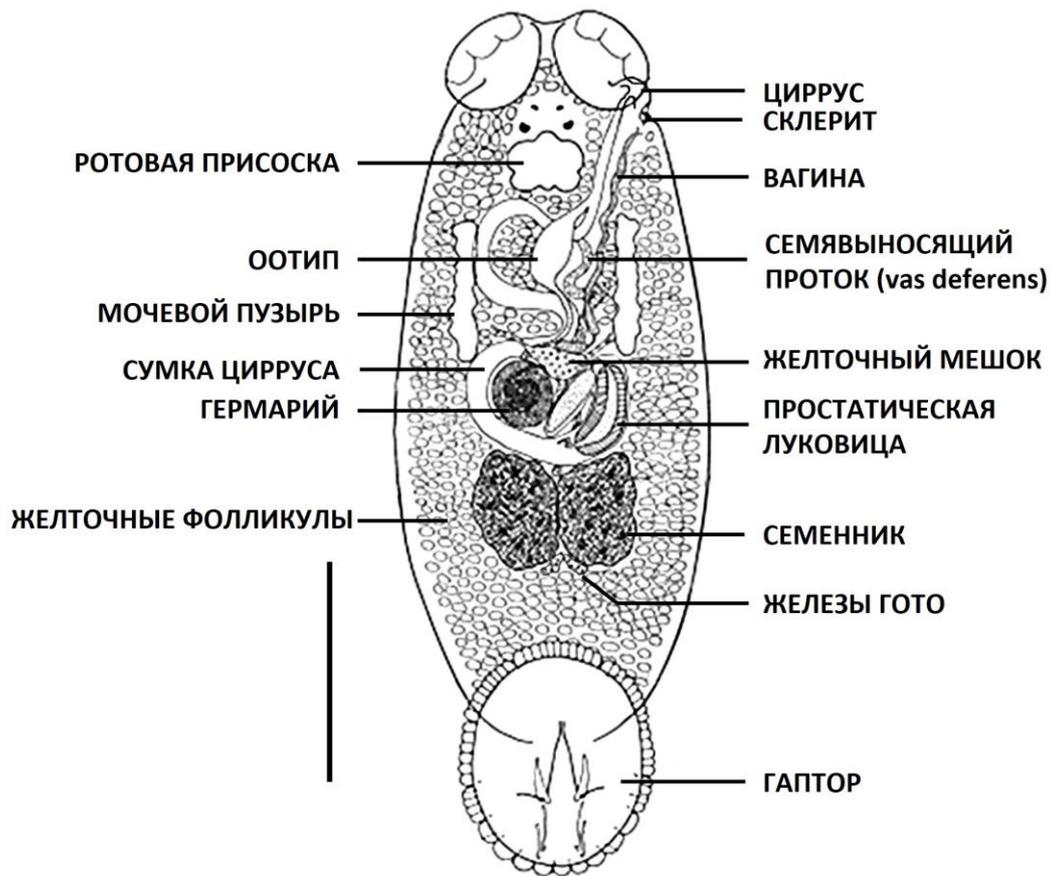


Рис. 28. Схема внутреннего строения капсалиды *Metabenedeniella parva*, дающая представление о пространственном расположении полового аппарата (по Horton, Whittington, 1994). Шкала 300 мкм.

Большинство органов репродуктивной системы, за исключением желточников, занимают передние две трети тела червей, непосредственно под кишечником. Желточники в виде огромного скопления отдельных фолликулов располагаются по всей длине тела от передних адгезивных органов прикрепления до заднего прикрепительного диска (Рис. 28).

Пространственные отношения элементов мужской и женской половых систем в теле капсалид носят весьма сложный характер. И поэтому, мы сочли

возможным рассмотреть строение и локализацию их отдельно, как это и было это сделано на примере *Metabenedeniella parva* паразита лучеперой рыбы *Diagramma pictum* из вод Большого Барьерного рифа (Horton, Whittington, 1994) (Рис. 29)

1.5.1. Мужская половая система

Главный отдел мужской половой системы - пара крупных семенников. От каждого семенника отходят по одному короткому семявыносящему каналцу (*vasa efferentia*). Сливаясь, они формируют (образуют) небольшую емкость, приняую называть семенным пузырьком. Из него берет начало длинный семяпровод (семяизвергательный канал) (*vas deferens*). Семяпровод тянется по левой стороне тела к глотке, делает под ней широкую дугу, переходит на другую (правую) сторону тела и вновь оказывается вблизи от семенников, где и впадает через мускульный воротничёк, окружающий дорсальный конец луковицы простатического комплекса. Простатический комплекс состоит из простатической железы и толстостенной мускулистой простатической луковицы. Именно она за счет работы своей мускулатуры обеспечивает надежное поступление секрета (сока) простатической железы по длинному протоку в копулятивный орган - циррус, обеспечивая сперматозоидам комфортную среду пребывания и высокую подвижность до совершения полового акта. Вплоть до попадания в циррус семяпровод и выводной проток простатической железы следуют в полости мешка цирруса вплотную друг к другу (Рис. 29 А). Во многих, но далеко не во всех, публикациях при описании общего плана строения половой системы капсалид упоминается о присутствии рядом с семенниками обычно двух, а то и более, скоплений клеток, названных железами Гото в честь японского паразитолога Сейтаро Гото – автора прекрасной монографии по эктопаразитическим трематодам Японии, написанной еще в конце XIX века (Goto, 1894).

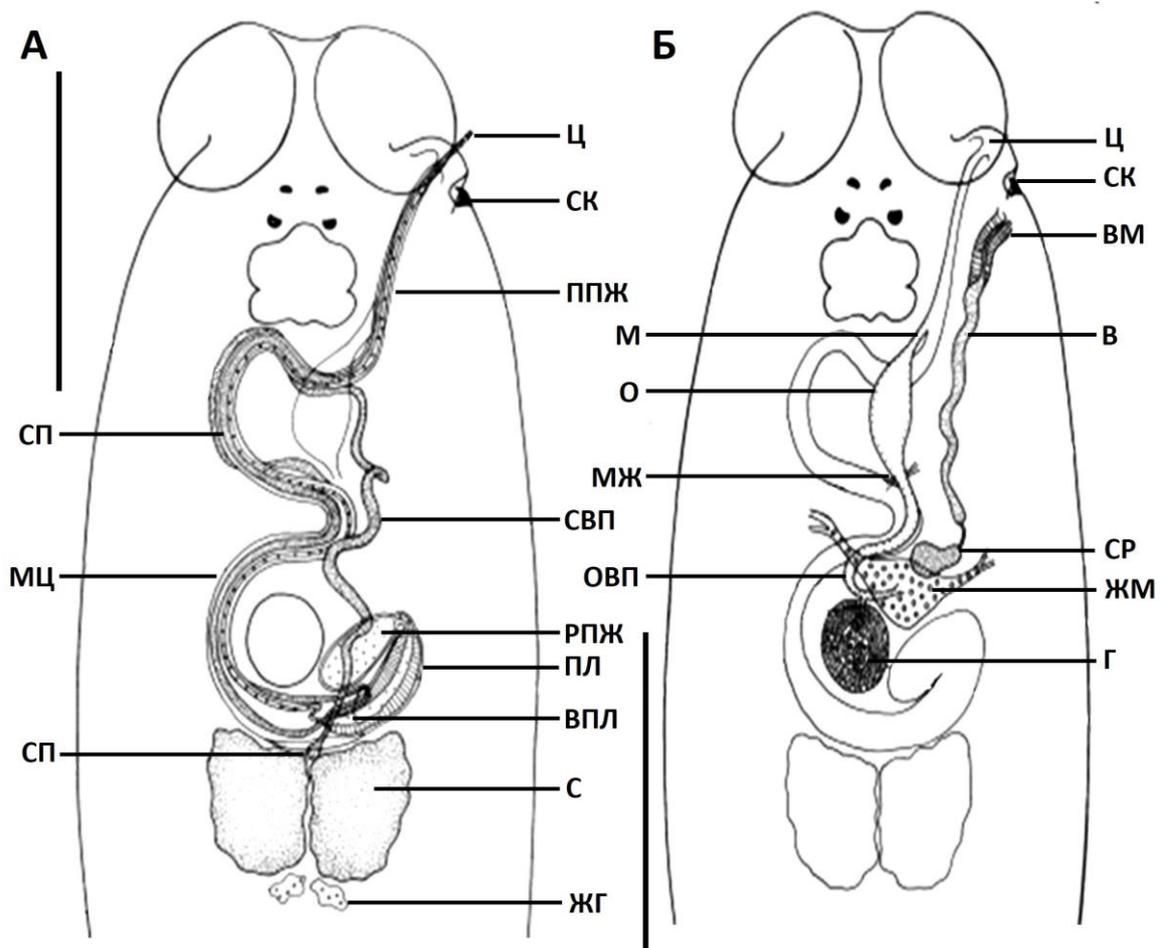


Рис. 29. Схема строения мужской (А) и женской (Б) половой системы *Metabenedeniella parva* (по Horton, Whittington, 1994).

Условные обозначения: в - вагина, г - гермарий, жг - железы Гото, жм - желточный мешок, м - матка, мж - железы Мелиса, мц - мешок цирруса, о - оотип, овп - ововетеллиновый проток, пл - простатическая луковица, ппж - проток простатической железы, рпж - резервуар простатической железы, с - семенник, сп - семяпровод, ср - семянной резервуар, ц - циррус. Шкала 250 мкм.

При описании половой системы капсалиды *Epibdella ovata* он назвал две группы клеток, расположенных под семенником «органами проблемного характера» («organs of problematic nature»), пометив их латинской буквой «х». Отдавая должное памяти талантливого ученому, мы ниже приводим схему строения половой системы *Epibdella ovata* из его монографии «Studies on the ectoparasitic trematodes of Japan. - 1894, Journal of the College of Science, Imperial University, Tokyo, 8: 1 - 273», оставив без перевода приведенные автором условные обозначения (Рис. 30).

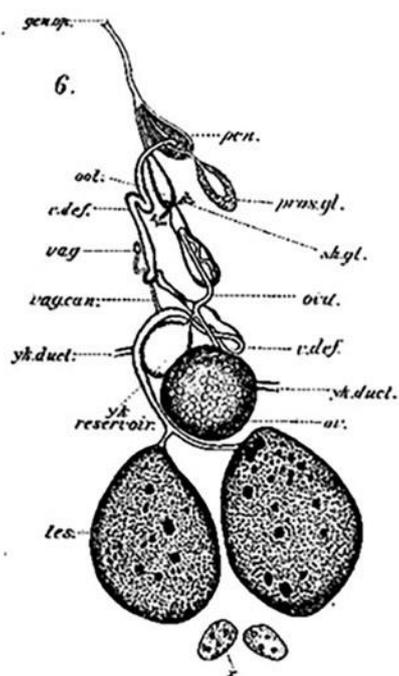


Рис. 30. Схема строения половой системы капсалиды *Epibdella ovata* (по Goto, 1894). Отдельные фрагменты половой системы, помеченные автором условными обозначениями, легко распознать при сравнении с рисунками 28 и 29.

Стоит отметить, что ни в одной из доступных нам работ мы не нашли даже намека на функциональное значение этих образований. Хотя прямой связи желез Гото с семенниками не отмечено, можно допустить, что они играют определенную стимулирующую роль в функционировании мужского полового аппарата капсалид.

Различия в строении мужской половой системы капсалид весьма обширны. Они проявляются в длине протоков и каналов, в строении циррусов (Рис. 31), в величине и морфологии простатического аппарата и, наконец, в количестве семенников.

У многих капсалид их всего два. Однако, имеются виды с двумя парами семенников, например *Interniloculus chilensis* (Suriano, Beverley-Burton, 1979), а то и с десятками этих важнейших составляющих половой системы: *Sprostoniella micrancюра* (две группы семенников по 8 - 10 в каждой), *Capsala katsuwoni* - 38 - 42 (Meenakshi Muruges, 1995), *Capsala gouri* - более 70 (Muruges, 1995), *Nasicola hogansi* 60 - 123 (Wheeler et al., 1987), *Caballerocotyla gouri* - более 100 (Cruz, , 2002), а рекорд по этому показателю похоже принадлежит *Capsala laevis* (Рис.33) (Barse, Bullard, 2012). Количество семенников у изученных экземпляров этой капсалиды варьировало от 453 до 477.

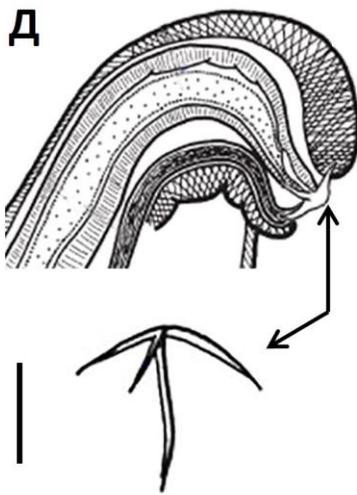
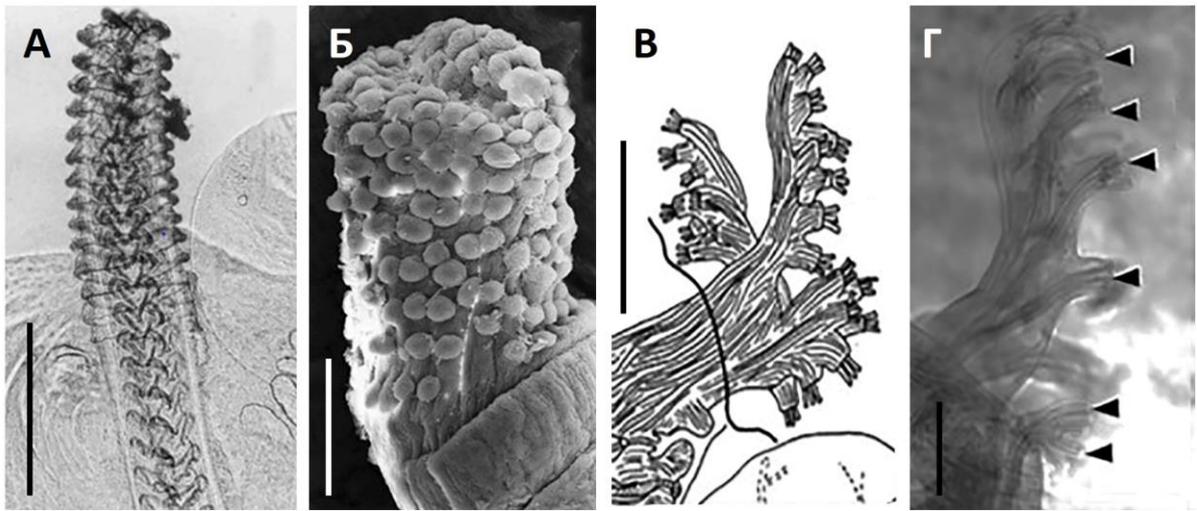


Рис. 31. Примеры строения циррусов капсалид.

А – продолговатый покрытый многочисленными шипами циррус *Trimusculotrema heronensis* (шкала 250 мкм) (по Whittington, Kearn, 2008); Б – булабовидный, снабженный многочисленными папиллами циррус *Capsala laevis* (по Barse, Bullard, 2012); В – ветвистый циррус *Listrocephalos corona* с большим количеством кисточек (appear tasseled) (шкала 250 мкм) (Kearn, Whittington, 2015); Г – участок цирруса *Listrocephalos corona* (сканирующая микроскопия). Стрелки указывают выводные каналы сперматозоидов (по Payne, Braswell, 2004); Д - пенис *Dioncoseudobenedenia ancoralis* с терминальным склеритом в виде якоря. Шкала 20 мкм (по Deveney, Whittington, 2011).

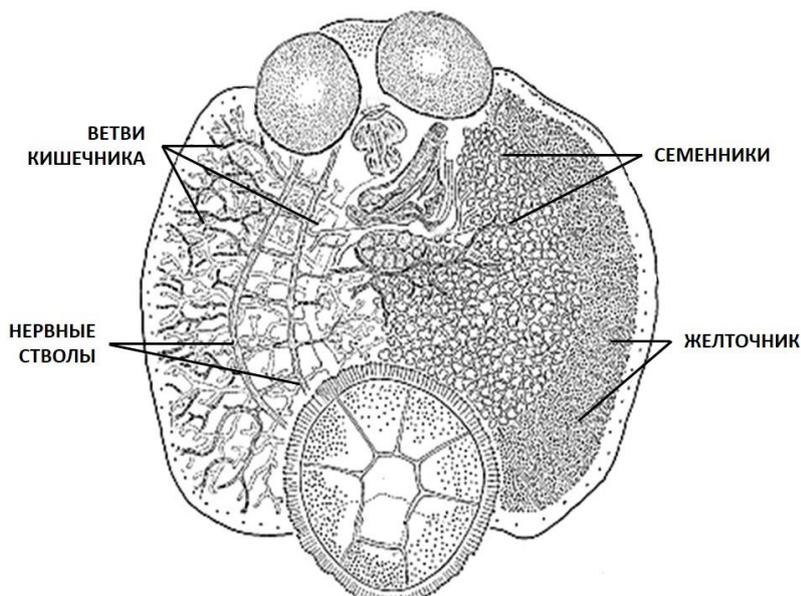


Рис. 32. Схема строения *Capsala laevis* (Verrill, 1875). Вид с брюшной стороны (Barse, Bullard, 2012). Изученные черви были собраны из жаберных дуг марлина *Tetrapturus georgii*, пойманного в северо-западной части Атлантического океана. Семенники занимают пространство от передних присосок до заднего прикрепительного диска.

1.5.2. Женская половая система

Капсалиды относятся к червям с неофорным уровнем организации женской половой системы. В процессе эволюции сложная половая железа *Neorhoga* поделилась на два отдела: гермарий, в котором образуются алецитальные (лишенные желтка) яйцеклетки, и вителлярый (желточник). Желточник представлен огромным количеством фолликулов, где формируются богатые питательным материалом желточные клетки, и желточным мешком, в который через многочисленные ветвящиеся желточные протоки после созревания они поступают. Стоит заметить, что и термин «яичник» (вместо термина «гермарий») продолжает использоваться в научной литературе. Знакомство с литературой позволяет прийти к выводу о том, что капсалиды обладают двумя типами гермария - простым и сложным.

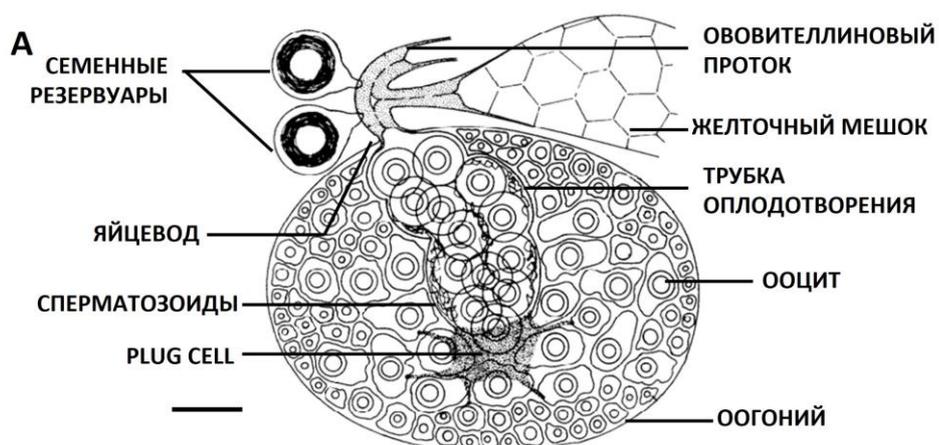
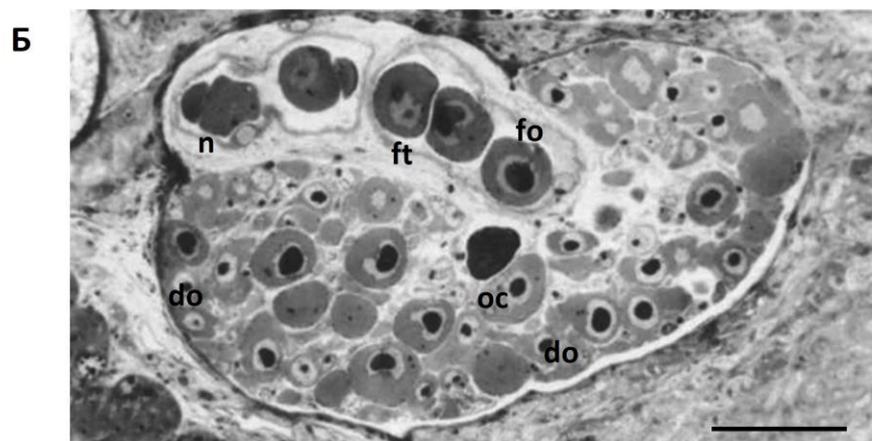


Рис. 33. Гермарий *Entobdellia soleae*. А - схема строения. Шкала 50 мкм. Б - фотография полутонкого среза гермария. Шкала 50 мкм.

Условные обозначения: do - оогоний, fo - оплодотворенный ооцит, ft - трубка оплодотворения, n - ядро эпителия стенки трубки оплодотворения, oc - ооцит (по Tappenden, Kearns, Evans-Gowing, 1993).



Из «простого» гермария ооциты первого порядка для оплодотворения направляются в оотип. Гермарии второго типа располагают собственной камерой, в которой происходит оплодотворение достигших зрелости ооцитов. Именно таким гермарием обладают капсалиды из подсемейства *Benedeniinae*, Johnston, 1981, насчитывающих около 70 видов. Строение гермария бенедениин хорошо изучено на примере *Entobdellia soleae* (Рис. 33) (Tappenden, Kearns, Evans-Gowing, 1993).

Камера оплодотворения *E. soleae* имеет вид трубки. За её пределами гермарий заполнен женскими половыми клетками, находящимися на разных стадиях созревания. Наиболее молодые из них - оогонии, занимают, как правило, периферию, а более зрелые - первичные ооциты располагаются ближе к месту их оплодотворения.

Интергермальная трубка имеет клеточную выстилку, содержащую несколько ядер, и заключена в соединительнотканную оболочку (Рис.33 Б). Проксимальный конец трубки закрыт «клеткой-пробкой» («plug cell»), которая закреплена пальцеобразными цитоплазматическими отростками (Рис. 33 А), на дорсо - вентральных мышечных волокнах, проходящим через основное отделение гермария. Она играет роль своеобразных ворот, через которые ооциты по одному амебоидным ходом проникают в интергермальную трубку для оплодотворения. Количество ооцитов в трубке может достигать нескольких десятков (до 50). Пространство между ними заполнено жидкостью, в которой в изобилии присутствуют активные сперматозоиды, запасы которых постоянно пополняются из семенных резервуаров. В основной камере гермария присутствия мужских половых клеток не отмечено. Дистальный конец трубки оплодотворения сливается в короткий яйцевод. Вместе с желточным каналом, выходящим из желточного мешка, они формируют единый ово-вителлиновый проток, впадающий в важнейший объединяющий орган женской половой системы - оотип, на внешней стороне которого присутствует большое количество одноклеточных желез, известных как железы Мелиса. Секрет этих желез имеет липопротеиновую природу с содержанием ряда гидролитических и

окислительных ферментов. В оотипе, часто и по-праву называемым скорлуповой железой, при активной стимуляции секретами желез Мелиса происходит насыщение ооцитов желтком и формирование их внешней скорлуповой оболочки. У капсалид с «простым» гермарием в оотипе происходит и оплодотворение женских половых клеток.

Дистальный конец оотипа переходит в короткую матку, в которой за счет ферментов секреторных клеток ее стенок происходит укрепление скорлуповых оболочек яиц и окончательное созревание их содержимого перед откладкой.

Особое место в функционировании половой системы капсалид занимает вагина. Она является местом хранения семянного материала, поступающего в нее от партнеров при взаимном спаривании. Стенки дистальной части вагины богаты мускулатурой, которая обеспечивает ее подвижность, а также, вероятно, выполняет и роль сфинктера. Проксимальный отдел органа представлен крупным толстостенным семянным резервуаром, называемым в иностранной литературе «vesicular resorbens» и приводимым обычно с сокращением «vr» (Рис.29 Б), который связан выносящим каналом с местом оплодотворения зрелых ооцитов.

1.5.3. Строение половых клеток

Сперматозоиды. В строении мужских половых клеток капсалид - сперматозоидов много общего. Все они имеют удлиненную форму с двумя ассиметрично расположенными аксонемами, устроенными по формуле $9 + 2$, одну удлиненную митохондрию и сильно вытянутое ядро. На обоих концах сперматозоида одна из двух аксонем редуцирована до полукольца одиночных микротрубочек. Митохондрия и ядро располагаются в центральной расширенной части сперматозоида (Рис. 34 А). По всей длине митохондрии на поперечных срезах имеют вид овала, в то время как ядро может принимать более эксцентричный вид. Так у *Entobdella soleae* примерно в центре

нитевидного сперматозоида лишенный септ участок митохондрии на поперечных срезах напоминает лезвие топора («axe – head») (Рис. 34 Б).

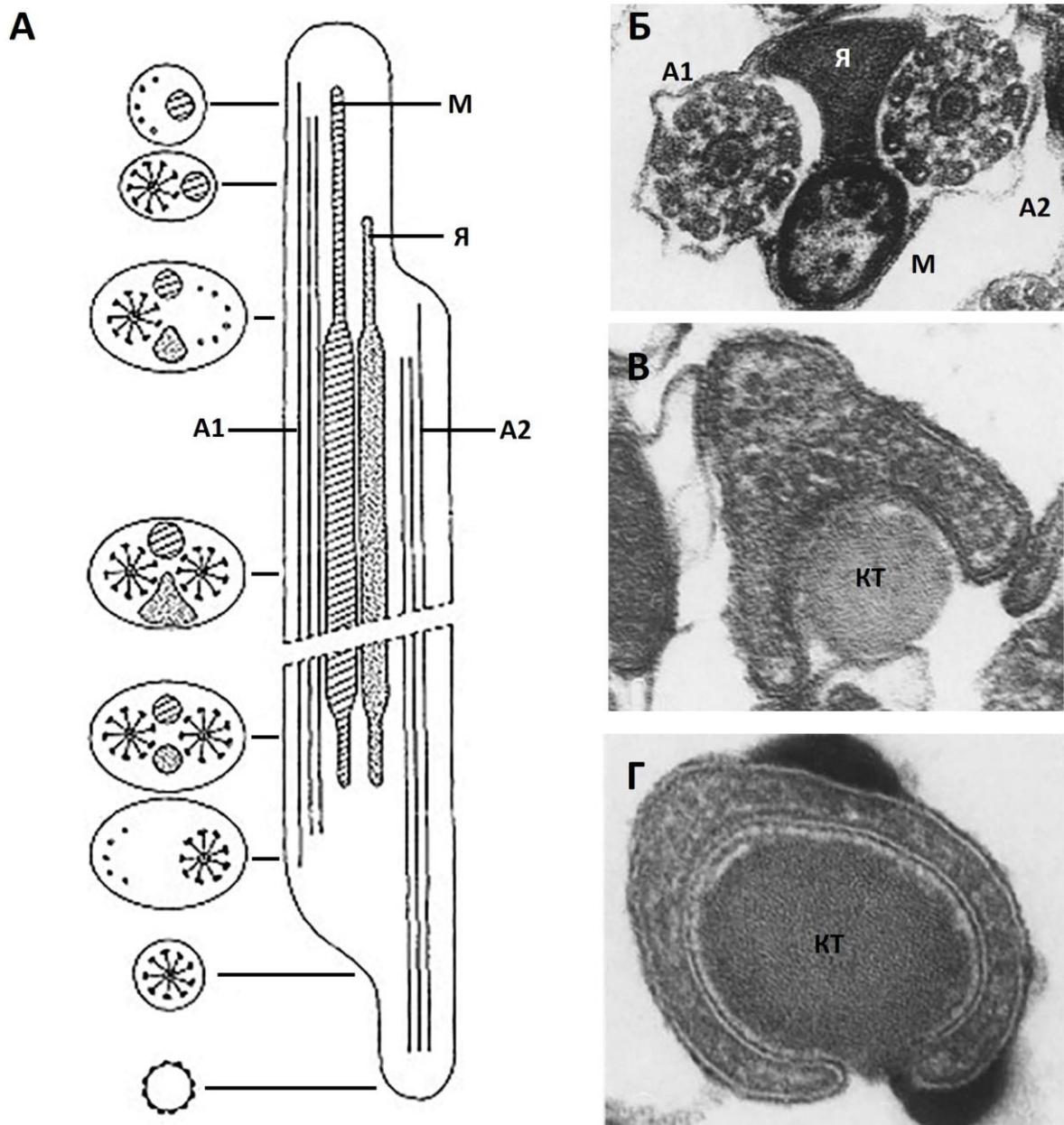


Рис. 34. Ультратонкое строение сперматозоидов капсалид. А - схема строения сперматозоидов, извлеченных из семенников *Entobdella soleae*. Поперечные срезы через центральный (Б) и терминальные (В) участки сперматозоида *E. soleae*, Г - кристаллическое тело терминальных участков *Entobdella hippoglossi* (по Тарпенден, Кearn, 1991).

Условные обозначения: А1, А2 - аксономы, кт - кристаллическое тело, м - митохондрия, я - ядро.

У энтобделлидных капсалид, в частности у той же *Entobdella soleae* и *E. hippoglossi*, каждый сперматозоид снабжен палочковидным кристаллическим телом, которое удерживается складками в терминальной области сперматозоида (Рис. 34 В, Г). Эти тельца являются продуктами клеток, выстилающих семявыносящие протоки. Отсутствие этих телец у сперматозоидов во влагалище и семяприемниках указывает на то, что они не играют никакой роли в оплодотворении. Сделано предположение о том, что эти кристаллические структуры могут иметь отношение к формированию внешних оболочек сперматофоров (Tappenden, Kearn 1991).

Яйцеклетки. Разнообразие форм и размеров яйца капсалид и их придатки, по-видимому, более тесно связаны с разнообразием привычек и мест обитания их хозяев. Это хорошо иллюстрируется родом *Entobdella*. Некоторые виды производят четырехгранные яйца, другие шаровидные яйца с придатками значительно различаются по длине от вида к виду (Рис. 35).

Химический состав яиц капсалид впервые был изучен на примере *Neobenedenia girellae* (Brazenor et al., 2017). Влага и белок составляли большую часть содержимого свежееотложенных яиц ($79,12 \pm 0,82$ и $11,51 \pm 0,49\%$ соответственно), за ними следовали липиды ($2,50 \pm 0,15\%$). Липиды состоят из примерно равных количеств насыщенных, мононенасыщенных и полиненасыщенных жирных кислот, а преобладающим классом липидов является триацилглицерин ($33,82 \pm 1,20\%$).

2. РЕПРОДУКТИВНАЯ СТРАТЕГИЯ

У капсалид выявлено несколько способов копулятивного процесса: самооплодотворение, три типа осеменения с интермиссией (введение копулятивного аппарата во влагалище) - самоосеменение, одностороннее осеменение, взаимное осеменение и обмен сперматофорами с прикреплением

их чаще всего в непосредственной близости от входа в вагину партнера (реципиента).

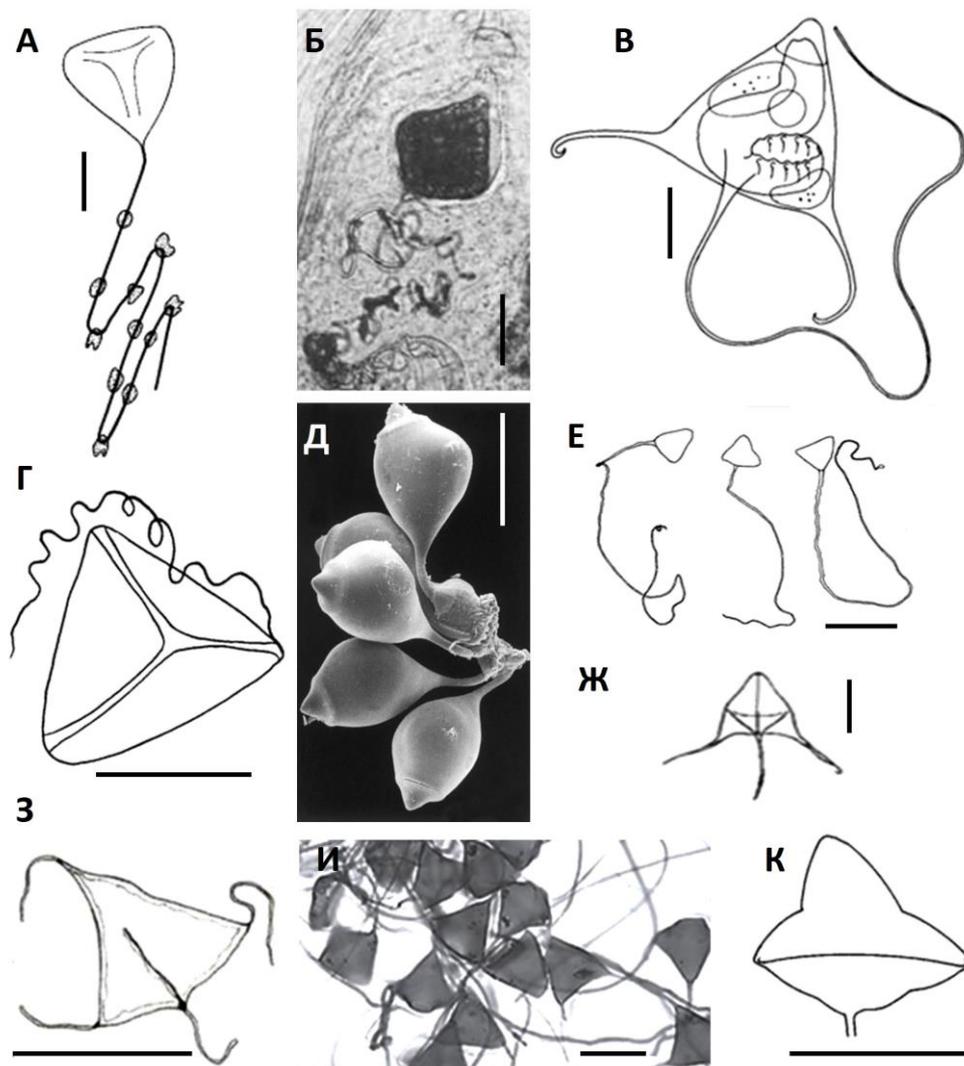


Рис. 35. Строение яиц капсалид. А - схема строения четырёхгранного яйца *Entobdella soleae* (по Kearн, 1986); Б - четырёхгранное яйцо в оотипе *Entobdella diadema* (по Llewellyn, Euzet, 1964); В - *Encotyllabe caranx* (по Whittington, Kearн, 1991). Г - четырёхгранное с закругленными углами яйцо *Pseudallobenedenia arabica* с одним длинным тонким филаментом (по Timofeeva, 1995); Д - гроздь булабовидных яиц *Neoentobdella parvitesticulata* (SEM). Шкала 200 мкм (по Kearн, Whittington, 2005); Е - четырёхгранные яйца *Benedenia hoshinai* (по Ogawa, 1984); Ж - яйцо *Encotyllabe caballero* (по Williams, Beverley-burton, 1989); З - четырёхгранное яйцо *Encotyllabe spari* (по Kardousha et al., 2002); И - яйца *Neobenedenia girellae*. Шкала 100 мкм (по Hirazawa et al., 2020); К - яйцо *Benedenia rohdei*. Шкала 100 мкм (по Whittington et al., 1994).

Самоосеменение не редкость среди различных видов капсалид. Ярким примером является *Neobenedenia melleni*, прозванная «капсалидой убийцей» («killer capsalid»), заражающая более 100 видов рыб (Whittington, Horton, 1996)

и наносящая большой ущерб садковому рыборазведению в тропических и субтропических водах Атлантики (Williams, Williams, 2021).

Показано, что даже однократное самоосеменение представителя *Neobenedenia* (*N. giellae*) на культивируемой рыбе может вызвать значительную паразитарную инфекцию во всей системе аквакультуры (Ogawa et al., 2014).

Взаимное осеменение с интермиссией (Рис. 36) хорошо изучено у особей капсалиды *Benedenia seriolae*, поведенческие реакции которых, при помещении их на стекло в лабораторных условиях, мало чем отличаются от естественного поведения на теле рыб – хозяев (Kearn, 1992, Kearn, Whittington, 2015).

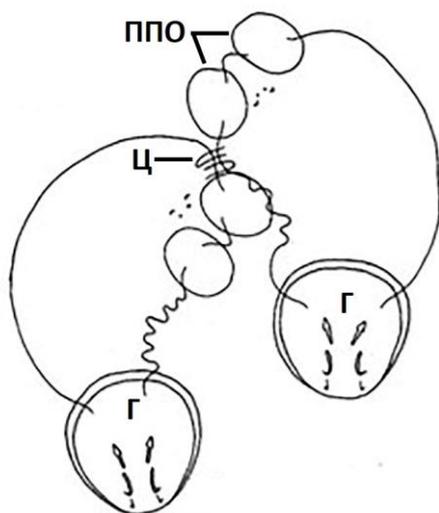


Рис. 36. Взаимное положение тел капсалид *Benedenia seriolae* при взаимном осеменении.

Условные обозначения; г - гаптор, ппо - передний прикрепительный орган, ц - циррус (по Kearn, Whittington, 2015).

Перекрестное осеменение путем обмена мягкими желеобразными сперматофорами характерно для капсалид из подсемейства Entobdellinae, обоснованного Б. Е. Быховским (1957) для единственного рода *Entobdella*, и насчитывающего к настоящему времени около 20 видов. Свежевыделенные сперматофоры имеют удлиненную форму, но из-за отсутствия жесткой внешней стенки сворачиваются и приобретают сферическую или неправильную форму. Сферические сперматофоры взрослых *Entobdella soleae* имеют диаметр

от 250 до 400 мкм. У большинства взрослых особей образуется один или два сперматофора в течение 8 часов (Kearn, 1970).

У *E. soleae* матриксный материал сперматофоров, синтезируемый фолликулярными железами, накапливается в двух резервуарах. Один из них, находится в проксимальной части мешка цирруса, другой снаружи проксимальной области этого образования. Из первого резервуара готовые сперматофоры через эякуляторную трубку, поступают в циррус. Переход матрикса сперматофора в эякуляторную трубку контролирует мышца - сфинктер.

Брачный процесс с обменом сперматофоров запускается с того, что два паразита, прикрепленные друг к другу, начинают совершать исследовательские движения, при которых головы паразитов часто касаются друг друга. При этом вагинальные области каждого червя растягиваются так, что становятся заметными с противоположной стороны тела. Это придает контуру тела каждого паразита асимметричный вид (Рис. 37 А). Затем тела двух паразитов сцепляются в характерной манере (Рис. 37 Б). Область головы каждого партнера подворачивается под тело другого так, что кончик «пениса» каждого червя находится в непосредственной близости от входа во влагалище другого. Паразиты остаются в это положение до 30 минут. Иногда в течение этого периода головы паразиты расходятся и снова собираются вместе.

После окончательного разделения на вентральной поверхности каждого из партнеров возле вагинального отверстия отмечалось присутствие дисковидного сперматофопара с центральной массой сперматозоидов (Рис. 38 А). В течение следующего часа область влагалища каждой особи сокращалась с интервалами в 5-10 минут. Сделано заключение о том, что эти сокращения обеспечивали всасывание сперматофоров в полость влагалища после сбрасывания их внешней оболочки (Рис. 38 Б).

Наблюдались случаи и одностороннего получения сперматофора, что свидетельствует о том, перенос сперматофоров не всегда взаимный процесс. Это позволяет червям с недостаточностью семенного материала при получении

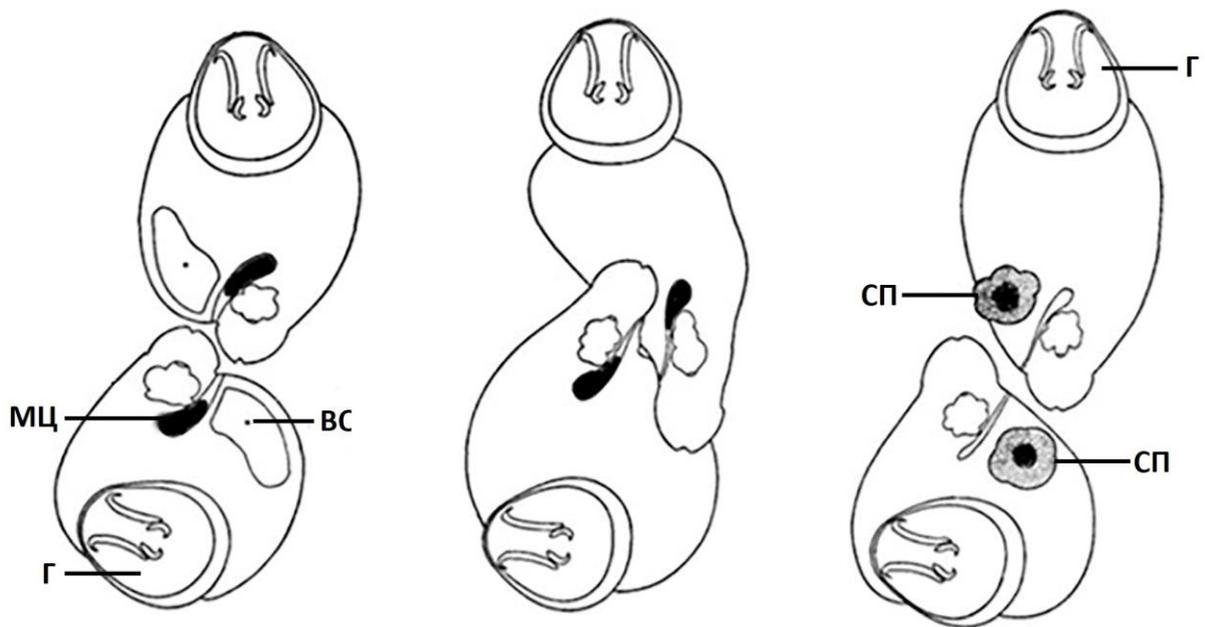


Рис. 37. Последовательные стадии брачного поведения *Entobdella soleae* (вид с вентральной стороны) (по (Kearn, 1970).
Условные обозначения: мц - мешок цирруса, сп - сперматофор, во - вагинальное отверстие.

сперматофор другого паразита активно участвовать в репродуктивном процессе. Обмен сперматофорами может происходить как между взрослыми особями, так и между молодыми паразитами, лишенными желточников (Kearn, 1970).

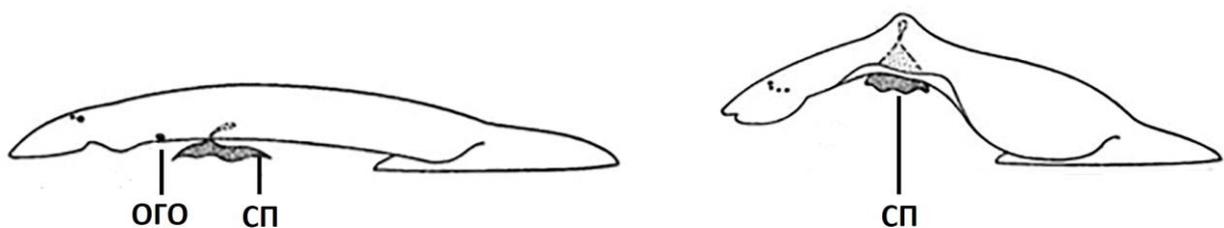


Рис. 38. Процесс всасывания сперматофора во влагалище капсалидв *E. soleae* (вид с боку) (по Kearn, 1970).

Отмечен случай связи сразу трех сперматофоров с отверстием влагалища (Рис. 39 Б) (Kearn, Whittington, Louis, 2006).

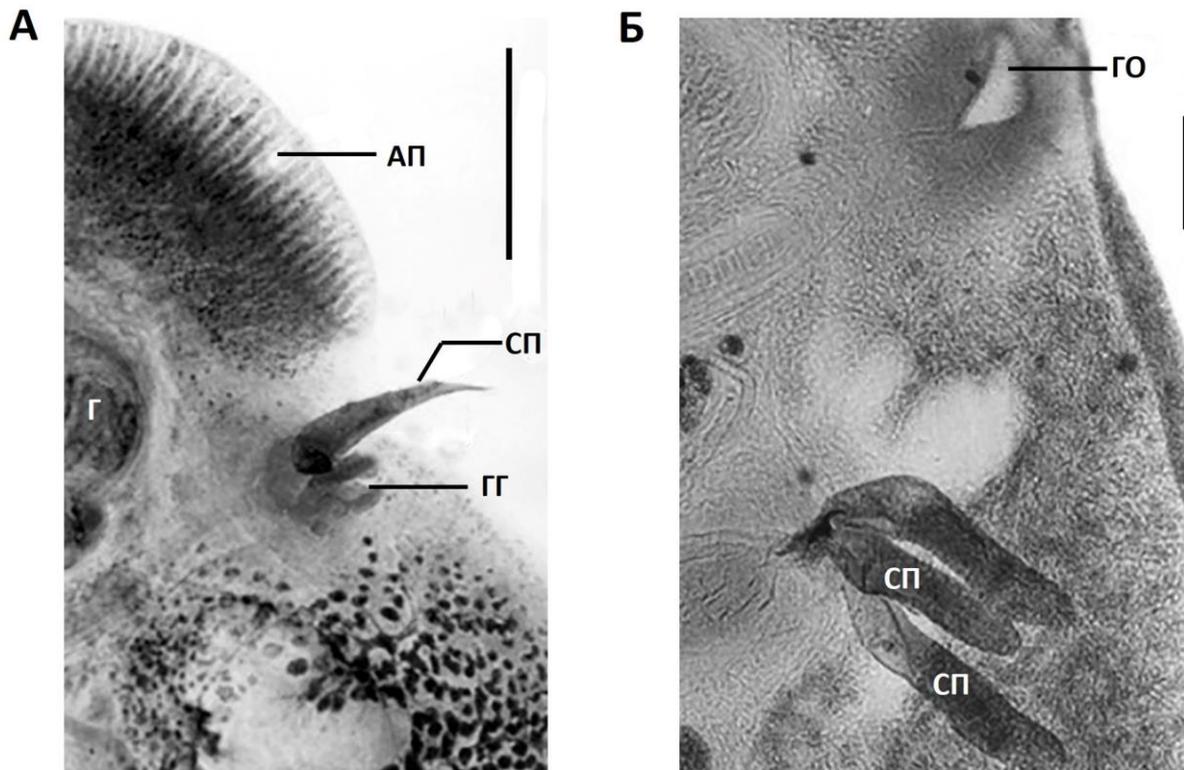


Рис. 39. Сперматофоры капсалид. А - выход сперматофора из полового отверстия капсалиды *Neoentobdella diadema*. (шкала 1 мм). Б - Три сперматофора у входа во влагалище *Neoentobdella apiocolpos* (шкала 250 мкм) (по Kearн, Whittington, Louis, 2006). Условные обозначения: ап - адгезивная подушечка, г - глотка, гг - генитальная губа, го - генитальное отверстие, сп - сперматофоры.

3. ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

Формирование репродуктивной системы. В условиях эксперимента (при температуре +14 °С) от момента откладки яиц (1-2 в час) до выхода личинки *Entobdella soleae* из их скорлупы уходило 27 дней (Kearn, 1963). Первые заметные проявления эмбриогенеза наблюдались с того момента, когда личинки капсалид достигали длины 0.4 мм.

Под зачатком глотки юнной личинки появлялась масса ядер (Рис. 40 А, пгя), функция которых, по всей вероятности, связана с развитием репродуктивной систем. Упомянутая группа ядер сохраняется до тех пор, пока половая система не достигнет зрелости. Длина личинки к этому моменту достигает 1.9 мм.

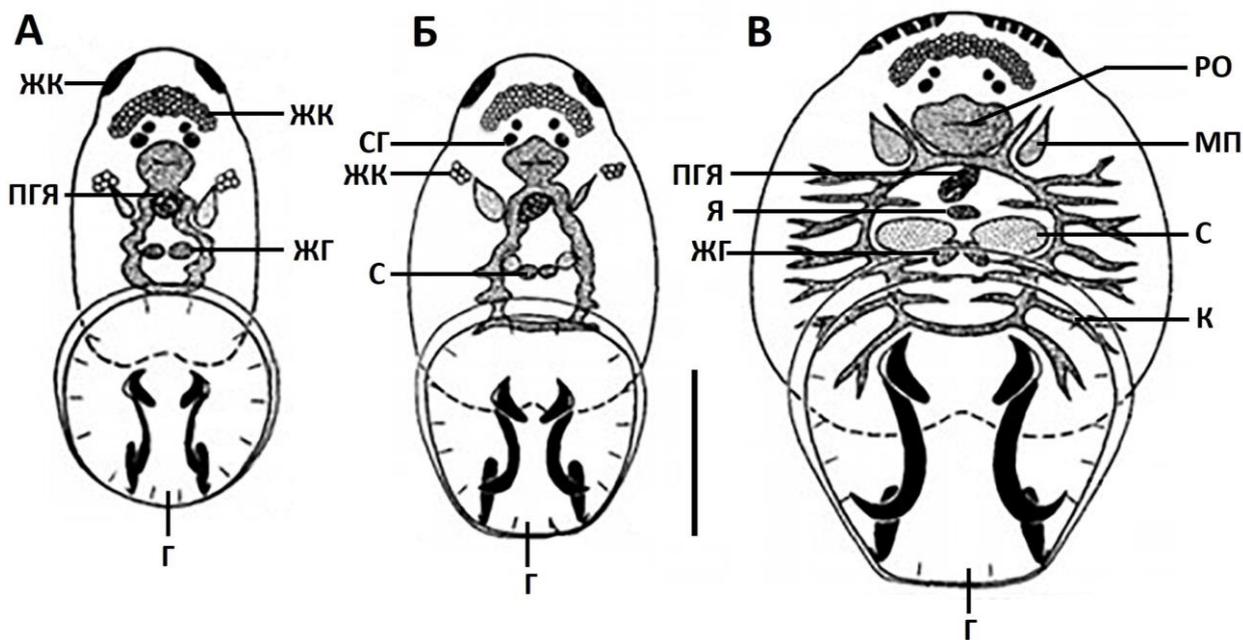


Рис. 40. Ранние стадии эмбрионального развития *E. soleae*. (по Kearн, 1963). Длина личинок не превышает 0.7 мм.

Условные обозначения: г - гаптор, жг - железы Гото, к - кишечник, мп - мочевого пузыря, пгя - подглоточная группа ядер, ро - ротовое отверстие, с - семенник, свп - семявыносящий проток, сг - светочувствительные глазки, я - яичник. Шкала 0.2 мм.

Репродуктивные органы *E. soleae* появляются последовательно и в постоянном порядке. При длине личинок около 0.5 мм рядом с ранее появившимися железами Гото формируются зачатки семенников (Рис. 40 Б); при длине 0.7 мм - яичник (Рис.40 В); при длине 0.8 мм - сумка пениса (Рис. 41); и при длине 1.4 мм - оотип (Рис. 41).

При длине личинки 1.5 мм появляется желточный резервуар, обычно называемый желточным мешком. С достижением длины 1.9 мм желточный резервуар онкомирациды заполняется сферическими или овальными фолликулами диаметром около 27 мкм. В матке личинки длиной 1.96 мм отмечалось присутствие первой яйцеклетки (Рис. 41). По всему видно, что мужская половая система достигает зрелости раньше женской. Таким образом, капсалиды могут служить хорошим примером протеоандрии у беспозвоночных животных.

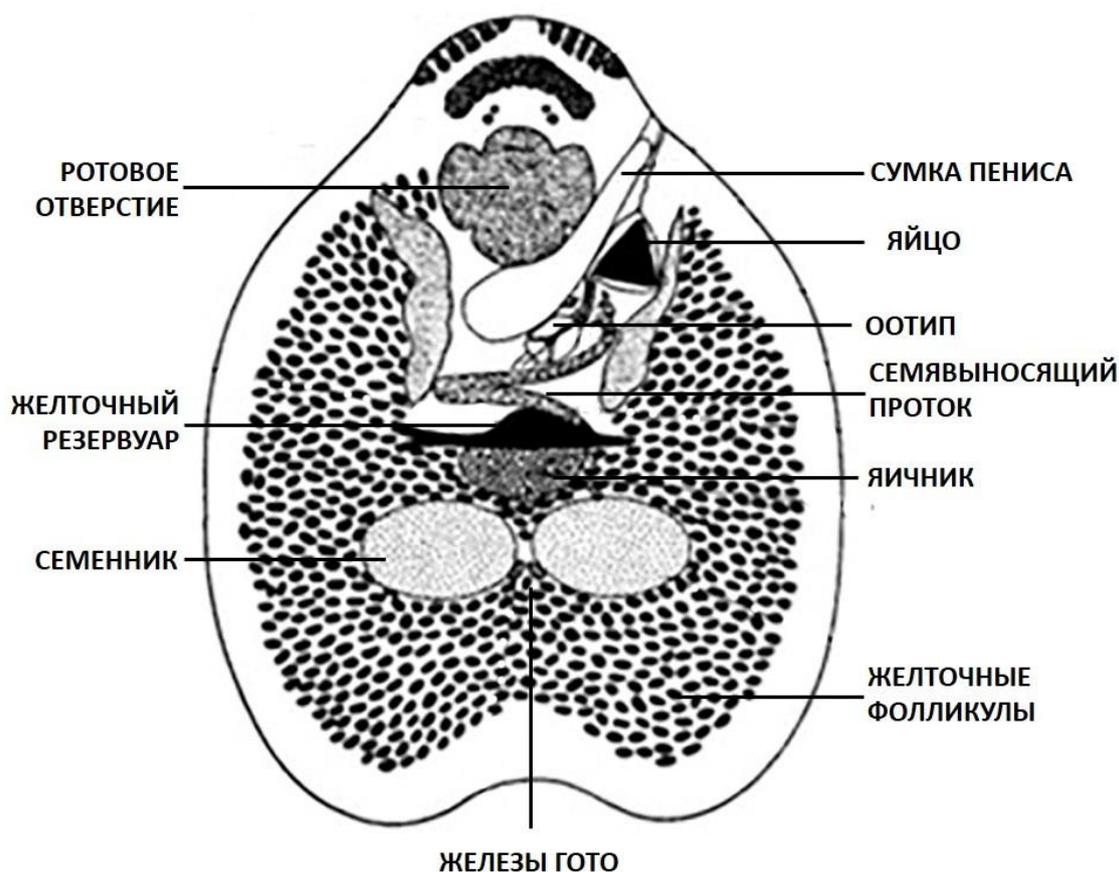


Рис. 41. Последующие стадии эмбрионального развития *E. soleae* (по Kearн, 1963). Вид с вентральной стороны. Длина личинок достигает 1.96 мм.

Отдельное внимание уделено развитию структур заднего прикрепительного диска - гаптора. На 16 день формирования личинки на ее заднем конце еще до появления контуров гаптора отмечалось присутствие 20 склеритов, собранных в плотную группу (Рис. 42).

Каждый склерит, по-видимому, либо прикреплен к цитоплазме одной клетки, либо находится внутри нее. Четырнадцать из упомянутых склеритов идентичны друг другу и состояли из «рукояти», «лезвия» и бокового выроста - «шипа». В процессе дальнейшего развития личинок они найдут расположение по периферии гаптора и станут называться маргинальными крючьями. Оставшиеся шесть склеритов можно поделить на три группы: серповидные склериты (без боковых шипиков), прямолинейные склериты и дугообразные склериты. В процессе дальнейшего развития личинок первая пара склеритов

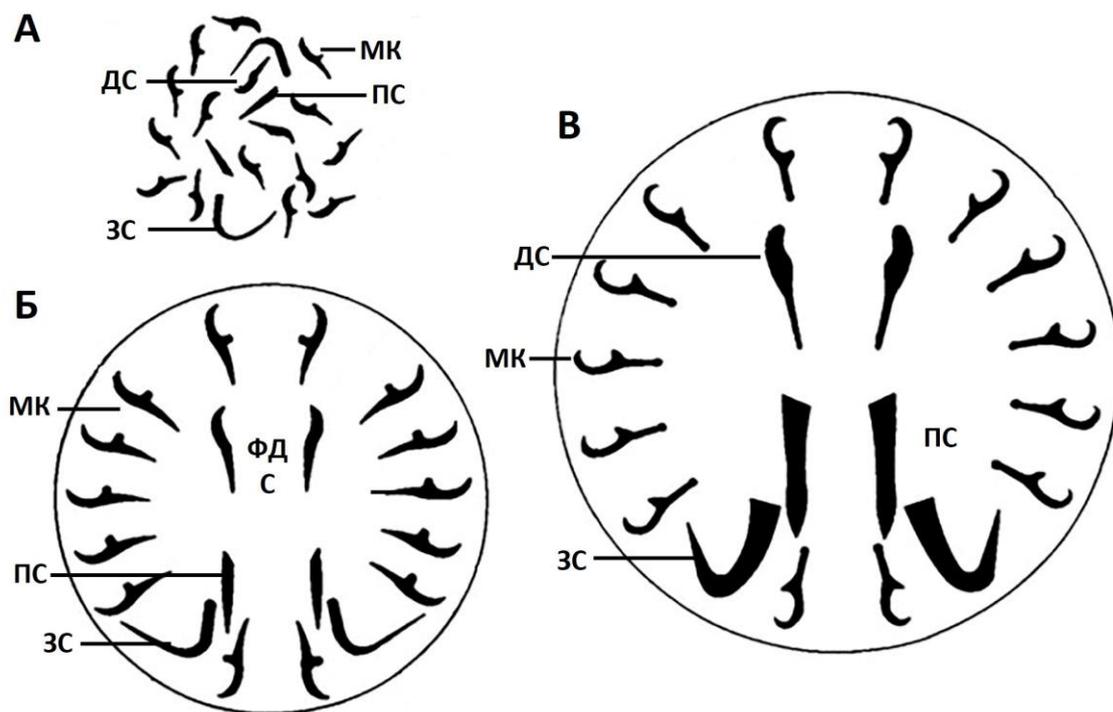


Рис. 42. Форма склеритов на трех стадиях развития личинки *Entobdella soleae*. При температуре при 14-5° С. А - 16-й день развития (контур гаптора и закономерное расположение склеритов не наблюдаются); Б - 18-й день; и С - 20-й день развития (по Kearн, 1963).

Условные обозначения: дс - добавочный склерит, зс - задний склерит, МК - маргинальный крючок, пс - передний склерит, фдс - формирующийся добавочный склерит.

трансфлорируется в дополнительные склериты гапторов личинок и взрослых червей, вторая пара станет основой передних склеритов, третья пара станет задними склеритами.

Формирование покровов. Формирование покровов личинок капсалид многоступенчатый процесс. Начинается он под оболочкой яйца с оплодотворенной яйцеклеткой и заканчивается после вылупления личинок червей. Весь процесс хорошо проиллюстрировано на примере эмбриогенеза *Entobdella soleae* (Lyons, 1973).

В первую неделю развития эмбрионы покрыты уплощенными бластомерами вперемежку с питающими их желточными клетками.

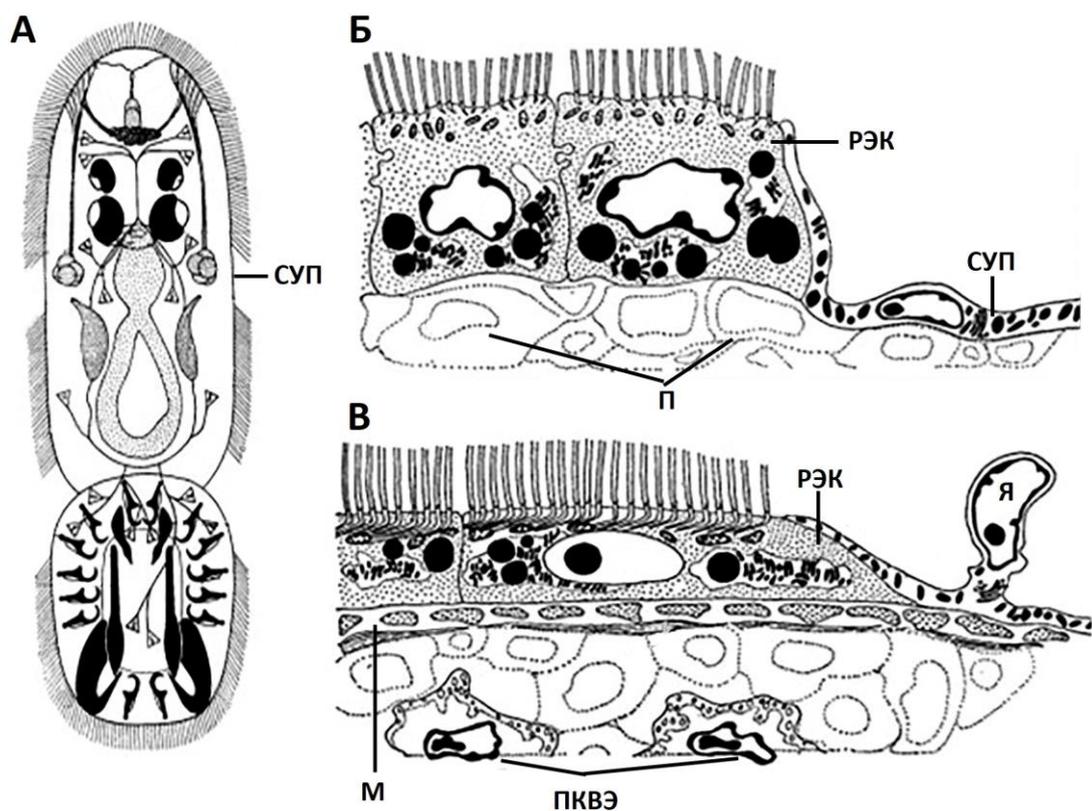


Рис. 43. Формирование покровов онкомирацидия *Entobdella soleae*. А - схема строения онкомирацидия *Entobdella soleae* (по Kearns, 1963). Б - строение покровов онкомирацидия на стадии 9 - 19 дневного эмбриона. В - строение покровов к 16 дню эмбрионального развития (по Lyons, 1973).

Условные обозначения: м - мускулатура, п - паренхима, пквэ - предполагаемые клетки «взрослого эпителия», рэк - ресничная эпидермальная клетка, суп - синцитиальный участок покрова, я - ядро синцитиального участка покрова.

Четкие очертания и ресничный покров клетки эпидермиса приобретают на стадии 9 -19 дневного эмбриона. Отдельные группы ресничных клеток разделены ядросодержащими синцитиальными прослойками толщиной 1 - 1.5 мкм, связанными с краями ресничных клеток септированными десмосомами. Ресничные клетки и синцитиальные отделы покровов снабжены ядрами и крупными секреторными гранулами, которые перед выходом личинок из яиц будут перемещаться вверх в дистальную часть цитоплазмы. Вовремя вылупления личинок они будут постепенно высвобождаться в окружающее пространство. Эта секреция, вероятно, имеет прямое отношение к защите

личинки от осмотических и других влияний, с которыми она сталкивается в первое время по выходе из яйца.

К 16 дню эмбриогенеза клетки эпидермиса сильно уплощаются, а их реснички приобретают базальные корешки. Под реснитчатыми и синцитиальными областями начинает формироваться базальная пластинка. От подлежащей паренхимы эпидермис формирующейся личинки отгораживается тяжами мускулатуры (Рис. 43 В).

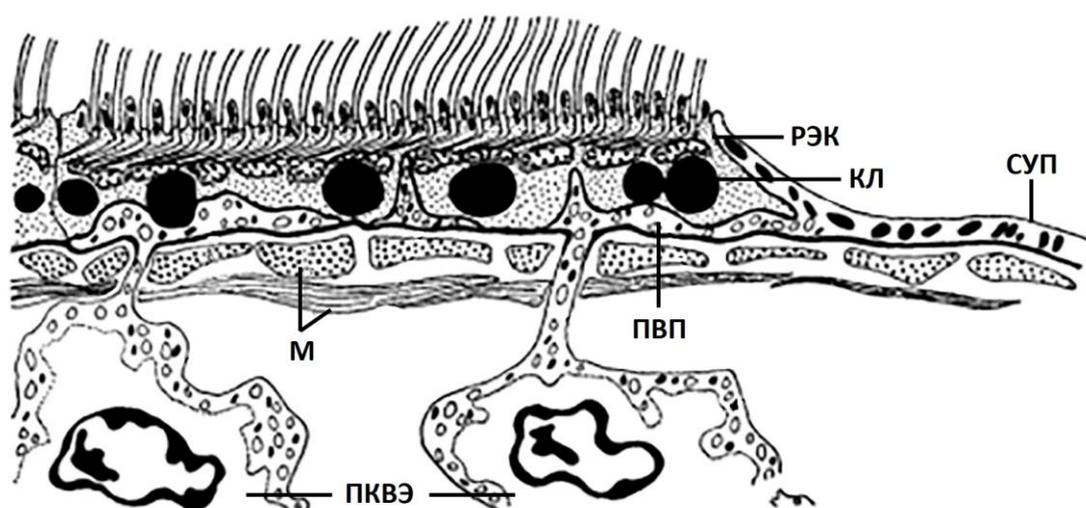


Рис. 44. Строение стенки тела онкомирацидия *Entobdella soleae* к 20 дню эмбрионального развития (по Lyons, 1973).

Условные обозначения: кл - капля липида, м - мускулатура, пвп - предполагаемый «взрослый покров», пквэ - предполагаемые клетки «взрослого эпителия», рэк - ресничная эпидермальная клетка, суп - синцитиальный участок покрова, я - ядро синцитиального участка покрова.

Наиболее значимым изменением к 20 дню развития онкомирацидия становится появление под его реснитчатыми клетками прерывистого слоя, предполагаемого «взрослого» эпидермиса, связанного с телами клеток, лежащими в паренхиме (Рис. 43). Этот слой, по-видимому, срастается с синцитиальными областями покрова, которые к этому времени потеряли свои ядра. При метаморфозе, после отщепления реснитчатых клеток,

«предполагаемый взрослый эпидермис», разрастаясь, будет формировать непрерывный синцитиальный покров взрослого червя.

4. ЛИЧИНКА КАПСАЛИД – ОНКОМИРАЦИДИЙ

Название «oncomiracidium» личинкам Monogenea было предложено в 1957 году заслуженным профессором Школы биологических наук Бирмингемского университета Дж. Ллевелином (Llewellyn, 1957). При вольном переводе это означает «ресничные личинки, снабженные крючьями», либо проще - «мирацидий с крючками».

Рассмотрим строение онкомирацидиев капсалид на примере *Entobdella soleae* (Рис. 45). Только что вылупившиеся из яиц личинки *E. soleae* едва заметны невооруженным глазом - их длина не превышает четверти миллиметра. Активное движение онкомирацидиев в окружающей среде обеспечивают три пучка ресничек: передний, срединный и задний, покрывающий спинную часть прикрепительного диска (гаптора).

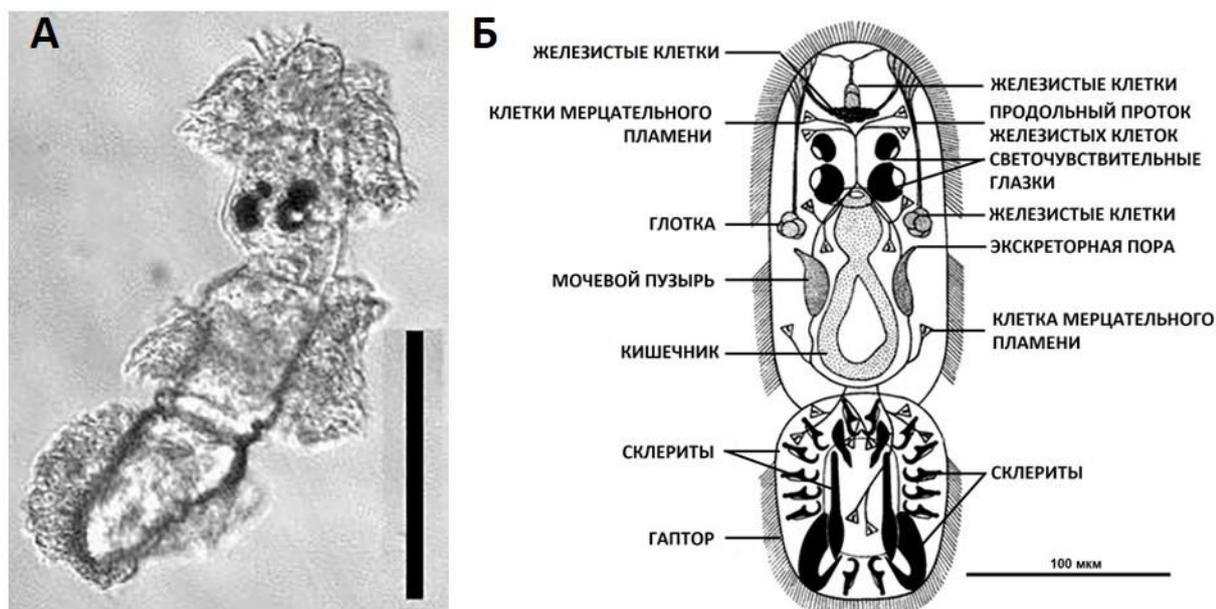


Рис. 45. Строение онкомирацидия капсалид. А - прижизненная фотография онкомирацидия *Benedenia seriolae*. Шкала 100 мкм (по Yoshinaga, Nagakurab et al., 2002), Б - вид с вентральной стороны онкомирацидия капсалиды *Entobdella soleae* (по Kearns, 1963).

Реснички располагаются на клетках похожих на «эпидермальные пластинки», которые легко отделяются при помещении онкомирацидий под покровное стекло. На теле одного онкомирацидия насчитывалось 45 таких клеток, каждая из которых имела круглое очертание с диаметром 10 - 15 мкм.

Двадцать из этих клеток входят в состав передней ресничной области личинки, шестнадцать формируют среднее ресничное скопление и, наконец, девять из них - связаны с гаптором, вооруженным тремя парами медиальных и семью парами краевых склеритов.

Передняя треть тела онкомирацидия богата секреторными клетками. Большинство из них собраны в парные группы и через свои протоки различной длины снабжают адгезивными продуктами передние боковые прикрепительные подушечки личинок. Одна, хорошо обособленная, непарная группа секреторных клеток отдает свою продукцию в пространство между ними (Рис. 46).

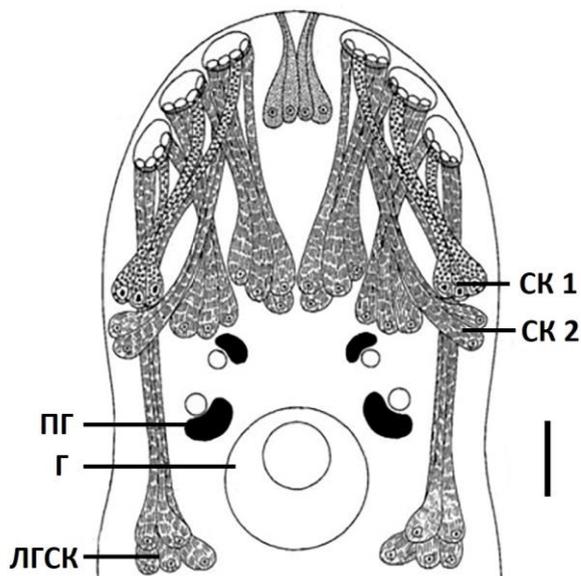


Рис. 46. Диаграмма, дающая на основе данных ТЭМ представление о расположении секреторных клеток в головном отделе капсулы *Entobdella soleae* (по El - Naggar, Karn, 1983). Условные обозначения: г - глотка, лгск - латеральная группа секреторных клеток, пг - пигментный глазок второй пары, ск1 - секреторные клетки, с каплевидным секреторным продуктом, ск2 - секреторные клетки с палочковидным секреторным продуктом. Шкала 20 мкм.

Среднюю часть онкомирацидия занимает зачаток пищеварительной системы. Он состоит из замкнутого кишечника, имеющего форму кольца, и глотки, которая открывается наружу с помощью небольшого рта, окруженного мускульным воротничком, играющего, по всей вероятности, роль своеобразного сфинктера.

Как и многие свободноплавающие личинки плоских червей онкомирацидии капсалид обладают своеобразными фоторецепторами - пигментосодержащими глазками. Их две пары. Располагаются они в первой трети тела личинок между глоткой и передними группами железистых клеток (Рис. 47). Глазки первой пары имеют более мелкие размеры в сравнении с глазками второй пары. Все глазки личинок имеют рабдомерную природу.

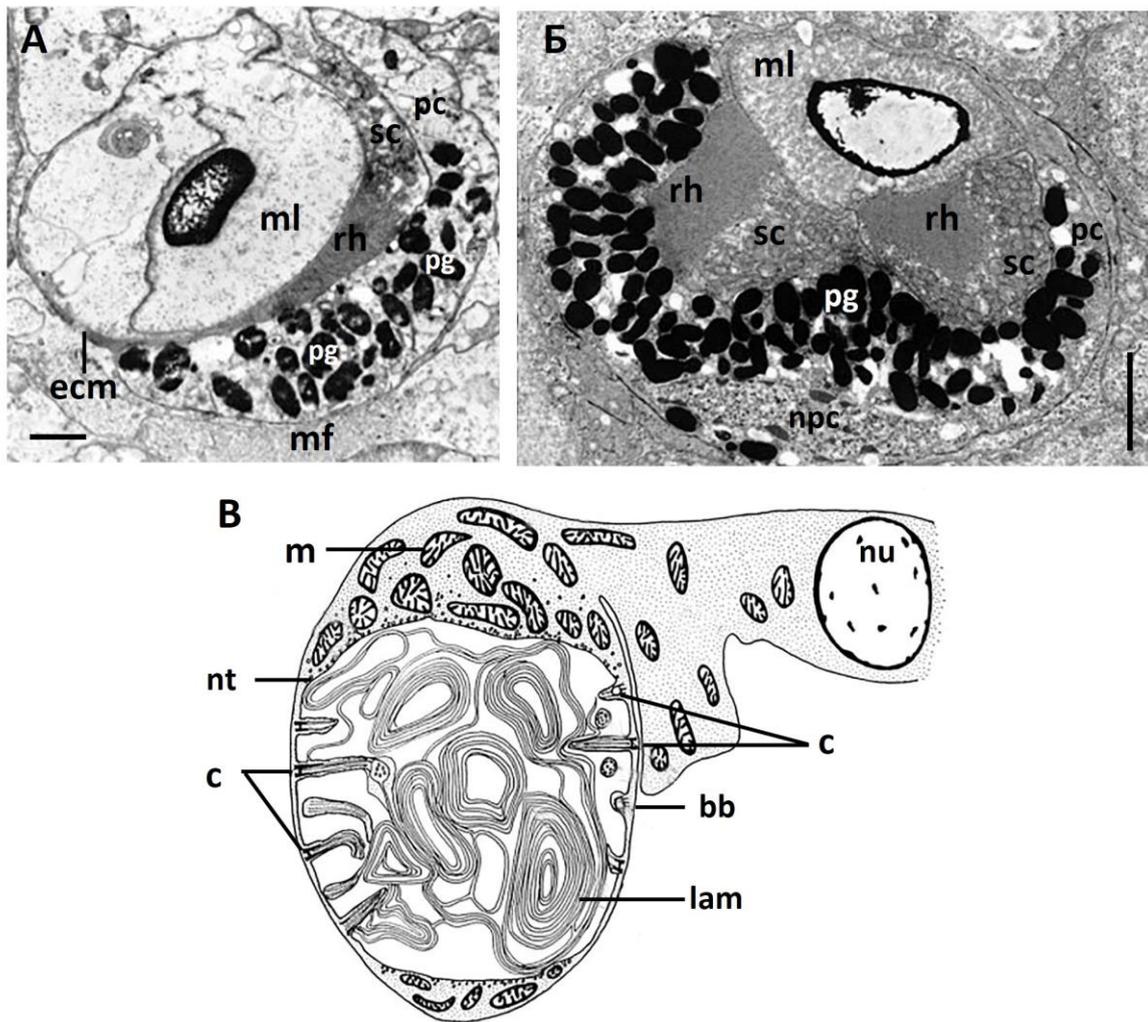


Рис. 47. Строение фоторецепторов капсалид. Ультратонкое строение светочувствительных глазков первой (А) и второй (Б) пары взрослых *Entobdellu soleae* (по Sopott-Ehlers, Kearns, Ehlers, 2001). В - схема строения светочувствительного глазка онкомирацидия *E. soleae* (по Lyons, 1973).

Условные обозначения (от авторов): bb - базальное тело реснички, с - ресничка светочувствительного сенсорного нейрона, ecm - межклеточный матрикс, lam - ламеллярная пигментная гранула, m - митохондрия, ml - митохондриальная линза, mf - мышечное волокно, npc - ядро пигментной клетки, nt - нейротрубочки, nu - ядро сенсорного нейрона, pc - пигментная клетка, pg - пигментные гранулы, rh - рабдомер, sc - сенсорная клетка.

Непременным атрибутом глазков является пигментный бокал, заполненный гранулами пигмента - меланосомами и снабженный в особой области светопреломляющей линзой, которую обычно называю хрусталиком. Линзы (или хрусталики) будут утеряны вскоре после закрепления личинки на теле хозяина.

Вторым структурным элементом глазков являются сенсорные рабдомерные клетки, входящие в глазки узкими протоками. В каждом из передних глазков присутствует одна такая клетка (Рис. 47 А), глазки второй пары вмещают их по две (Рис. 47 Б).

Первое изучение глазков личинки *E. soleae* с помощью электронного микроскопа было проведено в 1973 году без обсуждения вопроса о происхождении входящих в них структур (Kearn, Baker, 1973). Гораздо позднее с использованием электронного микроскопа с более высокой разрешающей способностью (Zeiss EM 900) было показано, что в формировании хрусталика глазков активное участие принимают митохондрии (Sopott-Ehlers, Kearn, Ehlers, 2001), что само по себе не явилось новостью для Monogenea. Упомянутыми авторами рассмотрена эволюция митохондриальных линз у Plathelminthes.

Выделительная система личинок представлена двумя мочевыми пузырями, с которыми через систему протоков связаны девять пар клеток мерцательного пламени длиной около 6 мкм. Четыре из этих пар расположены в передней трети онкомирацидия, одна пара в средней части его тела и четыре пары располагаются в гапторе.

Задняя треть онкомирацидия представлена гаптором, боковые края которого у свободно плавающих личинок загнуты вентрально и внутрь. Образованная таким образом полость прикрепительного диска открывается наружу с помощью узкой щели. Небольшое давление покровного стекла заставляло гаптор раскрыться (Kearn, 1963). Гаптор онкомирацидия несет десять пар склеритов, семь пар из которых, снабженные боковыми корешками, расположены по краю прикрепительного диска, а остальные три пары находят место в его средней части.

Онкомирацидии разных видов капсалид отличаются друг от друга своей величиной, количеством клеток мерцательного пламени, числом и местоположением железистых клеток, пигментацией тела, присутствием специализированных включений, внешним видом пигментированных глазков строением кишечника (кольцевой или раздвоенный), размерами и внешним видом крючьев гапторов и, наконец, количеством ресничных пластинок в составе локомоторных поясов тела. Некоторые из этих различий избирательно показаны на рис. 48.

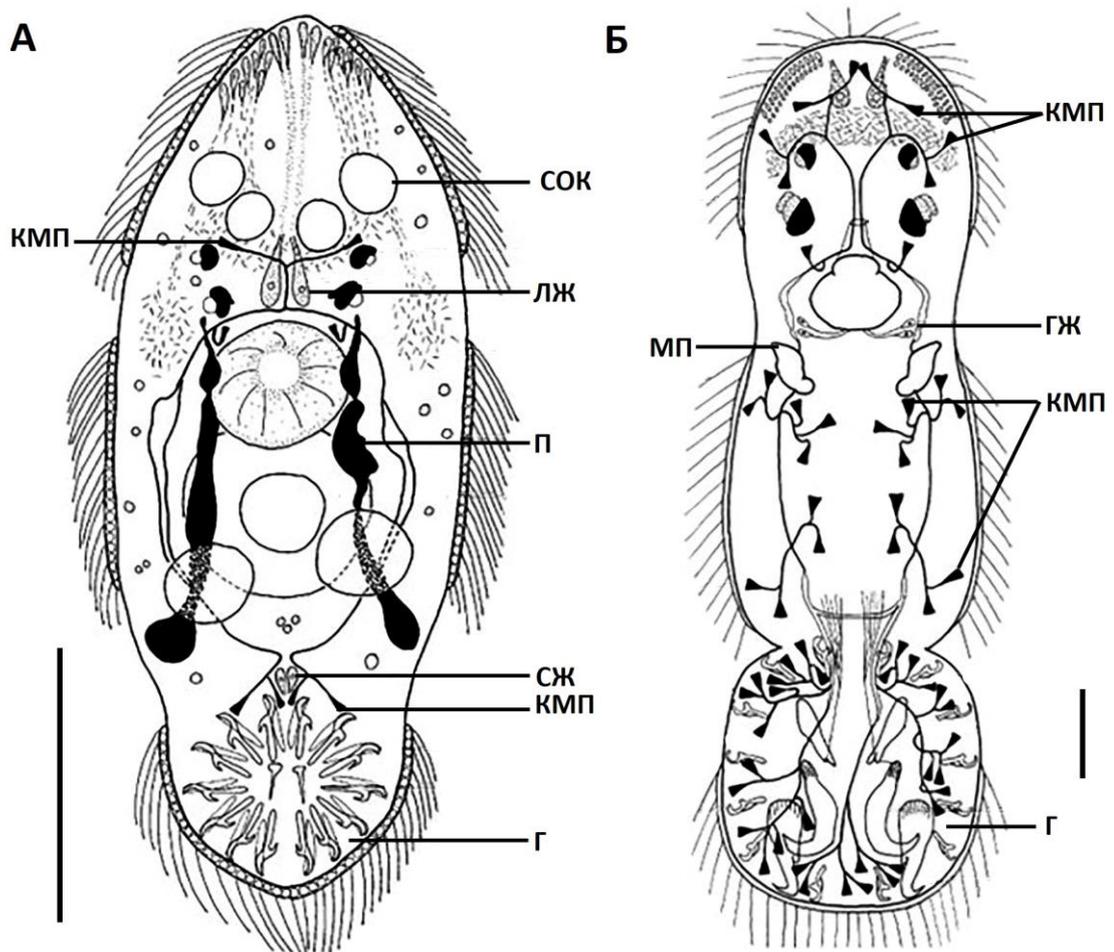


Рис. 48. Схемы строения онкомирацидиев двух видов капсалид. А - *Nasicola klawei*. Имаго червей собраны из ноздрей желтоперого тунца *Thunnus albacares* (Scombridae), Шкала 50 мкм (по Chisholm, Whittington, 2006). Б - *Neoentobdella parviticulata*. Взрослые особи паразитируют на коже ската *Himantura fai* (Dasyatidae). Шкала 50 мкм (по Whittington, Kearn, 2005). Условные обозначения: г - гаптор, гж - глоточные железы, кмп - клетки мерцательного пламени, лж - латеральные железы с игольчатым секретом («needle – like»), мп - мочевого пузыря, п - пигментная масса, сж - секреторные железы, сок - светоотражающая клетка.

Только что вылупившийся онкомирацидий *Nasicola klawei* имеет длину 210 (179 - 238) и ширину 93 (69 - 113) мкм. К особенностям строения личинки относятся: сравнительно малое количество клеток мерцательного пламени (всего 10 пары - две пары впереди глаз, две пары латеральнее глотки, одна пара в задней части тела и пять пар в гапторе), отсутствие рта, присутствие двух длинных продольных полос пигментного продукта, наличие шпор у пигментированных глазков второй поры. Но самой примечательной чертой морфологии личинок этого вида является наличие шести крупных светопреломляющих капель (вероятно, липидов) в эпителиальных клетках покровов. Такие скопления липидов могут иметь ряд назначений. Во-первых, они помогают удерживать яйца с полностью развитым эмбрионом во взвешенном состоянии в верхних слоях воды, где хозяева - тунцы проводят большую часть своего времени в стаях. Во-вторых, содержимое капель может использоваться личинкой в качестве источника энергии при поиске хозяина, который является быстроплавающей пелагической рыбой и онкомирацицию может потребоваться больше времени, чтобы вступить с ней в контакт (Chisholm, Whittington, 2006). Типичная продолжительность жизни личинки моногеей обычно составляет 24 - 48 часов (Whittington et al. 2000).

Онкомирацидий *Neoentobdella parvitepiculata* претерпевает преждевременное развитие (прогенез) в свободно отложенном яйце. Длина личинки может достигать 660 мкм. Три заметные особенности отличают строение онкомирацидия *N. parvitepiculata* от онкомирацидия предыдущего вида. Прежде всего - это большое количество клеток мерцательного пламени, что в значительной степени связано с размерами личинок. Их в теле личинок 60 пар (28 на собственно теле и 32 на гапторах). Не малый интерес вызывает строение пигментированных глазков личинок. Все они лишены хрусталиков. На месте хрусталиков располагаются везикулы (ретикулярные клетки?). Каждый из меньших передних глазков снабжен одной везикулой, а задние более крупные глазки - двумя. И, наконец, гаптор личинок. Он снабжен очень крупными загнутыми передними склеритами, что, повидимому, обеспечивает

надежное закрепление личинок на теле активно двигающихся рыб (Whittington, Kearn, 2005).

Пожалуй, самым ярким примером личинок капсалид с богатой пигментацией тела являются онкомирацидии *Capsala martinieri* (Рис. 49). Они характеризуются наличием обширного двустороннесимметричного и постоянного рисунка пигментации тела. Сделано предположение, что это имеет прямое отношение к особенностям поведения личинок при поиске контакта с хозяином - луной рыбой (*Mola mola*) (Kearn, 1963).

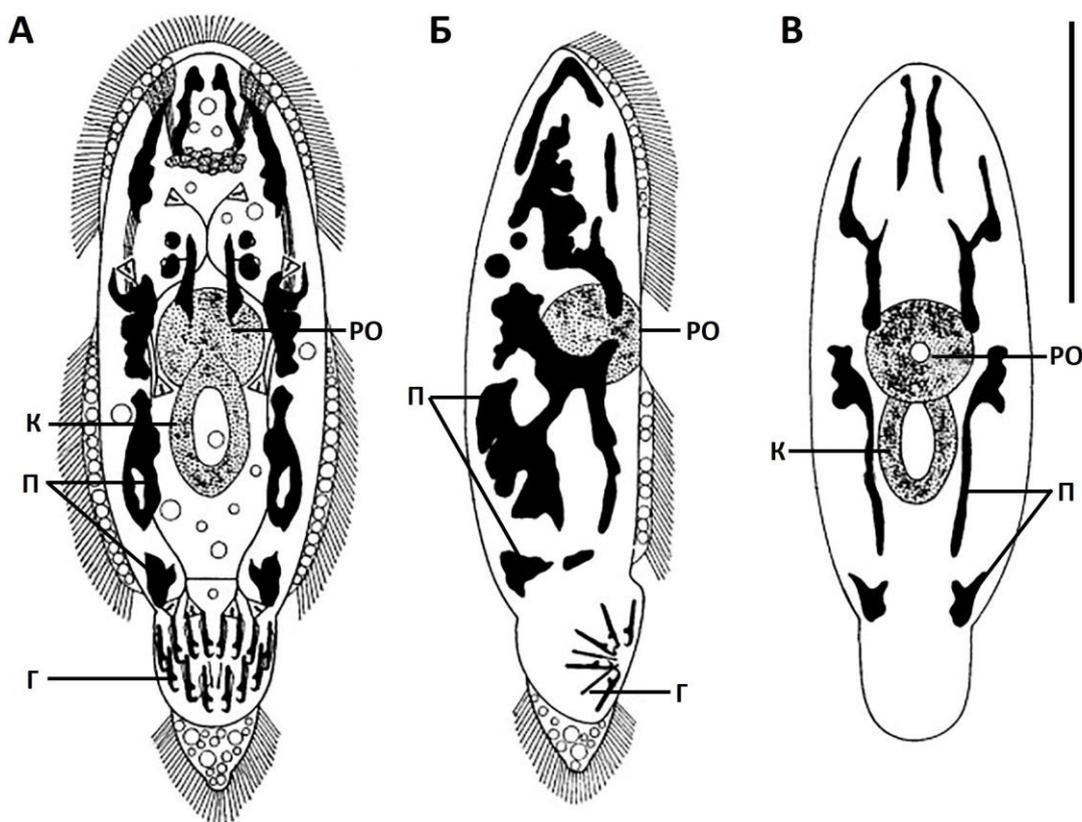


Рис. 49. Концентрация пигментного материала в теле онкомирацидия *Capsala martinieri* (по Kearн, 1963). А - вид с дорсальной (спинной) стороны, Б - вид с латеральной (боковой) стороны, В - вид с вентральной (брюшной) стороны. Условные обозначения: к - кишечник, ро - ротовое отверстие, г - гаптор, п - пигмент. Шкала 100 мкм.

5. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ КАПСАЛИД

Характер жизненного цикла капсалид во многом зависит от условий обитания их хозяев. Рыбы, ведущие донный или придонный образ жизни, поражаются личинками червей при закапывании в донные отложения в поисках пищи. При этом их энергичные движения стимулируют два параллельно протекающих процесса: откладку яиц червями, сидящими на их теле, и выброс личинок из яиц, отложенных паразитами на дно ранее.

Поражение капсалидами рыб, живущих в толще воды или в условиях аквакультур, происходит при участии свободноплавающих яиц червей или вылупившихся из них личинок - онкомирацидиев.

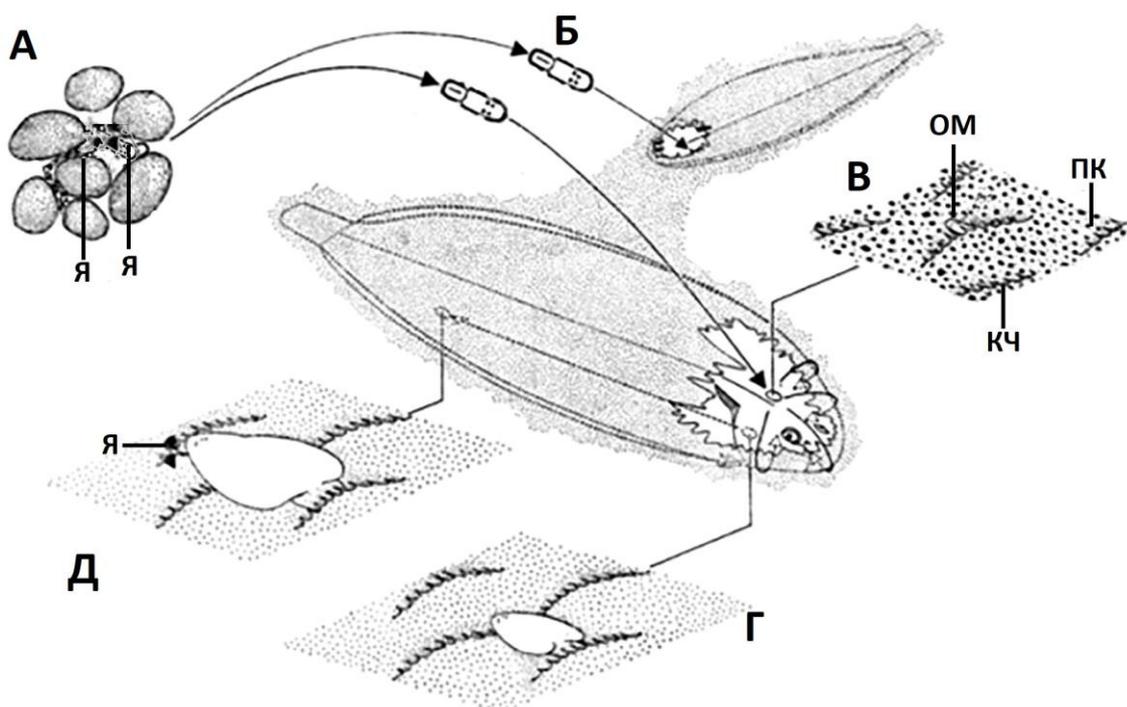


Рис. 50. Жизненный цикл капсалиды *Entobdella soleae* - паразита кожи лучеперой рыбы *Solea solea* (по Kearns, 1963).

Условные обозначения: А - два яйца (я), прикрепленные к частицам песка на морском дне; Б - свободноплавающие онкомирацидии совершают посадку на голову рыбы; В - онкомирацидий на коже верхней поверхности рыбы; Г - паразиты эмигрируют на нижнюю поверхность рыбы и, подрастая, становятся половозрелыми, Д - откладка яиц.

кч - ктеноидная чешуя; ом - онкомирацидий; пк - пигментная клетка.

Примером первого случая развития событий служит жизненный цикл капсалиды *Entobdella soleae* - моногенного кожного паразита морской донной камбалы (*Solea solea*), которая имеет «привычку» ежедневно закапываться в грунт (Рис. 50).

Жизненный цикл капсалид начинается с откладки яиц группами червей, прикрепленных к нижней поверхности хозяина. Производство яиц увеличивается по мере роста взрослых паразитов. При температуре +12° С черви длиной около 5 мм способны сформировать около 30 яиц в день, а особи длиной 6 мм могут откладывать более 60 яиц в сутки. Время, необходимое для сборки одного яйца, относительно постоянно (4 - 6 мин) у взрослых особей всех размеров. Самый маленький половозрелый паразит при длине тела около 4 мм производил (при температуре +12° С) только одно яйцо в день (Kearn, 1985).

При откладке яйца закрепляются среди песчинок морского дна с помощью капель липкого секрета нитевидных филаментов, что препятствует выносу их окружающими водными потоками. Вылупившиеся из яиц личинки червей - онкомирацидии совершают посадку на кожу передней верхней части головы рыбы, покрытую пигментными клетками и ктеноидной чешуёй, задний край которой снабжен гребнем из зубцов или шипиков. Происходит это в течение 2 мин после вылупления (Kearn, 1980). Движение онкомирацидия к месту прикрепления - хороший пример положительного хемотаксиса. Личинку привлекает химический состав слизи, которую секретирует кожа камбалы. Теряя реснички онкомирацидии превращаются в ювенильных червей, которые находят свои убежища под ктеноидными чешуйками рыбы (Рис. 51 А).

При достижении длины около 1 мм паразиты мигрируют с верхней на нижнюю поверхность рыб, лежащих на грунте. Здесь при длине около 2 мм черви становятся половозрелыми. Максимальная длина червей может достигать 5 мм. Взрослые особи разной величины на нижней поверхности хозяев расположены беспорядочно и способны к постоянному перемещению по верху чешуи (Рис. 51 Б), что связано с поисками новых порций слизи. Питания

кровью своих хозяев для *Entobdella soleae* отмечено не было (Llewellyn, 1954). Присутствие паразитов в жаберной полости рыб отмечалось крайне редко.

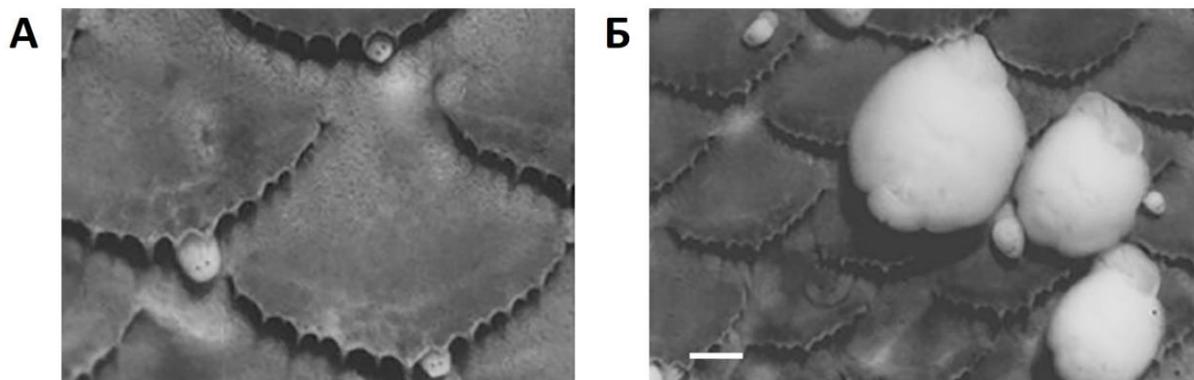


Рис. 51. Типичная ориентация ювенильных (А) и взрослых особей (Б) капсалиды *Entobdella soleae* на ктеноидной чешуе комбалы *Solea solea*. Шкала 0.5 мм (по Kearн, 2004).

Entobdella soleae проявляет завидную «преданность» своим хозяевам - носителям. Показано, что в условиях эксперимента ее личинки «выбирали» только *Solea solea*, пренебрегая даже родственными ей видами (*Buglossidium luteum*, *Solea variegata* и др.) (Kearн. 1967).

Второй тип жизненного цикла капсалид определяется возможностью яиц и личинок паразитов совершать сводное плавание в толще морской воды или в садках аквакультур (Рис. 52).

7. ЭКОНОМИЧЕСКИЙ УЩЕРБ, НАНОСИМЫЙ КАПСАЛИДАМИ В УСЛОВИЯХ АКВАКУЛЬТУР

В естественных уровнях моногенеза (в том числе и капсалиды) наносят обычно минимальный ущерб рыбам, не вызывая у них патогенной реакции (Whittington, 2005). Совсем иначе обстоит дело с аквакультурами, в которых эктопаразиты могут привести, и приводят, к массовой гибели своих носителей.

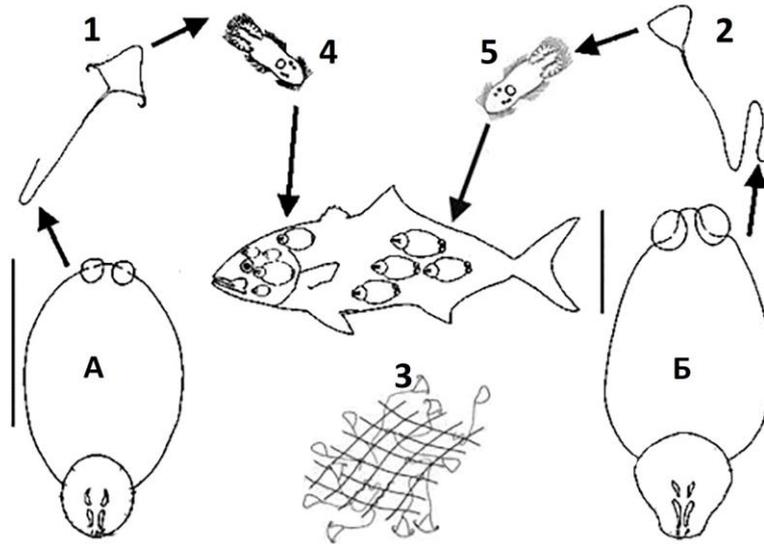


Рис. 52. Жизненный цикл капсалид *Benedenia seriolae* (А) и *Neobenedenia species* (Б) с кожи лучеперой рыбы *Seriola dumerili* (Whittington, 2012). Яйца червей (1,2) дрейфуют в морской воде, но могут запутаться в морских садках (3). Личинки (онкомирацидии) (4,5) заражают хозяина. Шкала 2 мм. Справка: *Seriola dumerili* известна как высокотелая лакедра, коронада, китайская лакедра, или большая сериола. Длина этой промысловой рыбы достигает 190 см, а вес более 80 кг.

Интерес к капсалидам непрерывно нарастал по мере того как стремительно развивался новый промышленный сектор - аквакультура. Этих моногеней без сомнения можно отнести к самым активным эктопаразитам рыб, разводимым в искусственных водоемах. В условиях аквакультуры некоторые капсалиды (в частности представители родов *Benedenia* и *Neobenedenia*) становятся смертельно опасными для своих носителей.

Искусственное разведение морских рыб обычно происходит в морских садках или наземных бассейнах сравнительно небольших объемов (Рис. 53). Первый способ выращивания рыб в неволе обходится дешевле, но он неизбежно допускает неконтролируемый приток в садки морской воды, содержащей потенциально заразные стадии рыбьих паразитов. Экспериментально было показано, что даже одна личинка капсалид (онкомирацидий) в отсутствие последующего спаривания, представляет

серьезную угрозу для популяции рыб содержащихся в неволе (Hutson, Mata et al., 2014), а профилактика паразитарных инфекций затруднена для паразитов с жизненным циклом, который завершается в пределах культивационного пространства (Ogawa, 2015).

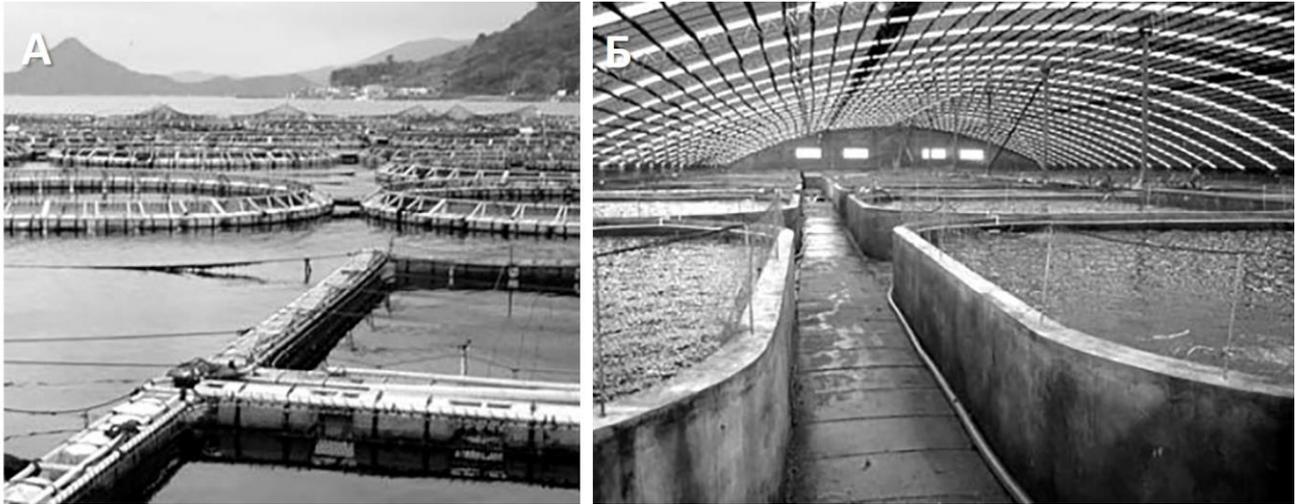


Рис. 53. Системы выращивания морских рыб. А - сетчатые клетки разной формы в прибрежных морских водах Японии, Б - наземное базирование в Китае. Из Marine parasitology. Ed. Klaus Rohde., 2005, p. 379.

Иногда расселение капсалид может иметь случайный характер, что напрямую связано с хозяйственной деятельностью человека. Так случилось с *Nitzschia sturionis*, которая в 1936 году вызвала эпизоотию аральского шипа *Acipenser nudiventris*. Заболевание было связано с акклиматизацией в Аральском море каспийской севрюги. Вместе с севрюгой сюда был завезена и капсалида. Аральский шип оказался крайне восприимчивым к новому паразиту. В конечном итоге, это и привело к резкому сокращению численности стада этой рыбы (Головина, Стрелков, Воронин и др., 2003). Этот случай инвазии отмечен и в книге известного паразитолога А. В. Гаевской - «Паразиты и болезни морских и океанических рыб в природных и искусственных условиях» (2004). Сообщалось, что на одной рыбе находили по 600 червей длиной до 2 см.

Нечто похожее случилось и в 1991 году, когда капсалида *Neobenedenia girellae* вместе с мальками большой сериолы (*Seriola dumerili*) при отсутствии надлежащего контроля была занесена в аквакультуру Японии из Гонконга и Хайнаня (Китай) (Ogawa et al., 1995a).

Присутствие капсалид на теле рыб прежде всего вызывает интенсивное повреждение эпидермиса их кожи, что не только многократно увеличит степень поражения её бактериями, грибами и вирусами (Thoney and Hargis, 1991), но не сильно влияет на тепловую регуляцию, сенсорное восприятие и локомоцию носителей (Elliott 2000). Совокупности этих факторов может вызвать массовую гибель рыб и привести к убыточному хозяйственному использованию аквакультуры. Вот лишь несколько примеров этому.

Ежегодная потеря доходов из-за болезней рыб в аквакультурах государств нашей планеты достигает 6 миллиардов долларов в год. Например, в Чили только инфекционная анемия лосося обошлась в 2 млрд. долларов и привела к потере 20000 рабочих мест. В Китае, одной из ведущих стран по производству аквакультуры, потери от болезней составляют 15 процентов от общих расходов на производство рыбы (Assefa, Abunna 2018).

В августе 2000 года вспышка хорошо известного вирулентного патогена *Neobenedenia melleni* привела к гибели 200 000 рыб *Lates calcarifer* (баррамунди) (общим весом около 50 тонн и стоимостью 500 000 австралийских долларов), выращиваемых в морских садках в канале Хинчинбрук между островом Хинчинбрук и материковой частью Квинсленда Австралии (Deveney, Chisholm, Whittington, 2001).

В 2001 году этот же вид капсалиды вызвал 40-процентную смертность кобии (*Rachycentron canadum*), выращиваемой на Тайване. Эквивалентные производственные потери при этом оценивались в 284 миллиона тонн (Shinn et al., 2015).

С 1960-х годов в морских искусственных водоемах Японии разводятся желтохвосты - (крупная океаническая рыба семейства ставридовых, аквакультура *Seriola*) в основном для внутреннего рынка суши и сашими. В

настоящее время ежегодное производство составляет порядка 150 000 тонн. По данным Продовольственной и Сельскохозяйственной организации (Food and Agriculture Organization) ООН, эта отрасль оценивается примерно в 1,2 миллиарда долларов США в год. Бичем аквакультуры стала капсалида *Benedenia seriolae*. По оценкам специалистов убытки от паразита составляют 22% от всех производственных затрат на содержание аквакультуры (Deveney, Chisholm, Whittington 2001).

8. МЕТОДЫ БОРЬБЫ С КАПСАЛИДПАМИ В АКВАКУЛЬТУРАХ

Разработка эффективных профилактических средства борьбы с инфекциями, вызванными Monogenea (Platyhelminthes) в аквакультуре остается трудно решаемой задачей. Существующие методы лечения являются трудоемкими, экологически разрушительными, а порой и вредными для здоровья рыб (Militz et al., 2013). И, тем не менее, проблема требует определенных решений. Меры борьбы с капсалидами во всех аквакультурах мира направлены на то, чтобы сделать пребывание для рыб в них если не совсем благополучным, то хотя бы относительно приемлемым. Известно несколько способов борьбы с капсалидами получивших международное признание.

Наиболее простые текущие методы борьбы с капсалидами включают в себя погружение («купание») зараженной рыбы в чистую пресную воду, порой с добавлением в нее перекиси водорода или формалина. Это приводит к удалению паразитов с кожи рыб, но лишь временно препятствует распространению инфекции. Упомянутые методы лечения неэффективны для уничтожения эмбрионов в яйцах паразитов (Leong, 1997).

Пожалуй, наиболее эффективно метод «купания» проявил себя в избавлении морских рыб в условиях аквакультуры от широко

распространенных капсалид рода *Neobenedenia* (Ernst et al. 2002, Whittington, 2012, Silva et al., 2014, Ogawa et al., 2006 и др.).

На примере кистепёрой рыбы *Rachycentron canadum*, известной среди специалистов и любителей морской рыбалки как кобия, нигрита, или рыба-сержант (длина до 1,80 м, вес - 70 кг) показано, что помещение рыб в пресную воду на 4 - 5 минут полностью избавляет их от *Neobenedenia melleni* без ущерба для дальнейшего существования. Рыбы, которые подвергались купанию в ваннах с пресной водой, возвращались к своему обычному уровню потребления пищи примерно через четыре дня. Через 30 дней после лечения никаких последствий не наблюдалось, за исключением задержки роста (Kerber et al., 2011).

Попытки справиться с инфекциями, вызванными капсалидами, привели к широкому использованию химических препаратов, таких как празиквантел, мебендазол, альбендазол и другие. Несмотря на их эффективность, побочные эффекты, связанные с окружающей средой, вызывают беспокойство. Поэтому, в последние годы для лечения рыб в ваннах и создании для них пищевыми добавками стали широко использоваться лекарственные растения. Среди них - розмарин (*Rosmarinus officinalis*), чеснок (*Allium sativum*), имбирь (*Zingiber officinale*), перец ашанти (*Piper guineense*), мяту перечную (*Mentha piperita*), чайное дерево (*Melaleuca alternifolia*), семена бге (*Semen aesculin*) и корни буплеурума китайского (*Bupleuri chinensis*) (Doan et al., 2020).

Не забыты и морские водоросли. В двух научных центрах Австралии была проведена оценка влияния экстрактов тропических водорослей *Asparagopsis taxiformis* и *Ulva sp.* на жизненный цикл коммерчески важного эктопаразита *Neobenedenia sp.* в аквакультурах *Lates calcarifer* (баррамунди, или белый морской окунь). Заметного влияния экстрактов на выживаемость взрослых гельминтов, прикрепленных к рыбе-хозяину, или на темпы заражения рыб онкомицидиями выявлено не было. Однако экстракты существенно задерживали эмбриональное развитие паразитов и подавляли вылупление личинок из их яиц. Наиболее эффективным оказался экстракт первой из

названных водорослей. Его применение приводило к снижению вылупления яиц *Neobenedenia* sp. до 3% по сравнению с 99% при контроле в морской воде (Hutson et al., 2012).

В аквакультурах и аквариумистике Индии хорошо зарекомендовало себя чередование пресноводных ванн с уксусной кислотой и раствором хлорида натрия, а также ванны с раствором сульфата меди (0,06%) (Agrawal N., Srivastava N., 2006).

По всей вероятности, в недалеком будущем к борьбе с капсалидами тропических рыб будут привлечены и рыбы - чистильщики, такие как *Labroides dimidiatus*. Эта маленькая рыбка успешно зарекомендовала себя в борьбе с комерчески опасной капсалидой *Benedenia lolo* в аквакультуре губана двухцветного (*Hemigymnus melapterus*) (Grutter, Deveney et al., 2002).

При планировании мер борьбы с капсалидами возникла необходимость учитывать температуру воды, в которой выращивается рыба. Теплая вода способствует более интенсивному росту рыб. Показательно в этом отношении выращивание большого амбрджека (*Seriola dumerili*) при температурах 17, 22 и 26°C. Через 120 дней рыбы в воде с температурой +26°C, показали более высокую ($p < 0.5$) массу тела и удельную скорость роста (Fernández-Montero et al., 2017). Однако при этом оказалось, что наиболее злостный эктопаразит *Seriola dumerili*, выращиваемых при температурах 25 °C и 30 °C, капсалида *Neobenedenia girellae* вызвала существенное утончение и истощение эпидермиса кожи рыб, что привело к снижению темпа их роста и заметному сокращению сроков жизни. Это говорит о том, что при более высоких температурах воды в аквакультурах потребуются более частые и эффективные меры по борьбе с паразитами (Hirazawa et al., 2010).

9. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Аквакультура - это огромная отрасль, действующая и быстро развивающаяся во всем мире. В своем развитии этот важный хозяйственный сектор сталкивается с множеством трудностей и проблем. Среди проблем инфекционные заболевания занимают львиную долю, ежегодно приводя к миллиардным убыткам. Поэтому крайне необходимо планирование и стратегия профилактики и борьбы с заболеваниями на основе общепринятых принципов и стратегий, применимых на местном уровне. Эти стратегии прежде всего должны быть направленными на предотвращении развития инфекции, а не на лечении больных особей (Assefa A., Abunna F, 2018).

Для снижения риска распространения патогенов в аквакультурах крайне важно регулярно проводить санитарно-эпидемиологический надзор за их состоянием (Hadfeld, Clayton, 2011). Надзор за заболеваниями рыб в аквакультурах должен быть неотъемлемой и ключевой задачей всех государственных служб по охране здоровья водных животных (Oidtmann et al., 2011).

Особого внимания требует к себе морская аквакультура, развитие которой связано с перемещением через государственные границы компонентов, формирующих и обеспечивающих ее существование. Только тесное международное сотрудничество по контролю за торговлей икрой, личинками (молодь), кормовыми добавками, а также коммерческой продукцией в виде живых морских пелагических рыб, может привести к существенному сокращению переноса патогенов в искусственные среды обитания (Ogawa et al., 1995, Yang et al., 2007 и др.).

ЛИТЕРАТУРА

Быховский Б.Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. - М: Изд-во АН СССР, 1957. - 509 с.

Гаевская А.В. Паразиты и болезни морских и океанических рыб в природных и искусственных условиях. - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2004. - 239 с.

Головина Н.А., Стрелков Ю.А., Воронин В.М., Головин П.П., Евдокимова Е.Б., Юхименко Л.Н. Ихтиопатология. - М: Мир, 2003. - 448 с.

Егорова Т.П. Таксономический обзор подсемейства Trochopodinae (Monogeneoidea: Capsalidae) // Паразитология. - 1994. - Т. 28. - № 2. - С. 81-89.

Лебедев Б.И. (Lebedev B.I.). Monogenea in the light of new evidence and their position among platyhelminths // Angew. Parasitol. - 1988. - Bd 29. - P. 149-167.

Тимофеева Т.А. Нервная система *Nitzschia sturionis* (Abildgaard) (Monogenea, Capsalidae) // Исследования по морфологии и фаунистике паразитических червей. Тр. ЗИН АН СССР. - 1983. - Т. 121. - С. 5-11.

Agrawal N., Srivastava N. Monogeneans as hazard to Indian fish industry. // Everyman's Science. - 2006 - XLI (2). - P. 110 - 112.

Arai H.P., Koski C.H. A new species of Trochopus (Monogenea: Capsalidae) from *Scorpaena guttata* Girard. // Canadian Journal of Zoology. - 1964. - 42. - P. 1007-1010.

Assefa A., Abunna F. Maintenance of Fish Health in Aquaculture: Review of Epidemiological Approaches for Prevention and Control of Infectious Disease of Fish. // Veterinary Medicine International. - 2018. - P. 1-10.

Barse A.M., Bullard S.A. Redescription and New Host Record of *Capsala laevis* (Monogeneoidea: Capsalidae: Capsalinae) from Gill of Roundscale Spearfish, *Tetrapturus georgii* (Perciformes: Istiophoridae) in the Northwestern Atlantic Ocean. // Journal of Parasitology. - 2012. - 98(4). - P. 735-745.

Bondad-Reantaso M.G., Ogawa K., Fukudome, M., Wakabayashi H. (1995). Reproduction and Growth of *Neobenedenia girellae* (Monogenea: Capsalidae), a Skin Parasite of Cultured Marine Fishes of Japan. // Fish Pathology. -1995. - 30(3). - P. 227-231.

Brazenor A.K., Francis D.S., Hutson K.S., Carton A.G. (2017). Biochemical composition of marine monogenean parasite eggs. // Molecular and Biochemical Parasitology. - 2017. - 218. - P. 1-3.

Bullard S.A., Womble M.R., Maynard M.K., Oréllis-Ribeiro R., Arias C. R. (2015). Skin lesions on yellowfin tuna *Thunnus albacares* from Gulf of Mexico outer

continental shelf: Morphological, molecular, and histological diagnosis of infection by a capsalid monogeneid. // *Parasitology International*. - 2015. - 64(6). - P.609-621.

Chisholm L.A., Whittington I.D. The oncomiracidium of *Nasicola klawei* (Monogenea: Capsalidae: Capsalinae). // *Parasitology Research*. - 2006. - 100(3). - P. 467-471.

Chisholm L.A., Whittington I.D. Review of the Capsalinae (Monogenea: Capsalidae) // *Zootaxa*. - 2007. - 1559. - P. 1-30.

Cone D.K., Beverley-Burton M. The surface topography of *Benedenia* sp. (Monogenea: Capsalidae). // *Canadian Journal of Zoology*. 1981. - 59(10). - P. 1941-1946.

Deveney M.R. Taxonomy and biology of benedeniine capsalid monogeneans. // PhD Thesis: The University of Queensland. - 2002. - 294 p.

Deveney M.R., Leslie A., Chisholm L.A., Whittington I.D. First published record of the pathogenic monogenean parasite *Neobenedenia melleni* (Capsalidae) from Australia. // *Dis Aquat Org*. - 2001. - 46. - P. 79-82.

De Leon G.P.-P., Mendoza-Garfias B. A New Species of *Sprostoniella* Bychowsky and Nagibina, 1967 (Monogenea: Capsalidae) from *Chaetodipterus zonatus* (Osteichthyes: Ephippidae) in Chamela Bay, Mexico. // *The Journal of Parasitology*. - 2000.- 86(4). - P. 811-814.

Doan H.V., Soltani E., Ingelbrecht J., Soltani M. Medicinal Herbs and Plants: Potential Treatment of Monogenean Infections in Fish. // *Reviews in Fisheries Science and Aquaculture*. - 2020. - P. 1-23.

El-Naggar M.M., Kearn, G.C. Glands associated with the anterior adhesive areas and body margins in the skin-parasitic monogenean *Entobdella soleae*. // *International Journal for Parasitology*. - 1983. - 13(1). - P. 67-81.

Ernst I., Whittington I., Corneillie S., Talbot C. (2002) Monogenean parasites in sea-cage aquaculture. *Austasia*. // *Aquaculture*. - 2002. - 1. - P. 46-48.

Fernández-Montero A., Caballero M. J., Torrecillas S., Tuset V.M., Lombarte A., Ginés R.R., Montero D. (2017). Effect of temperature on growth performance of greater amberjack (*SERIOLA DUMERILI* Risso 1810) Juveniles. // *Aquaculture Research*. - 2017. - 49(2). - P. 908-918.

Goto S. Studies on the ectoparasitic trematodes of Japan. // *Journal of the College of Science: Imperial University, Tokyo*. - 1894. - 8. - P. 1-273.

Grutter A.S., Deveney M.R., Whittington I.D., Lester R.J.G. (2002). The effect of the cleaner fish *Labroides dimidiatus* on the capsalid monogenean *Benedenia lolo*, parasite of the labrid fish *Hemigymnus melapterus*. // *Journal of Fish Biology*. 2002. - 61(5). P. 1098-1108.

Hadfeld C. A., Clayton L.A. Fish quarantine: Current practices in public zoos and aquaria. // *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*. - 2011. - 42(4). - P. 641-650.

Halton D.W., Jennings J.B. Observation on the nutrition of monogenetic trematodes. // Biol. bull. mar.biol. lab. Woods Hole. - 1965. - 129 (2). - P. 257-272.

Hargis W.J. (1955). A new species of *Benedenia* (Trematoda: Monogenea) from *Girella nigricans*, the Opaleye. // The Journal of Parasitology. - 1955. - 41(1). - P. 48.

Hirazawa N., Takano R., Hagiwara H., Noguchi M., Narita M. The influence of different water temperatures on *Neobenedenia girellae* (Monogenea) infection, parasite growth, egg production and emerging second generation on amberjack *Seriola dumerili* (Carangidae) and the histopathological effect of this parasite on fish skin. // Aquaculture. 2010. - 299 (1-4). - P. 2-7.

Hirazawa N., Umeda N., Akiyama K. Effects of hydrogen peroxide on egg laying and hatching of the skin Monogenean *Neobenedenia girellae*. // Fish Pathology. - 2020. - 55(3). - P. 80-83.

Hirayama T., Kawano F., Hirazawa N. Effect of *Neobenedenia girellae* (Monogenea) infection on host amberjack *Seriola dumerili* (Carangidae). // Aquaculture. - 2009. - 288(3-4). - p. 159-165.

Hoai D.T., Hutson K.S. (2014). Reproductive strategies of the insidious fish ectoparasite, *Neobenedenia* sp. (Capsalidae: Monogenea). // PLoS ONE. - 2014. - 9(9). - P. 1-7.

Hoai T.D. Reproductive strategies of parasitic flatworms (Platyhelminthes, Monogenea): the impact on parasite management in aquaculture. // Aquaculture International. - 2019. - 28. - P. 421-447.

Horton M.A., Whittington, I.D. A new species of *Metabenedeniella* (Monogenea: Capsalidae) from the dorsal fin of *Diagramma pictum* (Perciformes: Haemulidae) from the Great Barrier Reef, Australia with a revision of the genus. // The Journal of Parasitology. -1994. - 80(6). P. 998.

Hutson K.S., Mata L, Paul N.A, de Nys R (2012) Seaweed extracts as a natural control against the monogenean ectoparasite, *Neobenedenia* sp., infecting farmed barramundi (*Lates calcarifer*). // International Journal for Parasitology. - 2012. - 42. - P. 1135-1141.

Ingram A.L., Parker A.R. The anatomy and attachment mechanism of the haptor of *Capsala* sp. (Platyhelminthes: Monogenea: Capsalidae) on the blue marlin, *Makaira nigricans* (Istiophoridae). // Journal of Natural History. - 2005. - 39(42). - P. 3633-3647.

Jahn T.L., Kuhn L.R. The life history of *Epibdella melleni* Maccallum 1927, A Monogenetic Trematode parasitic on marine fishes. // Biological Bulletin. - 1932. - 62(1). - P. 89-111.

Kardousha M.M., Al-Ansi M.A., Al-Khayat J.A. Monogenea of Arabian Gulf fishes. 3. *Encotyllabe spari* and *E. kuwaitensis* (Capsalidae) from Qatari waters. // *Rivista di Parassitologia*. - 2003. - 193. - P. 227-235.

Kearn G.C. Breathing movements in *Entobdella soleae* (Trematoda, Monogenea) from the skin of the *Common sole*. // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. - 1962. - 42(01). - p. 93-104.

Kearn G.C. The egg, oncomiracidium and larval development of *Entobdella soleae*, a monogenean skin parasite of the *Common sole*. // *Parasitology*. - 1963. - 53(3-4). - P. 435-447.

Kearn G.C. Feeding in some monogenean skin parasites: *Entobdella soleae* on *solea solea* and *Acanthocotyle sp.* on *Raia clavata*. // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. - 1963. - 43(03). - P. 749-767.

Kearn G.C. (1964). The attachment of the monogenean *Entobdella soleae* to the skin of the *common sole*. // *Parasitology*. - 1964. - 54(02). - p. 327-335.

Kearn G.C. Experiments on host finding and host-specificity in the monogenean skin parasite, *Entobdella soleae*. // *Parasitology*. - 1967. - 57(3). - P. 585-605.

Kearn G.C. The production, transfer and assimilation of spermatophores by *Entobdella soleae*, a monogenean skin parasite of the *Common sole*. // *Parasitology*. - 1970. - 60 (02). - P. 301-311.

Kearn G.C. Observations on egg production in the monogenean *Entobdella soleae*. // *International Journal for Parasitology*. - 1985. - 15 (2). - P. 187-194.

Kearn G.C. *Entobdella soleae* - pointers to the future. // *International Journal for Parasitology*. - 2002. - 32 (3). - P. 367-372.

Kearn G.C., Whittington I.D. *Neoentobdella gen. nov.*, for species of *Entobdella Blainville* in Lamarck, 1818 (Monogenea, Capsalidae, Entobdellinae) from stingray hosts, with descriptions of two new species. // *Acta Parasitologica*. - 2005. - 50 (1). - P. 32-48.

Kearn G.C., Whittington I.D., Euzet L. The handling and fate of spermatophores in *Neoentobdella diadema* and *N. apiocolpos* (Monogenea: Capsalidae: Entobdellinae). // *Folia Parasitologica*. - 2006. - 53. - P. 57-62.

Kearn G.C., Karlsbakk E., Evans-Gowing R., Gerasev P. A new species of *Entobdella Blainville* in Lamarck, 1818 (Monogenea: Capsalidae: Entobdellinae) from the Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides*. // *Acta Parasitologica*. - 2015. - 60(3). - P. 361-370.

Kearn G.C., Whittington I.D. Sperm transfer in monogenean (Platyhelminth) parasites. // *Acta Parasitologica*. - 2015. - 60(4). - p. 567-600.

Kerber C.E., Sanches E.G., Santiago M., Luque J.L. First record of *Neobenedenia melleni* (Monogenea: Capsalidae) in sea-farmed cobia (*Rachycentron*

canadum) in Brazil. // Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária. - 2011. - 20(4). - P. 331-333.

Khalil L.F., Abdul-Salam J.B. The subfamily Encotyllabinae (Monogenea: Capsalidae) with the description of *Alloencotyllabe caranxi* n. g., n. sp. and *Encotyllabe kuwaitensis* n. sp. // Systematic Parasitology. - 1988. - 11(2). - P. 139-150.

Kim J.H. First Record of the Monogenean Parasite of *Menziesia sebastodis* (Capsalidae) in Korea. // Korean J. Syst. Zool. - 2009. - 25(1). - P. 129-132.

Kohn A., Baptista-Farias M.F., dos Santos A.L., Gibson, D.I. A new species of *Nasicola Yamaguti*, 1968 (Monogenea: Capsalidae) from the nasal cavities of *Thunnus obesus* and a redescription of *N. klawei* (Stunkard, 1962) from *T. albacares* off Brazil. // Systematic Parasitology. -2004. - 57(1). - P. 51-58.

Kohn A., Justo M.C.N. *Caballerocotyla llewelyni* n. sp. and *Caballerocotyla neothunni* (Yamaguti, 1968) (Monogenea; Capsalidae) parasites of Brazilian tunas (Scombridae). // Zootaxa. - 2006. - 1139. - P. 19-26.

Lawler A.R. Zoogeography and host-specificity of the superfamily Capsaloidea Price, 1936 (Monogenea: Monopisthocotylea). // Special paper in Marine Science. - 1981. - 6. - P. 650.

Lawler A.R. Capsalids (Monogenea: Capsalidae) of Some Australian Fishes. // Dissertations. - 1964. - 84 p.

Lebedev B.I. Monogeneans in the light of new evidence and their position among platyhelminths. // Angewandte Parasitologie. - 1988. - 29. - P. 149-167, 1988.

Leong T.S. Control of parasites in cultured marine finfishes in Southeast Asia - an overview. // Int. J. Parasitologie. - 1997. - 27. - P. 1177-1184.

Little P.A. The anatomy and histology of *Phyllonella soleae* Ben. and Hesse, an ectoparasitic trematode of the sole, *Solea vulgaris* Quensel. // Parasitology. - 1929. - 21 (03). - P. 324-337.

Llewellyn J. The larvae of some monogenetic trematode parasites of Plymouth fishes. // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. - 1957. - 36(02). - P. 243-259.

Llewellyn J., Euzet L. Spermatophores in the Monogenean *Entobdella diadema* Monticelli from the skin of stingrays, with a note on the taxonomy of the parasite. // Parasitology. - 1964. - 54(02). - P. 337-344.

Lyons K.M. (1964). The chemical nature and evolutionary significance of monogenean attachment sclerites. // Parasitology. - 1964. - 54. - P. 12.

Lyons K.M. A comparison of the adult epidermis in some monogeneans: the development of the outer layer of *Entobdella soleae*. // Parasitology. - 1968. - 58. - P. 14-15.

Lyons K.M. Sense organs of monogenean skin parasites ending in a typical cilium. // Parasitology. - 1969. - 59(03). - P. 611-623.

Lyons K.M. Compound sensilla in monogenean skin parasites. // Parasitology. - 1969. - 59(03). - P. 625-636.

Lyons K.M. The fine structure and function of the adult epidermis of two skin parasitic monogeneans, *Entobdella soleae* and *Acanthocotyle elegans*. // Parasitology. - 1970. - 60(01). - P. 39-52.

Lyons K.M. Epidermal fine structure and development in the oncomiracidium larva of *Entobdella soleae* (Monogenea). // Parasitology. - 1973. - 66(02). - P. 321-333.

Lyons K.M. Scanning and transmission electron microscope studies on the sensory sucker papillae of the fish parasite *Entobdella soleae* (Monogenea). // Z. Zellforschung Und Mikroskopische Anatomie. - 1973. - 137(4). - P. 471-480.

Lyons K.M. The Epidermis and Sense Organs of the Monogenea and Some Related Groups. // Advances in Parasitology. - 1973. - 11. - P. 193-232.

Marks N.J., Halton D.W., Kearn G.C., Shaw C., Johnston C.F. 1994. 5-hydroxytryptamine-immunoreactivity in the monogenean parasite, *Entobdella soleae*. // International Journal fur Parasitology. - 1994. - 24. - P. 1011-1018.

Militz T.A., Southgate P.C., Carton A.G., Hutson K.S. (2013). Dietary supplementation of garlic (*Allium sativum*) to prevent monogenean infection in aquaculture. // Aquaculture. - 2013. - 408-409. - P. 95-99.

Ogawa K. Development of *Benedenia hoshinai* (Monogenea) with some notes on its occurrence on the host. // NIPPON SUISAN GAKKAISHI. - 1984. - 50(12). - P. 2005-2011.

Ogawa K., Bondad-Reantaso M.G., Fukudome M., Wakabayashi H. *Neobenedeniagirellae* (Hargis, 1955) Yamaguti, 1963 (Monogenea: Capsalidae) from cultured marine fishes of Japan. // Journal of Parasitology. 1995. - 81. - P. 223-227.

Ogawa K., Bondad-Reantaso M.G., Wakabayashi H. Redescription of *Benedenia epinepheli* (Yamaguti, 1937) Meserve, 1938 (Monogenea: Capsalidae) from cultured and aquarium marine fishes of Japan. // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. - 1995. - 52(1). - P. 62-70.

Ogawa K., Shirakashi S., Ishitani H. Insemination of the monogenean *Neobenedeniagirellae* (Capsalidae, Benedeniinae). // Parasitology International. - 2014. - 63(2). - P. 473-478.

Ogawa K. Diseases of cultured marine fishes caused by Platyhelminthes (Monogenea, Digenea, Cestoda). // Parasitology. - 2015). - 142. - P. 178-195.

Oidtmann B.C., Trush M.A., Denham K.L., Peeler E.J. International and national biosecurity strategies in aquatic animal health. // *Aquaculture*. - 2011. - 320(1-2). - P. 22-33.

Oliveira B.L., R.M. Souza R.M., L.C. Gomes L.C., Fernandes L.F.L. First record of *Neobenedenia melleni* (Monogenea: Capsalidae) in dog snapper (*Lutjanus jocu*) in the western South Atlantic // *Arq. Bras. Med. Vet. Zootec.*, 2020. – V. 72, № 3. - P. 1051-1055.

Pérez-Ponce de León G., Mendoza-Garfias B. A new species of *Sprostoniella* *Bychowsky and Nagibina, 1967* (Monogenea: Capsalidae) from *Chaetodipterus zonatus* (Osteichthyes: Ehippidae) in Chamela Bay, Mexico. // *Journal of Parasitology*. - 2000. - 86(4). - P. 811.

Perkins E.M., Donnellan S.C., Bertozzi T., Chisholm L.A., Whittington I.D. Looks can deceive: Molecular phylogeny of a family of flatworm ectoparasites (Monogenea: Capsalidae) does not reflect current morphological classification. // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. - 2009. - 52(3). - P. 705-714.

Perkins E. Family ties molecular phylogenetics, evolution and radiation of flatworm parasites (Monogenea: capsalidae). // PhD thesis Adelaide (Australia): The University of Adelaide. - 2010. - 115 p.

Shinn A, Pratoomyot J, Bron J, Paladini G, Brooker E, Brooker A. Economic impacts of aquatic parasites on global finfish production. // *Glob Aquac Advocate*. - 2015. - P. 82-84.

Silva F.C., Leite J.R., Hostim-Silva M., Valença A.R., Sanches E.G. First record of *Neobenedenia “melleni”* - like species (Monogenea: Capsalidae) in Goliath grouper *Epinephelus itajara* in Brazil. // *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*. - 2014. - 23(2). - P. 248–250.

Talpur A.D., Ikhwanuddin M. Dietary effects of garlic (*Allium sativum*) on haematoimmunological parameters, survival, growth, and disease resistance against *Vibrio harveyi* infection in Asian sea bass, *Lates calcarifer* (Bloch). // *Aquaculture*. 2012 - 364. - P. 6-12.

Tappenden T., Kearn, G.C. (1990). Spermiogenesis and sperm ultrastructure in the monogenean parasite *Acanthocotyle lobianchi*. // *International Journal for Parasitology*. - 1990. - 20(6). - P. 747-753.

Tappenden T, Kearn G.C. Crystalline bodies associated with spermatozoa in the vas deferens of the monogeneans *Entobdella soleae* and *E. hipoglossi*. // *Parasitology Research*. - 1991. - 77. - P. 421-424.

Tappenden T., Kearn G.C., Evans-Gowing R. Fertilization and the functional anatomy of the germarium in the monogenean *Entobdella soleae*. // *International Journal for Parasitology*. - 1993. - 23(7). - P. 901–911.

Timofeeva T.A. New species of the genera *Pseudallobenedenia* Yamaguti, 1966 and *Lagenivaginopseudobenedenia* Yamaguti, 1966 (Monogenea: Capsalidae) in the Indo-Pacific. // *Systematic Parasitology*. -1995. - 32(1). - P. 71-77.

Wheeler T.A., Beverley-Burton M. *Nasicola hogansi n.sp.* (Monogenea: Capsalidae) from bluefin tuna, *Thunnus thynnus* (Osteichthyes: Scombridae), in the northwest Atlantic. // *Canadian Journal of Zoology*. -1987. - 65(8). - P. 1947-1950.

Whittington I.D., Horton M.A. A revision of *Neobenedenia* Yamaguti, 1963 (Monogenea: Capsalidae) including a redescription of *N. melleni* (MacCallum, 1927) Yamaguti, 1963. // *J.Nat.Hist.* - 1996. - 30. - P. 1113-1156.

Whittington I.D., Kearn G.C. The eggs and oncomiracidia of *Encotyllabe spp.* and the relationship between encotyllabines and other capsalid monogeneans. // *Parasitology*. - 1992. - 104(02). - P. 253-261.

Whittington I.D., Kearn G.C., Beverley-Burton M. *Benedenia rohdei n. sp.* (Monogenea: Capsalidae) from the gills of *Lutjanus carponotatus* (Perciformes: Lutjanidae) from the Great Barrier Reef, Queensland, Australia, with a description of the oncomiracidium. // *Systematic Parasitology*. - 1994. - 28(1). - P. 5-13.

Whittington I.D., Cribb B.W. Morphology and ultrastructure of the anterior adhesive areas of the capsalid monogenean parasites *Benedenia rohdei* from the gills and *B. lutjani* from the pelvic fins of *Lutjanus carponotatus* (Pisces: Lutjanidae). // *Parasitology Research*. - 1999. - 85(5). - P. 399-408.

Whittington I.D., Chisholm L.A., Rohde K. The larvae of Monogenea (Platyhelminthes). // *Advances in Parasitology*. - 2000. - 44. - P. 139-232.

Whittington I.D., Cribb B. Adhesive secretions in the platyhelminthes. // *Advances in Parasitology*. -2001. - 48. - P. 101-224.

Whittington I.D., Armstrong W.D., Chisholm L.A., Cribb B.W. A comparison of the anterior adhesive system in the oncomiracidium and adult of the monogenean parasite *Merizocotyle icopae* (Monocotylidae). // *Parasitology Research*. - 2004. - 93(3). - P. 223-229.

Whittington I.D., Kearn G.C. The precocious oncomiracidium of *Neoentobdella parvitesticulata* (Monogenea: Capsalidae: Entobdellinae). // *Parasitology Research*. - 2005. - 96(5). - P. 331-334.

Whittington I.D., Deveney M.R. New *Benedenia* Species (Monogenea: Capsalidae) from *Diagramma labiosum* (Perciformes: Haemulidae) On the Great Barrier Reef, Australia, With Oncomiracidial Descriptions and A Report of Egg Attachment to the Host. // *J Parasitology*. - 2011. - 97(6). - P. 1026-1034.

Whittington I.D. *Benedenia seriolae* and *Neobenedenia* Species. // *Fish Parasites. Pathobiology and Protection*. - 2012. - P. 225-244.

Yang T.B., Chen A.P., Chen W., Li A.X., Yan Y.Y. Parasitic diseases of cultured marine finfishes and their surveillance in China. // *Parassitologia*. - 2007. - 49(3) - P. 193-199.

Williams A, Beverley-burton M. Redescription of 3 Species of the Genus *Encotyllabe* (Capsalidae, Monogenea) From Fishes of the East Coast of Australia. // *Australian Journal of Zoology*. 1989. - 37(1). - P. 45-53.

Yoshinaga T., Nagakura T., K Ogawa K., Fukuda Y., Wakabayshi H. Attachment-inducing capacities of fish skin epithelial extracts on oncomiracidia of *Benedenia seriolae* (Monogenea: Capsalidae). // *International Journal for Parasitology*. - 2002. - 32. - P. 381-384.

Oliveira B.L., R.M. Souza R.M., L.C. Gomes L.C., Fernandes L.F.L. First record of *Neobenedenia melleni* (Monogenea: Capsalidae) in dog snapper (*Lutjanus jocu*) in the western South Atlantic // *Arq. Bras. Med. Vet. Zootec.*, 2020. – V. 72, № 3. - P. 1051-1055.

Учебное издание

Голубев Анатолий Иванович
Малютина Людмила Васильевна
Сабиров Рушан Мирзович

МОРФОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ГЕЛЬМИНТОВ

Часть 9

CAPSALIDEA

Учебное пособие

Подписано в печать 20.09.2024.

Бумага офсетная. Печать цифровая.

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

Усл. печ. л. 4,77. Уч.-изд. л. 2,75. Тираж 100 экз. Заказ 71/9

Отпечатано с готового оригинал-макета

В типографии Издательства Казанского университета

42008, г. Казань, ул. Профессора Нужи́на, 1/37

Тел. (843) 206-52-14 (1704), 206-52-14 (1705)

