

УДК 576.893.19 + 593.19

**CRYPTOBIA UDONELLAE SP. N. (KINETOPLASTIDEA: CRYPTOBIIDA) —
ПАРАЗИТ ВЫДЕЛИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ UDONELLA MURMANICA
(UDONELLIDA)**

© А. О. Фролов, Е. Е. Корнакова

В процессе изучения выделительной системы паразитических червей *Udonella murmanica* были обнаружены простейшие, заселяющие эту систему органов удонеллид. Изучение ультраструктуры простейших выявило наличие у них двух жгутиков, выходящих из общего жгутикового кармана, один из которых свободный, а другой, направленный к заднему концу клетки, плотно прилегает к поверхности жгутиконосца. Единая сильно разветвленная митохондрия формирует хорошо выраженный кинетопласт. Эти признаки позволяют отнести обнаруженных жгутиконосцев к роду *Cryptobia* (Kinetoplastidea, Cryptobiida). Приводится описание нового вида *C. udonellae*, обсуждаются некоторые особенности многозвенной паразитарной системы рыбы—раки—черви—простейшие.

В отряд Cryptobiida Poche, 1911 объединяют как свободноживущих, так и паразитических жгутиконосцев (Woo, 1987; Zhukov, 1991; Vickerman, 1978). Главным признаком, отличающим этих кинетопластид, является прочное соединение их рекуррентного жгутика с поверхностью тела. У живых криптобий эта особенность проявляется в активной метаболии тела и формировании так называемой ундулирующей мембраны. Представители собственного рода *Cryptobia* Leidy 1846 широко известны как комменсалы и паразиты беспозвоночных и позвоночных животных. Из беспозвоночных животных описано менее 10 видов криптобий. Типовой вид рода *Cryptobia helioides* и *C. carinariae* описаны из репродуктивных органов моллюсков. Во влагиалище пиявок *Haemopsis sanguisuga* и *Hirudo medicinalis* паразитирует *C. vaginalis*, а *C. dendrocoeli* описана из кишечника планарии *Dendrocoelum lacteum* (Fanthman, Porter, 1910). Большинство криптобий — паразиты рыб (Lom, 1979; Woo, 1987). Около 10 видов паразитируют в кишечнике морских костных рыб (*Cryptobia dahlii*, *C. intestinalis* и др.). Более 40 видов криптобий обитают в крови морских и пресноводных рыб. Большинство этих кровепаразитов считаются облигатно гетероксенными паразитами, подобно *C. borreli*, использующей в качестве переносчиков пиявок. Однако, по мнению Ву (Woo, 1987), многие кровепаразиты могут легко обходиться без переносчика, заражая новых хозяев непосредственно через воду, т. е. свободноживущими стадиями, как это происходит у *Cryptobia salmositica*, паразитирующей в крови лососевых рыб. Наконец, несколько видов (например, *C. branchialis*, *C. indica*) считаются эктопаразитами рыб (Woo, 1987).

Удонеллиды представляют своеобразную группу паразитических плоских червей, жизненный цикл которых протекает при обязательном участии двух хозяев — рачков из отряда Сорерода и рыб, на которых эти рачки паразитируют (Корнакова, 1985). Основной средой обитания удонеллид является поверхность тела рыб, где черви питаются слизью и фрагментами эпителия, либо используя остатки деятельности рачков, либо самостоятельно отделяя их с помощью выдвигающейся глотки. Размножение удонеллид происходит на рачках. Поскольку развитие удонеллид прямое,

то именно на копепод возлагается задача расселения червей, т. е. переход их на новые особи рыб (Корнакова, 1985).

Обнаружение в выделительной системе удонеллид нового вида криптобий безусловно расширяет наши представления о биологии кинетопластид и возможном разнообразии их жизненных циклов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Черви *Udonella murmanica* Kornakova et Timopheeva, 1981 были собраны в 1982—1983 гг. с копепод *Caligus curtus* Muller, 1782, паразитировавших на атлантической треске *Gadus morhua* L. Для электронной микроскопии червей фиксировали 2—3 %-ным глутаром, приготовленным на фосфатном буфере (рН 7.2—7.4) с добавлением сахарозы. Постфиксацию проводили 1 %-ным OsO₄, приготовленным на том же буфере. После обезвоживания в спиртах объекты заключали в аралдит. Ультратонкие срезы готовили на ультратоме LKB 3 и после контрастирования изучали в электронном микроскопе JEM 100С.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Cryptobia udonellae sp. n.

Криптобии с веретеновидной формой тела; 12.5—15.2 мкм длины, 2.4—3.1 мкм ширины. Кинетопласт один, располагается в переднем конце тела.

Географическое распространение: Баренцево море.

Хозяин: *Udonella murmanica* Kornakova et Timopheeva, 1981.

Локализация в хозяине: каналы выделительной системы.

Типовой препарат № 1237, хранится в коллекции лаборатории паразитических червей ЗИНа РАН.

Cryptobia udonellae обнаружена нами в баренцевоморских удонеллидах, но не найдена в дальневосточных сборах удонеллид из Японского моря. Процент зараженности половозрелых червей близок к абсолютному, неполовозрелые особи заражены на 30—50 %.

Жгутиконосцы *Cryptobia udonellae* имеют типичную для большинства представителей рода *Cryptobia* Leidy, 1846 веретеновидную форму тела с заостренными передним и задним концами тела (рис. 1). Задний конец тела иногда округляется, вероятно в процессе метаболизирующего движения жгутиконосцев. Под световым микроскопом цитоплазма окрашенных криптобий выглядит очень плотной, ядро и кинетопласт практически не выявляются.

Жгутиконосцы локализуются в каналах выделительной системы *Udonella murmanica* (рис. 2, 1; см. вкл.). Здесь криптобии располагаются либо в просвете канала, либо непосредственно вблизи его стенки (рис. 2, 1). В последнем случае паразиты занимают характерное положение, при котором их передние концы прилегают к микроворсинкам эпителия, выстилающего внутреннюю поверхность выделительного канала (рис. 2, 1). Среди микроворсинок обнаруживаются профили передних жгутиков криптобий (рис. 2, 1). Однако они не проникают глубоко в эту зону и не достигают поверхности эпителиальных клеток. Изменений в организации таких ундулиподий не наблюдается. Таким образом, у *Cryptobia udonellae* реализуется наиболее простой способ прикрепления жгутиконосцев к эпителиальной выстилке органов хозяина — за счет запутывания неизменной ундулиподии в зоне микроворсинок (Фролов, Скарлато, 1995). Этот способ прикрепления описан ранее у ряда видов трипаносоматид: у *Leptomonas pyrrocoris* в личинках *P. apterus*, у *Blastocrithidia gerridis* в заднем отделе средней кишки водомерок *Gerris odontogaster*, у *Herpetomonas ampelophilae* в *Drosophila melanogaster*, а также у *Leishmania mexicana amazonensis* в средней

кишке москитов *Lutzomyia longipalpis* и у *Trypanosoma melophagium* в средней кишке *Melophagus ovinus* (Фролов, Скарлато, 1995; Killick-Kendrick e. a., 1974; Molyneux, 1977; Rowton e. a., 1981; Tieszen e. a., 1983). Однако у единственного хорошо изученного с этой точки зрения представителя криптобий *Cryptobia* sp. жгутики при прикреплении к микроворсинкам эпителия в спермотеке улитки *Triadopsis multilineata* претерпевают значительные изменения, связанные со вздутием отдельных участков ундулоподии и формированием на ее поверхности многочисленных отростков (Curgent, 1980). Таким образом, есть основание полагать, что полиморфизм жгутиков, наблюдаемый при смене их функций и ранее выявленный у трипаносоматид (Фролов, Скарлато, 1995), существует также и в родственной им группе криптобий.

Покровы *Cryptobia udonellae* представлены слабо армированной плазмалеммой (рис. 2, 2; 3). На поверхности плазмалеммы расположен слой структурированного гликокаликса (рис. 2, 2). В отличие от *C. salmositica*, у которой гликокаликс формирует плотную «шубу», целиком покрывающую клетку жгутиконосца (Frolov, Karpov, 1995), гликокаликс *C. udonellae* организован в виде отдельных хорошо обособленных волосков или щетинок (рис. 2, 2). Длина таких волосков может варьировать в пределах 30—70 нм. Такой тип гликокаликса более всего сходен с описанным ранее у *Cryptobia vaginalis*, паразитирующей в вагине ряда пресноводных пиявок (Vickerman, 1977). Как уже отмечалось, плазмалемма *Cryptobia udonellae* армирована довольно слабо, единственный фрагмент настоящей тубулеммы формируется за счет группы дорсальных микротрубочек (рис. 3, 1, 2). Надо отметить, что для большинства паразитических криптобий как паразитов позвоночных, так и беспозвоночных животных характерно весьма значительное развитие тубулеммы, в формировании которой принимают участие 2 или даже 3 группы микротрубочек (Brugerolle e. a., 1979; Frolov, Karpov, 1995), и только у свободноживущих *Dimastigella mimosae* был описан похожий тип организации тубулеммы с единственным сетом дорсальных микротрубочек (Фролов и др., 1997). На вентральной поверхности *Cryptobia udonellae* имеется глубокое продольное впаивание — вентральная бороздка. Это характерный признак, отличающий настоящих криптобий от представителей других родов семейства (Vickerman, 1978).

Ротовой аппарат *Cryptobia udonellae* развит довольно слабо (рис. 3). Цитостом открывается на переднем конце тела жгутиконосцев, вблизи отверстия жгутикового кармана (рис. 3, 1). Неглубокая воронка цитостома переходит в клеточную глотку — цитофаринкс (рис. 3, 2). В районе цитостом-цитофарингеального комплекса выявляются две группы микротрубочек. Лента *mtr* (в аббревиатуре Brugerolle e. a., 1979), содержащая 4—5 микротрубочек, поднимается от стенки жгутикового кармана, формирует небольшой преоральный гребень на уровне отверстия жгутикового кармана и, меняя направление, армирует затем стенку ротового аппарата (рис. 3, 1, 2). Здесь к ней присоединяются 2—3 цитостомальных микротрубочки. Надо отметить, что такие ротовые комплексы в целом нетипичны для эндопаразитических криптобий (Vickerman, 1977; Brugerolle e. a., 1979; Paterson, Woo, 1983), обладающих, как правило, мощным цитостомом и хорошо развитой глоткой.

Два жгутика *Cryptobia udonellae* выходят из апикально открывающегося жгутикового кармана (рис. 3, 1). Передний жгутик свободный, рекуррентный, прилегает к телу клетки паразита на большом его протяжении (рис. 3, 2; 4, 1). Жгутики имеют аксонему (9 + 2) и сопровождающий ее параксиальный тяж (рис. 3, 2). На уровне терминальной пластинки переходной зоны оба жгутика плотно прилегают друг к другу, прочность этого соединения обеспечивается формирующейся в этой зоне десмосомой (рис. 3, 1). Переходная зона не имеет звездообразных филаментов, характерных для переходных зон кровепаразитических видов криптобий (Frolov, Karpov, 1995). Дорсальный кинетосомальный корешок формирует сет дорсальных субмембранных микротрубочек (рис. 3, 1). Число этих микротрубочек достигает 40—50 штук (рис. 3, 2). Группа вентральных микротрубочек, являющихся производными одноименного кинетосомального корешка, напротив, крайне немногочисленна. На уровне середины клетки их насчитывается всего 2 (рис. 3, 2).

Митохондриион *Cryptobia udonellae* слабо ветвящийся, в его передней части формируется крупный мешковидный кинетопласт (рис. 4). Кристы митохондрии плоские. Фронтальная поверхность капсулы кинетопласта не связана с основаниями кинетосом, что является характерной чертой организации для большинства жгутиковых кинетопластид (Frolov, Karpov, 1995). Интересно, что при этом у *Cryptobia udonellae*, также в отличие от большинства жгутиковых кинетопластид, кинетопласт не является терминальным вздутием митохондрии. На рис. 4, 2 и 4, 3 видны передний и задний фрагменты трубчатой митохондрии, между которыми и располагается капсула кинетопласта.

Ядро *Cryptobia udonellae* располагается сразу за кинетопластом. Оно имеет бобовидную форму. Как и у других криптобий, характерной чертой его организации является гипертрофированная зона пристеночного хроматина (рис. 4, 1).

Клетки *Cryptobia udonellae* отличает развитая эндомембранная система. Особенно многочисленны каналы ретикулума обоих типов. При этом каналы, цистерны и пузырьки гладкого ретикулума сосредоточены главным образом в субмембранной зоне, а массивные каналы шероховатого ретикулума располагаются ближе к центру клетки (рис. 2, 2; 3, 2). Кроме этого, *Cryptobia udonellae* обладает функционирующей сократительной вакуолью с развитой системой приводящих каналов (рис. 4, 3).

На основании проведенного исследования ультраструктуры клеток *Cryptobia udonellae* следует заключить (Frolov, Karpov, 1995), что по всем основным признакам: организации покровов, ротового и двигательного аппаратов, хондриома и ядра, данный организм, безусловно, принадлежит к роду *Cryptobia* Liedy, 1846. Из морских беспозвоночных до сих пор был описан только один вид криптобий (Woo, 1987) — это паразит репродуктивных органов морских пелагических моллюсков *Carinaria* — *Cryptobia carinariae*. Подобно паразиту репродуктивных органов пресноводных и наземных гастропод *Cryptobia helices*, эти криптобии имеют мешковидное тело, надежно отличающее их от *Cryptobia udonellae*. Форма тела также отличает описываемый нами организм от *C. intestinalis* и *C. dahlii*, являющихся эндопаразитами морских рыб (Wenyon, 1926; Brugerolle e. a., 1979). По форме тела исследуемый организм более всего схож с кровепаразитическими криптобиями, но при этом хорошо от них отличается отсутствием в переходной зоне жгутиков звездчатых филаментов (Frolov, Karpov, 1995).

Наш материал, безусловно, недостаточен для глубокого анализа особенностей жизненного цикла *Cryptobia udonellae*, поэтому отметим лишь наиболее очевидные черты уникальной паразитарной системы, формирующейся при участии представителей 4 типов (!) животных. Хозяином *C. udonellae* являются паразитические плоские черви из рода *Udonella*. В настоящее время мы полагаем, что распространенность данного вида криптобий ограничена их приуроченностью к одному виду удонеллид — баренцевоморской *Udonella murmanica*. В *Udonella caligorum*, собранных Ивановым (Иванов, 1952) у юго-западного побережья Сахалина с рачков рода *Lepeophtheirus*, паразитов трески и камбалы, позднее исследованных Корнаковой, криптобии обнаружены не были.

Вопрос о том, кто именно — раки или рыбы являются первичными хозяевами удонеллид, уже рассматривался ранее (Корнакова, 1985). Здесь следует отметить, что решение этого вопроса вряд ли может быть увязано с проблемой включения в эту сложную систему криптобий. Известно, что артроподы не были освоены в качестве хозяев криптобиями (Фролов, 1987), и нет, следовательно, оснований рассматривать их как исходную нишу для перехода криптобий в удонеллид. С равной вероятностью можно полагать, что первичными хозяевами криптобий были либо черви, либо рыбы. В пользу первого предположения говорит тот факт, что гоноксенные криптобииды описаны из ряда беспозвоночных животных, в том числе обитающих в море, и что в этом списке есть представитель плоских червей (Fanthman, Porter, 1910; Woo, 1987). В море обитают и свободноживущие представители криптобий из рода *Procryptobia* (Vickerman, 1978). То есть имеются все формальные предпосылки для возникновения данной паразитарной системы. Аналогично можно предполагать, что криптобии

перешли в удонеллид с рыб. Известно (Lom, 1979; Woo, 1987), что рыбы — наиболее широко освоенная криптобиями группа хозяев. Правда, в морских рыбах их описано гораздо меньше, чем в пресноводных, и преобладают среди них паразиты кишечного тракта. Однако есть ряд достоверных находок не только из крови морских рыб, но и настоящих эктопаразитов (Burgeson, Sipek, 1981). Среди кровепаразитов следует отметить обнаружение *Cryptobia* sp. в представителях тресковых — черноморском мерланге *Merlangius merlangus euxinus* (Lom, 1979). Все это говорит о том, что удонеллиды могли заражаться криптобиями в процессе питания на эпителии рыб, либо их эктопаразитами, либо паразитами крови, при значительных повреждениях эпителия.

В заключение отметим, что большой интерес вызывает сам факт обнаружения криптобий в паразитических червях. До настоящего времени вопрос о наличии гиперпаразитизма у криптобиид оставался открытым. Единственным примером такого типа паразито-хозяинных отношений было описание *C. vaginalis* из вагины медицинской пиявки *Hirudo medicinalis*. Однако этот вид криптобий широко распространен и в другом виде пиявок — *Haemopsis sanguisuga*, которые, как известно, не являются паразитами. Таким образом, *Cryptobia udonellae* — первый вид криптобиид, которых можно отнести к облигатным гиперпаразитам.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 99-04-49489.

Список литературы

- Иванов А. В. Строение *Udonella caligorum* Johnston, 1835, и положение Udonellida в системе плоских червей // Паразитол. сб. Л.: Наука, 1952. Т. 1. С. 112—163.
- Корнакова Е. Некоторые вопросы биологии удонеллид в связи со становлением отношений в системе удонеллиды—копеподы—рыбы // Паразитол. сб. Л.: Наука, 1985. Т. 33. С. 88—89.
- Фролов А. О., Мильников А. П., Малышева М. Электронно-микроскопическое исследование нового вида свободноживущего жгутиконосца *Dimastigella mimosa* sp. n. // Цитология. 1997. Т. 39. С. 442—448.
- Фролов А. О., Скарлато С. О. Тонкое строение и механизмы адаптации низших трипаносоматид в полужесткокрылых насекомых // Цитология. 1995. Т. 37. С. 539—560.
- Burreson E., Sipek J. *Cryptobia* sp. (Mastigophorea, Kinetoplastida) from the gills of marine fishes in the Chesapeake Bay // J. fish. res. 1981. Vol. 4. P. 519—522.
- Brugerolle G., Lom J., Nohynkova E., Joyon L. Comparaison et evolution des structures cellulaires chez plusieurs especes de bodonides et cryptobiides appartenant aux genres Bodo, *Cryptobia* et Trypanoplasma (Kinetoplastida, Mastigophora) // Protistologica. 1979. T. 15. S. 197—221.
- Current W. *Cryptobia* sp. in the snail *Triadopsis multilineata* (Say): fine structure of attached flagellates and their mode of attachment to the spermatheca // J. Protozool. 1980. Vol. 27, N 3. P. 278—287.
- Fantham H. B., Porter A. One a new Trypanoplasm *T. dendrocoeli* from *Dendrocoelum lacteum* // Proc. Zool. Soc. London. 1910. P. 670—671.
- Frolov A. O., Karpov S. A. Comparative morphology of kinetoplastids // Cytology. 1995. T. 37. P. 1072—1096.
- Killick-Kendrick R., Molyneux D. H., Ashford R. W. Leishmania in phlebotomid sandflies. I. Modifications of the flagellum associated with attachment to the mid-gut and oesophageal valve of the sandfly // Proc. Roy. Soc. London. (B). 1974. Vol. 187. P. 409—419.
- Lom J. Biology of the trypanosomes and trypanoplasms of fish // Biology of the Kinetoplastida. Vol. 2 / Eds W. H. R. Lumsden, D. A. Evans. London: Acad. Press, 1979. P. 269—337.
- Molyneux D. H. Vector-parasite relationships in the Trypanosomatidae // Adv. Parasitol. 1977. Vol. 15. P. 1—82.
- Paterson W., Woo P. T. K. Electron microscopic observations of the blood stream form of *Cryptobia salmositica* Katz 1951 (Kinetoplastida: Bodonina) // J. Protozool. 1983. Vol. 30. P. 431—437.
- Rowton E. D., Lushbaugh W. B., McGhee R. B. Ultrastructure of the flagellar apparatus and attachment of *Herpetomonas ampelophilae* in the gut and malpighian tubules of *Drosophila melanogaster* // J. Protozool. 1981. Vol. 28. P. 297—301.

- Tieszen K., Heywood P., Molyneux D. Ultrastructure and host-parasite association of Blastocrithidia gerridis in the ventriculus of Gerris odontogaster (Gerridae: Hemiptera) // Canad. J. Zool. 1983. Vol. 61. P. 1900—1909.
- Vickerman K. The diversity of the kinetoplastid flagellates // Biology of the Kinetoplastida. Vol. 1 / Eds W. H. R. Lumsden, D. A. Evans. London etc.: Acad. Press. 1976. P. 1—34.
- Vickerman K. DNA throughout the single mitochondrion of a kinetoplastid flagellate: observations on the ultrastructure of Cryptobia vaginalis (Hesse, 1910) // J. Protozool. 1977. Vol. 24. P. 221—233.
- Vickerman K. The free-living trypanoplasms. Descriptions of three species of the genus Procryptobia N. G. and redescription of Dimastigella trypaniformis Sandon, with notes on their relevance to the microscopical diagnosis of disease in man and animals // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1978. Vol. 97. P. 485—502.
- Vickerman K. Organization of the bodonid flagellates // The biology of free-living heterotrophic flagellates. The systematics association special volume / Eds D. J. Paterson, J. Larsen. 1991. Vol. 45. P. 159—184.
- Wenyon C. Protozoology. London, 1926. 1563 p.
- Woo P. T. K. Cryptobia and Cryptobiasis in fishes // Adv. Parasitol. 1987. Vol. 26. P. 199—237.
- Zhukov B. F. The diversity of bodonids // The biology of free-living heterotrophic flagellates. The systematics association special volume (Eds D. J. Paterson, J. Larsen). 1991. Vol. 45. P. 177—184.

Санкт-Петербург, 199034 ЗИН РАН
e-mail: frolov@online.ru; e-mail: vermes@zin.ru

Поступила 3 I 2001

CRYPTOBIA UDONELLAE SP. N. (KINETOPLASTIDEA: CRYPTOBIIIDA) —
PARASITES OF THE EXCRETORY SYSTEM OF UDONELLA MURMANICA
(UDONELLIDA)

A. O. Frolov, E. E. Kornakova

Key words: *Cryptobia*, Kinetoplastida, Udonellida.

SUMMARY

A new cryptobiid flagellates, *Cryptobia udonellae* sp. n., is described from the excretory channels of *Udonella murmanica*. The body of flagellates is spindle-shaped. The flagellar pocket is subapical. Two flagella emerge from the pocket. One flagellum turns anterior and is forward-directed; the other flagellum is directed posterior and close to the ventral cell surface. The ventral groove is well developed. The cytostome opens just anterior to the flagellar pocket. The cytostome leads to the short cytopharynx. In the excretory channel of worms the flagellates *C. udonellae* sp. n. are attached to microvilli of epithelium or lay free in the lumen. Both flagellates have been studied with TEM. The unusual parasite system which involves organisms of four different phylums of animals has been described for the first time.

К ст. А. О. Фролова, Е. Е. Корнаковой



Рис. 1. *Cryptobia udonellae* — строение жгутиконосцев под световым микроскопом.

1 — жгутиконосцы в просвете экскреторного канала хозяина. Световой микроскоп, линейка 10 мкм. 2 — схема строения жгутиконосцев под световым микроскопом. КП — кинетоласт; ПЖ — передний жгутик; РЖ — рекуррентный жгутик; Я — ядро.

Fig. 1. *Cryptobia udonellae* in the lumen of excretor channel of *Udonella murmanica* Light microscope micrograph.

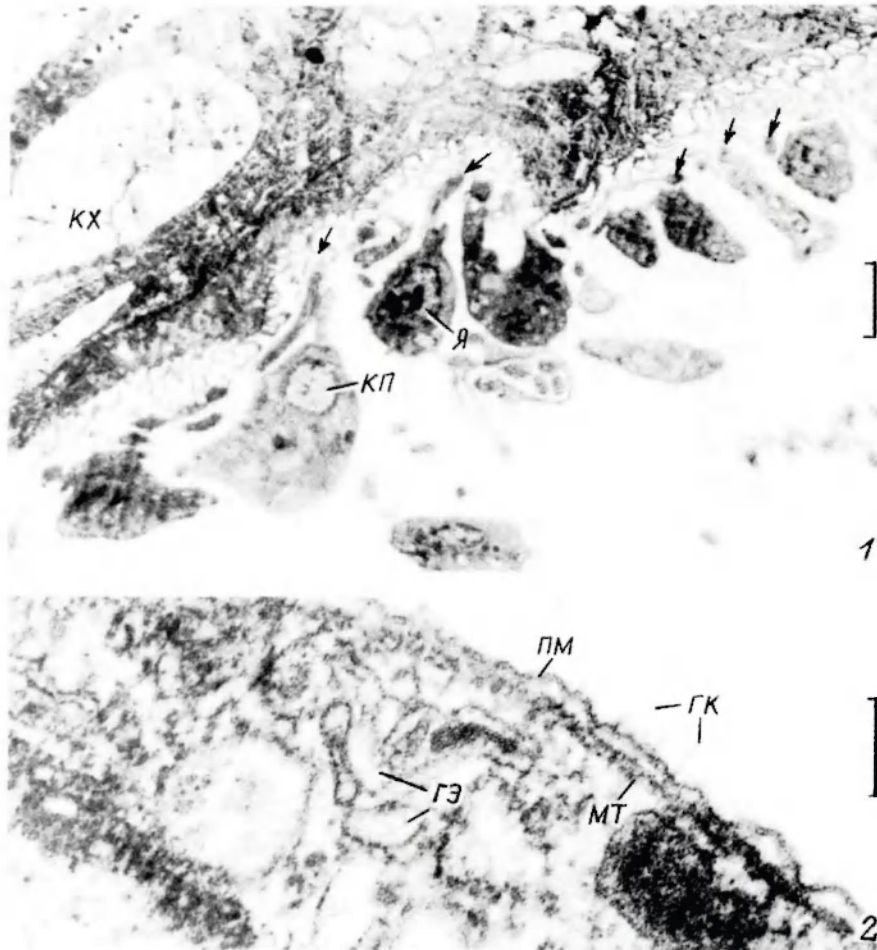


Рис. 2. Ультраструктура *Cryptobia udonellae*.

1 — локализация *Cryptobia udonellae* в экскреторном канале *Udonella turmanica*; 2 — покровы *Cryptobia udonellae*; ГК — гликокаликс; ГЭ — каналы гладкого эндоплазматического ретикулума; КХ — клетки хозяина; МТ — микротрубочки; стрелки — жгутики паразитов, проникающие в зону микроворсинок.

Остальные обозначения, как на рис. 1; линейка: 1 — 2 мкм, 2 — 0.2 мкм.

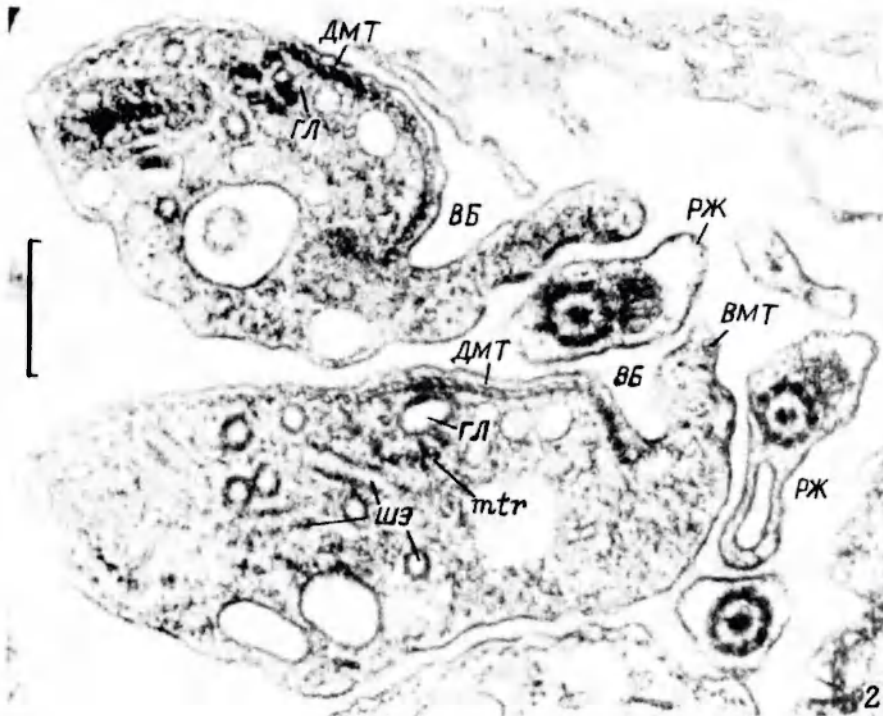
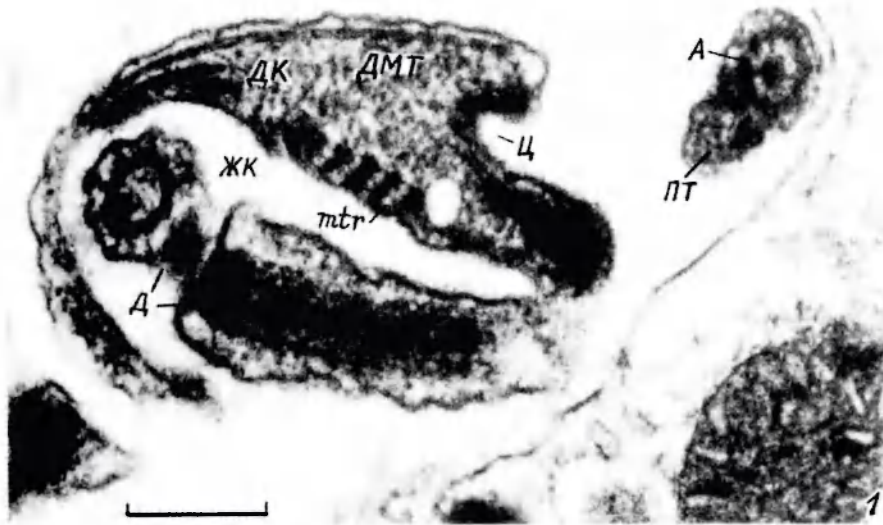


Рис. 3. Ультраструктура *Cryptobia udonellae* (продолжение).

1 — поперечный срез апикального конца клетки *Cryptobia udonellae*; 2 — поперечные срезы двух особей *Cryptobia udonellae*, прошедшие на уровне середины клетки (за ядром); А — аксонема жгутика; ВБ — вентральная бороздка; ВМТ — вентральные субмембранные микротрубочки; ГЛ — цитофаринкс; Д — десмосома; ДК — дорсальный кинетосомальный корешок; ДМТ — дорсальные субмембранные микротрубочки; ЖК — жгутиковый карман; ПТ — параксиальный тяж жгутика; ШЭ — шероховатый эндоплазматический ретикулум; Ц — цитостом.

Остальные обозначения, как на рис. 1, 2; линейка: 0,4 мкм.

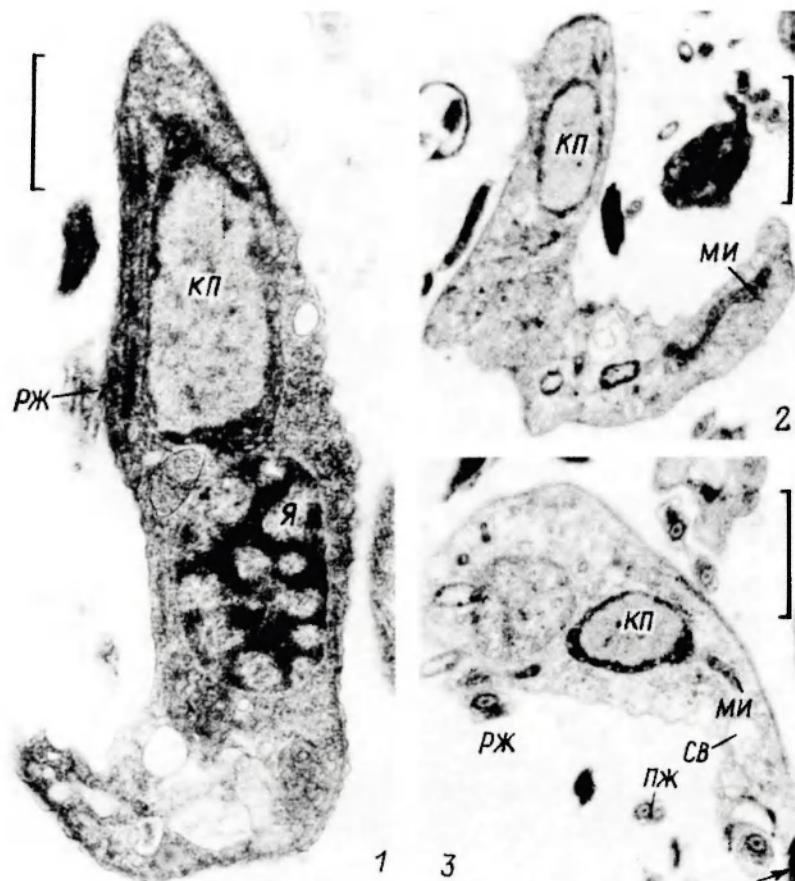


Рис. 4. Ультраструктура *Cryptobia udonellae* (продолжение).

1 — продольный срез *Cryptobia udonellae*, который прошел через ядро и кинетопласт; 2, 3 — продольные срезы *Cryptobia udonellae*, которые прошли через митохондрию и кинетопласт. Стрелка — фрагмент преорального гребня.

Обозначения, как на рис. 1—3; линейка: 1 — 2 мкм, 2, 3 — 1.5 мкм.

Fig. 2—4. The Ultrastructure of *Cryptobia udonellae*.