

Е. Н. Бурдакова, И. В. Ястребова, М. В. Ястребов

Копулятивные аппараты некоторых представителей отряда Paramphistomatida (Plathelminthes, Trematoda)

Приведены полные описания мускулатуры копулятивных органов четырех видов трематод отряда Paramphistomatida с оригинальными рисунками. Проведен сравнительный анализ мускулатуры изученных видов. Предложена обобщенная схема копуляции парамфистоматид.

Ключевые слова: копулятивные аппараты, отряд Paramphistomatida, мускулатура, полные описания, сравнительный анализ, схема копуляции.

E. N. Burdakova, I. V. Yastrebova, M. V. Yastrebov

Copulative Apparatus of Some Members of the Order Paramphistomatida (Plathelminthes, Trematoda)

A complete description of the musculature of copulative organs of four species of trematodes of the order Paramphistomatida with original drawings is executed. A comparative analysis of the muscles of the studied species is presented. The scheme of copulation of paramphistomatid trematodes is proposed.

Keywords: copulative organs, the order Paramphistomatida, muscles, complete descriptions, a comparative analysis, a scheme of copulation.

Трематоды отряда Paramphistomatida имеют, в сравнении с другими представителями класса, значительные морфологические особенности, касающиеся, в частности, строения копулятивных органов. Архитектоника мускулатуры последних является одной из основ классификации парамфистоматид. Однако в ней используются только отдельные элементы мускулатуры, что не дает целостного представления о строении названных органов [2]. Также не учитывается связь строения органа с его функцией. Настоящая работа дает новую информацию о копулятивных аппаратах парамфистоматид.

Материал и методы

Приведены полные иллюстрированные описания копулятивных аппаратов четырех видов парамфистоматид, относящихся к трем семействам: *Paramphistomum cervi* (Zeder, 1790) (Paramphistomatidae), *Calicophoron calicophorum* (Fischoeder, 1901) (Paramphistomatidae), *Gastrothylax crumenifer* (Creplin, 1847) (Gastrothylacidae), *Stichorchis subtriquetrus* (Rudolphi, 1814) (Cladorchidae). В качестве материала использованы одноразмер-

ные половозрелые черви каждого вида от одной особи хозяина. Виды определены по: К. И. Скрябин [3], Jones et al. [7]. Микроморфология марит изучена под световым микроскопом МИКМЕД-1 по полным сериям фронтальных, сагиттальных и поперечных парафиновых срезов толщиной 7–10 мкм, изготовленных по стандартной методике и окрашенных по Маллори. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4, промеры – с помощью градуированной окулярной линейки.

Весь цифровой материал приведен в микрометрах. При измерении диаметров мышечных волокон или четко оформленных мышечных пучков первый диаметр (вертикальный) перпендикулярен базальной пластинке, вдоль которой идет мышечный элемент, второй (горизонтальный) – параллелен ей. Если первый диаметр больше второго, форма поперечного сечения волокна именуется овальной, если наоборот – поперечноовальной. Для мышц, которые не удается расположить строго перпендикулярно плоскости среза (диагональные, радиальные) указана толщина, измеренная в одной плоскости. В мышечных слоях расстояние между соседними мышечными элементами приводится в их горизонтальных диаметрах. Ход волокон указывается относительно оси симметрии половых органов, кото-

рая перпендикулярна оси симметрии тела. В теле *Gastrothylax cruminifer* есть обширная полость, которую принято называть вентральной камерой. Мы называем ее вентральной камерой тела, чтобы не путать с вентральной камерой, входящей в состав половой клоаки [1, 8].

Результаты

Половая клоака включает в себя *Paramphistomum cervi* – вентральную камеру, в которой расположен половой атриум, содержащий половую папиллу (рис. 1). Периферическая кольцевая мускулатура развита во всех частях половой клоаки. В устье вентральной камеры она образует сложный вентральный сфинктер, состоящий из наружного и внутреннего пучков и отдельных волокон между ними. Внутренний пучок представляет собой границу распространения кольцевой мускулатуры в покровах вентральной камеры. В покровах полового атриума кольцевые мышечные элементы развиты всюду, в устье они образуют пучок, являющийся половым сфинктером. В покровах папиллы кольцевые волокна не доходят до ее вершины. У основания папиллы они собираются в небольшие пучки. В стенке полового атриума, а также вокруг половых протоков у места слияния метратерма и семяизвергательного канала располагаются немногочисленные паренхимные кольцевые волокна. Они могут собираться в пучки. В стенку вентральной камеры заходят продольные мышцы покровов тела, заканчивающиеся на краю вентральной камеры и на ее внутренней поверхности. В стенке полового атриума и в половой папилле имеются продольные паренхимные мышцы. Их проксимальные окончания крепятся к половым протокам. Дистальные окончания подходят к основанию папиллы, ее вершине, внутренней поверхности вентральной камеры и полового атриума, его устью в районе полового сфинктера и границе между атриумом и вентральной камерой. У части мышц, крепящихся к покровам на границе атриума и вентральной камеры, противоположные окончания теряются в паренхиме, и место их крепления не прослеживается. Они расходятся веером от границы между камерой и атриумом так, что одни из них имеют направление, близкое к продольному, а другие – к радиальному. В стенках вентральной камеры и полового атриума есть также радиальные мышцы. В половом атриуме радиальные мышцы расположены

нерегулярно. К границе вентральной камеры подходят окончания дорсо-вентральных мышц. Половая клоака *Calicophoron calicophorum* также включает в себя вентральную камеру, половой атриум и половую папиллу. Кольцевая мускулатура в покровах вентральной камеры и полового атриума развита всюду за исключением внутренней поверхности атриума. В покровах вентральной камеры кольцевые мышцы представлены рыхлыми пучками.

Вентральный сфинктер, находящийся в устье вентральной камеры, состоит из плотных близко расположенных пучков. В атриуме вместо пучков имеются разрозненные мышечные волокна. Часть из них лежит непосредственно на базальной пластинке, другие удалены от нее. Сфинктер атриума представлен крупным пучком, состоящим из плотно расположенных мышечных элементов. В половой папилле кольцевая мускулатура представлена мощным сфинктером в ее основании. Имеется паренхимная кольцевая мускулатура вокруг половых протоков.

Один мышечный пучок расположен в основании атриума и плотно прилегает к гермафродитному протоку. Рыхлые пучки, а также отдельные волокна окружают дистальные участки метратерма и семяизвергательного канала.

От половых протоков до вершины папиллы и устья атриума и вентральной камеры проходит продольная паренхимная мускулатура. Часть ее также крепится к внутренней поверхности камеры и к переходной зоне между камерой и атриумом. У части мышц, крепящихся на границе атриума и камеры, место крепления противоположных окончаний не прослеживается. Направление их сходно с направлением аналогичных мышц у предыдущего вида. Продольные мышцы соединяют также устье вентральной камеры и ее внутреннюю поверхность. Радиальная мускулатура имеется в вентральной камере, атриуме и папилле. В половой папилле мышечные элементы проходят между пучками сосочкового сфинктера и соединяют стенку гермафродитного протока и покровы папиллы. На границе вентральной камеры крепятся окончания дорсо-вентральных мышц.

У *G. cruminifer*, как и у двух следующих видов, половая клоака представлена только половым атриумом с находящейся в ней половой папиллой. Под покровами папиллы и внутренней поверхности атриума развиты кольцевые мышцы. Сосочковый сфинктер не отчетлив, но им можно считать относительно крупные кольцевые мышцы в основании папиллы.

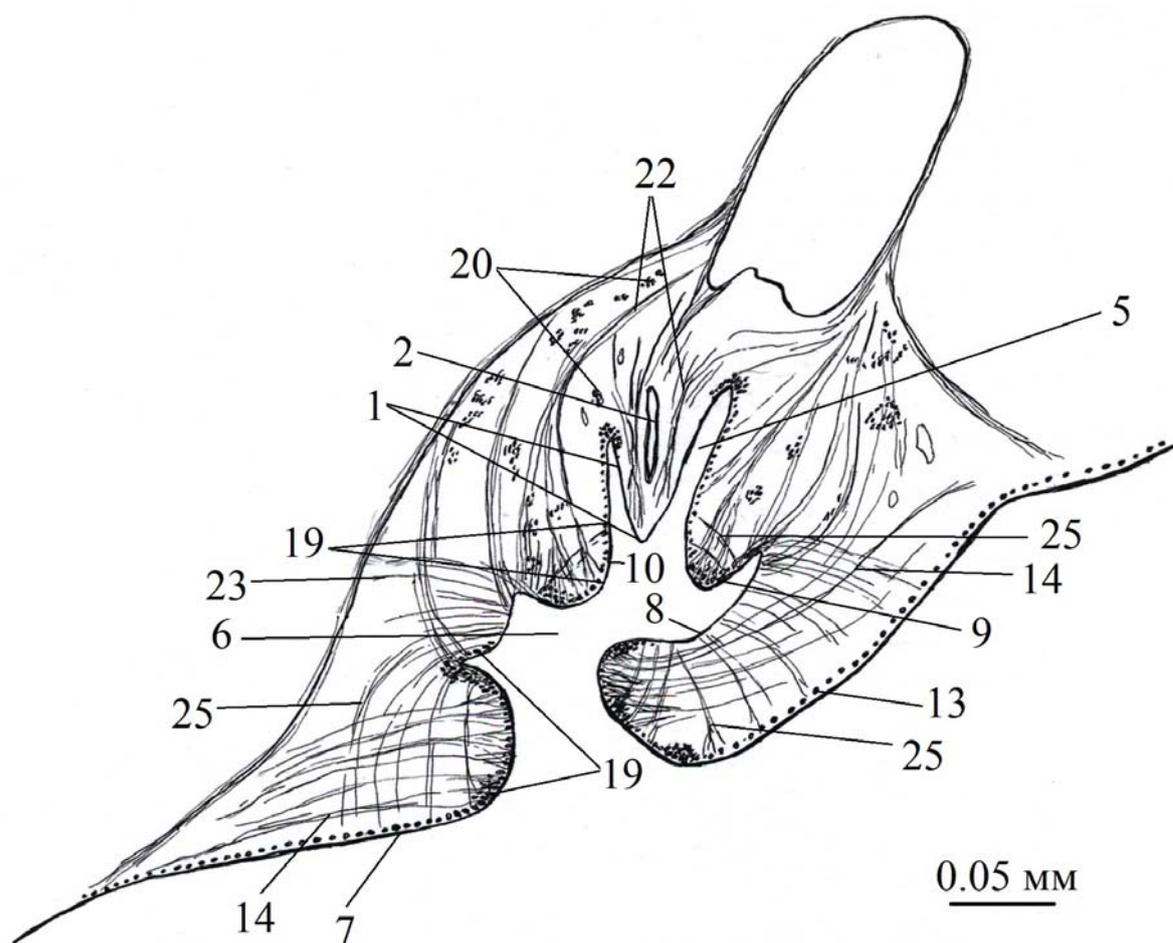


Рис. 1. Мускулатура половой клоаки *P. cervi*, на сагитальном срезе тела в плоскости его симметрии (ориг.)

До вершины папиллы кольцевые мышцы не доходят. Вокруг дистального участка гермафродитного протока расположены лакуны. Кольцевая мускулатура в покровах атриума представлена отдельными волокнами. Несколько обособленно, в самом устье атриума находится более крупная кольцевая мышца. Ее можно считать половым сфинктером. В стенке атриума и вокруг половых протоков, у места соединения метратерма и семяизвергательного канала имеются кольцевые паренхимные мышцы. Продольные паренхимные мышцы есть и в папилле (их дистальные окончания крепятся главным образом к стенке гермафродитного протока), и в атриуме (дистальные окончания крепятся по его краю). Довольно много мышц крепится к покровам в основании папиллы и на ее границе с атриумом. Сюда подходят продольные мышцы от половых протоков и окончания периферических продольных и диагональных мышц тела. Также от пограничного участка расходятся веером довольно короткие мышцы, проксимальные окончания ко-

торых ветвятся в паренхиме. В половой папилле радиальные мышцы расположены ближе к ее вершине. Их внутренние концы имеют выраженные терминальные конусы. На границе полового атриума крепятся окончания радиальных мышц, идущих к вентральной камере тела. Половая клоака *Stichorchis subtriquetrus* напоминает группами мышц клоаку *G. crumifer* (рис. 3). Отличия касаются главным образом строения полового атриума.

Кольцевая мускулатура покровов атриума представлена только половым сфинктером, мышечные элементы которого распространены от устья атриума на две трети его глубины. До середины глубины атриума наблюдаются мышечные пучки, за которыми следуют еще несколько волокон. Кольцевая периферическая мускулатура половой папиллы представлена только довольно крупным сосочковым сфинктером в ее основании. У вершины папиллы выделяется сфинктер, сформированный из кольцевой мускулатуры гермафродитного протока.

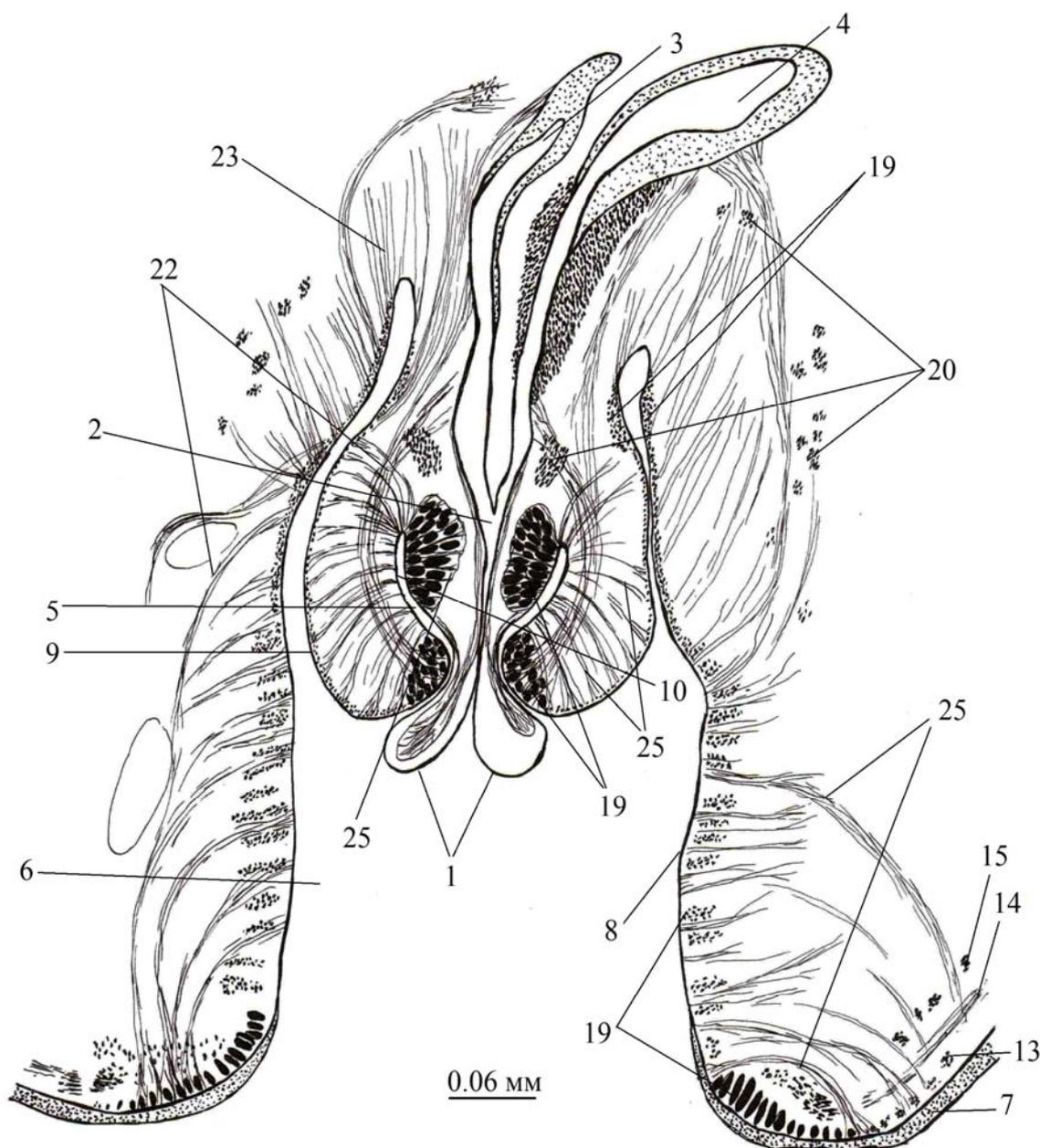


Рис. 2. Мускулатура половой клоаки *C. calicophorum*, на сагиттальном срезе тела в плоскости его симметрии (ориг.)

Кольцевая паренхимная мускулатура развита только вокруг дистальных участков метратерма и семяизвергательного канала и отсутствует в половом атриуме. Ее составляют диффузно расположенные мелкие мышцы. Продольная мускулатура включает те же группы, что у *G. crumenifer*. Разница состоит в том, что дистальные участки мышц в половой папилле крепятся к ее покровам. В половом атриуме дистальные окончания мышечных элементов крепятся не только у устья, но и к наружным покровам атриума. Продольные мышцы в атриуме расположены плотно, в папилле – рыхло. Мышцы по-

кровов тела не достигают границы между атриумом и папиллой. Зато обильно ветвящиеся окончания периферических продольных мышц тела крепятся практически ко всей внутренней поверхности атриума. На границе полового атриума крепятся окончания дорсо-вентральных мышц. Радиальная мускулатура папиллы распределяется равномерно по ее длине. Радиальная мускулатура полового атриума представлена в основном волокнами. Обнаружен также пучок волокон с терминальными конусами, из которых особенно ярко выражен наружный.

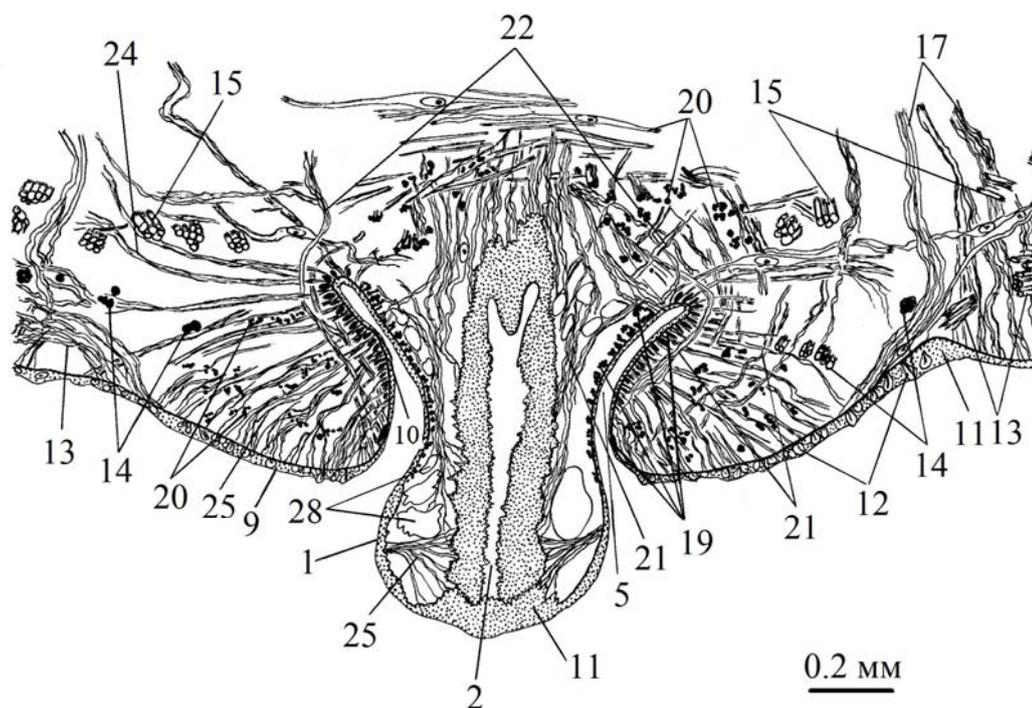


Рис. 3. Мускулатура половой клоаки *G. crumenifer* на поперечном срезе тела (ориг.)

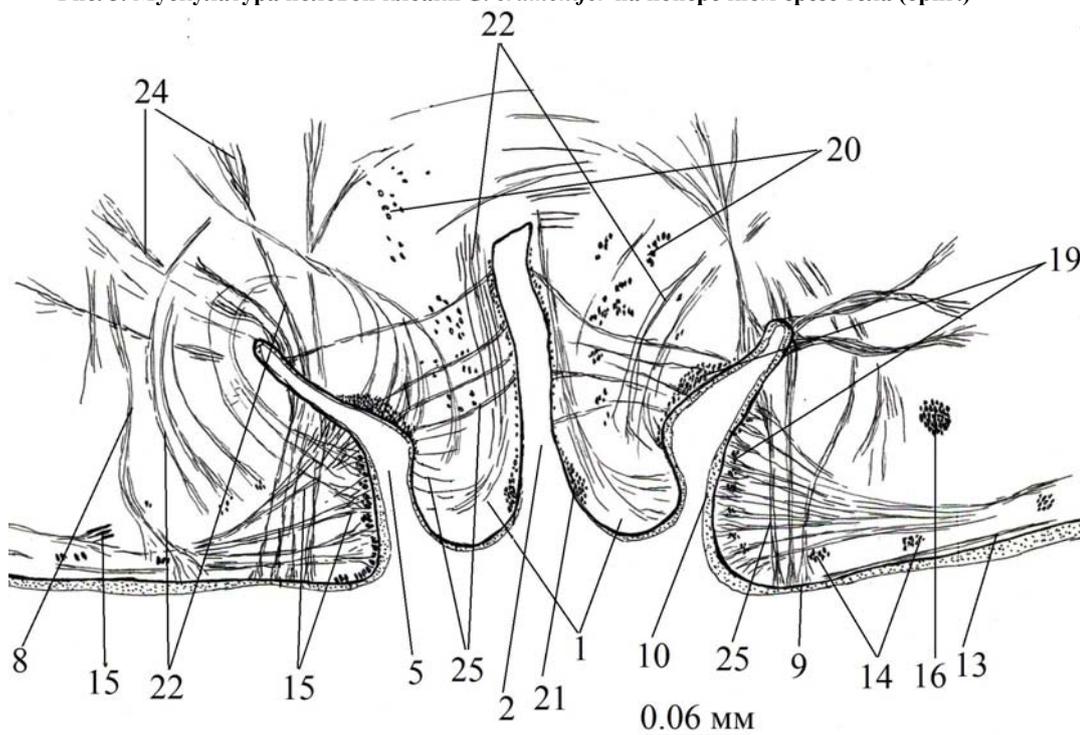


Рис. 4. Мускулатура половой клоаки *S. subtriquetrus*, на поперечном срезе тела (ориг.)

Обсуждение

Приведенные описания показывают, что мускулатура копулятивных аппаратов довольно сложна, если говорить о каком-либо отдельном виде парамфистоматид, но сравнение

разных видов демонстрирует некоторый консерватизм ее архитектоники.

Обязательным компонентом мускулатуры половых клоак изученных видов являются периферические кольцевые мышцы половой папиллы. У *S.*

calicophorum и *S. subtriquetrus* они развиты только в ее проксимальной половине, где образуют сосочковый сфинктер. У двух других видов они, истончаясь, заходят в дистальную половину папиллы, но вершины ее не достигают. Эта группа мышц может удлинять сосочек и перекрывать гермафродитный проток, препятствуя выходу половых продуктов. Последнее способны также производить дистальный сфинктер папиллы *S. subtriquetrus* и наполнение лакун в папилле *G. cruminifer*. В половом атриуме видов, имеющих вентральную камеру, периферические кольцевые мышцы развиты, в частности, у наружной поверхности атриума. По всей его внутренней поверхности они имеются у *P. cervi* и *G. cruminifer*. У *C. calicophorum* и *S. subtriquetrus* внутренние кольцевые мышцы представлены только половым сфинктером. Кольцевая мускулатура в толще стенки атриума обнаружена только у *G. cruminifer* и *P. cervi*. У *C. calicophorum* периферическая кольцевая мускулатура развита у всей внутренней поверхности камеры, у *P. cervi* – только в районе устья. Описанные кольцевые мышцы сужают и удлиняют копулятивные структуры. У всех видов есть половой сфинктер, а у видов с вентральной камерой – еще и вентральный, которые сжимают устье копулятивных структур. Кольцевые паренхимные мышцы вокруг дистального участка семяизвергательного канала и метратерма развиты у всех описанных видов. Их перистальтическое сокращение способствует выведению половых продуктов. Кольцевой пучок вокруг гермафродитного протока *C. calicophorum*, напротив, вместе с сосочковым сфинктером пережимает проток. Продольные паренхимные мышцы папиллы и атриума также развиты у всех описанных видов. Они укорачивают папиллу или даже втягивают ее. Их сокращение в атриуме обеспечивает протракцию папиллы. Аналогичным образом продольные мышцы вентральной камеры служат протракторами атриума. Мышечные пучки, крепящиеся к границе атриума и папиллы, с дистальными концами, уходящими в паренхиму, при сокращении углубляют полость атриума. Подобным же образом эти мышцы, прикрепленные к границе вентральной камеры и атриума, углубляют полость камеры. Продольные мышцы покровов, связанные с устьем вентральной камеры, а у видов без камеры – с устьем полового атриума, раскрывают отвер-

стия соответствующих структур. У *S. subtriquetrus* они подходят также к внутренней поверхности атриума и могут расширять его полость, наряду с радиальной мускулатурой. Последняя есть во всех атриумах, вентральных камерах и половых папиллах, кроме папиллы *P. cervi*. Радиальные мышцы расширяют гермафродитный проток и увеличивают объем полости органов. Окончания дорсо-вентральных мышц, крепящихся на границе вентральной камеры *P. cervi* и *C. calicophorum* либо на границе полового атриума *S. subtriquetrus*, и окончания радиальной мускулатуры тела *G. cruminifer*, крепящейся на границе атриума, способствуют выворачиванию наружу стенок вентральной камеры или атриума.

Отсутствие полных описаний мускулатуры копулятивных органов затрудняет сопоставление наших результатов с данными литературы. Тем не менее на рисунках разных авторов [4, 5, 6] можно опознать радиальную мускулатуру полового атриума и вентральной камеры, продольную мускулатуру, крепящуюся проксимальными окончаниями к половым протокам, пограничные мышцы с проксимальными окончаниями, уходящими в паренхиму, кольцевую паренхимную мускулатуру в стенке атриума, кольцевую периферическую мускулатуру у внутренней поверхности атриума, сфинктеры.

Микроморфология копулятивных органов позволяет дать схему копуляции изученных парамфистоматид (рис. 5). Она несколько различается у видов с вентральной камерой и без нее. В отсутствие камеры предполагаемый механизм таков. Один из партнеров, выполняющий роль самки, втягивает папиллу и расширяет полость атриума. «Самец», напротив, папиллу выдвигает, а стенку атриума укорачивает. В неглубокую полость атриума «самца» входит приустьевого участка атриума «самки». Папилла вводится в «женский» атриум, куда выделяется сперма при попеременном сокращении кольцевой и продольной мускулатуры половых протоков и окружающей их кольцевой паренхимной мускулатуры. Кольцевые мышцы «женского» атриума удерживают папиллу партнера. Половой сфинктер помогает удержать чужие половые продукты после разделения партнеров. При наличии вентральной камеры ее стенки у «самца» укорачиваются, а в ее уменьшившуюся полость вводится приустьевого участка вентральной камеры «самки». Вентральный сфинктер «самки» удерживает полового партнера за основание атриума даже после втягивания папиллы «самца» и смыкания устья атриума «самки» (рис. 5B).

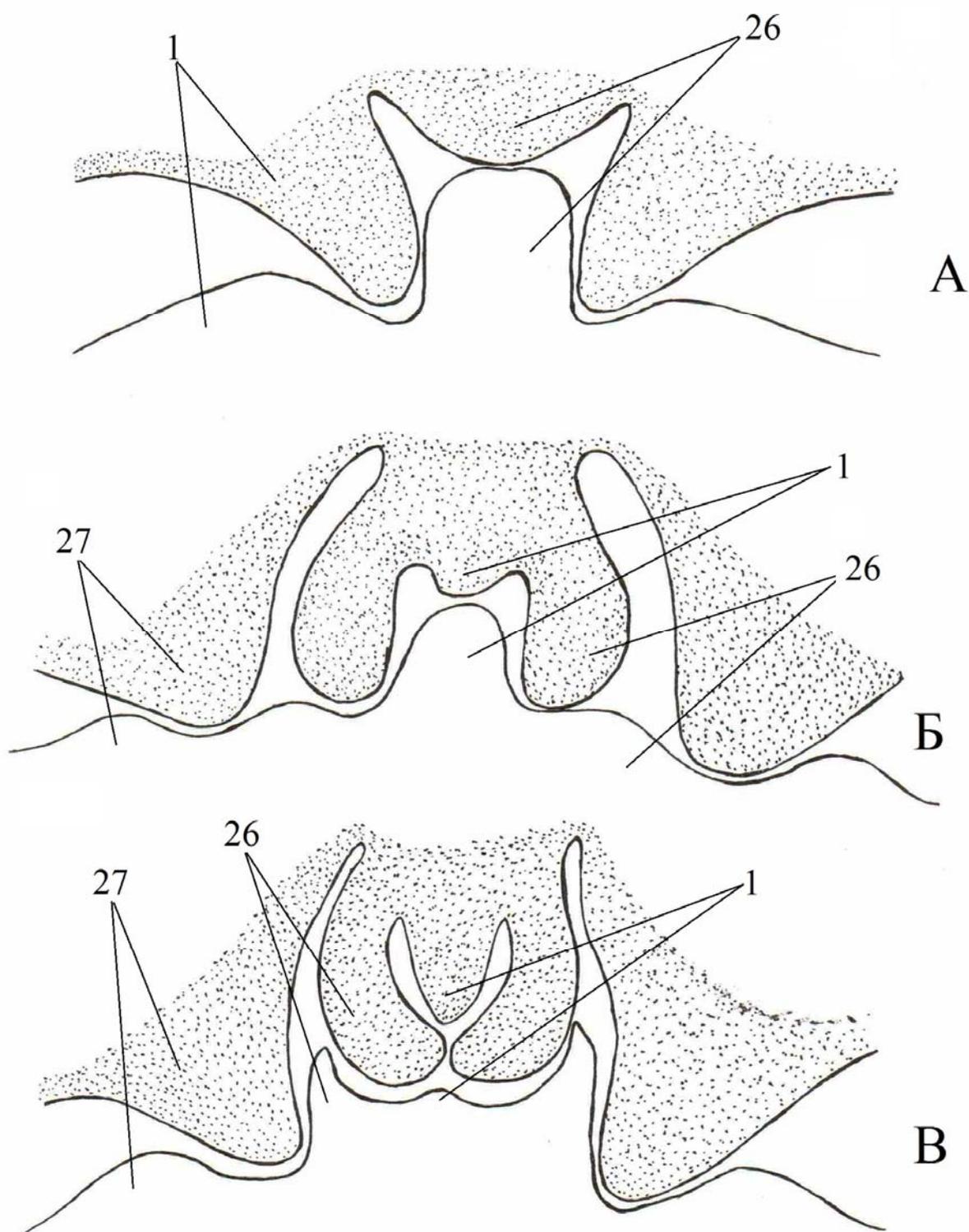


Рис. 5. Схема копуляции парамфистоматид: А – без вентральной камеры; Б, В – с вентральной камерой (заштрихована «женская» особь) (ориг.)

Это дополнительно предохраняет от потери семени. После расхождения партнеров оно

может удерживаться в полости вентральной камеры «самки» после смыкания устья. Мы предполага-

ем, что процесс копуляции однотипен у большинства парамфистоматид, имеющих сходное строение копулятивных органов. А это предполагает сходное строение мускулатуры. Разнообразие типов половых клоак, описываемое даже внутри одного рода [4, 6], – скорее всего, следствие неполных описаний мускулатуры. Традиционно характеризуются только срединные сагиттальные срезы, не дающие полного представления о составе и направлении мышц, и отмечаются только мышечные элементы, использовавшиеся Нэсмарком [8] для классификации парамфистоматид. Таким образом, подходы, применяющиеся в классификации отряда Paramphistomatida, по-видимому, нуждаются в исправлении и дополнении.

Условные обозначения на рисунках: 1 – половая папилла, 2 – гермафродитный проток, 3 – метратерм, 4 – семяизвергательный канал, 5

– полость полового атриума, 6 – полость вентральной камеры, 7 – наружная поверхность стенки вентральной камеры, 8 – внутренняя поверхность стенки вентральной камеры, 9 – наружная поверхность стенки атриума, 10 – внутренняя поверхность стенки атриума, 11 – наружная пластинка тегумента, 12 – сенсиллы, 13 – кольцевые периферические мышцы тела, 14 – продольные периферические мышцы тела, 15 – диагональные периферические мышцы тела, 16 – продольные паренхимные мышцы тела, 17 – окончания радиальных мышц тела, 18 – окончания дорсо-вентральных мышц тела, 19 – кольцевые периферические мышцы, 20 – кольцевые паренхимные мышцы, 21 – продольные паренхимные мышцы, 22 – мышцы на границе вентральной камеры и атриума, 23 – радиальные мышцы, 24 – стенка полового атриума, 25 – стенка вентральной камеры.

Библиографический список

1. Величко, И. В. О парамфистоматидах жвачных в СССР [Текст] / И. В. Величко // Сборник работ по гельминтологии. ВИГИС. – М.: Колос, 1971. – С. 61–65.
2. Гуревич, И. Ю., Ошмарин, П. Г. О значении метода Нэсмарка в создании системы трематод подотряда Paramphistomata (Szidat, 1936) [Текст] / И. Ю. Гуревич, П. Г. Ошмарин // Вопросы экологической гельминтологии / Ярослав. гос. ун-т, фак. биологии. – Ярославль, 1984. – С. 8–15.
3. Скрябин, К. И. Трематоды животных и человека. В 26 т. Т. 3. Подотряд Paramphistomatata (Szidat, 1936) Skrjabin et Schulz, 1937 [Текст] / К. И. Скрябин. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – 623 с.
4. Eduardo, S. L. / The taxonomy of the Paramphistomidae Fischöder, 1901 with special reference to the morphology of species occurring in ruminants. VII. Redescription of *Leiperocotyle congolense* (Baer, 1936) Eduardo, 1980 and a new name, *Leiperocotyle gretillati* for *Ceylonocotyle scoliocoelium* var. *benoiti* Gretillat, 1966 [The text] / S. L. Eduardo // *Systematic Parasitology*. – 1985. – №7. – P. 231–238.
5. Gupta, N. & Gupta, Neena. On two amphistomid parasites of the genera *Cotylophoron* Stiles et Goldberger, 1910 and *Calicophoron* Nasmark, 1937 from Chandigarh (India) [The text]. / N. Gupta & Neena Gupta // *Riv. Parasitol.* – 1977. – V. 38. № 1. – P. 37–51.
6. Gupta N., Nachasi U. On some amphistomid parasites from India (Part I, II) [The text] / N. Gupta, U. Nachasi // *Rev. iber. parasitol.* – 1977. – V. 37. № 3. – P. 205–225, 251–272.
7. Jones A., Bray R. A., Gibson D. I. Keys to the Trematoda [The text]. In 3 v. V. 2. Keys to the Trematoda. Volume 2 / Arlene Jones. – CABI Publishing and The Natural History Museum, 2005. – 745 p.
8. Nasmark, K. Revision of the trematode family Paramphistomatidae [The text] / K. Nasmark // *Zoologiska Bidrag fran Uppsala / Uppsala universitet/* – Uppsala, 1937. – V. 16. – P. 301–565