

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 576.895.122

МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА *Aspidogaster limacoides* (Trematoda, Aspidogastridae)

© 2024 г. И. В. Ястребова^{a,*}, М. В. Ястребов^{a,b,**}

^aЯрославский государственный университет им. П.Г. Демидова, Ярославль, Россия

^bИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: yarina.3112@yandex.ru

**e-mail: mvvy@uniyar.ac.ru

Поступила в редакцию 11.11.2023 г.

После доработки 03.04.2024 г.

Принята к публикации 13.05.2024 г.

Описаны мускулатура тела, глотки и прикрепительного диска *Aspidogaster limacoides*. В покровах расположено три слоя мышц: кольцевой, продольный и диагональный. Подвижность ротовой воронки обеспечивается не только мускулатурой покровов и радиальной мускулатурой, но и многочисленными хордальными мышцами, ориентированными как в продольном, так и в поперечном направлениях. Мускулатура глотки включает, помимо радиальных мышц, наружные продольные, наружные кольцевые, формирующие передний сфинктер, и внутренние кольцевые. Ячеистое строение вентрального диска ограничивает разнообразие его мускулатуры: в септах отсутствуют хордальные мышцы и сфинктеры. Большой размер диска обуславливает три особенности архитектуры паренхимной мускулатуры, а именно наличие в паренхиме двух мышечных перегородок, расположение дорсо-вентральной мускулатуры латеро-вентрально от перегородок и значительное развитие висцеро-моторных мышц.

Ключевые слова: Trematoda, *Aspidogaster limacoides*, мышечная система

DOI: 10.31857/S0320965224060022, EDN: WYXTTY

ВВЕДЕНИЕ

Мариты трематод сохраняют локализацию в органах позвоночных множеством способов, используя в разных пропорциях прикрепление и передвижение. Этому способствует большое разнообразие органов прикрепления, их топографии, а также размеров и формы тела (Ошмарин, 1960; Быховская-Павловская, 1983). Внешнее строение трематод во многом определяет архитектуру их мускулатуры и функциональную нагрузку различных групп мышц. Поэтому изучение мышечной системы марит позволяет многое узнать об особенностях освоения среды разными таксонами трематод. Среди таксонов, представители которого имеют характерный, легко узнаваемый габитус, значительный интерес представляет подкласс Aspidogastrea. Среди его отличительных черт выделяются крупный вентральный диск поперечного строения и наличие у многих видов

ротовой воронки вместо типичной для трематод ротовой присоски. К сожалению, на сегодняшний день сведения об архитектонике мускулатуры Aspidogastrea неполны (Скрябин, 1952; Rohde, 1973; Bakker, Diegenbach, 1974). Основная причина неполноты — описание отдельных компонентов мышечной системы без попыток оценить ее в целом.

Цель данного исследования — изучить мускулатуру тела, глотки и вентрального диска одного из представителей подкласса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом послужили трематоды *Aspidogaster limacoides* Diesing, 1835 из кишечника язя (*Leuciscus idus* L., 1758), добытого в р. Улейма (Ярославская обл.). Для изучения взяты половозрелые экземпляры от одной особи хозяина, фиксированные 75%-ным этанолом. Тотальные препараты пяти

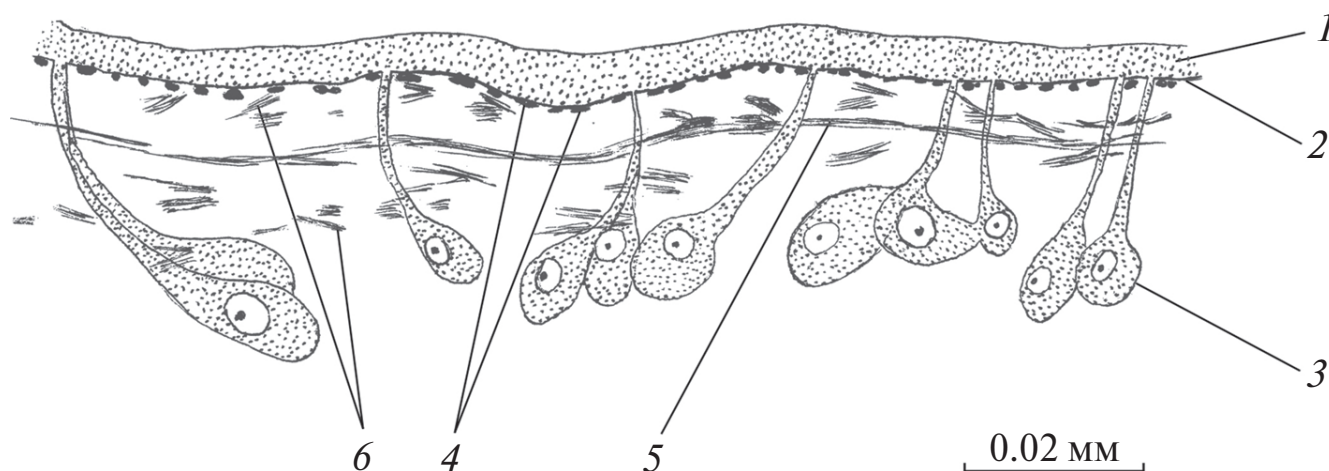


Рис. 1. Покровы спинной стороны тела *A. limacoides* на срединном сагиттальном срезе. 1 — наружная пластинка тегумента, 2 — базальная пластинка, 3 — цитон тегумента, 4 — кольцевые мышцы, 5 — продольные мышцы, 6 — диагональные мышцы.

экземпляров гельминтов окрашены уксуснокислым кармином. Анатомия марит изучена под световым микроскопом Axioscop 40L (Carl Zeiss, Германия) по полным сериям парафиновых срезов толщиной 7 мкм, изготовленных по стандартной методике и окрашенных методом Маллори: две серии срезов во фронтальной проекции, три серии — в сагиттальной и четыре — в поперечной. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4 (завод “Прогресс”, СССР), промеры — с использованием программы анализа изображений AxioVision v. 4.8.2 (Carl Zeiss, Германия). При измерении диаметров волокон в мышечных слоях первый диаметр (вертикальный) перпендикулярен базальной пластинке, вдоль которой идет волокно, второй (горизонтальный) параллелен ей. Если первый диаметр больше второго, форма поперечного сечения мышечного элемента именуется овальной, если наоборот — поперечно-овальной, при равенстве диаметров — округлой. Расстояние между соседними мышцами слоя приводится в относительных величинах — в их горизонтальных диаметрах. По вертикальным диаметрам оценивается толщина слоя. Для мышечных элементов, расположенных неперпендикулярно плоскости среза, указана толщина, измеренная в одной плоскости.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Aspidogaster limacoides — гельминты размером $2.6\text{--}2.9 \times 1.3\text{--}1.9$ мм. Форма тела близкая к ромбовидной, с закругленными концами. На переднем конце тела находится терминальная ротовая воронка. Спинная сторона тела выпуклая. Две трети брюшной стороны занимает вентральный диск, состоящий из неглубоких ячеек. У изученных экземпляров тридцать сравнительно мелких овальных ячеек образуют кольцо по периметру диска.

Внутри кольца расположены два продольных ряда поперечно ориентированных прямоугольных ячеек со сглаженными углами, по тринадцать в каждом ряду. Ширина ячеек в рядах, максимальная в центральной части диска, постепенно убывает к его переднему и заднему концам. Септы между соседними ячейками выглядят как невысокие гребни, сужающиеся от основания к вершине, и любая септа является частью стенки граничащих ячеек.

Покровы гельминта не вооружены. Толщина наружной пластинки тегумента на уровне вентрального диска и впереди него составляет $5\text{--}9.6$, позади него — $4\text{--}4.9$ мкм. Толщина базальной пластинки $1\text{--}2.1$ мкм. Цитоны тегумента грушевидные, с крупным ядром и зернистой цитоплазмой, расположены под мускулатурой покровов группами или одиночно (рис. 1). Мускулатура покровов представлена кольцевым, продольным и диагональным слоями мышц. Кольцевой слой состоит из одного ряда поперечно-овальных мышечных волокон диаметром $1\text{--}1.7 \times 1.9\text{--}2.6$ мкм. Указанные вариации сохраняются везде, кроме покровов ротовой воронки, где сечение мышечных волокон овальное, реже округлое, а диаметр составляет 2.8×1 в ее передней половине и $4.3\text{--}6.9 \times 2.2\text{--}4.4$ мкм — в задней (рис. 2). Расстояние между соседними мышечными волокнами впереди прикрепительного диска обычно не более их максимального диаметра, а на уровне диска и позади него может достигать двух диаметров. Продольный слой на уровне ротовой воронки состоит из овальных в сечении мышц. Их диаметр в покровах воронки $3.9\text{--}5.5 \times 1.7\text{--}3.4$, в полости воронки — $2.2\text{--}3.9 \times 1.5\text{--}2.6$ мкм. Позади данного участка тела форма сечения мышечных волокон варьирует от овальной до поперечно-овальной при диаметре $1.8\text{--}4.9 \times 2.4\text{--}4.2$ мкм. Расстояние между соседними мышцами не превышает двух диаметров. Диагональные мышцы толщиной

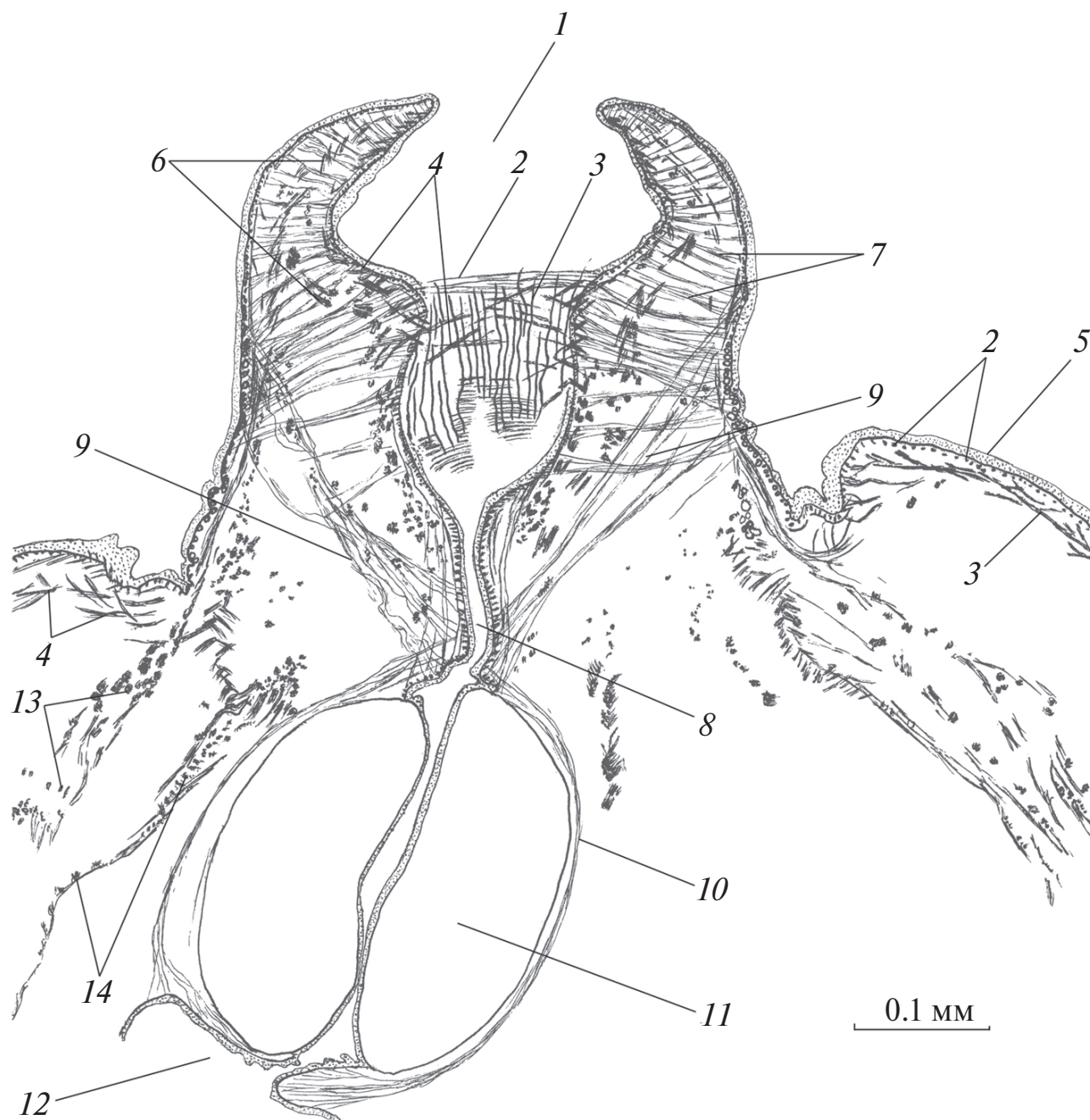


Рис. 2. Мускулатура переднего конца тела *A. limacoides* на фронтальном срезе. 1 – полость ротовой воронки, 2 – кольцевые мышцы покровов, 3 – продольные мышцы покровов, 4 – диагональные мышцы покровов, 5 – наружная пластинка тегумента, 6 – хордальные мышцы ротовой воронки, 7 – радиальные мышцы ротовой воронки, 8 – предглотка, 9 – дилататоры предглотки, 10 – протракторы глотки, 11 – глотка, 12 – пищевод, 13 – медиальная мышечная перегородка, 14 – вентральная мышечная перегородка.

2.1–4.2 мкм пересекаются под тупым углом. Позади ротовой воронки они расположены рыхло, и продольная мускулатура покровов фактически вплетена в диагональную. Расстояние между соседними диагональными мышцами может превосходить их толщину в 4–5 раз.

Паренхимная мускулатура хорошо развита. Сразу позади ротовой воронки продольный и диагональный слои мышц, не меняя взаимного

расположения, дают дериваты в виде двух мышечных перегородок – медиальной и вентральной, которые иногда называют горизонтальными (Скрябин, 1952) (рис. 2, рис. 3). Каждая перегородка представлена обоими названными слоями, в которых толщина мышечных элементов соответствует таковой в покровах. Добавим, что диагональные мышцы в перегородках приобретают почти точное поперечное направление.

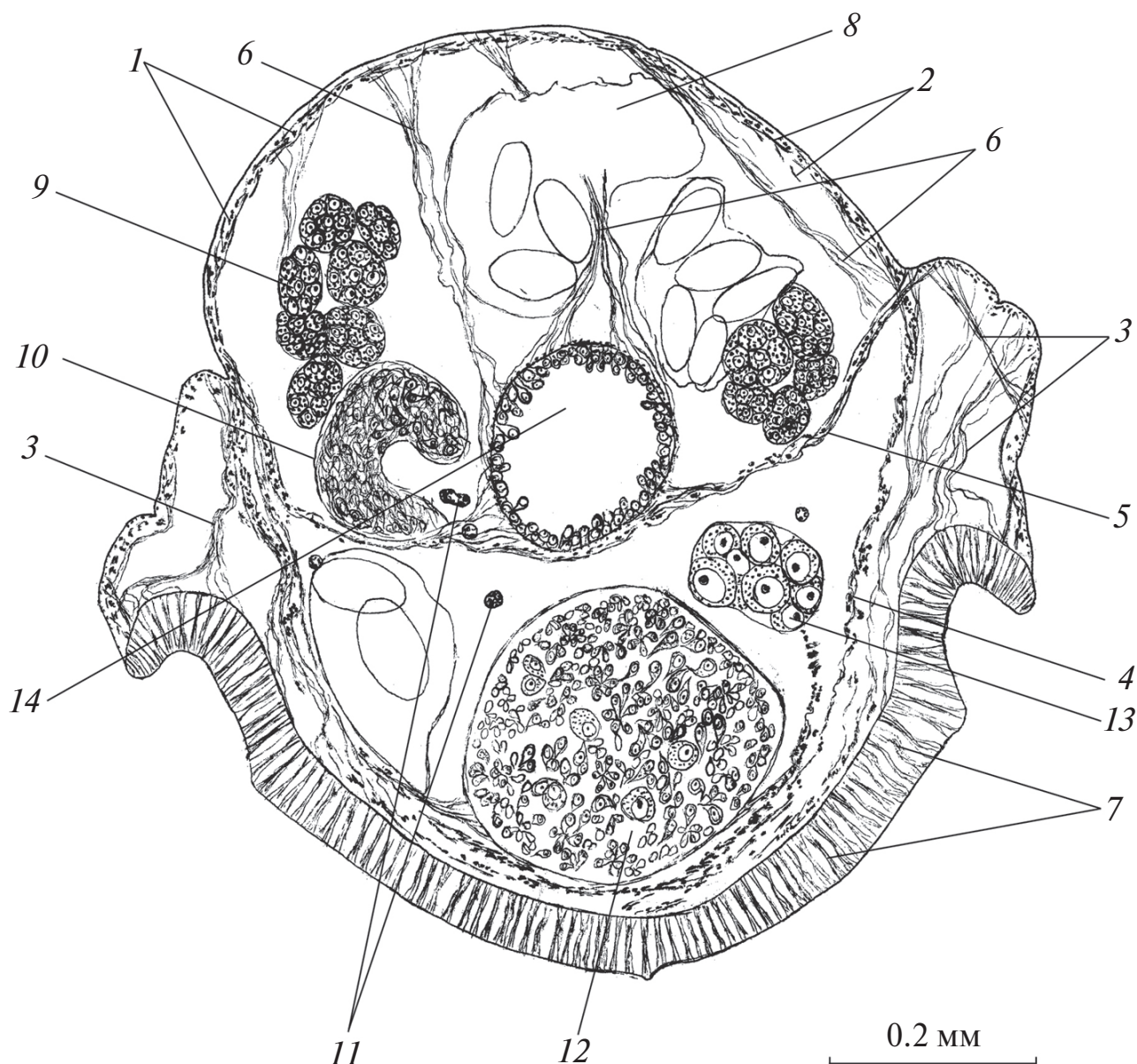


Рис. 3. Мускулатура *A. limacoides* на поперечном срезе через среднюю часть тела. 1 — продольные мышцы покровов, 2 — диагональные мышцы покровов, 3 — дорсо-вентральные мышцы, 4 — вентральная мышечная перегородка, 5 — медиальная мышечная перегородка, 6 — висцеро-моторные мышцы, 7 — радиальные мышцы вентрального диска, 8 — матка, 9 — желточник, 10 — семенной пузырек, 11 — семяпровод, 12 — семенник, 13 — яичник, 14 — кишечник.

В центральной части вентральной перегородки продольные мышцы разрежены, расстояние между ними превосходит их диаметр в 3–5 раз. Боковые края обеих мышечных перегородок находятся на границе спинной и боковых сторон тела. В этом месте, как показывают поперечные срезы тела, покровы изученных особей слегка вогнуты. Медиальная мышечная перегородка расположена сразу под кишечником, вентральная — в узком пространстве между прикрепительным диском и гонадами. Таким образом, над медиальной перегородкой находятся пищеварительный тракт, желточники, большая часть матки и мужских половых протоков, а между перегородками — гонады,

желточный резервуар и начальные участки половых протоков. Задние границы перегородок неотчетливы и расположены на уровне экскреторного пузыря, немного не доходя до заднего конца тела.

Висцеро-моторные мышцы толщиной 1.9–3.8 мкм имеют весьма разнообразные направления и точки крепления. Они соединяют покровы на спинной стороне тела с маткой, кишечником, желточниками и медиальной мышечной перегородкой, разные участки матки — друг с другом, кишечник — с маткой и яичником, яичник — с семенником, экскреторный пузырь — с покровами на боковых сторонах тела. Помимо этого,

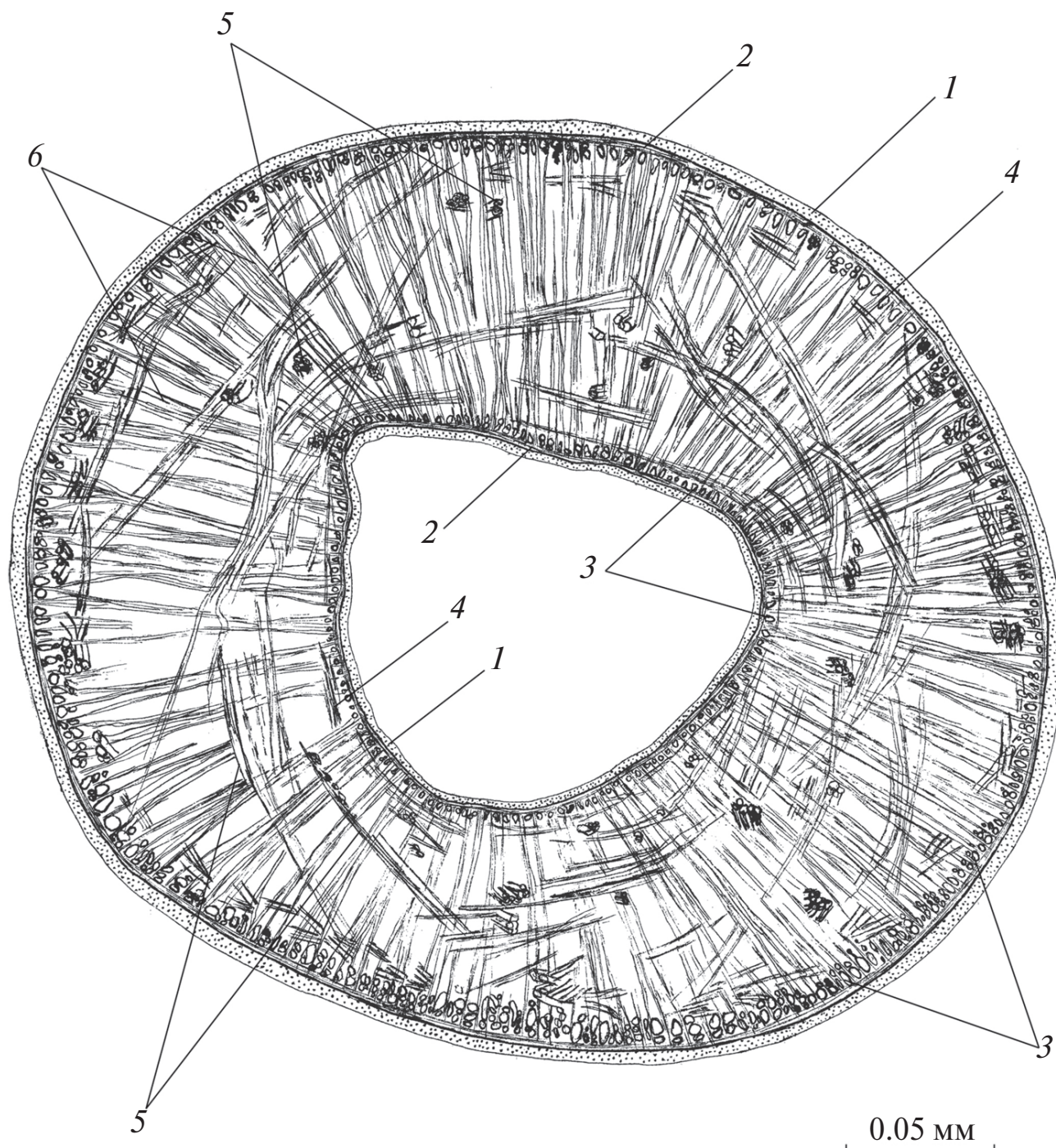


Рис. 4. Мускулатура ротовой воронки *A. limacoides* на поперечном срезе тела. 1 — наружная пластинка тегумента, 2 — кольцевые мышцы покровов, 3 — продольные мышцы покровов, 4 — диагональные мышцы покровов, 5 — хордальные мышцы, 6 — радиальные мышцы.

с функциональной точки зрения, к висцеро-моторным можно отнести многие мышцы обеих перегородок, как продольные, так и диагональные, чьи ответвления крепятся к разным внутренним органам.

Дорсо-вентральные мышцы толщиной 1.3–4.5 мкм, с терминальными конусами на обоих концах. Они обнаружены на латеральных

участках тела от уровня глотки до заднего конца (рис. 3). На уровне вентрального диска часть из них соединяет покровы на боковых сторонах тела с оболочкой диска, и их вентральные окончания наклонены к плоскости симметрии тела. Другая часть соединяет два участка покровов на боковой стороне тела. Дорсальные окончания многих мышц крепятся в районе отхождения мышечных

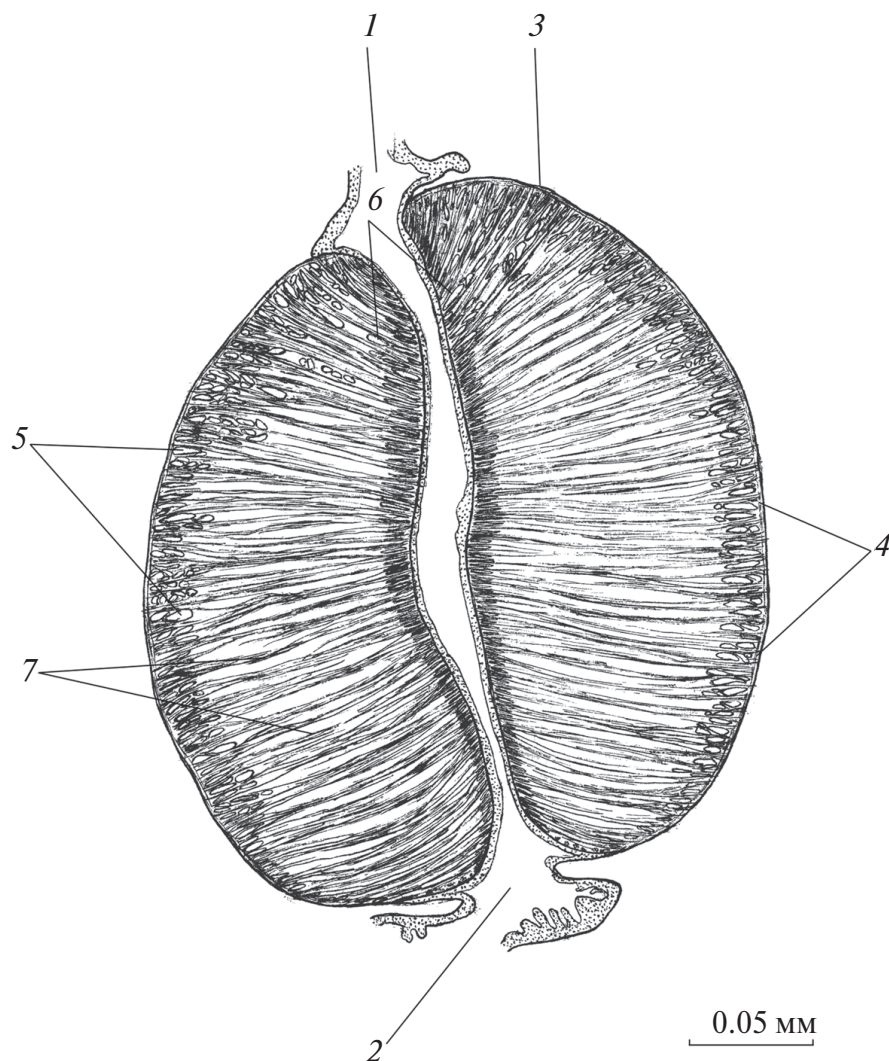


Рис. 5. Мускулатура глотки *A. limacoides* на срединном фронтальном срезе. 1 — предглотка, 2 — пищевод, 3 — оболочка глотки, 4 — наружные продольные мышцы, 5 — наружные кольцевые мышцы, 6 — внутренние кольцевые мышцы, 7 — радиальные мышцы.

перегородок от покровов тела. От заднего края диска обсуждаемые мышцы отходят как в строго дорсо-вентральном направлении, так и с отчетливым наклоном назад.

Еще одну группу паренхимных мышц толщиной 1.3–1.9 мкм назовем условно межъячейковыми. Они короткие, поскольку соединяют соседние ячейки вентрального диска, проходя от вершины к вершине в продольном направлении. Эти мышцы отмечены только на сагиттальных срезах. Какие-либо закономерности их пространственного распределения обнаружить не удалось.

Многочисленные радиальные мышцы ротовой воронки в районе устья тоньше 1 мкм, а позади него утолщаются до 2.2–4 мкм. Их наружные концы крепятся к базальной пластинке покровов на поверхности тела, внутренние — к базальной пластинке покровов в полости воронки. В толще стенки ротовой воронки находится множество

хордальных мышц толщиной 3.9–9.7 мкм. Большинство из них расположено в плоскостях, близких к плоскостям поперечного сечения тела (рис. 4). Каждая из этих мышц соединяет два участка покровов на поверхности воронки. Не столь многочисленные хордальные мышцы имеют преимущественно продольное направление (рис. 2). Их передние концы крепятся к покровам тела в устье ротовой воронки, задние концы — к покровам на поверхности воронки, либо к покровам в ее полости, но в обоих случаях в ее задней части. Дилататоры предглотки толщиной 3.2–4.9 мкм крепятся задними концами к ее задней части, передними — к покровам тела на уровне основания ротовой воронки. Протракторы глотки такой же толщины, с терминальными конусами на обоих концах проходят вдоль глотки, соединяя задний конец предглотки с передним концом кишечника (рис. 2).

Длина, ширина и толщина глотки, измеренные на срезах, составляют $0.29\text{--}0.31 \times 0.26\text{--}0.28 \times 0.27\text{--}0.29$ мм. Полость в виде узкой дорсо-вентральной щели (рис. 5). Радиальные мышцы глотки толщиной $2\text{--}3.5$ мкм, с маленькими терминальными конусами на наружных концах. Периферическая мускулатура органа представлена тремя группами мышц. Под оболочкой глотки находится тонкий наружный продольный слой из округлых в сечении волокон диаметром не более 1.9 мкм. Изнутри к нему прилегает многоярусный слой овальных в сечении наружных кольцевых мышц. Их максимальный диаметр составляет $24.3\text{--}48.5 \times 4.6\text{--}6.5$ мкм, минимальный — $3.9\text{--}11.6 \times 1.9\text{--}3.9$ мкм. Слой имеет минимальную толщину у заднего конца глотки. В устье органа наружные кольцевые мышцы, напротив, заполняют толщу его стенки, образуя отчетливый передний сфинктер. Внутренний кольцевой слой более тонкий, из одного правильного ряда овальных в сечении мышечных волокон. Их вертикальный диаметр постепенно убывает в направлении спереди назад и составляет $19.4\text{--}24.2 \times 1.9\text{--}2.9$ мкм у переднего конца глотки и $9.7\text{--}14.6 \times 1.9\text{--}2.9$ мкм — у заднего.

В вентральном диске наиболее многочисленны радиальные мышцы толщиной $1.1\text{--}3.9$ мкм, с маленькими терминальными конусами на обоих концах, соединяющие покровы в полости каждой ячейки с оболочкой диска, а также боковые стороны септ друг с другом (рис. 6). Максимальную и минимальную толщину имеют мышцы, соединяющие стороны любой септы: первые расположены в ее основании, вторые, не имеющие терминальных конусов, — у вершины. Расстояния между радиальными мышцами в куполах ячеек определяются в основном диаметрами расположенных между ними эллипсоидных клеток. Длинные оси клеток обычно параллельны радиальным мышцам, а короткие составляют $6.7\text{--}16.3$ мкм. Над каждой септой дорсальные концы радиальных мышц соседних ячеек направлены навстречу друг другу. С маргинальными органами данная группа мышц не соединяется. На фронтальных срезах тела каждый маргинальный орган вписан в треугольники из радиальных мышц. Немногочисленные мышечные волокна, которые мы условно назовем длинными мышцами диска, хорошо различимы только на фронтальных срезах тела. Их основное направление — продольное, и они расположены между ячейками диска. Каждое мышечное волокно соединяет две ячейки, прикрепляясь концами к базальной пластинке в покровах их полостей. Соединяемые ячейки — не соседние, а отделенные друг от друга одной-двумя ячейками того ряда, к которому они относятся. Толщина данных мышц варьирует в тех же пределах, что и толщина радиальных.

Под оболочкой диска последовательно располагаются два слоя периферической мускулатуры — поперечный и наружный продольный, а под покровами в полостях ячеек — внутренний продольный, внутренний кольцевой и внутренний поперечный. Подчеркнем, что направление внутреннего кольцевого слоя описывается относительно оси симметрии ячейки, а направление прочих слоев — относительно перпендикулярной ей оси симметрии тела. Внутренний продольный слой проходит, не прерываясь, от вершины септы, ограничивающей ячейку спереди, до вершины септы, ограничивающей ее сзади. Внутренний кольцевой слой расположен на участке от устья ячейки до вершины ее полости. Внутренний поперечный слой, как и внутренний кольцевой, находится под внутренним продольным, но наблюдается лишь на вершине полости ячейки, откуда спускается к вершинам септ, ограничивающих ячейку с боков. В латеральных септах внутренние поперечные мышцы расположены ближе к покровам, чем внутренние кольцевые. Диаметры мышц в первых трех слоях составляют $2.6\text{--}3.2 \times 2.6\text{--}3.2$, $1\text{--}2.9 \times 1.9\text{--}2.9$, $0.8\text{--}1 \times 1.4\text{--}1.9$ мкм соответственно, а во внутреннем кольцевом и внутреннем поперечном — $1\text{--}1.4 \times 2\text{--}2.7$ мкм. Во всех слоях форма сечения мышечных волокон варьирует от овальной до поперечно-овальной, расстояние между ними может иногда превышать два собственных диаметра. Каждая септа содержит срединные продольные мышцы, которые соединяют ее вершину с куполом вентрального диска и представлены как отдельными волокнами, так и мышечными пучками, удаленными друг от друга на расстояние до 6.3 мкм. Диаметр пучков варьирует в пределах $4.9\text{--}27.1 \times 2.5\text{--}9.8$ мкм.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В покровах *Aspidogaster limacoides* обнаружены слои мышц, типичные для представителей класса Trematoda как на стадии мариты, так и на личиночных стадиях (Mair et al., 2000; Stewart et al., 2003; Krupenko, 2014; Petrov, Podvyaznaya, 2016). Региональные различия в степени развития периферической мускулатуры, характерные для трематод с дифференцированным телом (Oshmarin, 1958), отсутствуют.

Вентральный диск — характерная черта строения Aspidogastrea. Однако неизвестно, насколько вариабельна архитектура его мускулатуры в пределах подкласса. В приведенном у Скрябина (1952) описании вентрального диска *Macraspis elegans* Olsson, 1869 (Multicalycidae) не отмечены срединные продольные и длинные мышцы диска, обе группы поперечных мышц описаны как кольцевые, прочие группы совпадают с имеющимися у объекта настоящего исследования. У *Aspidogaster conchicola* Bear, 1826 также

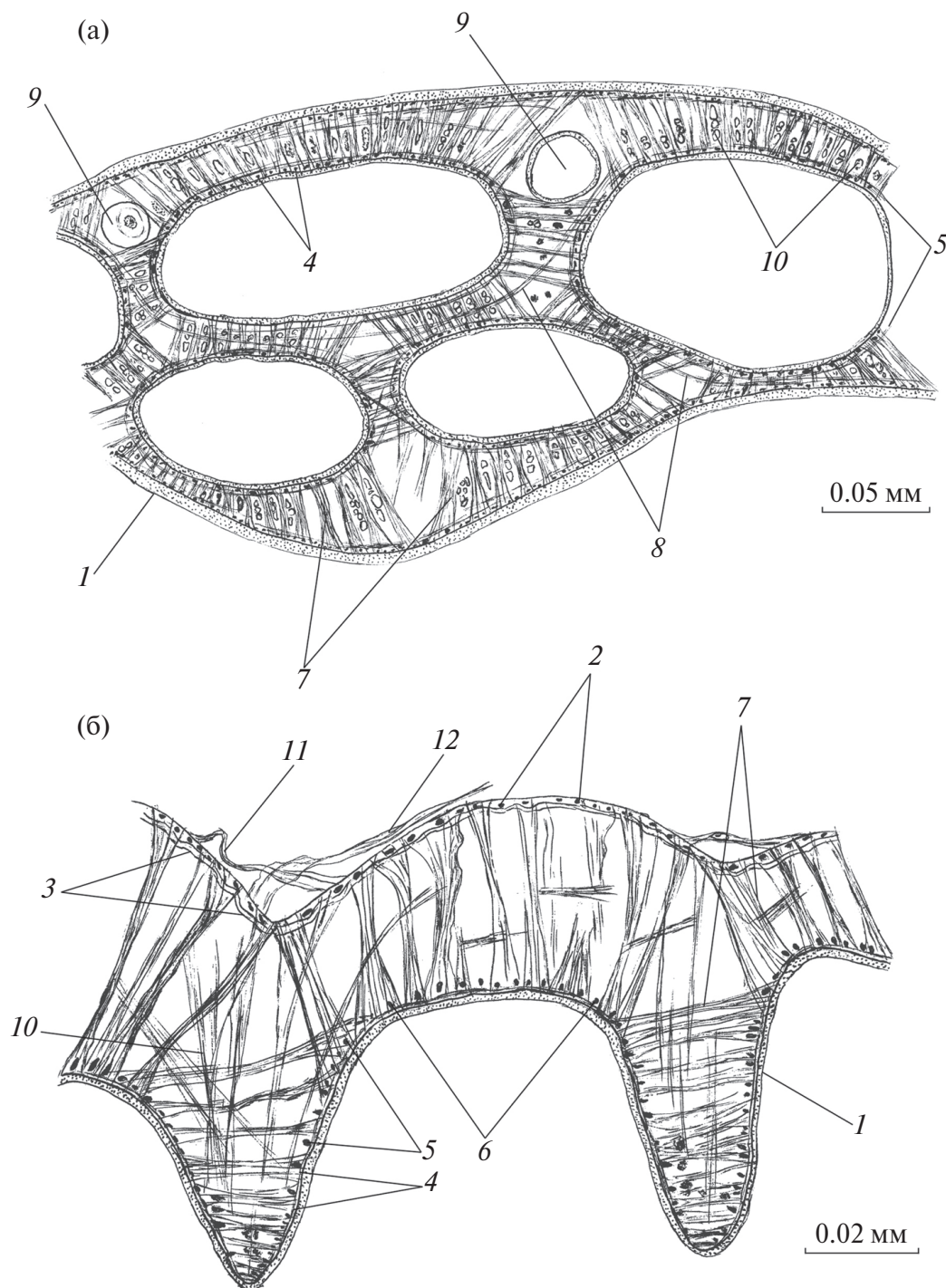


Рис. 6. Мускулатура задней части вентрального диска *A. limacoides* на фронтальном (а) и сагиттальном (б) срезах тела. 1 – наружная пластинка тегумента, 2 – наружные поперечные мышцы, 3 – наружные продольные мышцы, 4 – внутренние продольные мышцы, 5 – внутренние кольцевые мышцы, 6 – внутренние поперечные мышцы, 7 – радиальные мышцы, 8 – длинные мышцы диска, 9 – маргинальный орган, 10 – срединные продольные мышцы, 11 – межъячейковая мышца, 12 – окончание дорсо-вентральной мышцы.

отсутствуют срединные продольные и длинные мышцы диска, но общее число мышечных групп больше, чем у *A. limacoides* (Bakker, Diegenbach, 1974). К сожалению, авторы последней цитированной работы не описывают ход мышечных волокон в диске, а просто нумеруют группы на

графических схемах. Анализ схем показывает, что группы 1–3 представлены радиальными мышцами, расположенными в разных плоскостях. С морфологических позиций, такое разделение ошибочно. В присосках и глотках трематод радиальные мышцы всегда ориентированы

неодинаково относительно концов, сторон и плоскости симметрии тела (в передне-заднем, латеро-латеральном и дорсо-вентральном направлениях, а также во множестве промежуточных), но по этому признаку их не делят на группы. Разные радиальные мышцы одного органа могут даже нести разную функциональную нагрузку. Например, плотки трематод нередко имеют щелевидную полость. Сокращение радиальных мышц, связанных с узкими сторонами щели, уменьшает ее просвет, сокращение прочих — увеличивает, однако те и другие сохраняют общее название.

В брюшных присосках трематод из разных отрядов мы не находили раньше более семи мышечных групп, причем семь групп — лишь дважды, за счет редко встречающихся в этом органе диагональных и параболических мышц. Для брюшной присоски наиболее характерны радиальные и по две группы кольцевых и продольных мышц (Ястребов, Ястребова, 2014). Наличие в вентральном диске *A. limacoides* восьми мышечных групп связано отчасти с его большой площадью и вытянутостью ячеек в поперечном направлении, которые обуславливают формирование поперечной мускулатуры, отчасти — с полимерным строением, приводящим к появлению длинных мышц диска. По-видимому, полимерное строение диска накладывает также некоторые ограничения на разнообразие его мускулатуры. Например, показательно, что у *A. limacoides* внутренняя кольцевая мускулатура не формирует сфинктеров в устьях ячеек диска, и присасывание к субстрату едва ли сочетается с его обжиманием. Отсутствие сфинктеров, по-видимому, связано с тем, что стенки периферических ячеек образованы по большей части септами диска, а прочих ячеек — исключительно септами. Септа служит стенкой двух граничащих ячеек. В ней расположены два слоя внутренней кольцевой мускулатуры, которые функционально относятся к разным ячейкам диска и являются антагонистами. Поэтому сжатие устья одной ячейки автоматически приведет к растяжению устья соседней и наоборот. Принадлежность любой септы разным ячейкам, на наш взгляд, также может быть причиной отсутствия в диске хордальной мускулатуры. Предположительно, внутренняя продольная и внутренняя поперечная мускулатура диска регулирует глубину полости ячеек, внутренняя кольцевая — диаметр ячейки, а радиальная создает присасывательный эффект при контакте с субстратом. Значения названных параметров могут заметно меняться у неприкрепленных ячеек, но в ходе присасывания должны быть, по логике вещей, довольно постоянны. Функциональная нагрузка длинных мышц диска нам неясна.

Септирование прикрепительных структур встречается у паразитических плоских червей нечасто. Моностомные трематоды семейств

Pronocephalidae и Mesometridae присасываются к субстрату всем телом, вогнутым с брюшной стороны. У некоторых представителей этих семейств на брюшной стороне тела есть поперечная мышечная перегородка, делящая полость присасывания на две части (Ошмарин, Егорова, 1978; Ошмарин, Жарикова, 1984). В брюшных присосках многих видов трематод сем. Diplodiscidae расположен центральный присасывательный диск, стенка которого по сути септа, делящая полость органа на две части (Nasmark, 1937). На срединных сагиттальных срезах тела архитектура радиальной мускулатуры центрального диска почти в точности соответствует таковой в ячейке диска *A. limacoides*. Септирование характерно также для ботридий цестод отр. Tetraphyllidea (Дубинина, 1980). Подобно прикрепительным дискам *Aspidogastrea*, ботридии весьма разнообразны морфологически. Сканирующая электронная микроскопия показывает в разных семействах и родах много вариантов числа, взаимного расположения, формы и относительных размеров септ и ячеек ботридий (Campbell, 1975; Butler, 1987; Ruhnke et al., 2000; Ivanov, Brooks, 2002; Healy, 2006; Caira, Jensen, 2009; Tan et al., 2009). Помимо этого, септированные прикрепительные диски обычны у моногеней семейств Capsalidae и Monocotylidae, а за пределами типа Plathelminthes — у сухопутных челюстных пиявок сем. Haemadipsidae (Быховский, 1957; Nachtigall, 1974; Wittington, Kearn, 1991; Chisholm, Wittington, 1998). Для перечисленных органов пока не сделаны детальные описания пространственного распределения мускулатуры, пригодные для сравнительного анализа и для выяснения функциональной нагрузки разных групп мышц. Тем не менее, конвергентное формирование септированных органов позволяет предположить наличие конвергенций и в архитектонике их мускулатуры, как было показано на примере других структур (Yastrebov et al., 2020).

С наличием вентрального диска, занимающего большую часть брюшной стороны тела, скоррелированы по меньшей мере три особенности архитектоники мускулатуры *A. limacoides*. Первая из них — наличие мышечных перегородок. Ряд источников указывает на наличие единственной перегородки, делящей тело червя на дорсальную и вентральную части (Скрябин, 1952; Rohde, 1972). В случае *A. limacoides* термин “перегородка”, на наш взгляд, не совсем точен. Каждая из описанных выше перегородок заметно выгнута вентрально и имеет форму гамака. В совокупности с покровами спинной стороны тела перегородки формируют не плоские, а мешковидные структуры, снаружи от которых находятся довольно обширные латеральные части тела. Причиной формирования подобных “мускульных мешков” является предполагаемая малоподвижность взрослых червей, которые сохраняют

локализацию в основном за счет работы вентрального диска, то есть не столько передвижением, сколько прикреплением. Большая площадь и массивность диска ограничивают способность гельминта изменять форму тела. Однако у животных с гидравлическим скелетом изменение формы важно не только для передвижения, но также для перемещения содержимого полых внутренних органов (кишки, половых протоков, мочевого пузыря) и для коррекции положения всей совокупности внутренних органов. Отсюда вторая особенность архитектоники мускулатуры тела *A. limacoides* — наличие висцеро-моторных мышц, ориентированных во многих направлениях. Возможно, согласованная работа этих мышц и медиальной перегородки обеспечивает перемещение содержимого названных внутренних органов. По-видимому, эквивалентную функцию выполняют мышечные сплетения разного устройства, окружающие половые протоки *Gyrocotyle urna* Grube et Wagener, 1852 (Plathelminthes, Gyrocotylida) и трематоды *Deropristis hispida* (Abildgaard in Rudolphi, 1819) (Deropristidae) (Yastrebov et al., 2021; Yastrebova, Yastrebov, 2021). Третья особенность архитектоники мускулатуры *A. limacoides* касается дорсо-вентральных мышц, которые расположены латеро-вентрально от обеих мышечных перегородок. Поэтому их роль в уплощении части тела, расположенной над диском, скорее всего, ограничена. Наклон части дорсо-вентральных мышц позади диска позволяет им не только уплощать, но и несколько укорачивать заднюю часть тела.

Ротовая воронка — весьма подвижный участок тела. Об этом свидетельствует хорошее развитие не только мускулатуры покровов, но и хордальных мышц с различной пространственной ориентацией. Обилие радиальных мышц указывает на способность воронки к присасыванию, а отсутствие сфинктера — на то, что присасывание едва ли сочетается с обжиманием тканей хозяина. Подчеркнем, что применительно к *A. limacoides* мы неслучайно используем термин “ротовая воронка”, избегая термина “ротовая присоска”, употребляемого некоторыми авторами (Swiderski et al., 2012). Любая присоска представляет собой компактный орган с собственной оболочкой. Никаких признаков оболочки мы не обнаружили. При всем сходстве с ротовыми присосками ротовая воронка сформирована глубокой инвагинацией покровов гельминта, и ее границы определяются лишь топографией радиальной мускулатуры.

В пространственном распределении радиальных мышц глотки отсутствуют какие-либо специфические черты, отличающие ее от глоток других трематод. В отношении периферической мускулатуры есть мнение, что она включает по одному слою наружных продольных, наружных кольцевых и внутренних кольцевых мышц

(Иоффе, Чубрик, 1988). Действительно, наличие данных слоев можно отнести к консервативным признакам класса, однако разнообразие мускулатуры глоток и комбинации мышечных групп ими не исчерпываются. Ранее мы отмечали, что у трематод подкласса Digenea кольцевая мускулатура глотки довольно часто формирует передний сфинктер, который иногда дополняется задним. В редких случаях наружные либо внутренние кольцевые мышцы отсутствуют, зато встречаются диагональные, хордальные и внутренние продольные. Последняя группа мышц обнаружена у представителей ряда семейств, находящихся в не самом близком родстве друг с другом (Azygiidae, Halipegidae, Leucochloridiidae, Cyclocoelidae, Diplostomidae) (Ястребов, Ястребова, 2014). Очевидно, что она усиливает продольное сжатие органа, но причины ее конвергентного возникновения в разных таксонах трематод нам не ясны. Добавим к этому, что и в подклассе Aspidogastrea глотки едва ли устроены совершенно однотипно. Например, вид *Lobatostoma manteri* Rohde, 1973 сходен с *Aspidogaster limacoides* тем, что мышечные элементы наружного кольцевого слоя располагаются в несколько ярусов. В устье глотки этот слой также формирует крупный сфинктер, мощность которого обусловлена не большой толщиной мышц, а их большим числом. Кроме того, в устье органа описаны хордальные мышцы, а наружные продольные мышцы не отмечены вовсе (Rohde, 1973). Наконец, в цитированной работе не названы внутренние кольцевые мышцы глотки, однако на схеме ее строения они изображены сразу под внутренними продольными. Разнообразие архитектоники глоточной мускулатуры аспидогастрид можно будет оценить после изучения других представителей подкласса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Особенности строения мышечной системы *Aspidogaster limacoides* состоят не столько в наличии каких-либо специфических групп мышц, сколько в ряде особенностей архитектоники мускулатуры. В числе особенностей — производные мускулатуры покровов в виде двух мышечных перегородок. Медиальная перегородка в совокупности с редкой у трематод висцеро-моторной мускулатурой предположительно способствует перемещению содержимого кишечника и половых протоков. Названные особенности архитектоники, вероятно, обусловлены наличием вентрального диска, большой размер которого ограничивает способность гельминта изменять форму тела. Размер диска определяет также пространственное распределение дорсо-вентральной мускулатуры, которая расположена почти полностью за его пределами. Следует отметить, что форма вентрального диска, его относительный размер и другие черты

внешнего строения варьируют у *Aspidogastrea* довольно широко. Поэтому изучение мускулатуры других представителей подкласса является перспективной задачей, решение которой расширит представления о ее архитектонике и, как следствие, о способах освоения среды этими интересными гельминтами.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджетов Ярославского государственного университета им. П.Г. Демидова и Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН в рамках Гостемы № 124032500018-8. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Быховский Б.Е. 1957. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.: Изд-во АН СССР.
- Быховская-Павловская И.Е. 1983. Органы прикрепления трематод и их функции // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 31. Л.: Наука. С. 76.
- Дубинина М.Н. 1980. Значение органов прикрепления в филогении ленточных червей // Паразитол. сборник. Т. 29. Л.: Наука. С. 65.
- Иоффе Б.И., Чубрик Г.К. 1988. Строение глотки трематод и филогенетическая связь Trematoda с турбелляриями // Паразитология. Т. 22. № 4. С. 297.
- Ошмарин П.Г. 1960. К понятию “фиксация гельминтов” // Биологические ресурсы Дальнего Востока. М.: Изд-во АН СССР. С. 182.
- Ошмарин П.Г., Егорова М.Н. 1978. Эколого-морфологические типы трематод // Экология гельминтов. Ярославль: Изд-во Ярослав. ун-та. С. 52.
- Ошмарин П.Г., Жарикова Т.И. 1984. Новый вид и род трематод *Cortinasoma ocadiae* gen. et sp. nov. (Pronocephalata, Pronocephalidae) — паразит пресноводной черепахи из Вьетнама // Паразиты животных и растений. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 44.
- Скрябин К.И. 1952. Трематоды подкласса *Aspidogastrea* Faust et Tang, 1936 // Трематоды животных и человека. Т. 6. М.: Изд-во АН СССР. С. 7.
- Ястребов М.В., Ястребова И.В. 2014. Мышечная система трематод: строение и возможные пути эволюции. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Bakker K., Diegenbach P. 1974. The structure of the opisthaptor of *Aspidogaster conchicola* Bear, 1826 (Aspidogastridae, Trematoda) // Neth. J. Zool. V. 24. № 2. P. 162.
- Butler S. 1987. Taxonomy of some tetraphyllidean cestodes from elasmobranch fishes // Aust. J. Zool. V. 35. P. 343.
- Caira J., Jensen K. 2009. Erection of a new onchobothriid genus (Cestoda: Tetraphyllidae) and the description of five new species from whaler sharks (Carcharhinidae) // J. Parasitol. V. 95. № 4. P. 924.
- Campbell R. 1975. Two new species of *Echeneibothrium* (Cestoda: Tetraphyllidae) from skates in the Western North Atlantic // J. Parasitol. V. 61. № 1. P. 95.
- Chisholm L., Wittington I. 1998. Morphology and development of the haptors among the Monocotylidae (Monogenea) // Hydrobiologia. № 383. P. 251.
- Healy C. 2006. Three new species of *Rhinebothrium* (Cestoda: Tetraphyllidae) from the freshwater whipray, *Himantura chaophraya*, in Malaysian Borneo // J. Parasitol. V. 92. № 2. P. 364.
- Ivanov V., Brooks D. 2002. *Calliobothrium* spp. (Eucestoda: Tetraphyllidae: Onchobothriidae) in *Mustelus schmitti* (Chondrichthyes: Carcharhiniformes) from Argentina and Uruguay // J. Parasitol. V. 88. № 6. P. 1200.
- Krupenko D. 2014. Muscle system of *Diplostomum subclavatus* (Trematoda: Paramphistomida) cercariae, preovigerous, and ovigerous adults // Parasitol. Res. V. 113. P. 941.
- Mair G., Maule A., Day T., Halton D. 2000. A confocal microscopical study of the musculature of adult *Schistosoma mansoni* // Parasitology. V. 121. № 2. P. 163.
- Nachtigall W. 1974. Biological mechanisms of attachment. Berlin: Springer.
- Nasmark K. 1937. Revision of the trematode family Paramphistomatidae // Zoologiska Bidrag fran Uppsala. V. 16. P. 301.
- Oshmarin P. 1958. On the differentiation of the body of trematodes into motor and genital parts and on the phylogenetical age of this property // Acta Veterinaria. V. 8. P. 257.
- Petrov A., Podvyaznaya I. 2016. Muscle architecture during the course of development of *Diplostomum pseudospathaceum* Niewiadomska, 1984 (Trematoda, Diplostomidae) from cercariae to metacercariae // J. Helminthology. V. 90. № 3. P. 321.
- Rohde K. 1972. The *Aspidogastrea*, especially *Multicotyle purvisi* Dawes 1941 // Advances in Parasitology. V. 10. P. 77.
- Rohde K. 1973. Structure and development of *Lobatostoma manteri* sp. nov. (Trematoda: *Aspidogastrea*) from the Great Barrier Reef, Australia // Parasitology. V. 66. P. 63.
- Ruhnke T., Curran S., Holbert T. 2000. Two new species of *Duplicibothrium* Williams & Campbell, 1978 (Tetraphyllidae: Serendipidae) from the pacific cownose ray *Rhinoptera steindachneri* // Syst. Parasitol. V. 47. P. 135.
- Stewart M., Mousley A., Koubková B. et al. 2003. Cross anatomy of the muscle system and associated innervation of *Apatemon cobitidis proterorhini* metacercaria (Trematoda: Strigeidae), as visualized by confocal microscopy // Parasitology. V. 126. № 3. P. 273.
- Swiderski Z., Poddubnaya L., Gibson D., Mlocicki D. 2012. Advanced stages of embryonic development and

- cotylocidial morphogenesis in the intrauterine eggs of *Aspidogaster limacoides* Diesing, 1835 (Aspidogastrea), with comments on their phylogenetic implications // *Acta Parasitologica*. V. 57. № 2. P. 131.
- Tan R., Lin Zhou L., Yang W. 2009. A new cestode (Tetraphyllidea: Phyllobothriidae) in elasmobranchs from the Taiwan Strait // *J. Parasitol.* V. 95. № 3. P. 739.
- Wittington I., Kearn G. 1991. The adhesive attitudes of some gill-parasitic capsalid monogeneans // *J. Helminthol.* V. 65. P. 280.
- Yastrebov M., Glagoleva E., Yastrebova I. 2020. Convergences in the architectonics of tremadodes musculature and the relationship between the concepts of convergence and parallelism // *Inland Water Biol.* V. 13. № 4. P. 507.
<https://doi.org/10.1134/S1995082920060164>
- Yastrebov M., Yastrebova I., Smirnova D. 2021. Body musculature and fixation features of *Deropristis hispida* (Trematoda, Deropristidae) // *Inland Water Biol.* V. 14. № 5. P. 481.
<https://doi.org/10.1134/S199508292104012X>
- Yastrebova I., Yastrebov M. 2021. Muscle System of *Gyrocotyle urna* (Plathelminthes, Gyrocotylida) // *Biology Bulletin*. V. 48. № 4. P. 468.

Muscle System of *Aspidogaster limacoides* (Trematoda, Aspidogastridae)

I. V. Yastrebova¹, M. V. Yastrebov^{1, 2, *}

¹Demidov Yaroslavl State University, Yaroslavl, Russia

²Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

*e-mail: mvy@uniyar.ac.ru

The article describes the musculature of the body, the pharynx and the ventral disc of *Aspidogaster limacoides*. The body wall contains three muscle layers: circular, longitudinal and diagonal. Numerous chordal muscles oriented both transversely and longitudinally, along with body wall and radial musculature, precondition the oral funnel mobility. Apart from radial, the pharynx musculature includes outer longitudinal, inner circular and outer circular muscles, the latter forming the anterior sphincter. The ventral disc being alveolar in its structure, the diversity of its musculature is restricted: the septa contain no chordal muscles or sphincters. The architectonics of parenchymal musculature has three main features resulting from large disc size, i.e. the presence of two muscle septa in the parenchyma, dorso-ventral musculature being located latero-ventrally from muscle septa and a considerable development of viscero-motor muscles.

Keywords: Trematoda, *Aspidogaster limacoides*, muscle system