

Е. Н. Бурдакова

Брюшные присоски некоторых представителей отряда Paramphistomatida (Plathelminthes, Trematoda)

Приведены описания мускулатуры брюшных присосок пяти видов трематод отряда Paramphistomatida с оригинальными рисунками. Для присосок всех исследованных видов характерно наличие следующих групп мышц – кольцевых (наружных и внутренних), продольных (наружных и внутренних) и радиальных. У всех, кроме *Diplodiscus mehrai*, обнаружен наружный диагональный слой. *Paramphistomum cervi* обладают внутренним диагональным слоем.

Ключевые слова: брюшные присоски, отряд Paramphistomatida, мускулатура, полные описания, сравнительный анализ.

E. N. Burdakova

Acetabulum of some members of the order Paramphistomatida (Plathelminthes, Trematoda)

The descriptions of the acetabulum muscles of five species of trematode sucker squad Paramphistomatida with original drawings. For all suckers investigated species of trematode are characterized by the following groups of muscles – circular (interior and exterior), longitudinal (external and internal), and radial. All except *Diplodiscus mehrai*, discovered an outer layer of the diagonal. In *Paramphistomum cervi* as an internal diagonal.

Keywords: Acetabulum, the order Paramphistomatida, muscles, complete descriptions, comparative analysis.

Органы прикрепления составляют одну из самых характерных особенностей большинства паразитов. Трематодам свойствен в основном активный способ фиксации, осуществляющийся в большинстве случаев с помощью присосок [1]. У трематод отряда Paramphistomatida брюшная присоска находится на заднем конце тела и играет принципиально важную роль в сохранении их локализации в организме хозяина.

Кроме того, особенности строения мускулатуры присосок и полового атриума трематод отряда Paramphistomatida являются основой их систематики. Определение видовой принадлежности производится по срединным сагиттальным срезам. В классификации используются лишь определенные элементы мускулатуры. По этой причине, несмотря на использование новейших методов исследования, в современной литературе не делают полных описаний [8]. Целостное представление о присоске как об органе отсутствует. Необходимы данные о строении мышечной системы, полученные по срезам в разных проекциях.

В настоящей работе осуществляется попытка дать новую информацию о пространственном распределении мышечных элементов в брюшных присосках парамфистоматид. Для этого мы ис-

пользовали полные серии срезов, сделанных в трех плоскостях.

Материал и методы

Нами изучено строение присосок пяти видов парамфистоматид, относящихся к четырем семействам: *Paramphistomum cervi* (Zeder, 1790) (Paramphistomatidae), *Calicophoron calicophorum* (Fishoeder, 1901) (Paramphistomatidae), *Stichorchis subtriquetrus* (Rudolphi, 1814) (Cladorchidae), *Diplodiscus mehrai* (Johnston, 1912) (Diplodiscidae), *Gastrodiscoides hominis* (Lewis et Mc Connall) (Gastrodiscidae). В качестве материала использованы одноразмерные половозрелые черви от одной особи хозяина. Виды определены по: Скрыбин [3], Jones et al. [5]. 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 Малори. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4, промеры – посредством градуированной окулярной линейки.

Весь цифровой материал приведен в микрометрах. В размерах присосок (длина ширина и толщина) доли микрометра не учитывались. При

измерении диаметров мышечных волокон или четко оформленных мышечных пучков первый диаметр (вертикальный) перпендикулярен базальной пластинке, вдоль которой идет волокно, 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. Этот относительный показатель позволяет сравнивать плотность расположения мышц у видов с разным размером тела. Под расстоянием между диагональными мышцами подразумевается расстояние между теми из них, которые параллельны друг другу. Под углом пересечения мышц в этом слое понимается угол, ориентированный к концам тела, а не к латеральным участкам.

Результаты

Брюшная присоска *Paramphistomum cervi* с субтерминальным устьем, сферической формы, диаметром 1032–1224, длиной 864–912 (рис. 1). Немного сплюснута в дорсовентральном направлении, шириной 1200–1272, толщиной 1056–1008. Форма полости присоски более-менее цилиндрическая. Стенки полости поднимаются вертикально до границы второй и последней трети высоты присоски. Верхняя часть свода немного прогибается в полость присоски. Глубина полости присоски равна 480–528, диаметр устья равен диаметру полости и составляет 330–336. Под оболочкой полости присоски первый слой – диагональный, представлен отдельными волокнами, толщиной 5,6–8,4 и отстоящими друг от друга чуть больше чем на один диаметр (рис. 2). Угол пересечения волокон почти прямой. Вглубь от диагонального слоя идет внутренний кольцевой. Его пучки овальной формы, диаметр 8,4–33,6x5,6–19,6, самые мелкие у устья, где меньше места, и у вершины купола. Расстояние между пучками меньше или равно одному диаметру. Наружный кольцевой слой, который можно назвать сфинктером, поскольку он идет только от устья до середины высоты полости присоски, образован пучками овальной формы, диаметром 11,2–42,0x8,4–28,0. Крайние – также самые мелкие. На уровне наружного кольцевого слоя под оболочкой присоски нами обнаружены и тонкие

диагональные волокна толщиной 2,8. В устье между наружными и внутренними кольцевыми берут начало продольные мышцы. Наружные продольные идут вдоль наружного кольцевого слоя и по его окончании приближаются к оболочке присоски, поднимаясь до вершины купола. Внутренние продольные проходят вблизи внутренних кольцевых параллельно стенке полости, перпендикулярно куполу присоски и крепятся к наружной оболочке присоски.

Диаметры продольных мышц составляют 5,5–16,8x11,2–22,4. Они удалены друг от друга примерно на такое же расстояние. Радиальные мышцы многочисленны, толщина неразветвленных участков в устье 2,8–5,6, в толще свода до 9,0, пучки плотно расположены, расстояние между ними не превышает средней толщины пучка. Терминальные конусы радиальных мышц не выражены.

Брюшная присоска *Calicophoron calicophorum* большая, почти шарообразная, длиной 1680–1728 и диаметром 1920–2160 (рис. 3). Полость обширная, повторяющая форму присоски. Устье терминальное, с диаметром отверстия 480–560. Под покровами в полости присоски на протяжении всего свода лежит слабый слой диагональных мышц, пересекающихся под прямым углом, толщиной 5,0–7,5, на расстоянии две-три толщины друг от друга (рис. 4).

Глубже диагонального расположен внутренний кольцевой слой. В его составе всего около двадцати овальных в сечении мышечных элементов диаметром 5,6–8,4x1,6–2,8 на краях слоя и 16,5–44,8x8,4–11,2 в его центральной части. Внутренние продольные мышцы берут начало в устье присоски и поднимаются к ее куполу вдоль внутреннего кольцевого слоя.

Под оболочкой присоски находятся наружные продольные мышцы. Часть из них толщиной 20,0 прилегает непосредственно к оболочке. Другая часть толщиной 40,0 обходит изнутри наружную кольцевую мускулатуру, выше которой обе части соединяются, и толщина слоя достигает 60,0. Наружные кольцевые мышцы диаметром 50,0–87,5x11,2–25,5 образуют сфинктер. Радиальные мышцы регулярные, со слабо выраженными терминальными конусами. Толщина их неразветвленных участков в среднем 2,5–11,2, на расстоянии друг от друга примерно равном толщине. На вершине присоски толщина некоторых радиальных мышц достигает 15,0.

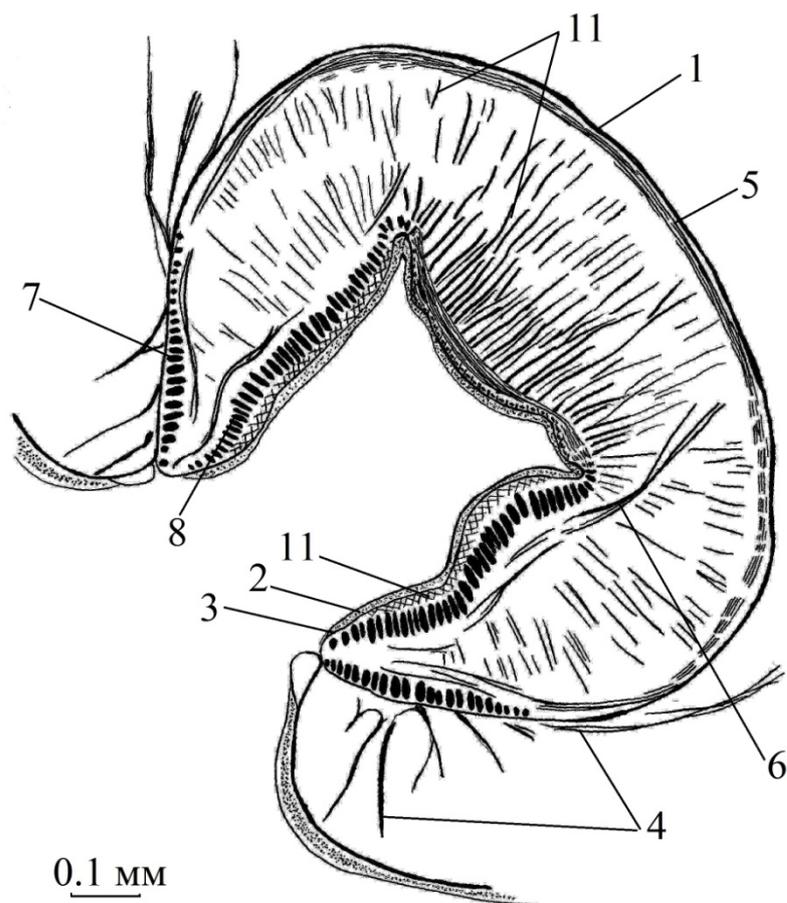


Рис. 1. Брюшная присоска *Paramphistomum cervi* на сагиттальном срезе в плоскости симметрии (ориг.)

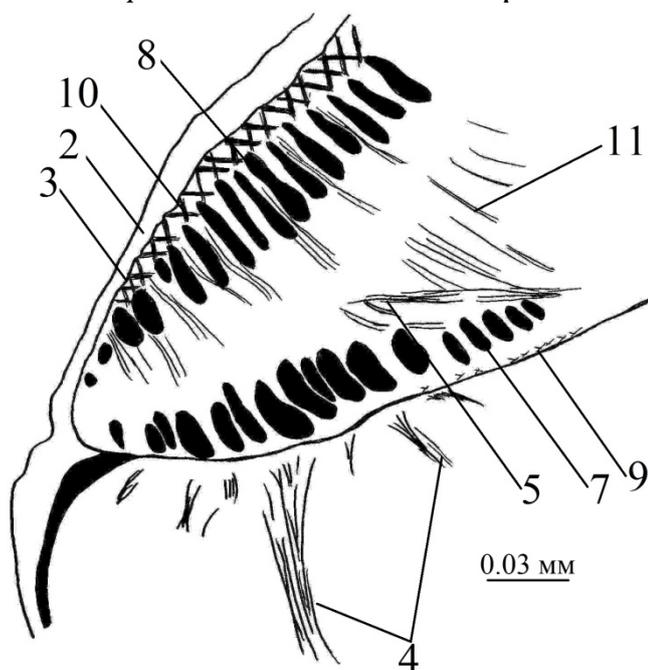


Рис. 2. Приусьевая часть брюшной присоски *Paramphistomum cervi* на сагиттальном срезе в плоскости симметрии (ориг.)

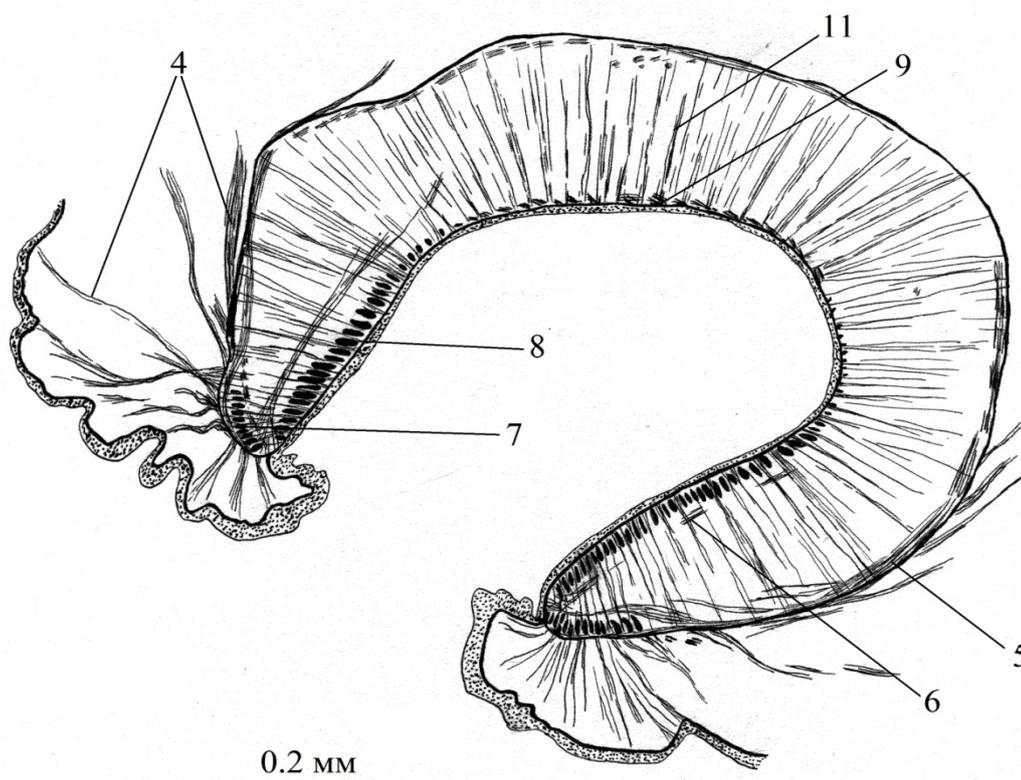


Рис. 3. Брюшная присоска *Calicophoron calicophorum* на сагиттальном срезе в плоскости симметрии (ориг.)

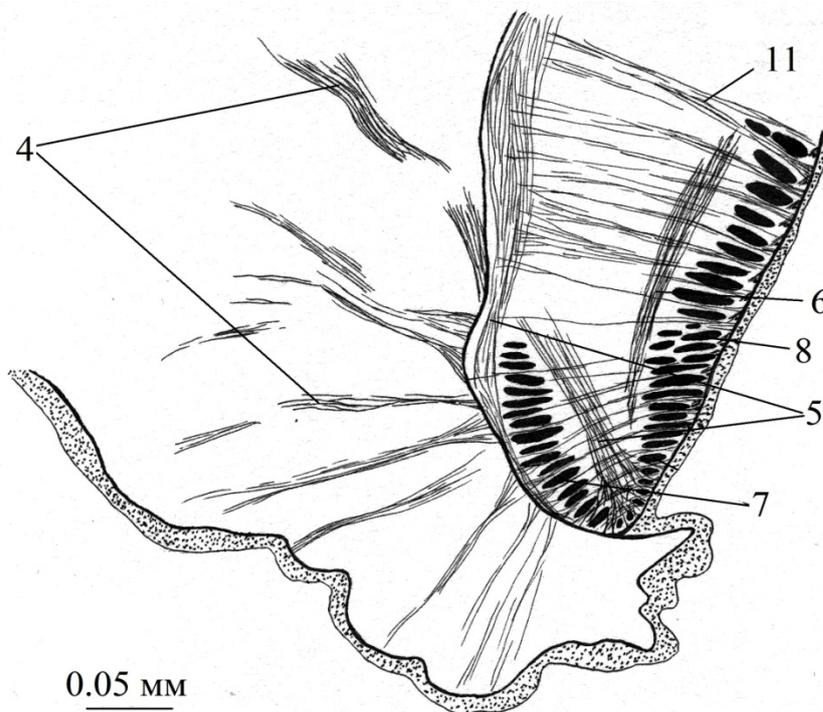


Рис. 4. Приустьевой участок брюшной присоски *Calicophoron calicophorum* на сагиттальном срезе в плоскости симметрии (ориг.)

Брюшная присоска *Stichorchis subtriquetrus* с субтерминальным устьем, диаметром, как и диаметр полости, 960–1008 (рис. 5). Полость более-менее цилиндрическая, длиной 744–792, свод полости немного выпуклый. Диаметр присоски 1632–1536, ее длина составляет 1440–1512. Наружный кольцевой слой представлен сфинктером из четырех-семи овальных пучков диаметром 16,8–28,0x11,2–16,8, расположенным в устье под

оболочкой присоски. Внутренний кольцевой проходит под всей оболочкой полости, состоит из пучков диаметром 22,4–51,6x11,2–22,4. В устье он образует сфинктер из пучков 98,0–84,0x11,2–8,4. На своде присоски кольцевые мышцы режутся довольно длинными отрезками, что связано с уплощенной формой верхней части свода полости.

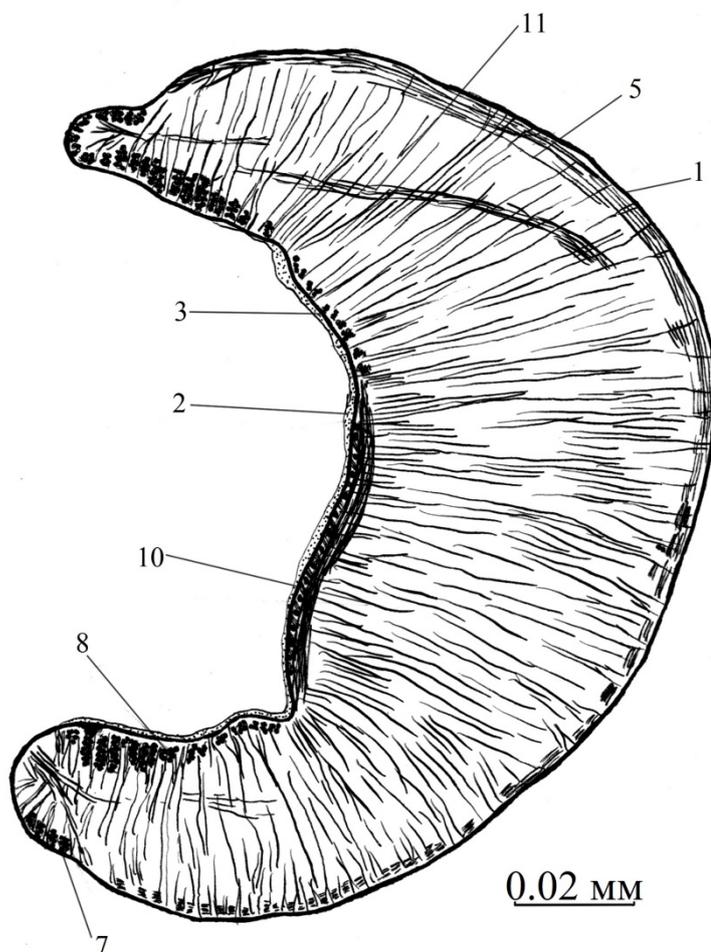


Рис. 5. Брюшная присоска *Stichorchis subtriquetrus*: сагиттальный срез в плоскости симметрии (ориг.)

Внутренний и наружный продольные слои располагаются аналогично таковым у *Paramphistomum cervi*. Толщина внутренних пучков 11,2–22,4, диаметр наружных 28–39,2x11,2–16,8. Под оболочкой полости присоски имеется слой диагональной мускулатуры из волокон толщиной 5,6–8,4, пересекающихся под прямым углом, отстоящих друг от друга на расстоянии 8,4–11,2. Вся толщу присоски занимают рыхло расположенные радиальные пучки, толщиной неразветвленных участков 5,6–12,5. В устье расстояние между ними 2–3 толщины пучка, в своде они

расположены плотнее, не более одной толщины. Терминальные конусы невелики, по высоте они не превышают толщину наружного продольного слоя, так как радиальный пучок распадается на волокна, подходя к продольным мышцам, площадь основания конуса 22,4–28,0.

Брюшная присоска *Diplodiscus mehrai* представляет собой большой диск (диаметром 528–620, длиной 250–340, диаметром полости 74–130, глубиной полости 156–200, диаметром устья 180–320), включающий в себя небольшую внутреннюю присоску (диаметром 110–120, глубиной

30–50) (рис. 6). Центральная часть купола сильно вогнута, глубина впадины варьирует от 50 до 110. В устье присоски берут начало наружные и внутренние продольные мышцы. Наружные продольные лежат под покровами присоски и в устье располагаются аналогично таковым у *Calicophoron calicophorum* (пристеночные и погруженные). Поднимаясь к куполу, они идут вдоль покровов присоски и спускаются к устью центрального диска, крепятся к его покровам. Толщина этих мышц на куполе 3,0–4,0, в устьях присоски и центрального диска 1,6–2,8. Внутренние продольные идут в толще присоски от ее устья до устья центрального диска, их толщина не превышает 2,8. Наружные кольцевые мышцы представлены двумя разновидностями. Первые те, что лежат в устье между наружными продольными, поднимаются почти на всю высоту полости присоски. В самом устье волокна распо-

лагаются плотно, диаметром 3,0–4,0x3,0–4,0. Поднимаясь к куполу, волокна приобретают овальную форму (5,0–3,0x2,0–2,5), отстоят друг от друга на расстоянии не более одного диаметра. Ближе к своду сильно мельчают до 1,6–2,8x1,6–2,8. Вторые лежат на наружной вогнутой стороне покровов купола присоски. Его волокна тонкие, диаметром 2,0–4,0x1,0–2,0, отстоят друг от друга на половину собственного диаметра. Под оболочкой полости присоски лежит слой внутренних кольцевых мышц. Он представлен мышечными элементами диаметром 5,0–3,0x3,0–4,0, отстоящими друг от друга на расстоянии не более одного диаметра. В центральном диске волокна округлой формы (1,0–2,8x1,0–2,8) отстоят друг от друга на расстоянии один-два диаметра. Радиальная мускулатура развита хорошо, толщина неразветвленных участков 3,0–4,0, в устье их толщина не более 2,0.

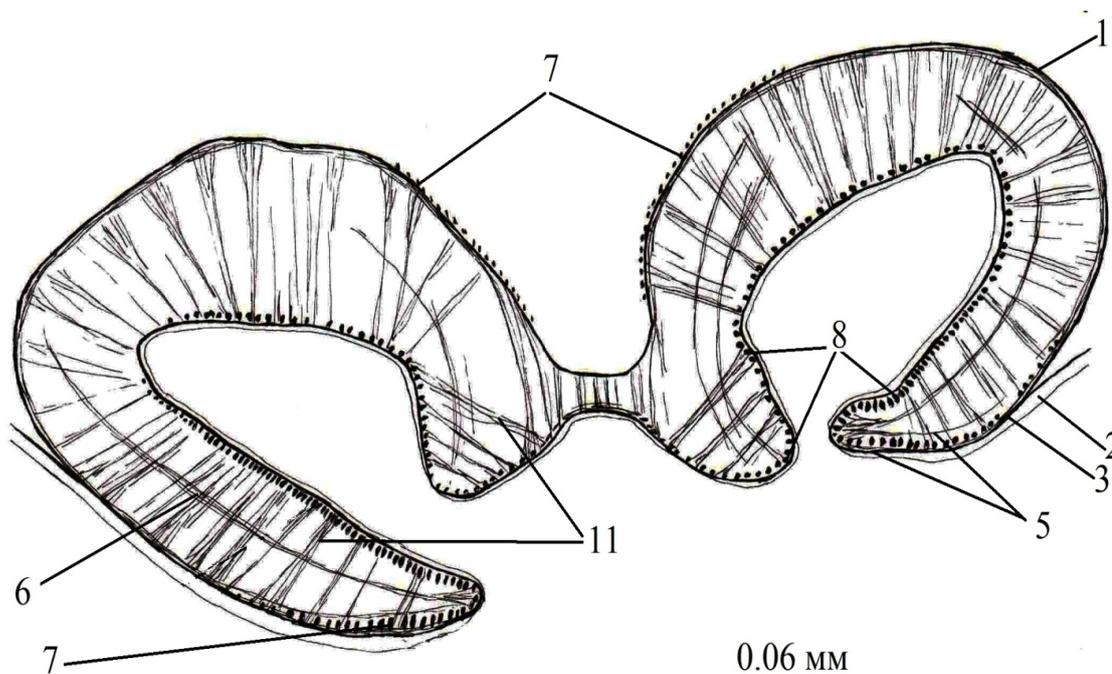


Рис. 6. Брюшная присоска *Diplodiscus mehrai* на сагиттальном срезе в плоскости симметрии (ориг.)

Брюшная присоска *Gastrodiscoides hominis* сферической формы диаметром 1728–1824, длиной 768–1584, с вентральным устьем (рис. 7). Полость присоски обширная, повторяет форму самой присоски. Глубина полости присоски равна 945–1128, диаметр устья составляет 336–912, диаметр полости – 912–1104. Мышечные слои аналогичны таковым у *Stichorchis subtriquetrus*. Под оболочкой полости присоски первый слой –

диагональный, представлен отдельными волокнами диаметром 5,6, которые отстоят друг от друга на расстоянии 16,8–28,0. Угол пересечения волокон прямой. Вглубь от диагонального слоя идет внутренний кольцевой. Его пучки овальной формы, диаметром 22,4–72,8x11,2–22,4. Самые мелкие в двух верхних третях присоски. Здесь расстояние между ними равно одному-двум диаметрам, в нижней трети оно меньше или равно

одному диаметру. Наружный кольцевой слой сосредоточен в приустьевой зоне присоски и образован плотно стоящими пучками овальной

формы диаметром 22,4–41,8x11,2–28,0. Дальние от устья – также самые мелкие.

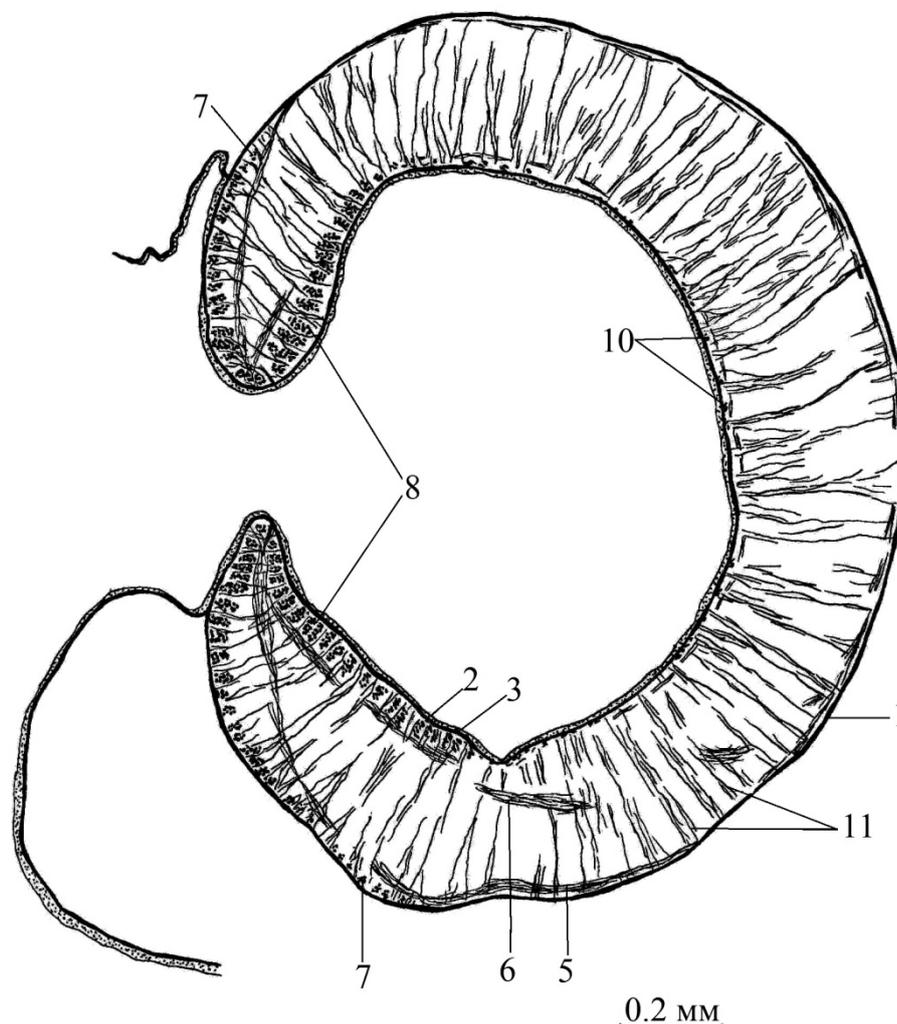


Рис. 7. Брюшная присоска *Gastrodiscoides hominis* на сагиттальном срезе в плоскости симметрии (ориг.).
А – общий вид присоски; Б – мускулатура приустьевой зоны под внутренними покровами присоски

Наружные продольные мышцы идут под наружной оболочкой присоски от вершины купола до наружных кольцевых мышц, а затем через толщу стенки присоски подходят к ее устью. Их диаметр 16,8–39,2x11,2–16,8, расстояние между ними 16,8–33,6. Внутренние продольные проходят вблизи внутренних кольцевых примерно до середины высоты полости присоски, затем сквозь толщу присоски направляются к верхней трети ее купола и крепятся к наружной оболочке. Диаметр этих мышц 39,2x16,8, отстоят друг от друга на 67,2–84,0. Радиальные мышцы многочисленны, толщина неразветвленных участков 5,6–22,4, на расстоянии друг от друга в 2–5 тол-

щины. Терминальные конусы не сильно выражены – у оболочки полости присоски толщина пучков в два раза превышает размеры присоски в самой обширной ее части и у наружной оболочки. Поднимаются конусы на одну треть высоты пучка.

Обсуждение

Приведенные выше описания брюшных присосок позволяют сделать некоторые обобщения. По форме почти все присоски более-менее шарообразные, с глубокой полостью, чаще всего повторяющей форму самой присоски. Такая полость позволяет захватывать большую поверх-

ность тканей хозяина и, соответственно, лучше удерживаться на субстрате. Только присоска *Diplodiscus mehrai* отличается дискообразной формой с сильно вогнутым куполом, полость основной присоски кольцевидная.

Расположение мышечных слоев в присосках всех исследованных видов схожее. К наиболее общим чертам строения можно отнести наличие радиальных мышц, наружных и внутренних продольных, наружных и внутренних кольцевых мышц. По расположению и количеству мышечных элементов кольцевых слоев устанавливают тип присоски для определения вида парамфистоматид. Так, Нэсмарк выделял следующие группы кольцевых мышц – вентральные и дорсальные, каждая из которых разделяется на внутренние и наружные (дорсо-наружные и дорсо-внутренние, а также вентрально-наружные и вентрально-внутренние), кроме того, наружные и дорсальные, и вентральные у некоторых видов разделяют на два участка «1» и «2» [2, 7]. Такие же группы мышц описывают авторы многих публикаций, связанных с определением парамфистоматид [4, 6]. На наш взгляд, нелогично разделять кольцевые мышцы на дорсальные и вентральные, так как они образуют один мышечный слой. Поэтому мы выделяем только наружный и внутренний слой.

Мощность кольцевых слоев различается количеством и размером мышечных элементов, а также их частотой расположения. Общая тенденция такова, что более развит внутренний кольцевой слой, он у всех видов доходит до свода присоски, а наружный кольцевой чаще всего поднимается примерно до одной трети высоты присоски. Действие кольцевого слоя особенно эффективно при цилиндрической форме полости, как у *Paramphistomum cervi*, *Stichorchis subtriquetrus* и *Calicophoron calicophorum*, обитающих в рубце. Именно в «цилиндрическом» участке стенки присоски и получают преимущественное развитие кольцевые мышцы. В устье присоски *Paramphistomum cervi* размещены самые мелкие пучки, что можно объяснить дефицитом объема. При толстой оболочке присоски, особенно в своде, работа наружного слоя эффек-

тивна только в приустьевой зоне, где покровы тоньше, здесь он и получает развитие. Диагональная мускулатура представлена у всех видов, кроме *Diplodiscus mehrai*, располагается под покровами полости присосок. Она обеспечивает большую подвижность покрова полости присоски, что способствует лучшему прилеганию к тканям хозяина. У видов, обитающих в условиях сильного изгибающего действия в толстом кишечнике, *Gastrodiscoides hominis* и *Diplodiscus mehrai* сформировались дополнительные приспособления, усиливающие действие присосок. У *Gastrodiscoides hominis* присоска относительно небольшая, радиальная мускулатура в ней развита несильно, и в сохранении локализации дополнительно участвует вентральное углубление. У *Diplodiscus mehrai* брюшная присоска обладает сильным присасывающим эффектом за счет двойной полости. Кроме того, на наружной поверхности вогнутой части купола располагаются наружные кольцевые мышцы, они увеличивают присасывательный эффект присоски. Для более детального описания механизма работы присоски мы провели нативные наблюдения за движением *Diplodiscus mehrai*. Для прикрепления к субстрату внутренняя присоска сильно выдвигается за пределы основной присоски благодаря сокращению кольцевых мышц, она «ощупывает почву» и захватывает ткань хозяина за счет сокращения внутренних кольцевых мышц устья внутренней присоски. Затем затягивает ее в просторную полость, и тогда устья основной присоски плотно обжимают большой участок ткани хозяина, образуя «сосочек».

Условные обозначения на рисунках: 1 – оболочка присоски; 2 – наружная пластинка тегумента; 3 – базальная пластинка; 4 – радиальные паренхимные мышцы брюшной присоски; 5 – наружные продольные мышцы; 6 – внутренние продольные мышцы; 7 – наружные кольцевые мышцы; 8 – внутренние кольцевые мышцы; 9 – наружные диагональные мышцы; 10 – внутренние диагональные мышцы; 11 – радиальные мышцы.

Библиографический список

1. Быховская-Павловская, И. Е. Органы прикрепления трематод и их функции [Текст] / И. Е. Быховская-Павловская // Труды зоологического института АН СССР, Зоопаразитология. – 1984. – № 3. – С. 76–89.
2. Величко, И. В. О парамфистоматидах жвачных в СССР [Текст] / И. В. Величко // Сборник работ по гельминтологии / ВИГИС. – М.: Колос, 1971. – С. 61–65.
3. Скрыбин, К. И. Трематоды животных и человека [Текст]. В 26 т. Т. 3. Подотряд Paramphistomatata / К. И. Скрыбин. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – 623 с.
4. Gupta, N. On two amphistomid parasites of the genera *Cotylophoron* Stiles et Goldberger, 1910 and *Calicophoron* Nasmark, 1937 from Chandigarh (India) /

N. Gupta & Neena. Gupta // Riv. Parasitol. – 1977. – V. 38. № 1. – P. 37–51.

5. Jones A., Bray R. A., Gibson D. I. Keys to the Trematoda. In 3 v. V. 2. Keys to the Trematoda. Volume 2 / Arlene Jones. – CABI Publishing and The Natural History Museum, 2005. – 745 p.

6. Pacenovsky J. A morphologic study of the acetabulum of genus *Liorchis* Velichko, 1966, (Trematoda: Paramphistomatidae Fiscoeder, 1901) / J. Pacenovsky, Krupicer I. // Helmintologia. – 1979. – № 16. – P. 271–277.

7. Nasmark, K. Revision of the trematode family Paramphistomatidae / K. Nasmark // Zoologiska Bidrag fran Uppsala / Uppsala universitet/ – Uppsala, 1937. – V. 16. – P. 301–565.

8. Sven Nikander. Notable seasonal variation observed in the morphology of the reindeer rumen fluke (*Paramphistomum leydeni*) in Finland / Sven Nikander & Seppo Saari // Rangifer / 2007. – V. 27. № 1. – P. – 47–57.