Санкт-Петербургский государственный университет

На правах рукописи

КРУПЕНКО
Дарья Юрьевна

Морфо-функциональные особенности строения мышечной системы трематод

Специальность 03.02.04 — зоология

Диссертация на соискание учёной степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук Андрей Игоревич Гранович.

Санкт-Петербург
2014

Оглавление

Введение ... 4
Глава 1. Обзор литературы ... 9
1.1. Мышечная система плоских червей ... 9
1.1.1. Соматическая мускулатура (кожно-мускульный мешок и мускулатура в паренхиме) 9
1.1.2. Органы прикрепления ... 13
1.1.3. Мышечные элементы в стенках внутренних органов ... 13
1.2. Мышечная система Trematoda ... 14
1.2.1. Партеногенетические поколения ... 14
1.2.2. Гермафродитное поколение ... 16
Глава 2. Материал и методы ... 30
2.1. Краткие характеристики жизненных циклов рассмотренных в работе объектов ... 32
Глава 3. Результаты ... 37
3.1. Общие положения ... 37
3.2. Церкарии *Cotylurus cornutus* ... 39
3.3. Церкарии *Sanguinicola* sp. ... 43
3.4. Церкарии *Fellodistomum fellis* ... 46
3.5. Метацеркарии *Gymnophallus* sp. ... 49
3.6. Метацеркарии третьего поколения *Parvatrema margaritense* ... 54
3.7. Метацеркарии *Prosorhynchus squamatus* ... 57
3.8. Неполовозрелые мариты *Diplodiscus subclavatus* ... 59
3.9. Половозрелые мариты *Diplodiscus subclavatus* ... 63
3.10. Церкарии *Diplodiscus subclavatus* ... 63
3.11. Церкарии Notocotylidae gen. sp. ... 64
3.12. Церкарии *Himasthla elongata* ... 67
3.13. Церкарии *Cryptocotyle lingua* ... 75
3.14. Церкарии *Cryptocotyle concavum* ... 79
3.15. Мариты *Cryptocotyle lingua* ... 80
3.16. Неполовозрелые мариты *Neophasis lageniformis* ... 82
3.17. Церкарии *Cercaria parvicaudata* ... 87
3.18. Церкарии *Cercaria etgesii* ... 91
3.19. Церкарии *Microphallus claviformis* и *Maritrema subdolum* ... 96
3.20. Метацеркарии *Microphallus pygmaeus* и *M. piriformes* ... 98
3.21. Церкарии *Zoogonoides viviparus* ... 101
Глава 4. Обсуждение ... 105
4.1. Кожно-мускульный мешок ... 105
4.2. Паренхимная мускулатура ... 114
4.3. Типы организации соматической мускулатуры ... 120
4.4. Органы прикрепления ... 122
4.4.1. Брюшная присоска ... 122

4.4.2. Ротовая присоска 124
4.4.3. Передний орган 126
4.5. Мышечные элементы в составе пищеварительной, экскреторной и половой систем 128
4.6. Преобразование мускулатуры в ходе онтогенеза гермафродитного поколения с «достроечным» типом метаморфных процессов 130
4.7. Мускулатура хвоста церкарий 132
4.8. Мышечная система гермафродитного поколения в контексте современных представлений о системе Trematoda 137
Выводы 141
Заключение 142
Список литературы 143
Приложения 152
Приложение 1 153
Приложение 2. Церкарии *Cotylurus cornutus* 156
Приложение 3. Церкарии Sanguinicola sp. 165
Приложение 4. Церкарии *Fellodistomum fellis* 173
Приложение 5. Метацеркарии *Gymnophallus* sp. 185
Приложение 6. Метацеркарии *Parvatrema margaritense* 195
Приложение 7. Метацеркарии *Prosorhynchus squamatus* 201
Приложение 8. *Diplodiscus subclavatus* 205
Приложение 9. Церкарии Notocotylidae gen. sp. 218
Приложение 10. Церкарии *Himasthla elongata* 227
Приложение 11. Церкарии *Cryptocotyle lingua* и *Cr. concavum* 254
Приложение 12. Мариты *Cryptocotyle lingua* 263
Приложение 13. Мариты *Neophasis lageniformis* 269
Приложение 14. Церкарии *Cercaria parvicaudata* 284
Приложение 15. Церкарии *Cercaria edgesii* 298
Приложение 16. Церкарии *Microphallus claviformis* и *Maritrema subdolum* 310
Приложение 17. Метацеркарии *Microphallus pygmaeus* и *M. piriformes* 317
Приложение 18. Церкарии *Zoogonoides viviparus* 327
Приложение 19 336

Введение

Актуальность и степень разработанности темы исследования.

Мышечная система плоских червей долгое время считалась одной наиболее просто устроенных среди многоклеточных животных. Само понятие «кожно-мускульный мешок» подразумевает отсутствие значительной дифференцировки мышечных элементов. Однако уже давно на примере турбеллярий было показано, что разнообразие мышечных элементов кожно-мускульного мешка далеко не исчерпывается слоями кольцевых, продольных и диагональных мышечных волокон (Hooge, 2001). Особенно разнообразно организована мускулатура у бескишечных турбеллярий: в составе их кожно-мускульного мешка обнаружили ряд групп мышечных волокон, ранее не описанных (U-образные, кроссоверные и радиальные мышечные волокна) (Tyler, Rieger, 1999; Hooge, 2001; Gschwentner et al., 2003). Таким образом, простая решётка из кольцевых, продольных и диагональных мышечных волокон, по-видимому, оказывается недостаточной для обеспечения локомоции даже у относительно просто организованных ресничных червей. В связи с этим сложно представить, что дифференцированное на преацетабулярный и постацетабулярный отделы туловище особей гермафродитного поколения трематод обладает такой же просто устроенной мускулатурой, какую подразумевает общий план строения плоских червей (или в современном варианте — только представителей таксона Rhabditophora). К сожалению, литературные данные не позволяют на сегодняшний день определить характерные особенности организации мускулатуры трематод. Даже в работах недавнего времени есть очень много недостатков. В одних случаях это использование устаревших методов, в других — недостаточная подробность описаний и неинформативные иллюстрации. Дополняется это ещё и специфическим подбором объектов исследования: и в работах зарубежных коллег (Mair et al., 2000; Stewart et al., 2003a, 2003b, 2003c), и в работах группы исследователей из Ярославского университета (Ястребов, 1997; Ястребова, Ястребов, 1999; Ястребова, 2005) чаще всего рассматриваются явно вторично преобразованные формы: мариты Strigeidae, Bucephalidae, Gastrothylacidae и другие. Нам же представляется, что без чёткого понимания строения мускулатуры у более просто устроенных, архаичных форм рано переходить к изучению форм вторично усложнённых. Отметим, что в литературе по мускулатуре трематод неоднократно отмечалось присутствие разных дополнительных групп мышечных волокон в составе кожно-мускульного мешка (Хуан, 1962; Белопольская, 1963; Stewart et al., 2003c). Однако их наличие рассматривалось скорее как узкая адаптация определённых родов и видов. Подобных структур, характерных для представителей крупных таксонов трематод, обнаружено не было.

Изменения мускулатуры в онтогенезе гермафродитного поколения были рассмотрены только у нескольких видов трематод. Этот вопрос также требует дополнительного изучения.

Паренхимная мускулатура особей гермафродитного поколения трематод изучена несколько более подробно, чем кожно-мускульный мешок (Ястребова, 2005). Тем не менее, разные группы паренхимных мышечных пучков классифицированы только в обобщённом функциональном ключе, но не в сравнительно-морфологическом.

Сведения в литературе об основных органах прикрепления трематод — ротовой и брюшной присосках — крайне малочисленны и, за редким исключением, недетализированы (Halton, Maule, 2004; и др.). Фактически, они сводятся к представлениям о строении присосок у любых многоклеточных.

Данных по мускулатуре хвоста церкарий немного больше, чем по остальным перечисленным проблемам, но совокупность этих данных требует обобщения.

Таким образом, подробное исследование мышечной системы широкого круга видов трематод нам представляется более чем актуальным.

Цель и задачи исследования

Цель данной работы — выявление морфо-функциональных закономерностей в эволюции мышечной системы гермафродитного поколения трематод.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Охарактеризовать разнообразие вариантов строения мышечной системы гермафродитного поколения трематод.
2. Определить вариабельные и консервативные признаки в строении соматической мускулатуры особей гермафродитного поколения трематод и охарактеризовать плезиоморфный вариант её организации.
3. На примере эволюционно удалённых видов трематод с «достроечным» типом онтогенеза гермафродитного поколения проследить изменения в строении мышечной системы в ходе развития от церкарии до мариты.
4. Охарактеризовать мускулатуру присосок. Выявить в ней плезиоморфные признаки.
5. Определить основные закономерности в ходе эволюционных преобразований ротовой присоски в передний орган у церкарий трематод.
6. Проанализировать разнообразие организации мускулатуры в хвостах церкарий; связать морфологические особенности с характером движения хвоста; определить плезиоморфные признаки в строении мускулатуры хвоста.

Научная новизна:

Приведены описания мышечной системы 19-ти видов трематод. Впервые эти описания сделаны для 15-ти видов. В тех четырёх случаях, когда описания повторные, они выполнены на качественно новом уровне. Для двух видов (*Diplodiscus subclavatus* и *Cryptocotyle lingua*) описана и сопоставлена мускулатура разных стадий онтогенеза гермафродитного поколения (церкарий и марит). Для обоих видов характерен «достроечный» (не «катастрофический») метаморфоз, и преобразования мускулатуры проходят соответствующим образом.

Впервые в составе кожно-мускульного мешка, помимо обычных мышечных слоёв (из кольцевых, продольных и диагональных мышечных волокон) у большинства рассмотренных форм описаны антериолатеральные, антерио- и постериорадиальные мышечные волокна и разные типы U-образных систем мышечных волокон. Также для большинства форм отмечена дифференцировка продольных и диагональных мышечных волокон на разных участках туловища, в частности — выделение вентролатеральных продольных мышечных лент в преацетабулярном отделе (описаны впервые). Для нескольких видов (церкарии Notocotylidae gen. sp., метацеркарии двух видов рода *Microphallus* группы «pygmaeus» и мариты *Cryptocotyle lingua*) впервые показано формирование кольца из вентролатеральных или латеральных продольных мышечных волокон.

У вторично недифференцированного на преацетабулярный и постацетабулярный отделы *Diplodiscus subclavatus* показаны различия в паттерне организации наружного слоя продольных волокон и внутреннего (дополнительного). Ранее эта проблема вообще не исследовалась у представителей Paramphistomata.

Определены основные особенности расположения дорсо-вентральных мышечных волокон и мышечных элементов кожно-мускульного мешка, которые появляются при формировании вентральной впадины. Показано большое разнообразие дополнительной паренхимной мускулатуры. На основе этих данных предложена классификация паренхимной мускулатуры, более подробная, чем в других работах.

В корне пересмотрены представления о строении присосок трематод как о довольно просто устроенных радиально симметричных органах. Так, в составе ротовой присоски церкарий *Himasthla elongata* только близ её наружной поверхности описано девять разных групп мышечных волокон (две из них под tunica propria, остальные семь — под тегументом свободного края). Частично или полностью те же группы мышечных волокон можно обнаружить в ротовых присосках других трематод. Впервые подробно описана мускулатура пяти разных типов переднего органа (преобразованной ротовой присоски) церкарий.

Показано, что билатеральная симметрия мускулатуры брюшной присоски не является исключительным и редким случаем (как утверждалось для марит *Lecithochirium* sp. (Ястребова,

2005)), а характерна для целого ряда рассмотренных объектов.

Полученные нами данные о мускулатуре хвоста и анализ подобных данных других исследователей позволили нам впервые сформулировать, какие признаки являются для неё консервативными. Это наличие наружного слоя поперечных миофибрилл и подлежащего, дифференцированного определённым образом, слоя продольных мышечных волокон.

В целом показано значительное разнообразие и пластичность организации мышечной системы особей гермафродитного поколения трематод. Однако она присутствует наряду с набором консервативных признаков, ранее не описанных в литературе.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Первичная дифференцировка тела особей гермафродитного поколения трематод на преацетабулярный, постацетабулярный отделы и хвост является причиной преобразования соматической мускулатуры, характерной для Rhabditophora. По результатам нашей работы можно говорить о характерном именно для трематод плане строения мышечной системы.
2. Степень автономизации мускулатуры туловища и хвоста значительно различается. Хвост является почти полностью автономным органом и может быть сопоставлен с конечностями других животных. Специализированная мускулатура туловища не автономна; работа отдельных групп мышечных волокон должна быть тонко скоординирована с архитектоникой мышечной системы в целом.
3. Особенности организации соматической мускулатуры туловища гермафродитного поколения трематод определяются, во-первых, его конструкцией (наличие или отсутствие брюшной присоски, её локализация), а во-вторых, типом и активностью реализации прикрепительной и локомоторной функций.

Теоретическая и практическая значимость.

Результаты данной работы позволяют по-новому оценить разнообразие организации мышечной системы у гермафродитного поколения трематод и, таким образом, возможности специализации мускулатуры плоских червей в целом. Эти данные представляет интерес с точки зрения сравнительной анатомии низших многоклеточных животных.

Результаты данного исследования используются в ряде курсов, реализуемых на кафедре зоологии беспозвоночных СПбГУ, а именно: «Основы зоологии: плоские черви», «Частная паразитология: паразитические черви и книдарии», «Разнообразие живого. Часть 3. Беспозвоночные животные».

Апробации.

Материалы диссертации были изложены на II-й Всероссийской конференции с международным участием «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» (С.-Петербург,2011); на V-й Всероссийской конференции с международным участием по теоретической и морской паразитологии (Калининград, 2012); на пятьдесят шестых чтениях, посвящённых памяти чл.-корр. АНСССР, проф. В. А. Догеля (С.-Петербург, 2011); на X-й научной сессии МБС СПбГУ (С.-Петербург, 2010); и на XI-й научной сессии МБС СПбГУ (С.-Петербург, 2011).

Публикации.

По теме диссертации опубликовано 6 работ. Из них 3 статьи в журналах из списка, рекомендованного ВАК, в том числе одна на английском языке в журнале WOS.

Структура.

Диссертация состоит из введения, четырёх глав (Обзор литературы, Материал и методы, Результаты, Обсуждение), выводов, заключения, списка литературы и 19-ти приложений. Основное содержание, изложенное на 139 страницах, содержит 4 таблицы. В приложения вынесены 116 рисунков. Список литературы содержит 114 источников, из них 73 на иностранных языках.

Глава 1. Обзор литературы

1.1. Мышечная система плоских червей

Трематоды, равно как и другие Neodermata, долгое время относились к группе «Plathelminthes» — плоские черви. Эта группа уже не считается естественной в рамках филогенетической систематики. Однако большинство животных, относимых к плоским червям, объединяет уровень организации — паренхиматозное строение, что подразумевает отсутствие у подавляющего большинства представителей первичной полости тела и полное отсутствие вторичной полости. Принципы организации мышечной системы являются общими для разных групп плоских червей. Так что необходимо рассмотреть литературу, посвящённую мускулатуре не только представителей Rhabditophora (таксон, включающий Neodermata), но и других групп турбеллярий.

1.1.1. Соматическая мускулатура (кожно-мускульный мешок и мускулатура в паренхиме)

Одной из основных черт, характеризующих животных с паренхиматозным строением, является наличие кожно-мускульного мешка — совокупности наружного эпителия и подлежащих слоёв мускулатуры. В состав кожно-мускульного мешка обычно входят несколько слоёв по-разному ориентированных мышечных волокон. Из-за того, что паренхима функционирует как несжимаемая жидкость (Clark, 1964), сокращение волокон одного слоя вызывает изменение длины волокон других слоёв (Chapman, 1958; Clark, 1964; и др.). Практически у всех плоских червей имеется два основных слоя мышечных волокон. Первый образован кольцевыми волокнами (они ориентированы перпендикулярно передне-задней оси тела); второй — продольными (они параллельны передне-задней оси). При сокращении кольцевых волокон тело животного удлиняется и становится тоньше, при сокращении продольных, соответственно укорачивается и утолщается. Таким образом, слои кольцевых и продольных волокон кожно-мускульного мешка работают как антагонисты (Chapman, 1958; Clark, 1964 и др.).

У подавляющего большинства плоских червей слой кольцевых волокон располагается непосредственно под базальной пластинкой эпителия, а слой продольных — под слоем

кольцевых. Однако в некоторых группах порядок слоёв инвертирован, и снаружи располагаются продольные мышечные волокна. Это характерно, например, для бескишечных турбеллярий (Acoela) из семейства Chilidiidae (Hooge, 2001).

Для большинства плоских червей характерно в целом равномерное расположение кольцевых и продольных волокон по всему телу. Однако у Acoela расположение мышечных волокон может существенно варьировать. Например, у *Convoluta pulchra* кольцевые волокна неразличимы в задней половине тела, кроме самого его конца (Tyler, Rieger, 1999). У представителей Mecynostomidae, «Convolutida» и некоторых других бескишечных турбеллярий продольные волокна ориентированы вдоль передне-задней оси только в передней части тела. За ротовым отверстием они изгибаются в направлении медианной линии и идут фактически диагонально (Hooge, 2001). Такие волокна называют «продольными кроссоверными» (crossover) (Tyler, Rieger, 1999; Hooge, 2001; Tyler, Hooge, 2004). У всех бескишечных турбеллярий, рассмотренных в статье М. Хьюджа (Hooge, 2001), эти волокна действительно пересекаются по медианной линии и переходят на противоположную сторону тела. Однако у *Convolutriloba longifissura* продольные волокна не пересекаются, а просто оканчиваются по медианной линии (Gschwentner et al., 2003). Кроме того, у данного вида и в передней части тела продольные волокна не являются строго параллельными передне-задней оси: они дугообразно огибают ротовое отверстие по бокам (Gschwentner et al., 2003).

У многих Acoela в задней части тела помимо кроссоверных имеются и обычным образом расположенные продольные волокна (Tyler, Rieger, 1999; Hooge, 2001). Они могут быть представлены небольшой центральной группой — как у *Convoluta pulchra* (Tyler, Rieger, 1999), *Eumecynostomum asterium* и *Proporus bermudensis* (Hooge, 2001); или располагаться сплошным, хоть и более разреженным, чем в передней части тела, слоем — как у *Praeaphanostoma wadsworthi* и *Pseudaphanostoma smithrii* (Hooge, 2001).

Кроссоверные продольные волокна могут присутствовать и на брюшной, и на спинной стороне тела (Tyler, Rieger, 1999; Hooge, 2001), или только на брюшной стороне. В последнем случае на спине сохраняются обычным образом расположенные продольные волокна, например, у *Proporus bermudensis* (Hooge, 2001).

Наличие исключительно двух слоёв характерно в основном для Catenulida и некоторых Acoela (Tyler, Hooge, 2004). У большинства плоских червей имеется также слой диагональных волокон, которые лежат под острым углом к передне-задней оси (Hooge, 2001; и др.). Эти волокна могут равномерно располагаться по всему телу животного или же только в некоторых областях. Так у *Macrostomum hystricinum marinum* диагональные волокна отсутствуют в передней части тела до ротового отверстия (Rieger et al., 1994). У *Paratomella unichaeta* на дорсальной стороне тела диагональные волокна располагаются только в передней половине

тела, а на вентральной — только в передней четверти (Hooge, 2001). Также только в передней четверти тела имеются диагональные волокна у *Sterreria psammicola* (Nemertodermatida) (Hooge, 2001). У бескишечной турбеллярии *Childia groenlandica* диагональные волокна имеются только на дорсальной стороне тела (Hooge, 2001).

Положение слоя диагональных мышечных волокон относительно других слоёв кожно-мускульного мешка варьирует. У большинства исследованных Neodermata, некоторых свободноживущих Rhabditophora и некоторых Acoela диагональные волокна располагаются под продольными (Hooge, 2001; Kotikova et al., 2002; Tyler, Hooge 2004; Halton, Maule, 2004). У исследованных Nemertodermatida, большинства свободноживущих Rhabditophora и некоторых Acoela диагональные волокна располагаются между кольцевыми и продольными (Rieger et al., 1994; Hooge, 2001; Tyler, Hooge 2004). Кроме того, в передней части тела на спинной стороне некоторых представителей «Convolutida» описана небольшая группа диагональных мышечных волокон, которые лежат над кольцевыми (Hooge, 2001).

Считается, что диагональные мышечные волокна являются более поздним эволюционным приобретением, чем кольцевые и продольные (Tyler, Hooge 2004). При этом для планарии *Dugesia japonica* показано, что в продольных и диагональных волокнах кожно-мускульного мешка содержится один тип миозина, а в кольцевых — другой (Orii et al., 2002). Авторы считают, что это подтверждает гипотезу Е. Вестблэда, согласно которой слой диагональных мышечных волокон является производным слоя продольных волокон (Westblad, 1949 — по Orii et al., 2002).

Помимо кольцевых, продольных и диагональных волокон в состав кожно-мускульного мешка могут входить различные дополнительные группы мышечных волокон. Их наличие характерно, главным образом, для бескишечных турбеллярий.

Для многих Acola, а также для некоторых Nemertodermatida характерно наличие U-образных мышечных волокон, которые огибают вентрально расположенное ротовое отверстие по его заднему краю (Hooge, 2001). При этом у некоторых бескишечных турбеллярий аналогичным образом, то есть U-образно, располагаются кольцевые (*Childia groenlandica* (Hooge, 2001)) или преобразованные продольные кроссоверные волокна (*Convolutriloba longifissura* (Gschwentner et al., 2003)). Интересно, что у *Convoluta pulchra* также имеются U-образные волокна, но они огибают ротовое отверстие по его переднему краю, т.е. направлены назад (Tyler, Rieger, 1999).

У многих Acoela помимо этого присутствуют мышечные волокна, радиально отходящие от вентрально расположенного ротового отверстия. У *Childia groenlandica* имеется широкий веер мышечных волокон, отходящих от ротового отверстия вперёд (Hooge, 2001). У *Proporus bermudensis* от латеральных краёв ротового отверстия отходят несколько пар мышечных

волокон, направленных к бокам тела (Hooge, 2001). Надо отметить, что сходным образом расположены диагональные волокна у *Macrostomum hystricinum marinum* (Rieger et al., 1994). Волокна, отходящие от ротового отверстия назад, имеются у *Convoluta pulchra* (Tyler, Rieger, 1999) и *Proporus bermudensis* (Hooge, 2001). Авторы относят эти волокна к слою продольной мускулатуры. Интересно, что у *Convolutriloba longifissura* от ротового отверстия радиальные волокна расходятся во все стороны и формируют отдельный слой в составе кожно-мускульного мешка (Gschwentner et al., 2003).

В целом для турбеллярий характерно тем более мощное развитие мышечных слоёв кожно-мускульного мешка, чем больше размеры их тела, поскольку крупные черви не могут полноценно передвигаться с помощью ресничек (Tyler, Hooge 2004). Нередко помимо основных трёх развиваются дополнительные слои мышечных волокон. Так у планарии *Girardia tigrina* под внутренними диагональными волокнами имеется дополнительный слой продольных волокон, причём он развит лучше, чем аналогичный слой между кольцевыми и диагональными волокнами (Cebrià et al., 1997). А у крупных Polycladida количество слоёв в составе кожно-мускульного мешка может достигать шести (Prudhoe, 1985).

Для «паразитических плоских червей» (Neodermata) характерно наличие трёх мышечных слоёв в составе кожно-мускульного мешка: наружного из кольцевых, подлежащего из продольных и внутреннего из диагональных мышечных волокон (например, см. обзор Halton, Maule, 2004). Однако эти слои неодинаково развиты в разных классах Neodemata. Все три слоя хорошо выражены у Trematoda и Monogenea, а у большинства Cestoda диагональные волокна сильно разрежены или отсутствуют (Hyman, 1951). У цестод имеются дополнительные слои мускулатуры, расположенные глубже в паренхиме, которые разделяют её на кортикальную и медуллярную (Hyman, 1951). Эта мускулатура может состоять в основном из продольных или кольцевых мышечных волокон.

У моногеней наиболее развита продольная мускулатура, причём нередко имеются крупные пучки, идущие от переднего конца тела к прикрепительному диску, которые служат для движения всего диска и отдельных его элементов (Быховский, 1957; Arafa et al., 2007).

Помимо мышечных элементов кожно-мускульного мешка к мускулатуре общего назначения относят дорсо-вентральные волокна, которые соединяют спинную и брюшную стороны тела и служат для его уплощения. Эти волокна в той или иной степени выражены у всех плоских червей (Беклемишев, 1964; и др.).

1.1.2. Органы прикрепления.

Для свободноживущих плоских червей чаще характерно наличие железистых органов прикрепления, хотя у некоторых (например, у Polycladida) имеются настоящие присоски (Prudhoe, 1985). У Neodermata возникают разнообразные сложные органы прикрепления, что связано с необходимостью фиксации на или в хозяине. Органы прикрепления в большинстве случаев имеют сложно специализированную мускулатуру. У Neodermata наиболее распространённые органы прикрепления — это крючья (на прикрепительных дисках моногеней, на сколексах цестод), присоски (у трематод, моногеней и цестод), клапаны (на прикрепительном диске моногеней), ботрии и ботридии (на сколексах цестод) (Догель, 1941; Ошмарин, 1960; и др.). С крючьями связаны мышечные пучки, управляющие их движением. Остальные перечисленные органы прикрепления сами являются мускулистыми образованиями. Из них наиболее просто устроенные — ботрии (или присасывательные ямки); в них развитие мускулатуры практически не отличается от такового в кожно-мускульном мешке (Догель, 1941). Напротив, в присосках и ботридиях хорошо развита радиальная мускулатура, благодаря которой при фиксации реализуется собственно принцип присасывания (Догель, 1941; Ошмарин, 1960). Кроме того, в этих образованиях зачастую имеется сфинктер из кольцевых мышечных волокон, благодаря которому происходит защемление тканей хозяина. Надо отметить, что ботридии фактически являются так называемыми сложными присосками: считается, что они формируются за счёт разделения одной присоски мускулистыми валиками на множество присасывательных камер (Догель, 1941). Аналогичным образом устроен присасывательный диск некоторых Aspidogastrea, а также прикрепительные диски моногеней из семейств Monocotylidae и Capsalidae (Быховский, 1957). Клапаны моногеней, по-видимому, являются наиболее специализированным прикрепительным образованием. Помимо хорошо развитой мускулатуры (в том числе, радиальной) в них имеется жёсткий скелет из хитиновых пластинок, благодаря которому клапаны могут эффективно защемлять ткани хозяина (Быховский, 1957). С клапанами связана специальная мускулатура, их закрывающая и открывающая.

1.1.3. Мышечные элементы в стенках внутренних органов.

В стенке пищеварительного тракта и половой системы мышечные элементы представлены в основном кольцевыми и продольными волокнами (см. обзор Halton, Maule, 2004; и др.). Однако в стенках глотки могут присутствовать ещё и радиальные волокна. У плоских червей чаще всего встречаются три основных типа глоток: простого (pharynx simplex), складчатого

(pharynx plicatus) и массивного (pharynx bulbosus) типа (Беклемишев, 1964; Иванов, Мамкаев, 1973). Простая глотка характерна для ряда Acoela; складчатая — для Polycladida, Seriata, а также некоторых Monogenea (Быховский, 1957; Иванов, Мамкаев, 1973). Для Neorhabdocoela, Temnocephalida, Udonellida и других «ресничных червей», а также для большинства моногеней и для трематод характерна глотка массивного типа (Быховский, 1957; Беклемишев, 1964; Иванов, Мамкаев, 1973; и др.).

1.2. Мышечная система Trematoda.

1.2.1. Партеногенетические поколения.

Мышечная система мирацидия исследована всего у нескольких видов трематод: *Fasciola hepatica* (Wilson, 1969), *Philophthalmus rhionica* (Добровольский и др., 1983а), *Schistosoma mansoni* (Pan, 1980) и *Echinostoma paraensei* (Pinheiro et al., 2005). Все мышечные волокна у мирацидиев гладкие. Перечисленные выше авторы утверждают, что у *F. hepatica* и *Ph. rhionica* мышечные клетки безъядерные, а у *S. mansoni* сократительная часть клетки связана с миоцитоном (ядросодержащей частью клетки). Для *Ech. paraensei* наличие или отсутствие ядра не установлено.

Для мирацидиев всех изученных видов показано наличие наружного слоя кольцевых и внутреннего слоя продольных мышечных волокон. Пучков они не образуют. Волокна крепятся десмосомами к эпителиальным пластинкам и гиподермальным гребням; периодически десмосомы также встречаются между кольцевыми и продольными волокнами (Wilson, 1969; Pan, 1980).

Кроме того, на примере *F. hepatica* и *Ph. rhionica* описано расположение мускулатуры в хоботке телескопического типа (Wilson, 1969, Добровольский и др., 1983а). Показано, что мускулатура хоботка, хоть и представлена теми же слоями кольцевых и продольных мышечных волокон, является независимой от мускулатуры туловища. Под синцитиальной пластинкой залегают 5—6 кольцевых волокон. Глубже располагаются шесть продольных волокон, которые начинаются на кончике хоботка у отверстия апикальной железы и идут назад, каждое вдоль медианной линии эпителиальных пластинок первого ряда. У *F. hepatica* все продольные волокна хоботка оканчиваются на уровне заднего края эпителиальных пластинок первого ряда. У *Ph. rhionica* латеральные волокна ветвятся на уровне основания хоботка и оканчиваются немного дальше — на уровне переднего края эпителиальных пластинок второго ряда.

В хоботке сферического типа у *S. mansoni* также имеются наружные кольцевые и

внутренние продольные волокна (Pan, 1980), однако подробно их расположение не изучено.

Строение мышечной системы у материнских спороцист плагиорхид принципиально не отличается от таковой у мирацидиев, поскольку в процессе метаморфоза новые мышечные волокна не образуются (Добровольский и др., 1983а). По мере роста материнской спороцисты слои кольцевых и продольных волокон, по-видимому, сильно разрежаются, и зрелая материнская спороциста плагиорхид в большинстве случаев полностью теряет подвижность. У разветвлённых материнских спороцист (*Telorchis assula* (Telorchiidae), *Xiphidiocercaria* sp. VII Odening) на светооптическом уровне мышечные слои не различимы (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003). Однако у ряда других трематод, например, представителей Strigeida, материнские спороцисты значительно крупнее мирацидиев и весьма подвижны (Гинецинская, 1968).

Мышечная система дочерних партенит (редий и дочерних спороцист) изучена у небольшого количества видов. Среди них представители семейств Echinostomatidae, Heterophyidae, Microphallidae. Во всех случаях имеется наружный слой кольцевых и внутренний слой продольных волокон (Krupa et al., 1967; Гинецинская, 1968; Popiel, 1978; Добровольский и др., 1983б; Pinheiro et al., 2004; Šebelová et al., 2004). Кольцевые волокна крепятся полудесмосомами к базальной пластинке тегумента (Pinheiro et al., 2004). Сходства и различия в морфологии кольцевых и продольных волокон обсуждаются всего в двух работах. Так Т. А. Гинецинская (1968) указывает, что у редий *Petasiger* sp. (Echinostomatidae) продольные мышечные волокна развиты слабее, чем кольцевые. Для редий *Echinostoma caproni* (Echinostomatidae) характерно более редкое расположение продольных мышечных волокон, однако они толще кольцевых (Šebelová et al., 2004). Помимо этого, для *Ech. caproni* характерна мощно развитая мускулатура в районе воротничка. К сожалению, во всех работах по редиям с локомоторными выростами отсутствует описание топографии мышечных волокон собственно в районе локомоторных выростов.

Необходимо отметить также, что у большинства трематод дочерние спороцисты подвижны только в раннем возрасте (Добровольский и др., 1983б).

В стенке кишки редий, по-видимому, имеется некоторое количество мышечных элементов, но подробно этот вопрос не рассматривался. Кроме того, для редий характерно наличие глотки массивного типа (Добровольский и др., 1983б; Гинецинская, 1968). При наличии родильной поры, в стенке её канала имеются кольцевые и продольные волокна (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003).

1.2.2. Гермафродитное поколение.

Мышечные элементы в теле особей гермафродитного поколения разделяют обычно на три группы: **соматическая мускулатура** (кожно-мускульный мешок, паренхимные мышечные волокна); **мускулатура прикрепительных органов** (ротовая и брюшная присоски, дополнительные органы прикрепления); и **мышечные элементы в стенках внутренних органов** (пищеварительного тракта, половой системы, мочевого пузырька) (Галактионов, Добровольский, 1987; Halton, Maule, 2004).

1.2.2.1. Соматическая мускулатура.

Мускулатура кожно-мускульного мешка в большинстве случаев представлена тремя слоями: из кольцевых, продольных и диагональных мышечных волокон, в соответствующем порядке. Кольцевые волокна служат для сужения и удлинения тела, продольные — для укорачивания и расширения, а диагональные — для изгибания (Гинецинская 1968; и др.). Существует несколько упоминаний об ином порядке слоёв. В одном случае даётся описание пяти церкарий из разных групп и для всех них утверждается, что слой продольных волокон расположен над слоем кольцевых (Selinheimo, 1956). В другом случае, у церкарии *Astiotrema trituri* наружным слоем также является продольный, но у метацеркарий и марит порядок мышечных слоёв становится обычным (Герасев, Добровольский, 1977). Для метацеркарий и марит *Euclinostomum heterostomum*, помимо обычных слоёв, также описано наличие наружного слоя тонких продольных волокон (Britz et al., 1984).

Необычное расположение слоёв характерно для метацеркарий и марит *Apatemon cobitidis proterorhini* и марит *Cotylurus erraticus* (Strigeidea): в заднем «сегменте» тела, где располагаются в основном органы половой системы, диагональный слой заменяется дополнительным слоем редко расположенных пучков кольцевых волокон (Stewart et al., 2003b, 2003c). Особым образом расположены слои кожно-мускульного мешка у другого вида из сем. Strigeidae — *Ichthyocotylurus platycephalus* (Ястребова, Ястребов, 1999). В составе кожно-мускульного мешка заднего «сегмента», как обычно, есть слои кольцевых, продольных и диагональных волокон. В переднем «сегменте», имеющем бокаловидную форму, диагональные волокна присутствуют только на внутренней его поверхности и в задней части наружной дорсальной поверхности. Кольцевые и продольные волокна расположены обычным образом только на спинной стороне. Переходя на брюшную сторону, они меняют свою ориентацию, так что в наружном слое волокна идут вдоль передне-задней оси тела, а в подлежащем — перпендикулярно ей. Такое

расположение характерно и для внутренней, и для наружной поверхностей переднего «сегмента» тела.

Толщина и плотность слоёв мускулатуры кожно-мускульного мешка сильно варьирует у разных трематод. Обычно наиболее частое расположение и толщина характерны для продольных волокон, которые, как считается, имеют наибольшее значение для локомоции (Ястребов, 1997). Кольцевые волокна обычно тоньше продольных, но расположены достаточно часто — расстояния между соседними волокнами составляют приблизительно один диаметр волокна (Stewart et al., 2003a; Mair et al., 2000; Ястребова и др., 2004; Ястребов, 1998a; Ястребов, 1997; Ястребов, 1998c; и др.). Продольные волокна в целом характеризуются такой же частотой расположения (Mair et al., 2000; Ястребов, 1998a; Ястребов, 1998c; и др.), но при этом их толщина часто больше, чем у кольцевых (Stewart et al., 2003a; Mair et al., 2000; Ястребова и др., 2004; Ястребов, 1998b; Ястребов, 1998a; Ястребов, 1998c; и др.). Форма продольных волокон часто веретеновидная (Stewart et al., 2003c; Mair et al., 2000). Иногда кольцевые и продольные волокна группируются в пучки (Kumar et al., 2003).

Диагональные волокна в большинстве случаев расположены реже, чем кольцевые и продольные (Stewart et al., 2003a; Mair et al., 2000; Ястребов, 1998b; Ястребов, 1998a; Ястребова, Ястребов, 1999; Хахалкина и др., 2004). Однако в некоторых случаях (например, у *Bolbophorus confusus*) они лежат примерно с той же частотой, что и продольные (Ястребов, 1997). Часто диагональные волокна группируются в пучки (Stewart et al., 2003a; Kumar et al., 2003; Хахалкина и др., 2004) или лежат попарно (Mair et al., 2000).

Помимо основных трёх слоёв кожно-мускульного мешка в его составе могут находиться дополнительные специализированные волокна. Так, например, у *Levinseniella belopolskoi* в приповерхностном слое имеются мышечные волокона, окружающие брюшную присоску и подходящие к генитальной полости (Хуан, 1962). При их сокращении присоска втягивается вглубь тела. В задней части тела *Numeniotrema bracteolata* также имеются концентрические волокна; при их сокращении эта часть тела приобретает вид ковша, на дне которого расположена брюшная присоска (Белопольская, 1963).

Мускулатура в паренхиме у большинства трематод представлена дорсо-вентральными мышечными волокнами (Гинецинская, 1968; Halton, Maule, 2004). Они тянутся от спинной стороны тела к брюшной либо перпендикулярно фронтальной плоскости, либо под некоторым углом (Ястребов, 1998c) и служат для уплощения тела. Дорсо-вентральные мышечные волокна часто образуют пучки, причём на участках тела, где плотно лежат внутренние органы, пучки толще, но расположены реже (Ястребов, 1997; Ястребов, 1998a; Ястребов, 1998c; Хахалкина и др., 2002). Обычно особенно хорошо дорсо-вентральные мышечные волокна развиты, если для прикрепления используется вентральная впадина — участок брюшной поверхности тела или

вся поверхность, функционирующая как присоска. Вентральные впадины характерны, например, для *Clinostomum complanatum*, *Tetraserialis tscherbakovi*, переднего отдела тела *Bolbophorus confusus* (Ястребов, 1997).

Помимо дорсо-вентральных волокон, в паренхиме некоторых трематод присутствуют продольные волокна (Белопольская, 1963; Ястребов, 1998c; и др.). Они могут располагаться неупорядоченно — например, в генеративном отделе тела *Lecithochirium* sp. (Ястребова и др., 2004); однако часто они образуют специализированные пучки. Так у того же *Lecithochirium* sp. продольные паренхимные волокна локомоторного отдела тела собраны в два крупных вентролатеральных пучка (Ястребова и др., 2004). Продольные паренхимные мышечные волокна марит *Hysteromorpha triloba* представлены двумя группами мощных пучков, расходящихся от псевдоприсосок назад (Хахалкина и др., 2002). У стригеидной трематоды *Alaria alata* продольные паренхимные мышечные волокна образуют две пары пучков — дорсальную и вентральную, которые объединяются в районе псевдоприсосок и задней части переднего «сегмента» тела. Дифференцировка дорсальной и вентральной групп продольных паренхимных волокон также характерна для марит *Bolbophorus confusus* (Ястребов, 1997). В заднем сегменте тела *Apatemon cobitidis proterorhini* и *Cotylurus erraticus* (Strigeidea) продольная паренхимная мускулатура представлена крупными пучками, которые оканчиваются на разном уровне и функционируют как ретракторы и протракторы (Stewart et al., 2003b, 2003c). У *Clinostomum complanatum* продольная паренхимная мускулатура на поперечном срезе очерчивает кольцеобразную зону (Ястребов, 1997).

Для ряда марит трематод описаны дополнительные специализированные паренхимные мышечные волокна. Так в передней части тела многих трематод имеются мышечные пучки, связывающие ротовую присоску с кожно-мускульным мешком, которые, в зависимости от места прикрепления и наклона, являются её ретракторами и протракторами (Ястребова и др., 2004; Ястребов, 1998b; Ястребов, 1998a и др.). Кроме того, у *Haplometra cylindracea* (Ястребов, 1998b), *Eucotyle cohni* (Ястребов, 1998a), *Alaria alata* (Хахалкина и др., 2004) ротовая присоска связана мышечными волокнами с глоткой, а у *Lecithochirium* sp. (Ястребова и др., 2004) — также с пищеводом и начальным отделом кишки. Глотка, в свою очередь, также может быть связана мышечныеми пучками с базальной пластинкой наружного тегумента и с передним отделом кишки (Ястребова и др., 2004; Ястребов, 1998a; Хахалкина и др., 2004). У стригеидных трематод *Apatemon cobitidis proterorhini* имеются четыре пары мышечных пучков, соединяющих ротовую присоску с псевдоприсосками (Stewart et al., 2003c).

У брюшной присоски также имеются свои ретракторы и протракторы. Чаще всего в качестве ретракторов брюшной присоски специализируются дорсо-вентральные мышечные волокна — у *Alaria alata* (Хахалкина и др., 2004), *Hysteromorpha triloba* (Хахалкина и др., 2002)

и др. При этом дорсо-вентральные волокна обычно собраны в крупные пучки и идут под наклоном к фронтальной плоскости тела. У *Leucochloridium macrostomum* ретракторы расположены иначе: они соединяют брюшную присоску с ротовой и с задним концом тела (Ястребов, 1998а). Мышечные волокна, соединяющие брюшную присоску с ротовой, имеются также у *Alaria alata* (Хахалкина и др., 2004). У этого же вида описаны две группы протракторов брюшной присоски: первые соединяют её купол с вентральными участками кожно-мускульного мешка, вторые не присоединяются к присоске непосредственно, но связывают покровы тела по бокам от неё (Хахалкина и др., 2004). Дополнительные группы мышечных волокон, связанные с брюшной присоской, описаны для марит *Lecithochirium* sp.: во-первых, это многочисленные волокна, отходящие к бокам тела, и, во-вторых, мощные волокна, отходящие от присоски антеролатерально, причём наклон их вперёд тем больше, чем ближе к переднему краю присоски они прикрепляются (Ястребова и др., 2004). Антериолатеральные мышечные пучки (восемь пар) имеются у метацеркарий и марит *Bucephaloides gracilescens* (Bucephalidae): они отходят вперёд от переднебоковых поверхностей глотки (Stewart et al., 2003a). Помимо этого, от заднего края глотки *Bucephaloides gracilescens* отходят многочисленные парные пучки к стенке тела. У церкарий *Schistosoma mansoni* есть три пары мышечных пучков, идущих от брюшной присоски к краям тела (Mair et al., 2003).

1.2.2.2. Органы прикрепления.

У большинства трематод функцию органов прикрепления выполняют ротовая и брюшная присоски, причём основная нагрузка ложится на брюшную присоску, а ротовая используется в основном при перемещении, поскольку в остальное время через неё осуществляется питание. В состоянии, которое считается филогенетически исходным для трематод, ротовая и брюшная присоски в своём функционировании совмещают принципы присасывания и обжимания тканей (Ошмарин, 1960). Присасывание реализуется за счёт создания отрицательного давления в полости присоски; этот процесс осуществляется с помощью хорошо развитых радиальных мышечных волокон, занимающих основной объём стенки присоски. Обычно в литературе пишут, что, помимо радиальных волокон, в состав стенки присосок входят слои наружных (обращённых к паренхиме) и внутренних (расположенных под тегументом полости присосок) кольцевых и меридиональных мышечных волокон. Кольцевые волокна в районе устья присосок образуют сфинктер — с его помощью при прикреплении реализуется принцип обжимания тканей (Ошмарин, 1960). В ротовой присоске марит *Hysteromorpha triloba* сфинктер устья отсутствует, однако при этом имеется задний сфинктер — в районе ротового отверстия

(Хахалкина и др., 2002). Часто бывают плохо выражены кольцевые волокна (особенно наружного слоя) в брюшной присоске, кроме района устья, где они образуют сфинктер (Stewart et al., 2003c; Ястребов, 1998b; Ястребов, 1998a; Хахалкина и др., 2002). Для марит *Lecithochitium* sp. описано необычное расположение мышечных волокон наружной поверхности брюшной присоски: они формируют сложный билатерально симметричный узор (Ястребова и др., 2004). Похожим образом расположены мышечные волокна под тегументом полости присоски *Lecithochirium* sp.

В толще ротовой присоски нередко встречаются так называемые косые мышечные волокна, например, у *Haplometra cylindracea* (Ястребов, 1998b), *Leucochloridium macrostomum*, *Eucotyle cohni* (Ястребов, 1998a). В случаях, когда основную нагрузку берут на себя дополнительные вторичные органы прикрепления, мышечные слои присосок могут частично редуцироваться. Например, в брюшной присоске *Hysteromorpha triloba* (Diplostomidae) отсутствует сфинктер (Хахалкина и др., 2002).

Нередко одна или обе присоски редуцируются. Это может происходить при переходе к пассивной фиксации — как у марит семейства Cyclocoelidae (Ошмарин, Егорова, 1978; Гинецинская, 1968), или же при появлении других органов прикрепления. У трематод из семейства Notocotylidae формируется вентральная впадина. Вся поверхность туловища за счёт мощного развития дорсо-вентральных мышечных волокон функционирует как одна большая присоска (Гинецинская, 1968; McKinnon, 1982; Ястребов, 1997). Сходным образом осуществляется прикрепление у марит семейства Cephalogonimidae (Ошмарин, Егорова, 1978). Передний «сегмент» тела многих трематод из группы Strigeida преобразован в так называемый прикрепительный бокал (Гинецинская, 1968; Судариков, 1959; Ястребов, 1997). Присоски у них обычно небольшие, однако при этом развиваются дополнительные органы прикрепления — ушковидные придатки или псевдоприсоски. Они представляют собой мускулистые складки, в составе которых имеются радиальные, продольные, кольцевые, а также диагональные (что отличает их от ротовой и брюшной присосок) мышечные волокна (Stewart et al., 2003c).

1.2.2.3. Мышечные элементы в стенках внутренних органов.

Помимо мускулатуры общего назначения и органов прикрепления мышечные элементы встречаются также в стенках пищеварительного тракта, мочевого пузырька и протоков половой системы. Данные о них весьма немногочисленны.

В большинстве случаев в стенке пищеварительного тракта имеются и кольцевые, и продольные волокна (Czubaj, Niewiadomska, 1997; Halton, Maule, 2004; и др.). На разных

участках пищеварительного тракта частота расположения волокон не одинакова. Особенно разрежены и нерегулярно расположены мышечные волокна в стенках ветвей кишки (Stewart et al., 2003c; Mair et al., 2000; Mair et al., 1998). Наиболее мощное развитие мускулатуры наблюдается в стенке глотки массивного типа (pharynx bulbosus), где помимо кольцевых и продольных волокон имеются ещё и радиальные (см. обзоры: Галактионов, Добровольский, 1987; Halton, Maule, 2004; и др.).

У разных видов и в разных отделах пищеварительной системы может присутствовать только один из слоёв мышечных волокон. Так в пищеводе *Bucephaloides gracilescens* имеются только часто расположенные кольцевые волокна (Stewart et al., 2003a). Продольные волокна отсутствуют в стенке «пищевода» *Sanguinicola inermis* (McMichael-Phillips, 1994). В ветвях кишки *Schistosoma mansoni* имеются только редко расположенные кольцевые волокна (Mair et al., 2000).

Порядок расположения слоёв мышечных волокон в стенке пищеварительной системы варьирует. В обзорной статье Д. В. Хэлтона и А. Г. Моуля (Halton, Maule, 2004) указано, что наружный мышечный слой пищеварительного тракта представлен кольцевыми волокнами. Однако в стенке кишки *Apatemon cobitidis proterorhini* снаружи лежат продольные волокна (Stewart et al., 2003c). Более того, у церкарий *Diplostomum pseudospathaceum* порядок расположения слоёв мышечных волокон разный в разных отделах пищеварительного тракта: в стенке префаринкса снаружи расположены кольцевые волокна, а в пищеводе и ветвях кишки — продольные (Czubaj, Niewiadomska, 1997).

В состав стенки мочевого пузырька входят кольцевые и продольные мышечные волокна (Stewart et al., 2003b; Rees, 1971; Šebelová et al., 2004; и др.). Порядок расположения волокон указан только для *Parorchis acanthus*: снаружи лежат кольцевые волокна (Rees, 1971). Вокруг отверстия экскреторной поры кольцевые волокна формируют сфинктер (Stewart et al., 2003c; Mair et al., 1998; Šebelová et al., 2004; и др.).

Стенки протоков половой системы трематод также включают в себя слои кольцевых и продольных мышечных волокон. Для *Bucephaloides gracilescens* описаны отдельные нерегулярно расположенные волокна вокруг семенников (Stewart et al., 2003a). У этого же вида в стенках семявыносящих канальцев имеются только редкие продольные волокна. Напротив, у *Fasciola hepatica* на всех участках протоков мужской половой системы кроме цирруса присутствуют только кольцевые волокна (судя по рисунку 5B к статье Mair et al., 1998). Копулятивный орган, и особенно проходящий в нём семяизвергательный канал, отличаются большой плотностью расположения кольцевых и продольных мышечных волокон (Šebelová et al., 2004; Stewart et al., 2003a). В стенках копулятивных органов трематод (как цирруса, так и пениса) могут также присутствовать радиальные волокна (Halton, Maule, 2004).

В состав оболочки яичника могут входить тонкие кольцевые мышечные волокна (Подвязная, 1990). Наиболее редко и нерегулярно мышечные волокна расположены в протоках желточников (Stewart et al., 2003a; Mair et al., 1998). У марит *Schistosoma mansoni* в стенках протоков желточников и яйцевода до впадения в него желточных протоков имеются только кольцевые мышечные волокна (Mair et al., 2000). У некоторых трематод между овикаптом и яйцеводом присутствует сфинктер, ограничивающий поступление женских половых клеток в яйцевод (Stewart et al., 2003a; Подвязная, 1990). На остальных участках протоков женской половой системы есть и кольцевые, и продольные мышечные волокна, хотя последние бывают реже расположены в матке (Mair et al., 2000; Stewart et al., 2003a; Подвязная, 1990). У разных видов трематод дополнительно имеются сфинктеры между яйцеводом и оотипом (Stewart et al., 2003a) и между оотипом и маткой (Mair et al., 1998). Кроме того, обычно имеется сфинктер из кольцевых мышечных волокон вокруг наружного отверстия женской половой системы (Halton, Maule, 2004). У всех описанных видов в протоках половой системы кольцевые волокна расположены над продольными.

1.2.2.4. Развитие мускулатуры в онтогенезе гермафродитного поколения.

Описание мышечной системы разных стадий онтогенеза гермафродитного поколения трематод имеется для крайне ограниченного числа видов. Ещё меньше работ посвящено механизмам преобразования мышечной системы в процессе развития гермафродитных особей.

Характер развития мышечной системы гермафродитного поколения трематод зависит от структуры онтогенеза в целом. В ходе онтогенеза гермафродитного поколения выделяются три фазы активного развития («подготовительные»): эмбриогенез церкарии, метацеркариогенез и маритогония; и три фазы «морфогенетического покоя»: церкария, метацеркария и марита (Galaktionov, Dobrovolskiy, 2003). Описание мышечной системы марит приведено выше, и далее мы охарактеризуем мускулатуру остальных фаз. Эмбриогенез мы рассматривать не будем.

1.2.2.4.1. Особенности мускулатуры церкарий и метацеркариогенез.

Личинки трематод — церкарии — существенно отличаются от взрослых особей и по особенностям морфологии, и по биологии. Задачами, которые должны выполнить церкарии в рамках реализации жизненного цикла, являются поиск второго промежуточного хозяина и проникновение в него (у трематод с триксенным жизненным циклом) или поиск субстрата для инцистирования и образование цисты (у трематод с первично диксенным жизненным циклом).

Соответственно, у церкарий можно выделить набор органов, которые необходимы только на данной фазе жизненного цикла — их называют провизорными. Наряду с провизорными органами существуют органы дефинитивные — они в той или иной степени уже сформированы у личинки, но функционируют не только у церкарии, но и у мариты. К провизорным органам относят хвост, аппарат проникновения и цистогенный аппарат. Мышечные элементы могут находиться в составе первых двух образований.

В хвосте церкарий присутствует наружный слой кольцевых и подлежащий слой продольных мышечных волокон. Кольцевые волокна хвоста или не отличаются по расположению и толщине от таковых в туловище церкарии (Mair et al., 2003; Šebelová et al., 2004), или несколько тоньше и реже расположены (Nuttman, 1974; Малкова, 1989; Czubaj, Niewiadomska, 1997). Для церкарии *Apharyngostrigea pipientis* (Strigeidae) отмечено характерное переплетение кольцевых волокон хвоста на дорсальной и вентральной сторонах (Olivier, 1940). По данным П. И. Герасева и А. А. Добровольского (1977) у церкарий *Astiotrema trituri* кольцевые волокна в хвосте отсутствуют.

Для ряда церкарий (*Parorchis acanthus* (Rees, 1971), *Maritrema subdolum* и *Microphallus claviformis* (Малкова, 1989), *Prosorhynchus crucibulum* (Matthews, 1973)) описано, что продольные волокна хвоста образуют сплошной слой. У церкарии *Xiphidiocercaria* sp. indet. А. Селинхеймо (Selinheimo, 1956) описывает два слабо развитых пучка по бокам хвоста. У большинства же описанных церкарий продольные волокна группируются в четыре функциональных блока. У *Himasthla secunda* и *Cryptocotyle lingua* (Chapman, 1973; Rees, 1975) имеются две ленты продольных мышечных волокон, причём волокна, расположенные латерально в составе этих лент, значительно толще волокон, расположенных медиально. Таким образом, в брюшной и спинной лентах имеются медианные борозды. Для церкарий *Cryptocotyle lingua* показано, что в этих бороздах располагаются брюшной и спинной каудальные нервы (Rees, 1975). В хвосте церкарий *Gymnocephallous cercaria C* sp. indet и *Echinostoma revolutum* описаны точно такие же ленты, но расположенные латерально, так что продольные волокна отсутствуют на дорсальной и вентральной сторонах (Selinheimo, 1956). Необходимо отметить, что степень обособленности вентролатеральных и дорсолатеральных блоков продольных волокон различна у разных видов. Так Х. Д. Чапман (Chapman, 1973) отмечает, что у церкарий *Cryptocotyle lingua* разница в толщине латеральных и медиальных волокон ленты больше, чем у *Himasthla secunda*. А. Селинхеймо (Selinheimo, 1956) также отмечает, что у *Echinostoma revolutum* блоки лучше разделены, чем у *Gymnocephallous cercaria C sp. indet*.

Для церкарий *Echinostoma caproni* (Šebelová et al., 2004), *Diplostomum spathaceum* (Selinheimo, 1956), *Apharyngostrigea pipientis* (Olivier, 1940), *Alaria arisaemoides* (Pearson, 1956), *Neodiplostomum intermedium* (Pearson, 1961), *Diplostomum pseudospathaceum* (Czubaj,

Niewiadomska, 1997) характерно наличие отдельных четырёх пучков продольных мышечных волокон хвоста. Продольные мышечные волокна хвоста церкарии *Schistosoma mansoni* сгруппированы в шесть отдельных пучков: два дорсолатеральных, два вентролатеральных и два медианных (на спинной и брюшной стороне) (Nuttman, 1974). При этом волокна в латеральных пучках значительно толще, чем в медианных.

Необходимо отметить, что продольные волокна зачастую расположены по-разному на разных участках хвоста. Для церкарий *Himasthla secunda* и *Cryptocotyle lingua* отмечено, что в передней части хвоста, перед местом его крепления к туловищу, продольные волокна не сгруппированы в пучки, а равномерно распределены по окружности (Chapman, 1973). В фурке церкарий *Schistosoma mansoni* пучки распадаются на отдельные продольные волокна (Nuttman, 1974; Dorsey et al., 2002; Mair et al., 2003). Судя по приведённым иллюстрациям, то же самое происходит и в фурке *Apharyngostrigea pipientis* (Olivier, 1940 (fig. 15, 17)). Однако в фурке *Alaria arisaemoides* (Pearson, 1956), *Neodiplostomum intermedium* (Pearson, 1961) и *Diplostomum pseudospathaceum* (Czubaj, Niewiadomska, 1997) продольные пучки сохраняются. Кроме того, распадаются на отдельные волокна и продольные пучки в концевом участке хвоста *Echinostoma caproni* (Šebelová et al., 2004).

Продольные волокна в составе сплошного слоя или пучков могут быть по-разному расположены. У церкарий *Parorchis acanthus* (Rees, 1971), *Himasthla secunda* и *Cryptocotyle lingua* (Chapman, 1973; Rees, 1975) продольные волокна идут прямо, параллельно передне-задней оси. Напротив, у церкарий *Schistosoma mansoni* (Nuttman, 1974), *Heterobilharzia americana* (Lumsden, Foor, 1968), *Neodiplostomum intermedium* (Pearson, 1961) и *Diplostomum pseudospathaceum* (Czubaj, Niewiadomska, 1997) продольные волокна лежат под небольшим углом к передне-задней оси, так что в каждом пучке передняя часть отдельного волокна лежит сбоку, а задняя смещена медианно.

Ещё в работах по морфологии церкарий, выполненных на светооптическом уровне, отмечалось, что продольные мышечные волокна хвоста имеют поперечную исчерченность и напоминают поперечно-полосатые мышцы позвоночных животных (Pearson, 1956, 1961; Selinheimo, 1956; и др.). Когда структуру продольных волокон хвоста начали изучать методами электронной микроскопии, выяснилось, что у многих видов тонкие и толстые филаменты высоко упорядочены, и можно выделить A- и I-зоны, а также Z-диски. Необходимо отметить, что, тем не менее, мышечные клетки в хвосте церкарий не становятся полиэнергидными, и отдельная мышечная клетка, как и в других участках тела, состоит из сократимой части и ядросодержащей части (миоцитона). Таким образом, поперечно исчерченные продольные мышечные волокна хвоста называют псевдопоперечно-полосатыми. Считается, что продольные волокна хвоста играют важнейшую роль в локомоции церкарий, и их поперечно исчерченная

структура обеспечивает более быстрые и частые движения. Наличие псевдопоперечно-полосатых мышечных волокон в хвосте было описано у церкарий *Echinostoma caproni* (Šebelová et al., 2004), *Schistosoma mansoni* (Nuttman, 1974; Dorsey et al., 2002; Mair et al., 2003), *Heterobilharzia americana* (Lumsden, Foor, 1968), *Cryptocotyle lingua* (Rees, 1975), *Maritrema subdolum* и *Microphallus claviformis* (Малкова, 1989) и других. Интересно, что в передней четверти хвостового стволика *Schistosoma mansoni* поперечная исчерченность отсутствует, равно как и в фурке (Dorsey et al., 2002). Также она исчезает и в концевой лопасти хвоста церкарии *Echinostoma caproni* (Šebelová et al., 2004). Нужно отметить, что у *Parorchis acanthus* поперечная исчерченность отсутствует на всём протяжении хвоста (Rees, 1971). К. Дж. Наттман (Nuttman, 1974) предполагает, что это связано с низкой плавательной активностью церкарий этого вида. Кольцевые волокна при этом у всех изученных видов обычные, гладкие.

Помимо слоёв кольцевых и продольных мышечных волокон у церкарий разных видов отмечается наличие дополнительных волокон в составе хвоста. Так Г. Рис (Rees, 1975) описывала у *Cryptocotyle lingua* два вентролатеральных пучка волокон, которые начинаются вентромедианно от основания хвоста и идут назад и вбок, прикрепляясь к базальной пластинке чуть позади края каудального кармана. Эти волокна, как и продольные, имеют поперечную исчерченность. В фурке *Schistosoma mansoni* (Nuttman, 1974; Mair et al., 2003) и *Alaria arisaemoides* (Pearson, 1956) отмечено наличие поперечных волокон (авторы предполагают, что эти волокна аналогичны дорсо-вентральным волокнам туловища).

Следует также упомянуть о месте прикрепления хвоста к туловищу. Х. Д. Чапман (Chapman, 1973) утверждал, что продольные волокна туловища церкарии *Cryptocotyle lingua* проходят в хвост сквозь место прикрепления. Однако Г. Рис (Rees, 1975) установила, что продольные волокна туловища у *Cryptocotyle lingua* в хвост не заходят. Продольные волокна хвоста прикрепляются к «плотным телам» у его основания. К этим же «плотным телам» присоединяются так названые радиальные волокна, направленные вперёд и прикрепляющиеся к базальной пластинке кожно-мускульного мешка недалеко от уровня основания хвоста. Немного иная картина наблюдается и у *Maritrema subdolum* и *Microphallus claviformis*. Продольная мускулатура туловища в задней его части подходит к «плотным телам», напоминающим Z-диски. От этих же «плотных тел» идут короткие мощные мышечные пучки в хвост, где они соединяются с его продольной мускулатурой (Малкова, 1989).

В состав аппарата проникновения обычно входят железистые структуры (железы проникновения, мукоидные железы) и передний орган. На строении переднего органа следует остановиться подробнее, поскольку он включает в себя различные мышечные элементы. Передний орган располагается на переднем конце тела и формируется из зачатка ротовой присоски. В ходе последующего развития гермафродитного поколения (метацеркариогенеза) он

преобразуется в ротовую присоску. Таким образом, передний орган представляет собой ротовую присоску, которая на определённом участке своего морфогенеза специализируется для выполнения функции проникновения и морфологически сильно отличается от нормальной присоски. Как считается, формирование триксенного жизненного цикла (т.е. приобретение второго промежуточного хозяина) происходило в эволюции трематод неоднократно. Также неоднократно и независимо у церкарий из разных систематических групп в ходе эволюции формируется передний орган. Соответственно его строение и принципы работы существенно различаются. К сожалению, данных о функционировании и организации мускулатуры передних органов довольно мало; тем не менее, представляется целесообразным суммировать то, что известно хотя бы для нескольких типов передних органов.

Передний орган стригеид и диплостоматид устроен сходно[1]. Дж. Пирсон в самых общих чертах описывает строение и работу переднего органа *Alaria arisaemoides* и *A. canis* (Pearson, 1956). Отверстие его открывается субтерминально — оно смещено на вентральную сторону. За отверстием начинаются ряды крупных шипов, которые в совокупности часто называют оральной шапочкой (oral hood или oral cap (Erasmus, 1958)). Протоки желёз проникновения проходят в толще боковых стенок переднего органа и открываются терминально на переднем конце. В задних двух третях стенки переднего органа хорошо развита кольцевая мускулатура. В ходе проникновения в хозяина церкария выбрасывает секрет желёз проникновения и дополнительно механически повреждает его покровы шипами оральной шапочки (Pearson, 1956). Передняя часть, покрытая шипами, может втягиваться благодаря работе ретракторов, расположенных в толще переднего органа, и выворачиваться обратно за счёт сокращения мускулатуры стенки переднего органа (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003). Также сокращение мускулатуры стенки переднего органа служит для выбрасывания секрета и протоков желёз проникновения.

Несмотря на то, что в общих характеристиках стригеид и шистозоматид передний орган называют модификацией ротовой присоски (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003), нельзя с полной уверенностью применить это утверждение к церкариям семейства Sanguinicolidae (Schistosomatida). Дело в том, что у марит сангвиниколид отсутствуют ротовая и брюшная присоски, а также глотка. То же характерно и для церкарий, однако структура, которая участвует в проникновении в хозяина и может назваться передним органом, имеется. Иначе его именуют хоботком (Скрябин, 1951). Передний орган отделён от туловища небольшой

[1] Здесь можно отметить, что термин «передний орган» широко применялся именно к стригеидным и шистозоматидным церкариям, в то время как для стилетных и плевролофоцеркных церкарий использовался термин «ротовая присоска» (см. обзоры: Гинецинская, 1968; Galaktionov, Dobrovolskij, 2003). В дальнейшем мы используем термин «передний орган» для всех церкарий, у которых структура, расположенная терминально на переднем конце тела, не может выполнять функцию присасывания из-за своих конструктивных особенностей.

перетяжкой. Некоторые авторы утверждают, что при контакте с рыбой церкария прикрепляется к её поверхности за счёт мышечного усилия переднего органа (Sommerville, Iqubal, 1991).

Передний орган представителей семейства Heterophyidae (практически во всех работах называемый ротовой присоской) служит для проникновения во второго промежуточного хозяина, может выдвигаться и несёт крупные шипы на дорсальной губе (Cable, 1956). Механическое повреждение тканей хозяина осуществляется при помощи крупных шипов проникновения. Описаны радиальные и кольцевые мышечные волокна в стенке переднего органа *Cryptocotyle lingua* (последние особенно хорошо развиты в дорсальной губе), а также продольные мышечные пучки снаружи от tunica propria (Rees, 1974).

Стилетные церкарии (Xiphidiocercaria) характеризуются наличием в толще переднего органа жесткой склеротизированной структуры, которая используется для прорезания покровов второго промежуточного хозяина — стилета. Стилет расположен внутри стилетного влагалища (кармана), и к его основанию крепятся мощные мышечные пучки, другими концами связанные с наружной поверхностью переднего органа (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003).

Отдельно можно отметить группу виргулидных стилетных церкарий, которая ассоциируется с семействами Pleurogenidae и Lecithodendriidae (Seitner, 1945; Хотеновский, 1970; и др.). Их передний орган помимо стилета включает виргулу — утолщённый тегумент буккальной полости, в котором накапливается секрет мукоидных желёз. Ф. Дж. Круиденер (Kruidenier, 1951) отмечает наличие мышечных слоёв под tunica propria переднего органа виргулидных церкарий; кроме того, более тонкие мышечные слои выстилают буккальную полость. Также автор описывает ретракторы стилета, расположенные в переднебоковых частях переднего органа, и отмечает, что другие столь же крупные мышечные пучки отсутствуют (Kruidenier, 1951).

В целом, важной проблемой остаётся более подробное описание мускулатуры разных типов передних органов. С одной стороны, это поможет уточнить механизм их работы. С другой стороны, возможно выявление конвергентных признаков в их строении.

Характер изменений мышечных элементов в составе дефинитивных структур церкарии в ходе метацеркариогенеза существенно различается в разных группах трематод. Для церкарий из архаичных семейств (Echinostomatidae, Paramphistomidae, Notocotylidae и др.) характерно более полное развитие дефинитивных органов (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003). Следовательно, метаморфоз, следующий за стадией церкарии, является в большей степени «достроечным». Так, мышечная система церкарии *Echinostoma caproni* практически не отличается от таковой у метацеркарий (Šebelová et al., 2004).

Совершенно иной ход развития наблюдается у фуркоцеркных трематод из группы Strigeida. Их церкарии и мариты настолько специализированы и различаются по морфологии,

что простого «достроечного» метаморфоза недостаточно. Причём основные преобразования ложатся на стадию метацеркариогенеза, в частности, мускулатура перестраивается кардинальным образом; этот процесс был подробно прослежен у *Diplostomum chromatophorum* (Подвязная, Добровольский, 2001). Мышечные элементы кожно-мускульного мешка церкарии полностью дегенерируют в течение первых десяти дней развития, и на их месте из миобластов заново формируется дефинитивная мускулатура. Она по характеру расположения отличается от мускулатуры церкарии, в частности, диагональные волокна приурочены в основном к брюшной стороне туловища, а продольные и кольцевые волокна там толще, чем на спинной стороне.

Строение мышечной системы и церкарий, и марит описано также для *Schistosoma mansoni* (Mair et al., 2000; Mair et al., 2003). Передний орган церкарий у марит замещается ротовой присоской. Г. Р. Мэйр пишет, что брюшная присоска у церкарий недоразвита, волокна в ней лежат хаотично, вокруг её устья лежат только несколько кольцевых волокон (Mair et al., 2003). В состав кожно-мускульного мешка как церкарий, так и марит входят слои кольцевых, продольных и диагональных волокон, однако у церкарий диагональные волокна имеются только в преацетабулярном отделе.

Казалось бы, у трематод из таксона Plagiorchiida, мариты которых часто сильно ювенилизированы и миниатюризированы, не должно быть таких глобальных перестроек мышечной системы, как у фуркоцеркных трематод. Однако, по данным П. И. Герасева и А. А. Добровольского, в ходе метацеркариогенеза *Astiotrema trituri* происходит дегенерация части мышечных элементов кожно-мускульного мешка и изменение порядка расположения его слоёв (Герасев, Добровольский, 1977). Так, у церкарии имеются наружный слой продольных и внутренний слой кольцевых волокон, а у метацеркарии мышечные слои расположены обычным образом (снаружи кольцевые, ниже продольные, под ними диагональные).

1.2.2.4.2. Маритогония.

Изменения в строении мышечной системы в период маритогонии обычно постепенные. Развитие происходит за счёт достраивания мускулатуры метацеркарии: новые мышечные клетки формируются из миобластов, мышечные слои кожно-мускульного мешка и присосок утолщаются (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003).

Однако метацеркариогенез не всегда сопровождается наращиванием мышечной массы. Так у представителей семейства Cyclocoelidae (паразиты воздушных мешков, полости тела и носовых полостей водоплавающих птиц (Гинецинская, 1968)) не только не увеличивается количество мышечных элементов в период метацеркариогенеза, но и происходит их частичная дегенерация (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003).

У других трематод процессы наращивания мышечной массы, по-видимому, идут неравномерно в разных участках туловища. П. Г. Ошмарин (Oshmarin, 1958 — по Ошмарин, Егорова, 1978) предложил гипотезу о первичной дифференцировке туловища марит трематод на локомоторный (преацетабулярный — перед брюшной присоской) и генеративный (постацетабулярный — за брюшной присоской) отделы. Функциональные различия между этими отделами накапливаются в основном в ходе маритогонии за счёт аллометрического роста. Растёт в основном генеративный отдел: развивается половая система, соматические же ткани и органы главным образом растягиваются. На примере нервной системы было показано, что эти процессы приводят к уменьшению толщины нервных стволов и разрежению ортогона в постацетабулярном отделе (до такой степени, что нервная система там выглядит диффузной) (Котикова, 1969). Некоторые авторы считают, что в отношении кожно-мускульного мешка ситуация может быть аналогичной (например, Oshmarin, 1958 — по Ошмарин, Егорова, 1978; Гинецинская, 1968), то есть мускулатура растёт с разной интенсивностью в локомоторном и генеративном отделах. Прямых доказательств этому нет, но есть ряд косвенных. Так у марит р. *Diacetabulum*, р. *Levinseniella*, р. *Numeniotrema* и др. (сем. Microphallidae) мышечные волокна в передней части туловища развиты сильнее, чем в задней (Белопольская, 1963). У марит *Leucochloridium macrostomum* в генеративном отделе реже расположены диагональные волокна (Ястребов, 1998а); у марит *Clinostomum complanatum* в локомоторном отделе лучше развиты продольные мышечные волокна (Ястребов, 1997).

Возможно, подобные процессы идут и при маритогонии у видов с вторичной дифференцировкой туловища (большинство представителей Strigeida). Первичная дифференцировка у них утрачена, но туловище разделено на два «сегмента». Передний — бокаловидный, служит для питания и прикрепления, второй — половой. В заднем «сегменте», возможно, мышечные волокна также хуже развиваются, как в генеративном отделе первично дифференцированных трематод.

Таким образом, мускулатура общего назначения и органов прикрепления у марит и метацеркарий может различаться скорее количественно, чем качественно. Существенные изменения затрагивают только мускулатуру половой системы, обычно недоразвитой на стадии метацеркарии. (Stewart et al., 2003a, 2003b, 2003c).

Глава 2. Материал и методы

Материал для работы был собран в 2007—2012 годах. Сборы проводились на Белом море в районе МБС СПбГУ (Кандалакшский залив, Керетский архипелаг), на Баренцевом море в районе посёлка Дальние Зеленцы и в Ленинградской области (п. Старый Петергоф, п. Вырица). Точки сборов показаны на рисунке 1 приложения 1. Часть материала была предоставлена С. В. Щенковым из сборов в Самарской области. В работе использовано 19 видов трематод. Для получения метацеркарий и марит производились вскрытия их хозяев. Сформированные церкарии были получены в результате их эмиссии из моллюска-хозяина.

Для поиска и определения объектов мы использовали бинокулярный стереомикроскоп МБС-10. Для уточнения некоторых морфологических деталей использовался микроскоп Leica DM 500. Чтобы определить объекты, собранные на Белом и Баренцевом морях, мы пользовались статьями Г. К. Чубрик (1966), К. В. Галактионова (Галактионов, 1983; Galaktionov et al., 2006), М. Кое (Køie, 1976). Определение церкарий *Cercaria edgesii* основано на описании С. В. Щенкова (Щенков, 2013).

Перечень видов и стадий их жизненного цикла, использованных в работе, приведён в таблице 1. Там же указаны хозяева, из которых был получен материал, и количество экземпляров каждого объекта, использованное для описания мускулатуры. Краткие характеристики жизненных циклов рассмотренных видов приведены ниже.

Все объекты были зафиксированы 4%–ным раствором параформальдегида (PFA) в 0,1 М фосфатном буфере (PBS). Материал хранился в PFA, при 4 ºС. Перед окраской все объекты отмывались в PBS в течение 0,5—1,5 суток. Для визуализации фибриллярного актина использовалась стандартная методика окрашивания фаллоидином с флуоресцентной меткой (TRITC). Объекты помещали в раствор TRITC-фаллоидина на PBS на 1—2 суток. Концентрация используемого раствора варьировала от 2 до 0,2мкг/мл. После окрашивания объекты отмывали в 0,1 М PBS в течение одного—двух часов и, впоследствии, заключали в смесь глицерина и PBS (9:1). Препараты просматривали на конфокальных лазерных сканирующих микроскопах Leica SP5 или SPE. Шаг между оптическими срезами составлял от 0,5 до 1,5 мкм.

Для обработки полученных серий оптических срезов — получения изображений отдельных оптических срезов и сборок Z-серий — использовалась программа ImageJ v. 1.46r. Масштабная линейка на всех изображениях = 10 μm. Для получения реконструкций оптических срезов в отличных от исходной (XY) плоскостях мы использовали дополнительный программный модуль «Volume Viewer» v. 1.31 (данный модуль, к сожалению, не позволяет проставлять масштабные линейки).

Кроме того, в описаниях церкарий Notocotylidae gen. sp., *Microphallus claviformis* и *Maritrema subdolum* приводятся наблюдения за их двигательной активностью.

Таблица 1. Перечень использованных объектов.

Семейство	Вид	Стадия	Кол-во экземпляров, по которым составлено описание	Хозяин
Diplostomatidae	*Cotylurus cornutus* (Rudolphi 1809)	Ц	16	*Lymnaea* sp.
Sanguinicolidae	*Sanguinicola* sp.	Ц	9	*Lithoglyphus naticoides*
Fellodistomatidae	*Fellodistomum fellis* (Olsson 1868)	Ц	7	*Leionucula belottii*
Gymnophallidae	*Gymnophallus* sp.	МЦ	11	*Turtonia minuta*
	Parvatrema margaritense (Ching 1982)	МЦ	10	*Margarites helicinus*
Bucephalidae	*Prosorhynchus squamatus* Odhner 1905	МЦ	7	*Myoxocephalus scorpius*
Diplodiscidae	*Diplodiscus subclavatus* (Pallas 1760)	Ц	5	*Planorbis planorbis*
		НМАР	10	*Rana temporaria*
		МАР	4	*Rana temporaria*
Notocotylidae	Notocotylidae gen. sp.	Ц	8	*Hydrobia ulvae*
Echinostomatidae	*Himasthla elongata* (Mehlis 1831)	Ц	16	*Littorina littorea*
Heterophyidae	*Cryptocotyle lingua* (Creplin 1825)	Ц	18	*Littorina littorea*
		МАР	6	*Larus argentatus*
	Cryptocotyle concavum (Creplin 1825)	Ц	7	*Hydrobia ulvae*
Acanthocolpidae	*Neophasis lageniformis* (Lebour 1910)	НМАР	14	*Anarhichas lupus*
Renicolidae	*Cercaria parvicaudata* Stunkard and Shaw 1931	Ц	11	*Littorina saxatilis*
Lecithodendriidae	*Cercaria edgesii*	Ц	10	*Bithynia tentaculata*
Microphallidae	*Microphallus claviformis* (Brandes 1888)	Ц	8	*Hydrobia ulvae*
	Maritrema subdolum Jägerskiöld 1909	Ц	9	*Hydrobia ulvae*
	Microphallus pygmaeus (Levinsen 1881)	МЦ	10	*Littorina saxatilis*
	Microphallus piriformes (Odhner 1905)	МЦ	5	*Littorina saxatilis*
Zoogonidae	*Zoogonoides viviparus* Tschubrik 1966	МЦ	5	*Buccinum undatum*

Ц — церкарии; МЦ — метацеркарии; НМАР — неполовозрелые мариты; МАР — половозрелые мариты.

2.1. Краткие характеристики жизненных циклов рассмотренных в работе объектов.

Cotylurus cornutus (сем. Diplostomatidae)

Для представителей семейства Diplostomatidae характерны трёххозяинные жизненные циклы. Партениты и церкарии *Cotylurus cornutus* развиваются в пресноводных пульмонатах (Судариков, 1959). Церкарии выходят из первого промежуточного хозяина и внедряются в различных моллюсков или пиявок (реже). В ходе метацеркариогенеза происходит полная перестройка тела, так что инвазионная метацеркария морфологически сильно отличается от церкарии (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003). Окончательными хозяевами служат связанные с водоёмами птицы разных видов (часто — утки) (Судариков, 1959).

Sanguinicola sp. (сем. Sanguinicolidae)

Трематоды семейства Sanguinicolidae характеризуются вторично диксенным жизненным циклом. В первом промежуточном хозяине (пресноводные гастроподы) развивается несколько генераций дочерних спороцист и, впоследствии, мелкие фуркоцеркные церкарии. Покинув моллюска, эти церкарии заражают рыб, в кровеносной системе которых черви достигают половозрелости (Скрябин, 1951). Считается, что рыбы исходно являлись вторыми промежуточными хозяевами сангвиниколид, а вторично диксенный жизненный цикл возник в результате выпадения из него окончательного хозяина (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003).

Fellodistomum fellis (сем. Fellodistomatidae).

Первым промежуточным хозяином являются двустворчатые моллюски *Leionucula belottii* (=*Ennucula tenuis*) (Чубрик, 1952). В них развиваются короткие мешкообразные спороцисты, которые отрождают макроцеркных церкарий. Церкарии после выхода из моллюска должны попасть в кишечник второго промежуточного хозяина (на Баренцевом море это *Ophiura sarsi*), где они становятся метацеркариями, но не инцистируются. Там метацеркарии могут питаться и расти, пока офиуру не съест окончательный хозяин — зубатки (*Anarhichas lupus*, *A. minor* и *Lycichthys denticulatus*). Молодые мариты локализуются в двенадцатиперстной кишке; перед достижением половозрелости они мигрируют в желчный пузырь (Чубрик, 1966).

Gymnophallus sp. (сем. Gymnophallidae).

Для гимнофаллид первым промежуточным хозяином служат двустворчатые моллюски. Мелкие фуркоцеркные церкарии попадают во второго промежуточного хозяина, которым являются либо также двустворчатые моллюски, либо полихеты (Галактионов, 1993). В нём

церкарии многих видов не инцистируются, и локализуются в разных органах, часто — между складкой мантии и раковиной моллюска. К таким метацеркариям относятся и те, что фигурируют в нашей работе. Окончательным хозяином для гимнофаллид служат различные птицы, которые заражаются, съедая моллюска с метацеркариями (Чубрик, 1966).

Parvatrema margaritense (сем. Gymnophallidae).

Небольшое количество мешковидных спороцист с церкариями развивается в двустворчатых моллюсках *Turtonia minuta*. Далее церкарии попадают в гастропод *Margarites helicinus*, в районе гонады, но не инцистируются. Метацеркарии этого вида (как и некоторых других представителей рода *Parvatrema*) способны размножаться путём партеногенеза. После двух циклов партеногенетического размножения появляются инвазионные для окончательного хозяина (обыкновенная гага — *Somateria mollissima*) метацеркарии третьего поколения, которых легко отличить от предыдущих поколений по наличию почти полностью сформированной гермафродитной половой системы (Galaktionov et al., 2006). Мускулатура именно этой стадии жизненного цикла была описана в нашей работе. Маритогония довольно короткая, занимает несколько дней, в течение которых черви увеличиваются в размерах в 1,5—2 раза; при этом соотношение размеров пре- и постацетабулярного отделов практически не изменяется (Galaktionov et al., 2006).

Prosorhynchus squamatus (сем. Bucephalidae).

Партеногенетическое поколение обнаруживается в двустворчатых моллюсках *Mytilus edulis* и *Musculus* spp. (Чубрик, 1966). В разветвлённой спороцисте формируются эмбрионы церкарий. Сформированные церкарии характеризуются фуркоцеркным хвостом с коротким стволиком и очень длинными ветвями фурки. Заражение второго промежуточного хозяина — рыб (бычков и липарисов) — происходит с использованием стратегии пассивного ожидания (Прокофьев, Галактионов, 2009). Окончательным хозяином служат бычки (обычно *Myoxocephalus scorpius*), которые заражаются в результате каннибализма или поедания липарисов (Чубрик, 1966).

Diplodiscus subclavatus (сем. Diplodiscidae).

Для этого вида характерен первично диксенный жизненный цикл (Гинецинская, 1968). Редии и церкарии развиваются в пресноводных моллюсках рода *Planorbis* (Cox, 1971). После выхода из моллюска церкарии инцистируются во внешней среде. В качестве окончательного хозяина служат амфибии — лягушки и тритоны. Молодые мариты обнаруживаются на разных участках средней кишки; половозрелые особи локализуются в ректуме.

Notocotylidae gen. sp.

Для представителей семейства Notocotylidae характерен первично диксенный жизненный цикл (Филимонова, 1985). Первым промежуточным хозяином являются брюхоногие моллюски; для использованных в данной работе церкарий это *Hydrobia ulvae*. В гидробиях развиваются мешковидные редии, которые отрождают либо также редий, либо церкарий. После выхода из моллюска церкарии инцистируются на каком-либо субстрате (камни, травинки, раковины моллюсков…). Окончательным хозяином служат различные утки (в частности, обыкновенная гага), которые заражаются, случайно поедая инцистированных адолескарий. В беломорских птицах находят представителей трёх родов нотокотилид: *Paramonostomum*, *Catatropis* и *Notocotylus* (Филимонова, 1985). Однако у церкарий нотокотилид отсутствуют признаки, которые используются при определении марит (строение вентральных органов), так что их определение затруднено.

Himasthla elongata (сем. Echinostomatidae).

Первым промежуточным хозяином являются литоральные гастроподы *Littorina littorea*, в которых развивается несколько генераций редий. Церкарии, выходящие из литторин, внедряются в мидий (*Mytilus edulis*), где локализуются, в основном, в ноге и мантийной складке. Окончательными хозяевами являются различные морские птицы, главным образом — серебристая чайка (*Larus argentatus*); они заражаются, поедая мидий с метацеркариями (Werding, 1969).

Cryptocotyle lingua и *C. concavum* (сем. Heterophyidae).

Представители семейства Heterophyidae обладают триксенными жизненными циклами. Первым промежуточным хозяином служат гастроподы: для *C. lingua* это *Littorina littorea* (Stunkard, 1930), для беломорских *C. concavum* — *Hydrobia ulvae* (Галактионов и др., 2002). Метацеркарии этих видов обнаруживаются в разных видах рыб. В качестве окончательных хозяев используются рыбоядные птицы, чаще всего чайки и крачки; также могут заражаться млекопитающие (Stunkard, 1930).

Neophasis lagenoformis (сем. Acanthocolpidae).

Первым промежуточным хозяином этого вида трематод являются гастроподы *Buccinum undatum*. В печени и гонаде обнаруживают продолговатых редий, внутри которых развиваются церкарии. В ходе своего развития церкарии теряют хвост и фактически становятся метацеркариями также внутри редий. Метацеркарии являются инвазионными для

окончательного хозяина — зубатки (*Anarhichas lupus* и *A. minor*), которая заражается, поедая первого промежуточного хозяина. Молодые мариты локализуются в начальном отделе кишечника; половозрелые уходят в заднюю часть кишки. (Чубрик, 1966)

Cercaria parvicaudata (сем. Renicolidae).

На Белом и Баренцевом морях партенит и церкарий *Cercaria parvicaudata* находили в различных брюхоногих моллюсках (*Littorina saxatilis*, *Nucella lapillus*, *Buccinum undatum*, *Neptunea despecta*). Церкарии развиваются в округлых тонкостенных неподвижных спороцистах. Сформированные церкарии либо инцистируются в стенке мантийной полости первого промежуточного хозяина, либо выходят из него и инцистируются в различных моллюсках, брюхоногих и двустворчатых (Чубрик, 1966). *Cercaria parvicaudata*, по-видимому, относится к роду *Renicola* sp.; Б. Вердинг (Werding, 1969) даже предполагал, что это название синонимично *Renicola roscovita*. Мариты представителей семейства Renicolidae обитают попарно в расширениях почечных протоков птиц (Скрябин, 1970).

Cercaria edgesii (сем. Lecithodendriidae).

Эти церкарии предположительно относятся к семейству Lecithodendriidae (Щенков, 2013), для которых характерен триксенный жизненный цикл (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003). Спороцисты и церкарии были обнаружены в гастроподах *Bithynia tentaculata*. Промежуточными хозяевами для представителей этого семейства служат водные личинки насекомых; окончательными — насекомоядные позвоночные (амфибии, рептилии, птицы, рукокрылые, реже — грызуны) (Скарбилович, 1948).

Microphallus claviformis и *Maritrema subdolum* (сем. Microphallidae).

Для обоих видов характерен триксенный жизненный цикл. Первым промежуточным хозяином для них служат гастроподы *Hydrobia ulvae*, в которых развивается одно поколение дочерних спороцист, отрождающих мелких стилетных церкарий. Церкарии после выхода из моллюска должны внедриться во второго промежуточного хозяина — литоральных бокоплавов. Заражение окончательных хозяев (морских птиц) происходит при поедании ими бокоплавов с инцистированными метацеркариями. (Галактионов, 1993)

Microphallus pygmaeus и *M. piriformes* (сем. Microphallidae).

Первыми промежуточными хозяевами этих видов являются литоральные гастроподы рода *Littorina*. Большое количество округлых тонкостенных спороцист поражает печень и гонаду моллюска. В спороцистах развиваются метацеркарии (это характерно для микрофаллид группы

«pygmaeus»), зачаток хвоста теряется в ходе эмбриогенеза; они могут попасть в окончательного хозяина, если он съедает заражённую гастроподу. Маритогония короткая: черви немного увеличиваются в размерах. Постацетабулярный отдел вырастает в длину и ширину несколько больше, чем преацетабулярный. Мариты обитают в средней кишке различных морских птиц. (Белопольская, 1949; Галактионов, 1983, 1993)

Zoogonoides viviparus (сем. Zoogonidae).

Спороцисты и бесхвостые церкарии (церкариэумы) этого вида обнаруживаются в моллюсках *Buccinum undatum*. В качестве вторых промежуточных хозяев служат разнообразные бентосные малоактивные беспозвоночные (офиуры, полихеты, двустворчатые и брюхоногие моллюски). Мариты обычно встречаются в задней части кишки различных видов камбал. (Køie, 1976)

Глава 3. Результаты

3.1. Общие положения

Прежде чем переходить к описанию мышечной системы отдельных объектов, мы должны пояснить или ввести ряд терминов, которыми будем пользоваться в дальнейшем.

Тело особей гермафродитного поколения трематод исходно разделено на два отдела: туловище и хвост. В ходе превращения церкарии в метацеркарию или адолескарию хвост отбрасывается. После этого задний конец туловища маркируется экскреторной порой.

Когда указано, что какие-либо структуры расположены на уровне того или иного органа, подразумевается их положение по передне-задней оси. Также и основные слои мышечных волокон кожно-мускульного мешка называют кольцевыми, продольными и диагональными относительно этой же оси.

Туловище особей гермафродитного поколения трематод обычно разделяют на два отдела: преацетабулярный и постацетабулярный (в литературе для марит нередко используются термины «локомоторный» и «генеративный»). Граница между ними проходит на уровне брюшной присоски (обычно — её заднего края). В каждом из этих отделов можно выделять участки поверхности в зависимости от расположения относительно мидсагиттальной плоскости и дорсо-вентральной оси. Схема регионализации вентральной поверхности особи гермафродитного поколения приведена на рисунке 2А в приложении 1.

Основной термин, используемый при описании мышечной системы — мышечное волокно (= миофибрилла). Это тяж фибриллярного актина, расположенный в сократимом отростке мышечной клетки. Используемая методика не позволяет визуализировать границы мышечной клетки, а значит и мышечного отростка, так что о характере расположения миофибрилл в пределах отростка мы можем только косвенно судить в некоторых исключительных случаях.

Мышечные волокна могут соединяться своими концами в длинную линию, однако термин «мышечный пучок» мы используем только в тех случаях, когда присутствуют два или более мышечных волокна, расположенных вплотную друг к другу на значительной части своей длины.

В тех случаях, когда мышечные волокна толстые и короткие, с заостренными концами, мы называем их веретеновидными (даже если они уплощены).

Отдельного внимания заслуживает терминология, связанная с присосками. Следует отметить, что не существует полного набора терминов для описания поверхностей присосок, тем более таких, которые были бы одинаково приняты в отечественной и зарубежной литературе. Обозначения, используемые для слоёв мышечных волокон (экваториальные или

кольцевые, меридиональные, радиальные), не позволяют полностью описывать мускулатуру присосок, так что многие термины приходится вводить заново или существенно уточнять.

Форма и ротовой, и брюшной присосок обычно может быть приближена к шарообразной, хотя они могут быть несколько вытянуты как в поперечном, так и в продольном направлении. Присоски в разной степени погружены в толщу туловища, где их от паренхимы отделяет плотная пластинка внеклеточного матрикса — tunica propria (или *собственная оболочка*). Если рассматривать присоску саму по себе, отдельно от тела, то у неё можно выделить две поверхности: внутреннюю (поверхность полости присоски) и наружную (в отечественной литературе её также часто называют «поверхность купола присоски») (рис. 2В, приложение 1). В случае брюшной присоски самый удалённый от отверстия участок поверхности полости будет обозначен как дно полости.

Присоски большей своей частью погружены в паренхиму, однако всегда более или менее выражен участок наружной поверхности, который прилегает вплотную к базальной пластинке наружного тегумента; при этом сплошные слои мускулатуры кожно-мускульного мешка на данном участке отсутствует. Таким образом, можно сказать, что на этом участке базальная пластинка заменяет tunica propria присоски. Для обозначения этого участка поверхности купола присосок мы будем пользоваться термином «свободный край». Часть наружной поверхности, отграниченная от паренхимы при помощи tunica propria будет называться «погружённая часть наружной поверхности» или «погружённая часть купола». Граница между свободным краем присосок и кожно-мускульным мешком обычно маркируется бороздкой. Следует отметить, что отдельные группы мышечных волокон кожно-мускульного мешка могут заходить под тегумент свободного края.

Направление основных осей и ротовой, и брюшной присосок существенно различается у разных представителей трематод. Передне-задняя ось ротовой присоски изогнута, и проходит через наружное отверстие присоски и ротовое отверстие (граница полости присоски и префаринкса). Ось брюшной присоски может быть как прямой, так и изогнутой, и проходит она через отверстие присоски и дно полости присоски. Нередко мы говорим о разных участках наружной и внутренней поверхностей присосок, например, передний, задний, боковые, дорсальный, вентральный (рис. 2В, приложение 1). Во всех этих случаях ориентирование осуществляется относительно осей тела, а не присосок.

Номенклатура основных мышечных слоёв присоски стандартизирована следующим образом. Названия мышечным слоям даются в соответствии с собственными осями присосок, но не туловища (в исключительных случаях сделаны соответствующие ремарки). Основной слой мышечных волокон, составляющий толщу стенки присоски, называется радиальным, в соответствии с традиционной номенклатурой. Мышечные волокна, расположенные под

тегументом полости ротовой присоски, мы будем называть кольцевыми и продольными, по аналогии с мышечными волокнами в других участках протоков пищеварительной системы. Наружные поверхности ротовой и брюшной присосок, а также поверхность полости брюшной присоски обычно могут быть уподоблены поверхности сферы. Так что основные слои мышечных волокон мы будем обозначать как кольцевые и меридиональные. Термин «экваториальные мышечные волокна», которым иногда в литературе заменяют термин «кольцевые мышечные волокна», нам кажется неудачным, и мы не будет им пользоваться. В тех случаях, когда кольцевые волокна, так или иначе, прерываются (т.е. не образуется полного кольца), следует говорить о поперечных мышечных волокнах. Если кольцевые волокна прерываются не случайным образом, а по двум противолежащим точкам на окружности, они будут обозначены как полукольцевые.

Нередко в описаниях присосок в словосочетании «слой меридиональных мышечных волокон» слово «меридиональный» написано в кавычках. Это означает, что на отдельных срезах волокна этого слоя могут быть приняты за меридиональные, но таковыми не являются. Как именно они располагаются — описано в каждом конкретном случае.

В составе стенок протоков половой системы, мочевого пузырька и пищеварительного тракта обычно присутствуют кольцевые и продольные волокна. При этом внутренним мы будем называть тот слой, который расположен непосредственно под базальной пластинкой их эпителиальной выстилки. А наружным — тот, что находится по периферии.

3.2. Церкарии *Cotylurus cornutus*

(Рисунки — в Приложении 2)

Туловище церкарии овальное, сужено к переднему и заднему концам. Преацетабулярный отдел немного больше, чем постацетабулярный. Актиновые шипики полностью покрывают переднюю половину преацетабулярного отдела (примерно до уровня середины глотки) (рис. 1A, B). Ближе к заднему концу туловища они присутствуют только на латеральных поверхностях; при этом они становятся крупнее, но расположены реже, чем в передней части туловища. В постацетабулярном отделе на вентральной поверхности присутствует дополнительная компактная группа мелких шипиков непосредственно за отверстием брюшной присоски (рис. 1A, 2B).

В составе кожно-мускульного мешка присутствуют слой кольцевых, слой продольных и слой диагональных мышечных волокон. Кольцевые волокна расположены часто и регулярно по всему туловищу церкарии. Продольные мышечные волокна толстые, веретеновидные, собраны

в очень широкие лентовидные пучки (на ширину туловища церкарии приходится не более восьми таких пучков). Интересно, что участки интердигитации между волокнами, расположенными последовательно в продольном направлении, располагаются поперечными рядами (и на дорсальной, и на вентральной поверхности можно насчитать пять таких рядов). В постацетабулярном отделе продольные мышечные волокна несколько разрежены. (Рис. 1A, B)

На вентральной поверхности в преацетабулярном отделе выделяются две пары вентролатеральных лентовидных продольных пучков, организованных более плотно, чем пара вентромедианных (рис. 1A, 2A). У хвостовой впадины продольные мышечные волокна образуют пару мощных двойных пучков на вентральной стороне, и пару тройных пучков — на дорсальной. Эти пучки соединяются с четырьмя латеральными продольными мышечными лентами хвоста (см. ниже). (Рис. 2C, D)

Диагональные мышечные волокна присутствуют только в преацетабулярном отделе. Они образуют редко расположенные небольшие пучки. (Рис. 1A, B, 2A)

Две дополнительные группы мышечных волокон кожно-мускульного мешка связаны с брюшной присоской.

1. Три пары плотных, коротких веретеновидных мышечных волокон идут вперёд от передней границы свободного края присоски. Они интердигитируют с мышечными волокнами вентромедианных продольных лент. Данные мышечные волокна обозначены как антериорадиальные. (Рис. 2A, B)
2. По бокам и сзади от свободного края брюшной присоски несколько пар плотных дугообразно изогнутых мышечных волокон отходят в антериолатеральных направлениях (соответственно, они обозначены как антериолатеральные) (рис. 2A, B). Следует отметить, что две—три задние пары этих волокон почти соединяются по медианной линии, так что формируется неполная aU-образная[2] система. При сокращении антериолатеральных мышечных волокон брюшная присоска должна смещаться вперёд.

Дорсо-вентральные мышечные волокна хорошо развиты по всему туловищу церкарии; причём в более медианных районах их пучки немного крупнее (рис. 3A). Места крепления дорсо-вентральных мышечных волокон на вентральной стороне расположены ближе к медианной линии, чем на дорсальной.

К дополнительным группам паренхимных мышечных пучков относятся следующие:

[2] Далее в тексте результатов будут фигурировать U-образные системы мышечных волокон, не связанные с антериолатеральной группой, что вносит некоторою путаницу. Чтобы избежать её, мы будем называть U-образные системы в составе антериолатеральной группы aU-образными; а те, которые являются независимыми — nU-образными. Если в тексте результатов или обсуждения говорится просто об U-образной системе (без дополнительного индекса), то имеется в виду совокупность из двух систем (aU- и nU-образной).

I. Несколько пар наиболее крупных пучков дорсо-вентральных мышечных волокон связаны с брюшной присоской: они крепятся с одной стороны к дорсолатеральным участкам наружной поверхности присоски, а с другой — к базальной пластинке дорсальной поверхности туловища (медианнее) (рис. 3B). Сокращение их, по-видимому, обеспечивает втягивание брюшной присоски.

II. Пара крупных мышечных пучков проходит вдоль заднего участка наружной поверхности переднего органа (рис. 3C). Места крепления к базальной пластинке дорсальной поверхности туловища отстоят вперёд от задней поверхности переднего органа примерно на треть его длины; а к вентральной — на четверть. Сокращение этой пары пучков может способствовать выдвиганию переднего органа.

III. Снаружи от tunica propria брюшной присоски расположено несколько лентовидных пучков, которые крепятся по бокам купола (рис. 4B, C). Возможно, сокращение этих пучков способствует расширению и распластыванию брюшной присоски по субстрату.

Брюшная присоска округлой формы; отверстие присоски поперечно овальное. Свободный край узкий, на нём расположены многочисленные актиновые шипики (рис. 4A). Под tunica propria купола брюшной присоски находится слой «меридиональных» мышечных волокон. Паттерн их расположения радиально симметричный, на дорсальной стороне — в виде шестилучевой звезды, по радиусам и интеррадиусам которой идут линии крепления мышечных волокон (рис. 4B, C). «Меридиональные» мышечные волокна заходят на свободный край брюшной присоски. Под «меридиональными» мышечными волокнами вентральной части купола присоски расположен мощный кольцевой сфинктер из крупных веретеновидных мышечных волокон (рис. 4A). Кольцевые волокна присутствуют и под тегументом полости присоски — на вентральной поверхности, однако здесь они тонкие и располагаются редко. Толщу присоски образует слой хорошо развитых радиальных миофибрилл (рис. 4A).

Передний орган цилиндрической формы, длина превышает ширину примерно в два раза. Самое широкое место переднего органа — граница его свободного края (рис. 5C). Отверстие переднего органа открывается почти терминально, чуть смещено на вентральную сторону. Терминально расположена ямка, на дне которой отверстия протоков желёз проникновения. Сами протоки проходят в латеральных участках стенки переднего органа. Свободный край переднего органа покрыт многочисленными мелкими актиновыми шипиками (рис. 5A).

Под tunica propria погружённой в паренхиму задней части переднего органа располагаются слои продольных и кольцевых мышечных волокон. Здесь продольные волокна занимают периферическое положение; слой кольцевых волокон располагается под ними. И кольцевые, и

продольные мышечные волокна в этой части образуют плотные, широкие, часто расположенные лентовидные пучки (рис. 5D, G). На небольшом участке в задней части переднего органа пучки кольцевых волокон лежат нерегулярно, нередко перекрещиваются. Сокращение кольцевых и продольных мышечных волокон наружной поверхности переднего органа должно вызывать выбрасывание секрета желёз проникновения, а также содержимого буккальной полости.

Под тегументом свободного края периферическое положение занимают кольцевые мышечные волокна (рис. 5A, G). Таким образом, они формируют независимый мышечный слой. Продольные волокна свободного края переднего органа также не соединяются непосредственно с продольными волокнами задней, погружённой в паренхиму части (рис. 5B, G). И кольцевые, и продольные мышечные волокна здесь тоньше, менее ярко окрашиваются, и их пучки располагаются значительно реже.

Под тегументом буккальной полости находится слой тонких, часто расположенных кольцевых мышечных волокон (рис. 5C, H). Они лежат более часто в передней четверти полости. Задние две трети буккального канала лишены этих волокон. Под кольцевыми волокнами расположен слой продольных мышечных волокон, которые формируют редкие, плотные пучки; пара наиболее толстых пучков располагается дорсально, и передними концами крепится на дне терминальной ямки переднего органа (рис. 5C, H). Продольные мышечные пучки буккальной полости заканчиваются перед входом в буккальный канал, т.о. они не связаны с тонкими отдельными продольными волокнами, выстилающими последний.

В толще переднего органа хорошо развита радиальная мускулатура (рис. 5C). При этом пучки радиальных мышечных волокон располагаются продольными рядами, и крепятся к базальной пластинке тегумента полости переднего органа между пучками выстилающих её продольных мышечных волокон.

В стенке префаринкса присутствуют продольные мышечные волокна, которые соединяются с наружным слоем продольных мышечных волокон глотки (рис. 5E). Толщу стенки глотки образуют радиальные мышечные волокна; под тегументом полости глотки располагается слой кольцевых мышечных волокон (рис. 5F). В стенке пищевода и ветвей кишки имеются очень редкие, нерегулярно лежащие миофибриллы: наружные кольцевые и внутренние продольные (рис. 5C).

В хвосте под тегументом расположены два слоя мышечных волокон (рис. 6A). Наружный слой состоит, по-видимому, из сильно преобразованных кольцевых волокон. Они представляют собой две группы латеральных полуколец, которые лежат перпендикулярно передне-задней оси только на латеральных поверхностях; кончики полуколец, заходящие на дорсальную и вентральную поверхность, загибаются назад, так что там образуется сеть с поперечно

вытянутыми ромбовидными ячейками (рис. 6A, B, H).

Глубже располагаются продольные мышечные волокна, образующие лентовидные пучки. Дорсомедианная и вентромедианная продольные мышечные ленты образованы гладкими волокнами. В составе дорсальной ленты выделяется пара более крупных центральных мышечных пучков и пара более тонких боковых пучков (рис. 6B, F, G). В составе вентральной ленты присутствует пара небольших боковых пучков, а медианное положение занимает ещё более тонкий непарный мышечный пучок (рис. 6C, G).

Помимо медианных лент присутствуют ещё четыре крупных продольных мышечных ленты — пара дорсолатеральных и пара вентролатеральных (рис. 6A, G). При ближайшем рассмотрении оказывается, что каждая из них состоит из трёх пучков. Ближе всего к медианной линии располагается небольшой пучок из мышечных волокон, которые идут более или менее строго продольно (llm-I, рис. 6E, G, H). Латеральное положение занимают два пучка скошенных мышечных волокон, располагающиеся один над другим. Волокна наружного пучка скошены в латеральном направлении (задние концы волокон — дальше от медианной линии, чем передние) (llm-II, рис. 6E, G, H); внутреннего — в медианном (llm-III, рис. 6F, G, H). Миофибриллы всех трёх пучков в составе латеральных продольных мышечных лент поперечно исчерчены (рис. 6E, F).

В ветви фурки заходят все четыре латеральные продольные ленты — по две в каждую ветвь. Боковые пучки медианных мышечных лент вливаются в них, а центральные продолжают идти прямо и соединяются между лопастями фурки (рис. 6D). По внутренней поверхности фурки идут продольные мышечные волокна, не связанные с продольными мышечными лентами стволика хвоста (рис. 6D). Все продольные мышечные волокна в ветвях фурки гладкие.

Над ними имеются тонкие, неправильно расположенные кольцевые волокна (рис. 6A). Они часто перекрещиваются, так что можно предположить, что либо эти волокна являются спиральными, либо они представляют собой изогнутые полукольца (как в стволике хвоста).

3.3. Церкарии *Sanguinicola* sp.

(Рисунки — в Приложении 3)

Туловище церкарии при плавании сильно изогнуто на вентральную сторону (рис. 1A). Актиновые шипики присутствуют только на поверхности переднего органа и передней части туловища в виде двух небольших вентролатеральных групп (рис. 1C).

Кожно-мускульный мешок туловища церкарии включает слои кольцевых, продольных и диагональных мышечных волокон (рис. 1B). Кольцевые волокна тонкие, часто и регулярно

расположены, не образуют пучков (рис. 1C). Продольные мышечные волокна собраны широкие лентовидные пучки (рис. 1B, C). На периметр поперечного среза туловища приходится около 10 таких лент. У основания хвоста, на вентральной стороне, расположены утолщённые короткие пучки продольных волокон кожно-мускульного мешка, которые, по-видимому, соединяются с продольными мышечными волокнами хвоста (рис. 1B, 2A). Диагональные волокна собраны в пучки по два—три волокна. Они немногочисленны: на всю дорсальную сторону туловища приходится не более десяти пар пучков диагональных волокон, на вентральную — не более четырёх пар (рис. 1B). На латеральных поверхностях диагональные волокна отсутствуют. Интересно, что на дорсальной поверхности диагональные волокна залегают довольно глубоко под слоем продольных (около 2,5 мкм) (рис. 2A); возможно, между продольными и диагональными волокнами расположены цитоны тегумента и миоцитоны.

В паренхиме церкарии присутствуют тонкие дорсо-вентральные волокна (рис. 2A).

На поверхности переднего органа присутствует десять поперечных рядов актиновых шипиков (рис. 1C, 3A, 3D). Пять рядов в задней его части расположены редко, шипики в их составе тонкие (в самом переднем ряду — чуть толще, чем в остальных). Передние пять рядов сближены, шипики этих рядов толстые. Ротовое отверстие находится на уровне самого заднего ряда толстых шипиков (рис. 4C). Передняя часть переднего органа вворачивается до уровня третьего ряда толстых шипиков (рис. 1B).

Под тегументом переднего органа лежат слои тонких кольцевых и продольных мышечных волокон (рис. 3A, 3C, 3E). Эти слои, по-видимому, являются продолжением соответствующих слоёв кожно-мускульного мешка туловища церкарии, хотя ленты продольных волокон перегруппировываются на границе с передним органом. Кольцевые волокна располагаются часто и регулярно; продольные образуют широкие лентовидные пучки, более плотные, чем в туловище церкарии. В передней половине (под рядами толстых актиновых шипиков) продольные волокна отсутствуют, а кольцевые расположены реже, чем в задней половине переднего органа (рис. 3A, 3E). Также под тегумент поверхности переднего органа заходит передняя пара диагональных мышечных волокон с дорсальной стороны туловища церкарии (рис. 1B, 3C). На вентральной стороне переднего органа присутствует пара собственных диагональных мышечных волокон (рис. 3C); точка их пересечения расположена сразу позади отверстия переднего органа.

Передний орган отделён от туловища церкарии мышечной перегородкой, через которую проходит «пищевод»[3] (рис. 2A). Она состоит из волокон, соединяющих латеральные стороны

[3] Поскольку пищеварительная система представителей семейства Sanguinicolidae значительно преобразована, мы не можем проводить точные гомологии между её отделами и отделами пищеварительной системы других трематод, устроенной обычным образом.

тела церкарии (рис. 3B). В толще переднего органа присутствует ряд специализированных мышечных пучков, большинство из которых выполняет функцию ретракторов (рис. 4A, B):

I. От кончика вворачивающийся части отходят две пары мышечных волокон, соединяющие кончик с дорсолатеральными участками наружной поверхности переднего органа (на схеме отмечены малиновым) (рис. 4C, 4D, 4E);

II. От дорсального и вентрального краёв вворачивающейся части, на уровне основания первого ряда шипов, отходят пары мышечных пучков — к дорсальной и вентральной поверхностям переднего органа соответственно (отмечены коричневым) (рис. 4C, 4E);

III. Две пары более коротких пучков идут от латеральных границ вворачивающейся части к дорсолатеральным и вентролатеральным поверхностям переднего органа на уровне ротового отверстия (отмечены серо-зелёным) (рис. 4D, 4E);

IV. Также присутствуют два тонких пучка, расположенных медианно в задней части переднего органа. Они соединяют дорсальную и вентральную поверхности переднего органа с перегородкой между ним и туловищем церкарии (отмечены жёлто-зелёным) (рис. 4F).

По-видимому, сокращение мышечных волокон I-й, II-й и III-й групп вызывает вворачивание передней части переднего органа. Выворачивание может осуществляться за счёт сокращения кольцевых волокон, расположенных под тегументом переднего органа.

Сфинктер вокруг ротового отверстия не обнаружен. Сразу за отверстием располагается участок с утолщённой мышечной обкладкой — «глотка»[4]. В её стенке присутствуют продольные мышечные волокна (занимают периферическое положение), а также две группы поперечных волокон — дорсальная и вентральная (рис. 4F). На латеральных стенках «глотки» мышечные волокна отсутствуют. За «глоткой» следует длинный и извитой «пищевод», в стенке которого присутствуют часто расположенные кольцевые мышечные волокна (рис. 2A, 2C). С парой клеток, которые являются зачатками ветвей кишки, никаких мышечных волокон не связано.

Мочевой пузырёк[5] небольшой, овальный, немного смещён на дорсальную сторону. В его стенке присутствует хаотичная сеть из мышечных волокон (рис. 2B).

Длина хвоста более чем в четыре раза превосходит длину туловища церкарии. Лопасти фурки уплощены. И на поверхности стволика хвоста (в основном — на дорсальной и вентральной), и на поверхности ветвей фурки рассеяны тонкие актиновые шипики.

---

[4] Часто данную структуру называют «глоткой», хотя, по-видимому, она не гомологична глотке других трематод.

[5] Некоторые авторы считают мочевой пузырёк церкарий Schistosomatata негомологичным мочевому пузырьку других трематод (Powell, 1973). В таких случаях он обозначается как экскреторный атриум.

Мускулатура хвоста церкарии представлена кольцевыми и продольными мышечными волокнами. Наружный слой состоит из тонких, часто расположенных кольцевых волокон (рис. 5A). Глубже располагаются крупные латеральные продольные мышечные ленты в два слоя. Мышечные волокна в составе этих лент расположены под углом к передне-задней оси (около 30 градусов). Толщина наружных латеральных лент небольшая (как у слоя кольцевых мышечных волокон). Хорошо идентифицируются мышечные отростки в составе наружных лент: очень широкие, лентовидные, плотно прилегающие друг к другу (рис. 5B). Их передние концы в обеих наружных лентах крепятся близ медианной линии на дорсальной стороне хвоста, задние концы — близ медианной линии на вентральной поверхности. Мышечные отростки внутренних латеральных лент скошены в другом направлении: передние их концы крепятся близ медианной линии на вентральной стороне тела, а заканчиваются они на дорсальной стороне, также близ медианной линии (рис. 5C). Эти ленты более толстые: мышечные волокна внутри каждого отростка на поперечном срезе расположены U-образно (рис. 5D, 5E). У волокон этого слоя хорошо заметна поперечная исчерченность (рис. 5C). По медианной линии на дорсальной и вентральной поверхностях, между латеральными лентами, идут очень тонкие продольные мышечные пучки (рис. 5D, 5E).

Наружные латеральные ленты хвоста заканчиваются, не доходя 50—60 мкм до места бифуркации (рис. 1A). Примерно в том же месте волокна внутренних латеральных лент меняют свою ориентацию, становятся продольными и так доходят до места бифуркации, однако вблизи него они теряют свою поперечную исчерченность (рис. 1A, 5F). Небольшая часть этих волокон заходит в ветви фурки в виде нескольких продольных пучков, и заканчивается на их концах (рис. 5F). Характер расположения кольцевых волокон в ветвях фурки в целом похож на таковой в стволике хвоста, однако кольцевые волокна в фурке мельче и расположены чуть менее регулярно (рис. 5F).

3.4. Церкарии *Fellodistomum fellis*

(Рисунки — в Приложении 4)

Туловище церкарий овальной формы, не уплощено в дорсо-вентральном направлении. Брюшная присоска очень крупная, расположена примерно посередине длины туловища, так что размеры пре- и постацетабулярного отделов приблизительно одинаковы.

Кожно-мускульный мешок церкарий включает три основных мышечных слоя: из кольцевых, продольных и диагональных мышечных волокон (рис. 1A, B, C). Кольцевые волокна не образуют пучков и располагаются часто и регулярно (рис. 1B, 2). Продольные

мышечные волокна толще кольцевых. И в преацетабулярном, и в постацетабулярном отделах выделяются вентролатеральные мышечные ленты. Продольные волокна в их составе лежат чаще, чем в составе вентромедианной группы (рис. 1A, C, 2, 3A).

Диагональные волокна брюшной и спинной поверхностей составляют независимые слои, т.е. отдельные волокна не переходят с брюшной стороны на спинную. На латеральных поверхностях преацетабулярного отдела и в районе брюшной присоски эти слои накладываются один на другой, но отдельные волокна не соединяются между собой (рис. 3A, B, C). В постацетабулярном отделе по бокам туловища располагаются большие участки, на которых диагональные волокна отсутствуют (рис. 3C).

В преацетабулярном отделе диагональные волокна образуют довольно правильную сеть с ромбовидными ячейками (рис. 1A, C, 3D). В постацетабулярном отделе на дорсальной стороне диагональные волокна разрежены; их задние концы оканчиваются ближе к медианной линии, чем к бокам туловища (рис. 3D). В постацетабулярном отделе на вентральной стороне диагональные волокна сильно изогнуты назад (рис. 1A, C, 2A).

В состав кожно-мускульного мешка входят три дополнительные группы мышечных волокон:

1. В районе брюшной присоски между слоями кольцевых и продольных волокон располагаются две парные группы мышечных волокон, которые мы обозначили как антериорадиальные и постериорадиальные (рис. 1B, 2A). Первые расходятся от переднебоковых краёв брюшной присоски веером в переднебоковом направлении; вторые, соответственно, расходятся от заднебоковых краёв присоски веером в заднебоковых направлениях.
2. От боковых границ свободного края брюшной присоски отходят парные группы антериолатеральных мышечных волокон (рис. 1C, 2A). Они расходятся антериолатерально и крепятся под вентролатеральными лентами продольных мышечных волокон кожно-мускульного мешка. Дистальные участки этих волокон немного отгибаются латерально. Антериолатеральные волокна расположены под слоем диагональных мышечных волокон кожно-мускульного мешка.
3. Непосредственно за свободным краем брюшной присоски расположена nU-образная поперечная лента из мышечных волокон (рис. 1C, 2). Передние концы мышечных волокон этой ленты крепятся под вентролатеральными лентами продольных мышечных волокон кожно-мускульного мешка на уровне середины брюшной присоски.

Дорсо-вентральные мышечные волокна достаточно равномерно распределены в туловище церкарии между внутренними органами (рис. 4A, B, C, D).

К дополнительным паренхимным группам мышечных волокон относятся следующие:

I. От боковых поверхностей купола ротовой присоски отходят четыре пары пучков к дорсолатеральным участкам кожно-мускульного мешка (рис. 4A, B, C). При их сокращении ротовая присоска должна втягиваться.

II. От задней поверхности купола брюшной присоски отходят многочисленные мышечные волокна в заднебоковых направлениях; они крепятся к базальной пластинке тегумента боковых поверхностей туловища (рис. 4C, D).

Ротовая присоска почти шарообразной формы, отверстие небольшое, округлое. Под tunica propria располагается слой поперечных, а следом — меридиональных мышечных волокон (рис. 5A, B, C). И те, и другие мышечные волокна не заходят на свободный край ротовой присоски.

Под тегументом свободного края ротовой присоски расположены две группы поперечных мышечных волокон: передняя и задняя поперечные мышечные ленты (рис. 5C, D). Часть волокон передней ленты в медианной области заворачивает в полость ротовой присоски и лежит под тегументом передней части полости (рис. 5C, 6A, B, C). В задней части свободного края ротовой присоски, под волокнами задней поперечной ленты, расположена группа меридиональных мышечных волокон. В антериолатеральных областях свободного края, под волокнами передней поперечной ленты, лежат две пары антериолатеральных мышечных дуг свободного края (рис. 5C, E). Задние концы передней пары лент подходят к боковым границам свободного края. Задние концы задней пары лент лежат близ отверстия ротовой присоски.

Под тегументом полости присоски присутствуют кольцевые и продольные мышечные волокна (рис. 6A, B). Кольцевые волокна формируют сфинктер отверстия присоски. Сфинктер ротового отверстия развит слабо. Слой кольцевых волокон полости присоски разделён на две части — переднюю и заднюю — так как в средней части полости присоски её ось резко меняет направление. Таким образом, на дорсальной и латеральных поверхностях полости присоски образуется широкий промежуток между передней и задней группами кольцевых мышечных волокон (рис. 6A).

Толщу присоски образует радиальная мускулатура (рис. 6A, D). Также в толще присутствуют: антериолатеральная дугообразная мышечная лента (рис. 6C, D, E); пара пучков диагональных мышечных волокон (по-видимому, продолжения диагональных волокон кожно-мускульного мешка) (рис. 6C, F); и несколько пар косых мышечных пучков, соединяющих дорсальную и вентральную стороны купола присоски (рис. 6C, D).

Префаринкс короткий. В стенке глотки различимы наружные продольные и кольцевые, радиальные и внутренние кольцевые мышечные волокна. В стенках ветвей кишки видны кольцевые и продольные мышечные волокна.

Чрезвычайно крупная брюшная присоска поперечно овальной формы. Отверстие присоски также сильно вытянуто в поперечном направлении. К сожалению, нам не удалось полностью описать все слои мышечных волокон в её составе, так что далее мы перечислим только наиболее заметные из них. По краю отверстия присоски располагается широкая лента из кольцевых мышечных волокон, образующих сфинктер (рис. 1A, 2A, 7A). Эта лента частично (внутренним краем) заходит довольно глубоко в полость присоски, полностью выстилает свободный край купола, и частично присутствует на погружённой в паренхиму части купола.

Слоёв «меридиональных» волокон в стенке купола, по-видимому, несколько, и они различаются по толщине и частоте расположения мышечных волокон (рис. 7A). Под тегументом полости присоски также, возможно, есть «меридиональные» мышечные волокна. Толщу присоски образуют радиальные мышечные волокона (рис. 7B); косые мышечные волокна не обнаружены.

В стенке основания мочевого пузырька и его ветвей присутствуют кольцевые и продольные мышечные волокна.

Церкарии *Fellodistomum fellis* макроцеркные, хвост превосходит туловище по длине в несколько раз. Основание хвоста изогнуто на вентральную сторону. На конце присутствует фурка. Под наружной пластинкой тегумента хвоста располагается плотный слой поперечных мышечных волокон. Под ним находятся продольные мышечные волокна, организованные в две широкие ленты — дорсальную и вентральную (рис. 7C). Волокна в составе этих лент толще кольцевых, но располагаются реже. Они лежат немного хаотично, часто под углом к передне-задней оси хвоста (особенно на дорсальной стороне, близ его основания). Установить, являются ли эти продольные волокна поперечно исчерченными или гладкими, нам не удалось. Продольные мышечные волокна хвоста соединяются с короткими плотными пучками продольных мышечных волокон кожно-мускульного мешка, расположенными перед основанием хвоста на дорсальной и вентральной сторонах (рис. 7C). В ветвях фурки присутствуют более редкие продольные волокна, не образующие лент или пучков. Вместо поперечных волокон в фурке присутствуют спиральные, которые образуют двойную спираль (хорошо заметны места перекреста) (рис. 7D).

3.5. Метацеркарии *Gymnophallus* sp.

(Рисунки — в Приложении 5)

Туловище округлое с заострённым задним концом и тупым передним концом, поскольку ротовая присоска у фиксированных метацеркарий обычно втянута (рис. 1A, B). Отверстие

ротовой присоски открывается вентрально близ переднего конца тела. Брюшная присоска отстоит на треть длины туловища от его заднего конца. Обычно она втянута, так что отверстие и свободный край присоски оказываются на дне небольшой ямки. За брюшной присоской располагается вентральный бугорок диаметром около 25 мкм. (Рис. 1C, 2C)

В состав кожно-мускульного мешка входят слои кольцевых, продольных и диагональных мышечных волокон (рис. 1A, B, 2B). Волокна всех трёх слоёв лежат регулярно и часто. Кольцевые волокна равномерно располагаются по всему туловищу метацеркарии; их регулярность немного нарушается только в районе брюшной присоски (рис. 2C). Продольные мышечные волокна образуют часто расположенные пучки (рис. 1A, B, 2B). Наименьшей толщины пучки расположены вентромедианно и в преацетабулярном, и постацетабулярном отделах (рис. 2A, C). Наиболее плотное расположение пучков характерно для вентролатеральных участков пре- и постацетабулярного отделов, так что там образуются почти сплошные продольные ленты (рис. 1A, 2C). По периферии вентрального бугорка слой продольных волокон прерывается, однако на его вершине присутствуют тонкие продольные волокна (рис. 2A, C).

Слой диагональных мышечных волокон на дорсальной стороне разрежен по сравнению с вентральной (рис. 1A, B). В постацетабулярном отделе на вентральной стороне туловища диагональные волокна как таковые отсутствуют.

Помимо трёх основных слоёв в состав кожно-мускульного мешка входят семь дополнительных групп мышечных волокон:

1. От передней границы свободного края брюшной присоски отходят короткие и тонкие антериорадиальные мышечные волокна, которые частично интердигитируют с вентромедианной группой продольных волокон кожно-мускульного мешка (рис. 2A, C).
2. От задней границы свободного края брюшной присоски отходит группа немного более толстых постериорадиальных мышечных волокон (рис. 2A, C).
3. Вокруг границы свободного края брюшной присоски расположено кольцо из мышечных волокон, которое может, по-видимому, частично функционально заменять собственный сфинктер брюшной присоски (рис. 2A, C).
4. По краю вентрального бугорка, под непрерывным слоем кольцевых мышечных волокон кожно-мускульного мешка, располагаются собственные кольцевые мышечные волокна бугорка (рис. 2A, C).
5. Крупные пучки антериолатеральных мышечных волокон отходят от задней и боковых границ свободного края брюшной присоски. Они идут антериолатерально и крепятся под вентролатеральными продольными мышечными лентами между

слоями продольных и диагональных мышечных волокон кожно-мускульного мешка. (Рис. 1A, 2A, C)

6. Две дуги из крупных пучков мышечных волокон расположены в постацетабулярном отделе на вентральной поверхности. Их медианные концы лежат на поверхности вентрального бугорка, но не соединяются между собой. Тем не менее, эту группу мышечных волокон можно назвать первой nU-образной системой. (Рис. 1A, 2A, C)
7. За первой nU-системой расположена вторая. Она представляет собой непрерывную в медианной части поперечную дугу из толстых пучков мышечных волокон, более широкую, чем первая nU-образная система. (Рис. 1A, 2A, C)

Основная часть дорсо-вентральных мышечных волокон идёт под тем или иным углом к дорсо-вентральной оси (рис. 3A, 4A, B). Вентральные их концы расположены медианнее, чем дорсальные. По бокам от ротовой присоски дорсо-вентральные волокна не образуют пучков; дорсальные их концы сильно смещены вперёд. Остальные дорсо-вентральные волокна (за ротовой присоской) собраны в крупные лентовидные пучки. Они не заходят в латеральные участки туловища, и образуют на дорсальной стороне две продольные линии крепления (рис. 4A). На вентральной стороне места крепления ближе к медианной линии и расположены более хаотично.

В паренхиме присутствует восемь дополнительных групп мышечных волокон:

I. От вентролатеральных продольных мышечных лент на уровне середины преацетабулярного отдела отходят вперёд очень мощные продольные мышечные пучки. Передними концами они крепятся к латеральным поверхностям ротовой присоски. (Рис. 3B, 4C)
II. Три пары мышечных пучков крепятся передними концами к антериолатеральным поверхностям ротовой присоски, а задними — к базальной пластинке наружного тегумента на дорсальной стороне туловища. (Рис. 3B, 4C, D, E)
III. Пара мышечных пучков крепится с одной стороны на вентральной стороне туловища по бокам от ротовой присоски, а с другой — к базальной пластинке наружного тегумента спереди и по бокам от ротовой присоски. При этом в центральной части они прилегают к переднебоковым участкам наружной поверхности ротовой присоски. (Рис. 3B, 4C)
IV. Пара мышечных пучков идёт от боков ротовой присоски в средней её части вперёд, к дорсальной стороне туловища. (Рис. 3B, 4E)
V. Пара продольных мышечных пучков передними концами крепится близ переднего конца дорсально, далее идёт назад вдоль дорсальной поверхности ротовой

присоски, и задними концами крепится к задней поверхности глотки. (Рис. 3B, 4D)

VI. Три пары коротких продольных пучков с одной стороны крепятся к базальной пластинке тегумента на вентральной стороне туловища в районе средней части ротовой присоски, а с другой — к вентральной поверхности глотки. (Рис. 3B)

VII. Две пары поперечных мышечных пучков расположены в средней части преацетабулярного отдела. Вентрально они крепятся рядом с первой группой продольных паренхимных мышечных пучков; дорсальные концы расположены близ боковых поверхностей туловища. (Рис. 3B, 4D, E)

VIII. Четыре пары мышечных пучков отходят от боковых поверхностей брюшной присоски латерально и крепятся на дорсальной стороне туловища. (Рис. 3B, 4E)

Брюшная присоска округлой формы, глубоко втянута в туловище. Как уже было указано выше, вокруг границы свободного края присоски расположено мышечное кольцо, которое можно считать дополнительным сфинктером присоски. Отверстие брюшной присоски поперечно овальное.

Под tunica propria брюшной присоски располагается слой «меридиональных» мышечных волокон (рис. 5A, B, D). В составе этого слоя можно выделить поперечную ленту, расположенную антериодорсально и дорсальный веер (его волокна расходятся в постериолатеральных направлениях). Под тегументом свободного края присоски находится группа меридиональных волокон, которая, по-видимому, не соединяется со слоем «меридиональных» мышечных волокон погружённой части купола присоски (рис. 5A).

Под слоем «меридиональных» волокон на вентральной стороне купола лежат полукольцевые мышечные волокна, собранные в пучки (рис. 5A, C). У границы свободного края расположено полукольцо, «разорванное» в передней части. Далее разрыв появляется и в задней части — формируются латеральные дуги. Наибольшей плотности пучки полукольцевых волокон достигают у антериолатеральных границ свободного края присоски. В районе свободного края присоски, под меридиональными волокнами, присутствует сфинктер отверстия присоски из кольцевых мышечных волокон (рис. 5A).

Под тегументом полости брюшной присоски расположен слой кольцевых мышечных волокон, и под ним — слой меридиональных мышечных волокон. Толщу брюшной присоски образуют радиальные мышечные волокна.

Ротовая присоска обычно глубоко втянута; форма её варьирует в зависимости от физиологического состояния. Когда полость присоски сокращена, сама присоска по форме напоминает короткий цилиндр. При этом полость в поперечном сечении слегка треугольная, дорсальная стенка шире вентральной. Если полость расширена — она становится сферической; тогда ротовая присоска приобретает округлую форму. Отверстие ротовой присоски смещено на

вентральную поверхность, однако направлено вперёд. Когда присоска втянута, перед отверстием присоски формируется складка. Свободный край ротовой присоски плохо выражен.

Под tunica propria наружной поверхности ротовой присоски расположен слой поперечных мышечных волокон (рис. 6A, B, C). Они образуют тонкие лентовидные пучки, которые лежат в виде независимых групп на дорсальной и на вентральной сторонах органа. Только в задней части ротовой присоски поперечные мышечные волокна становятся кольцевыми и участвуют в формировании заднего сфинктера присоски.

Глубже лежит слой часто расположенных «меридиональных» мышечных волокон (рис. 6A, B, C, D). В его составе можно выделить дорсальную продольную ленту, антериовентральную группу волокон, которые лежат меридионально, и латеральные группы.

Под тегументом небольшого свободного края ротовой присоски присутствуют две антериолатеральные мышечные дуги и задняя поперечная мышечная лента. Также сюда заходят мышечные волокна «меридионального» слоя. По краю отверстия ротовой присоски лежат кольцевые мышечные волокна, формирующие её передний сфинктер. (Рис. 6B, E)

Под тегументом полости ротовой присоски расположен слой крупных кольцевых мышечных волокон, и глубже — тонких и реже лежащих продольных. В задней части полости, перед префаринксом, кольцевые волокна образуют крупный сфинктер (рис. 6F).

Толщу ротовой присоски образуют хорошо развитые радиальные мышечные волокна (рис. 6F). Также в ней присутствуют две группы тонких косых мышечных волокон. Волокна первой группы проходят в передней части ротовой присоски, соединяя её дорсальную наружную поверхность с вентральной (передний участок свободного края). Волокна второй группы являются поперечными; медианные их участки лежат близ дорсальной наружной поверхности ротовой присоски, концы их крепятся у боковых стенок полости ротовой присоски.

Префаринкс очень короткий, обычно втянут в полость ротовой присоски (рис. 7A), так что может создаться впечатление, что глотка следует непосредственно за ротовой присоской.

Глотка грушевидной формы с немного зауженным передним концом. Под тегументом полости глотки расположен слой кольцевых мышечных волокон. Толщу стенки глотки образуют пучки радиальных волокон. Под tunica propria глотки лежат продольные и кольцевые мышечные волокна. На переднем и заднем концах глотки расположены сфинктеры из кольцевых мышечных волокон. (Рис. 7A)

В стенке пищевода присутствуют наружные продольные и внутренние кольцевые волокна (рис. 7B). В стенках ветвей кишки те же мышечные слои сильно разрежены.

Мочевой пузырёк крупный, V-образный. В его стенке присутствуют очень тонкие и редкие кольцевые и продольные мышечные волокна (рис. 7C).

Половая система у метацеркарий почти сформирована. Над tunica propria яичника и

семенников присутствуют очень тонкие, редко и нерегулярно лежащие кольцевые волокна. В стенках яйцевода, лаурерова канала и общего протока желточников присутствуют часто лежащие кольцевые волокна (рис. 7D). В стенке матки и семяпровода помимо кольцевых есть и продольные мышечные волокна (рис. 7D). В стенках семявыносящих каналов и протоков желточников (до их слияния) мышечные волокна не обнаружены.

3.6. Метацеркарии третьего поколения *Parvatrema margaritense*

(Рисунки — в Приложении 6)

Форма метацеркарий яйцевидная, с более узким передним концом. Ротовая присоска крупнее брюшной, её отверстие открывается субтерминально. Брюшная присоска смещена к заднему концу туловища, так что длина преацетабулярного отдела почти в два раза превосходит длину постацетабулярного.

В состав кожно-мускульного мешка метацеркарий *P. margaritense* входят слои кольцевых, продольных и диагональных мышечных волокон (рис. 1A, C, D). Кольцевые волокна относительно тонкие. Они регулярно и равномерно распределены по всему туловищу метацеркарии. Продольные волокна толстые, веретеновидные, иногда объединяются в пучки (до 3-х волокон), которые расположены несколько реже, чем кольцевые волокна. Продольные волокна не подходят вплотную к свободному краю брюшной присоски.

Расположение диагональных мышечных волокон различается в пре- и постацетабулярном отделах. В преацетабулярном отделе и на брюшной, и на спинной стороне диагональные волокна распределены регулярно; угол пересечения — около 140˚ (рис. 1A, 1B). На спинной стороне, ближе к заднему концу туловища, расстояния между соседними диагональными волокнами сильно увеличиваются (рис. 1E). На брюшной стороне постацетабулярного отдела диагональные волокна располагаются компактной группой непосредственно за брюшной присоской. Они сильно изогнуты назад, и в совокупности образуют nU-образную систему, огибающую брюшную присоску сзади (рис. 1A, 1B, 1D).

С брюшной присоской связаны ещё четыре группы мышечных волокон (рис. 1B, D):

1. От передней границы свободного края брюшной присоски вперёд и немного латерально отходят короткие мышечные волокна, которые обозначены как антериорадиальные.
2. От задней границы свободного края брюшной присоски назад и латерально также отходят короткие мышечные волокна, обозначенные как постериорадиальные.
3. От боковых участков свободного края отходят крупные дугообразные мышечные

волокна в антериолатеральных направлениях. Они обозначены как антериолатеральные. Эти волокна лежат под продольными мышечными волокнами кожно-мускульного мешка.

4. От заднебоковых границ свободного края брюшной присоски отходят симметричные группы постериолатеральных мышечных волокон. Они расположены под продольными мышечными волокнами.

Дорсо-вентральные мышечные волокна распределены по туловищу метацеркарии неравномерно (рис. 2A, 2B, 2E). В передней части, до уровня бифуркации кишечника, дорсо-вентральные волокна тонкие, обычно не образуют пучков и лежат более или менее равномерно. В постацетабулярном отделе дорсо-вентральные волокна заметно толще, часто группируются в пучки. Они располагаются вдоль латеральных поверхностей основания мочевого пузырька и брюшной присоски, а также в пространстве между ветвями мочевого пузырька и задним краем брюшной присоски. Почти для всех групп дорсо-вентральных мышечных волокон характерно сильное смещение дорсальных концов в латеральном направлении (рис. 2C); особенно сильно это смещение выражено в преацетабулярном отделе.

В паренхиме присутствует несколько дополнительных групп мышечных волокон:

I. Парные продольные мышечные пучки крепятся вентрально близ переднебоковых границ свободного края брюшной присоски. Они идут вперёд к боковым поверхностям купола ротовой присоски (рис. 2B, D, E).
II. Парные пучки соединяют переднебоковые поверхности купола ротовой присоски с латеральными сторонами туловища на уровне заднего края ротовой присоски (рис. 2B, E).
III. Парные продольные мышечные пучки идут от дорсальной поверхности купола ротовой присоски к дорсальной стороне тела; там они крепятся на уровне глотки (рис. 2D, E).
IV. Парные продольные мышечные пучки идут от переднебоковых поверхностей купола ротовой присоски к дорсальной стороне тела; там они крепятся на уровне глотки (рис. 2E).
V. Две пары поперечных мышечных пучков крепятся вентрально в преацетабулярном отделе. Противоположные их концы немного смещены назад и крепятся к базальной пластинке тегумента латеральных поверхностей тела на уровне переднего края брюшной присоски. (Рис. 2B, E)
VI. Над tunica propria дорсальной поверхности купола брюшной присоски лежит нерегулярная сеть из широких лентовидных мышечных пучков (рис. 2E, 3C).

Брюшная присоска меньше ротовой, отверстие её поперечноовальное. Под tunica propria располагается слой «меридиональных» волокон. На дорсальной стороне купола в его составе

можно выделить широкую продольную ленту и два боковых сектора поперечно ориентированных волокон (рис. 3A, B, C). На вентральной поверхности купола волокна всех трёх групп идут как меридиональные (рис. 3A).

Отверстие присоски окружает сфинктер из кольцевых мышечных волокон. По бокам от него расположены латеральные дугообразные мышечные ленты (рис. 3D). Под тегументом полости присоски располагаются кольцевые и меридиональные волокна, доходящие почти до самого её дна. Толщу присоски образуют радиальные мышечные волокна, наиболее часто расположенные в медианной части передней стенки присоски.

Под tunica propria ротовой присоски располагается сложно организованный слой «меридиональных» мышечных волокон (рис. 4A, B, C). В его составе можно выделить две группы волокон. Волокна передней группы отходят по меридианам от отверстия присоски; на вентральной поверхности купола они довольно короткие; на дорсальной поверхности они образуют веерообразный паттерн, занимающий передние две трети дорсальной поверхности купола присоски. Вторая группа занимает заднюю часть присоски; на дорсальной поверхности волокна этой группы формируют поперечную ленту; а на вентральной — веерообразный паттерн. «Меридиональные» мышечные волокна заходят на свободный край присоски. Также на свободном крае расположена задняя поперечная мышечная лента и антериолатеральная мышечная дуга (рис. 4A). У края отверстия ротовой присоски лежат кольцевые волокна, формирующие сфинктер (рис. 4A).

Под тегументом полости присоски располагается слой часто расположенных кольцевых волокон и довольно слабо выраженный слой продольных мышечных волокон (рис. 4D). Кольцевые волокна образуют сфинктер ротового отверстия (рис. 4D).

Толщу присоски образуют радиальные волокна (рис. 4D). От степени их сокращения зависит форма присоски и её полости. При сокращённых радиальных волокнах и присоска, и её полость имеют форму, близкую к шарообразной; отверстие присоски широко открыто. Когда радиальные волокна расслаблены, кольцевые волокна полости присоски, по-видимому, находятся в сокращённом состоянии. При этом форма присоски становится скорее цилиндрической; сфинктер отверстия присоски заметно уменьшает его диаметр; а форма полости присоски в сечении становится скорее треугольной (с широкой дорсальной поверхностью и узкой вентральной).

Префаринкс очень короткий и частично втянут в ротовую присоску. В стенке глотки присутствуют наружные кольцевые, радиальные и внутренние кольцевые мышечные волокна. Также с ней связаны тонкие продольные мышечные ленты, идущие от заднего края ротовой присоски. В стенке пищевода можно различить кольцевые мышечные волокна. Мышечные элементы в стенках ветвей кишки на этой стадии не сформированы.

Мочевой пузырёк V-образной формы с длинными ветвями, которые доходят примерно до середины длины метацеркарии. В стенке основания мочевого пузырька и начальных участках его ветвей присутствуют продольные мышечные волокна.

Описание мышечных элементов в составе стенок протоков половой системы не приводится.

3.7. Метацеркарии *Prosorhynchus squamatus*

(Рисунки — в Приложении 7)

Туловище метацеркарий крупное, овальной формы, уплощённое в дорсо-вентральном направлении. Ротовое отверстие располагается в середине вентральной поверхности. На уровне ротового отверстия проходит граница между локомоторным и генеративным отделами[6]. Передний орган[7] лежит терминально на переднем конце. Всё туловище метацеркарий покрыто широкими актиновыми шипиками, расположенными рядами, в шахматном порядке (рис. 1A).

В состав кожно-мускульного мешка входят три слоя — из кольцевых, продольных и диагональных мышечных волокон (рис. 1A, B). Кольцевые мышечные волокна тонкие, лежат очень часто и регулярно, не образуют пучков. Продольные мышечные волокна более толстые, собраны в крупные, близко лежащие пучки (по 3—7 волокон). Диагональные волокна также собраны в пучки, но лежат значительно реже. Различия в расположении мышечных волокон кожно-мускульного мешка в локомоторном и генеративном отделах есть, но они не очень значительны. Так пучки продольных и диагональных волокон в генеративном отделе обычно крупнее, но лежат немного реже (рис. 1C, D).

В районе ротового отверстия присутствует дополнительная система радиальных мышечных волокон кожно-мускульного мешка. В состав её входят две группы крупных постериорадиальных мышечных волокон и две группы тонких латерорадиальных мышечных волокон (рис. 1B, C). Сокращение этих мышечных волокон, по-видимому, вызывает растягивание ротового отверстия.

Дорсо-вентральная мускулатура чрезвычайно хорошо развита в локомоторном отделе.

---

[6] В данном случае термины «локомоторный отдел» и «генеративный отдел» отражают только функциональные характеристики двух частей туловища метацеркарии. Они не соответствуют терминам «преацетабулярный отдел» и «постацетабулярный отдел», поскольку неизвестно, есть ли у представителей семейства Bucephalidae какие-либо органы, гомологичные брюшной присоске других трематод. Локомоторный и генеративный отделы туловища буцефалид мы будем также называть преоральным и посторальным.

[7] Структура, расположенная на переднем конце тела буцефалид, в литературе именуется передним органом; однако следует помнить, что она не соответствует тем структурам, которые формируются у церкарий на основе зачатка ротовой присоски, и также именуются передним органом. Возможно, передний орган буцефалид вовсе не гомологичен ротовой присоске других трематод.

Дорсо-вентральные мышечные волокна собраны в очень крупные пучки. Вентральные концы этих пучков расположены ближе к медианной линии, чем дорсальные. Наиболее сильно скошенные дорсо-вентральные мышечные волокна лежат в боковых участках туловища (рис. 2A). В задней части локомоторного отдела пучки дорсо-вентральных мышечных волокон сильно разрежены, а в генеративном отделе они отсутствуют; здесь паренхимная мускулатура представлена только косыми мышечными волокнами, связанными с глоткой (рис. 2B), а также асимметричной группой антериорадиальных мышечных волокон, отходящих от общего полового отверстия (рис. 2C).

Передний орган конусообразной формы. Под его tunica propria расположен слой кольцевых мышечных волокон, собранных в лентовидные пучки, и слой одиночных продольных мышечных волокон (рис. 3A). Оба слоя очень тонкие, местами едва различимые. Только в самой задней части переднего органа слой кольцевых волокон приобретает значительную толщину (рис. 3A). Внутри переднего органа находится сложная система мышечных волокон. В передней его части расположены радиальные мышечные волокна, которые идут от наружной, погруженной в паренхиму поверхности переднего органа к центру его свободного края (рис. 3A, B). На наружной поверхности они крепятся приблизительно на уровне передней четверти переднего органа, и только четыре группы — пара дорсальных и пара вентральных — заходят несколько дальше: до уровня передней трети/половины переднего органа. Система радиальных мышечных волокон, по-видимому, выполняет функцию ретракторов хоботка.

В задней части толщи переднего органа расположена система его собственных дорсо-вентральных мышечных волокон (рис. 3B). В её составе есть две крупные продольные группы, пересекающие толщу переднего органа от дорсальной его поверхности к вентральной вплотную к его железистой сердцевине. Кроме того, присутствует множество более мелких пучков, проходящих ближе к наружной поверхности переднего органа. Совокупность дорсо-вентральных мышечных волокон переднего органа вместе с кольцевыми и продольными волокнами его наружной поверхности, по-видимому, обеспечивает выпячивание хоботка.

По краю ротового отверстия лежат тонкие и очень редкие радиальные мышечные волокна (рис. 3C). Под радиальными волокнами расположен сфинктер ротового отверстия из кольцевых мышечных волокон (рис. 3C). Радиальные волокна далее идут под тегументом префаринкса продольно, при этом они становятся более толстыми, лентовидными, и заканчиваются у начала глотки (рис. 3E, F).

На передней стенке префаринкса присутствует небольшой бугорок, на поверхности которого расположена густая нерегулярная сеть мышечных волокон (рис. 3E, F). От кончика бугорка, через его толщу, а также от вентральной части основания бугорка идут мышечные

волокна, объединяющиеся в несколько пучков, которые крепятся к передней наружной поверхности глотки (рис. 3E). Эти мышечные пучки, по-видимому, являются ретракторами бугорка.

Под tunica propria глотки расположены слои толстых продольных и кольцевых мышечных волокон (рис. 3F). Толщу глотки образует мощная радиальная мускулатура (рис. 3D). Под тегументом полости глотки расположен очень толстый, практически сплошной слой кольцевых мышечных волокон (рис. 3D, F). В стенке мешковидной кишки присутствуют наружные продольные и внутренние кольцевые мышечные волокна (рис. 2D).

Описание мышечных элементов протоков половой системы и стенки мочевого пузырька не приводится.

3.8. Неполовозрелые мариты *Diplodiscus subclavatus*

(Рисунки — в Приложении 8)

Туловище марит грушевидное, ацетабулюм[8] расположен на заднем конце, субтерминально (рис. 1A, B). Ротовая присоска отсутствует, терминальный орган пищеварительной системы — глотка. Её отверстие открывается почти терминально на переднем конце. Отверстие экскреторной поры расположено дорсально, так что первичная передне-задняя ось тела, маркером которой для марит и метацеркарий является экскреторная пора, оказывается изогнута своим задним участком на дорсальную сторону (рис. 1D). Функциональной передне-задней осью мы будем называть линию, соединяющую передний конец и середину ацетабулюма (рис. 1D). Это определяется характером движения мариты при помощи глотки и ацетабулюма. Таким образом, расположение морфологической передне-задней оси туловища не совпадает ни с расположением первичной, ни с расположением функциональной осей.

В состав кожно-мускульного мешка входят четыре мышечных слоя: из кольцевых, наружных продольных, диагональных и внутренних продольных мышечных волокон (рис. 1A, 2A, B). Кольцевые волокна расположены часто и регулярно, не образуют пучков. Наружные продольные мышечные волокна толще кольцевых и расположены менее правильным образом. Они отсутствуют в передней части туловища примерно до уровня задней границы глотки (рис. 2C, E, G, H). В задней половине туловища наружные продольные мышечные волокна вентральной стороны поворачивают на боковые стоорны туловища и, впоследствии, дорсально

[8] Термин «ацетабулюм» почти синонимичен термину «брюшная присоска». Однако для представителей группы Paramphistomata использование термина «брюшная присоска» не вполне корректно, поскольку соответствующая структура располагается либо субтерминально на заднем конце туловища, либо вовсе терминально, т.е. не является «брюшной».

(рис. 2E, G, H). На участке дорсальной поверхности за экскреторной порой наружные продольные мышечные волокна фактически заменяют диагональные (рис. 2H). В целом, можно отметить, что расположение наружных продольных мышечных волокон скорее соответствует ходу первичной передне-задней оси тела.

Диагональные мышечные волокна по толщине и частоте расположения похожи на наружные продольные. Они отсутствуют на дорсальной стороне туловища за уровнем отверстия экскреторной поры.

Мышечные волокна внутреннего продольного слоя толстые, образуют редкие пучки. Их расположение скорее соответствует ходу функциональной передне-задней оси, поскольку на задних участках туловища внутренние продольные волокна изгибаются вентрально (рис. 2A, F, G, H).

Дорсо-вентральные мышечные волокна многочисленны (рис. 2D). Их вентральные концы крепятся ближе к медианной линии, чем дорсальные. Кроме того, в паренхиме присутствуют две группы толстых продольных мышечных волокон (рис. 2D). Они крепятся передними концами к боковым поверхностям глотки, далее идут назад вдоль главных собирательных каналов протонефридиальной системы, и задними концами крепятся к базальной пластинке тегумента вентролатеральных поверхностей туловища и к передней части ацетабулюма.

Ацетабулюм крупный, его диаметр в раскрытом состоянии равен или даже немного больше максимальной ширины туловища. Обширная полость ацетабулюма открывается вентрально (рис. 1A, C). На дне полости расположена небольшая дополнительная присоска (рис. 1A, C, D, 3A, G). На наружной поверхности купола, напротив дополнительной присоски, присутствует углубление (рис. 1C, D, 3D, G). Свободный край широкий (рис. 1A, C, D, 3G); именно через его заднюю часть проходит морфологическая передне-задняя ось туловища.

Под тегументом полости ацетабулюма находится слой мышечных волокон, расположенных сложным образом (рис. 3A, B, F, G). Этот слой обозначен как звездообразный. На периферических участках полости волокна этого слоя образуют сеть с ромбовидными ячейками. В центральной части полости волокна этого слоя формируют шесть широких лент, которые идут по хордам ацетабулюма. От лент ответвляются волокна к центру ацетабулюма, т.е. к дополнительной присоске. Частично эти волокна прослеживаются и под тегументом края дополнительной присоски и под тегументом её полости (рис. 3B); здесь эти волокна названы меридиональными мышечными волокнами дополнительной присоски. По краю дополнительной присоски лежат полукольцевые мышечные волокна, которые, возможно, также являются производными звездообразного слоя (рис. 3B, G).

Под мышечными волокнами звездообразного слоя находится слой кольцевых мышечных волокон, не образующих пучки. Они занимают периферическую часть полости, а также

свободный край ацетабулюма (рис. 3A, G). Под тегументом свободного края ацетабулюма, между базальной пластинкой и кольцевыми мышечными волокнами, расположен наружный слой меридиональных мышечных волокон свободного края, не связанный со звездообразным слоем (рис. 3C, G).

Под tunica propria купола ацетабулюма лежит ещё один слой кольцевых мышечных волокон, которые собраны в широкие лентовидные пучки (рис. 3D, G). Под ними присутствует внутренний слой меридиональных мышечных волокон купола (рис. 3C, D, G). Эти волокна также собраны в лентовидные пучки. Внутренние меридиональные мышечные волокна заходят на свободный край и оканчиваются на границе наружной поверхности и полости ацетабулюма. В центре наружной поверхности ацетабулюма внутренние меридиональные мышечные волокна крепятся к дну дополнительной присоски с изнанки (рис. 3D, G).

Толщу ацетабулюма образует слой радиальных мышечных волокон (рис. 3C, G). Собственные радиальные волокна есть у дополнительной присоски (рис. 3E, G). Кроме того, в толще присутствует кольцо из косых мышечных волокон, которые крепятся с одной стороны к tunica propria наружной поверхности ацетабулюма на расстоянии одной трети радиуса от центра, а с другой — к базальной пластинке тегумента полости ацетабулюма близ её края (рис. 3G).

Ротовое отверстие, ведущее в глотку, расположено почти терминально на переднем конце тела. Когда глотка втянута, вокруг ротового отверстия образуется складка (рис. 4D). Пара первичных глоточных карманов [9] соединяются с глоткой постериодорсально. Их стенки срастаются дорсально; вентрально между ними проходит пищевод (рис. 4E). Отверстие, соединяющее полости глотки и пищевода, расположено медианно на постериовентральном участке полости глотки.

Под tunica propria глотки расположен слой наружных продольных мышечных волокон. Эти волокна крупные, собраны в небольшие пучки. Они присутствуют только в основной части глотки и не заходят под tunica propria первичных глоточных карманов (рис. 4A, B, D). Под наружными продольными волокнами расположен слой из редко расположенных тонких мышечных волокон, который мы назвали крыловидным, поскольку эти волокна расходятся антериолатерально от медианного участка наружной поверхности глотки между глоточными карманами (рис. 4A, B, C, E). Крыловидный слой мышечных волокон лучше развит на дорсальной стороне глотки.

Под тегументом полости глотки расположен внутренний слой кольцевых мышечных волокон (рис. 5A, D). Он отсутствует в стенках первичных глоточных карманов. Под ним лежит внутренний слой продольных мышечных волокон (рис. 5A, B, D). Глубже располагается слой,

[9] По терминологии K. E. Näsmark, 1937.

традиционно именуемый «средним кольцевым»[10]; однако, оказалось, что он состоит из дорсальных и вентральных полукольцевых мышечных волокон (рис. 5A, D). Волокна всех перечисленных трёх слоёв (внутреннего кольцевого, внутреннего продольного и среднего полукольцевого) примерно одинаковы по толщине и частоте расположения. Мышечные волокна внутреннего продольного и среднего полукольцевого слоёв присутствуют и под тегументом полостей первичных глоточных карманов (рис. 4F).

В передней части глотки мышечные волокна среднего полукольцевого слоя формируют передний сфинктер (рис. 5A, B, D). Небольшое количество редко лежащих поперечных мышечных волокон присутствует в толще стенки глотки перед передним сфинктером (рис. 5B, C, D). Задний сфинктер глотки развит сравнительно плохо.

Толщу стенок глотки и глоточных карманов образуют радиальные мышечные волокна (рис. 4C, F, 5A, B). В основной части глотки присутствуют тонкие косые мышечные волокна (рис. 5A, B, D).

В стенке пищевода присутствуют хорошо развитые наружные продольные и внутренние кольцевые мышечные волокна. Наибольшей толщины эти слои достигают в задней четверти пищевода — в районе пищеводного бульбуса (рис. 5E, F). В стенках ветвей кишки также присутствуют наружные продольные и внутренние кольцевые мышечные волокна, однако здесь они намного тоньше и реже расположены, чем в пищеводе. При этом продольные волокна собраны в лентовидные пучки (рис. 5E). Между пищеводом и каждой из ветвей кишки расположены сфинктеры из кольцевых мышечных волокон.

В стенке мочевого пузырька присутствуют продольные и кольцевые мышечные волокна (рис. 6A). Последние формируют сфинктер экскреторной поры. В стенках главных собирательных каналов (до их поворота назад) имеется диффузная сеть из мышечных волокон (рис. 6B).

На поверхности яичника и желточников не обнаружено мышечных элементов. В стенке протоков желточников присутствует диффузная сеть из тонких мышечных волокон. В стенках яйцевода и лаурерова канала присутствуют тонкие, часто расположенные кольцевые мышечные волокна. В стенках оотипа и матки, кроме кольцевых, присутствуют и продольные мышечные волокна (рис. 6C, D).

Под tunica propria семенника расположена диффузная сеть из мышечных волокон (рис. 6E). В состав стенок семявыносящих каналов также входят диффузно расположенные мышечные волокна. В стенке семяпровода обнаруживаются тонкие кольцевые волокна (рис. 6G). В стенке семенного пузырька кольцевые волокна расположены плотно, но нерегулярно (рис. 6F); также присутствует небольшое количество наружных продольных волокон. В составе стенки

[10] По терминологии K. E. Näsmark, 1937.

семяизвергательного канала кольцевые волокна расположены редко, но более регулярно (рис. 6D).

Короткий общий половой проток обладает толстой мышечной стенкой из внутренних кольцевых и наружных продольных волокон (рис. 6H). Слой кольцевых волокон продолжается под тегумент наружной поверхности тела вокруг общего полового отверстия (рис. 6I). Дистальные концы продольных волокон общего полового протока частично крепятся к базальной пластинке поверхностного тегумента вокруг общего полового отверстия, частично расходятся радиально вокруг общего полового отверстия (между кольцевыми волокнами общего полового протока и мышечными слоями кожно-мускульного мешка) (рис. 6I).

Семенной пузырёк, семяизвергательный канал, небольшой дистальный участок матки и общий половой проток расположены внутри так называемой половой сумки, которая имеет свою собственную мышечную стенку из плотных нерегулярно расположенных мышечных волокон (рис. 6F, G). Кроме того, в вентральной части половой сумки (вокруг общего полового протока) расположены концентрические круги из мышечных волокон (рис. 6D, H).

3.9. Половозрелые мариты *Diplodiscus subclavatus*

(Рисунки — в Приложении 8)

Нами не было обнаружено структурных отличий в строении мышечной системы молодых и половозрелых марит *Diplodiscus subclavatus*. Однако следует отметить, что соотношения размеров различных органов изменяется в ходе роста (т.е. рост является аллометрическим). Так, диаметр пищевода, ширина глотки, ацетабулюма и дополнительной присоски увеличивается меньше, чем диаметр половой сумки и размеры туловища червя.

3.10. Церкарии *Diplodiscus subclavatus*

(Рисунки — в Приложении 8)

Строение мышечной системы церкарий сходно с таковым у молодых марит *Diplodiscus subclavatus*. В состав кожно-мускульного мешка также входят четыре слоя мышечных волокон (кольцевых, наружных продольных, диагональных и внутренних продольных) (рис. 7A, B). В паренхиме также присутствуют дорсо-вентральные и продольные мышечные волокна. Строение глотки церкарий, в целом, похоже на то, что характерно для молодых марит, однако нам не удалось рассмотреть некоторые мышечные слои в её составе (крыловидный и

внутренний продольный). Мышечные элементы в составе стенок пищевода и ветвей кишки не видны. Половая система на стадии церкарии не развита.

Ацетабулюм у церкарий выполняет свою прикрепительную функцию, так что в его стенке хорошо видны радиальные мышечные волокна, звездообразный слой, кольцевые волокна полости и свободного края. Однако нам не удалось рассмотреть внутренние меридиональные и кольцевые мышечные волокна купола.

Хвост у церкарии крепится дорсально. Под базальной пластинкой тегумента хвоста расположены два слоя мышечных волокон. Наружный из них состоит из тонких, часто расположенных поперечных мышечных волокон (рис. 7D, E). Под ним лежит слой продольных мышечных волокон. Слой этот практически сплошной, но в его составе можно выделить четыре группы волокон: дорсомедианный пучок, вентромедианный пучок и латеральные ленты. Дорсо- и вентромедианный пучки состоят из гладких мышечных волокон (рис. 7C, D). Мышечные волокна в составе латеральных продольных лент — поперечно исчерченные (рис. 7C, E). Для мышечных отростков в составе латеральных лент характерна U-образная форма на поперечном срезе (рис. 7H).

Следует отметить, что на большем протяжении хвоста на латеральных лентах идут продольные бороздки, которые, фактически делят каждую ленту на две (рис. 7H, K). Недалеко от кончика хвоста эта бороздка исчезает (рис. 7I, L). Дальше мышечные волокна в составе латеральных лент становятся гладкими, и появляются широкие промежутки между латеральными лентами, дорсо- и вентромедианным продольными пучками (рис. 7F). На самом кончике хвоста все группы продольных волокон снова сближаются, формируя непрерывный слой.

3.11. Церкарии Notocotylidae gen. sp.

(Рисунки — в Приложении 9)

Туловище овальное, уплощенное. Брюшная присоска отсутствует. На заднем конце туловища, по бокам, расположены два вворачивающихся бугорка — постериолатеральные железы (по терминологии Southgate, 1971), слегка смещённые на дорсальную поверхность. Когда церкария движется за счёт хвоста, туловище сжимается в передне-заднем направлении, становится блюдцевидным: вентральная поверхность вогнута, выражена вентральная впадина.

Когда церкария ползает по субстрату, по её туловищу спереди назад проходят перистальтические сокращения. Сначала происходит сокращение в поперечном направлении в передней части туловища, так что передний конец и ротовая присоска вытягиваются вперёд.

Одновременно с вытягиванием вперёд ротовой присоски происходит и вытягивание железистых бугорков на дорсальную поверхность. Дальше волна сокращения проходит назад, и туловище вытягивается целиком. В то время как поперечное сокращение достигает задней части туловища, передний конец начинает сокращаться в продольном направлении. При этом с небольшим запаздыванием происходит фиксация при помощи ротовой присоски. Далее волна продольного сокращения достигает заднего конца туловища, и поскольку передний конец прикреплён к субстрату, туловище подтягивается вперёд. После этого ротовая присоска открепляется от субстрата, и цикл сокращений может повторяться вновь. Повороты в ходе движения по субстрату осуществляются, главным образом, передней третью туловища.

Туловище церкарии, лежащей на субстрате, может сокращаться неперистальтически. При этом не происходит фиксации ротовой присоской, и отсутствует направленное движение.

Перед образованием цисты церкарии прикрепляются вентральной поверхностью к субстрату и принимают такую же блюдцевидную форму, как при плавании. Фиксация, возможно, осуществляется, в том числе, за счёт вентральной впадины.

Мускулатура кожно-мускульного мешка хорошо развита и имеет ряд уникальных особенностей. Кольцевые волокна равномерно и регулярно лежат почти по всему туловищу, кроме небольшого участка на вентральной поверхности близ хвостовой впадины (рис. 1A, C, 2A).

Продольные волокна на дорсальной стороне собраны в небольшие пучки по 2—3 волокна, формируют равномерный слой (рис. 2A, B, 3D). На вентральной стороне продольные волокна образуют три чётко различающиеся группы (рис. 1A, B, C). Волокна вентромедианной группы часто расположены, четких пучков не образуют; они начинаются от заднего края ротовой присоски и оканчиваются, не доходя до уровня дна хвостовой выемки. Перед местом крепления хвоста продольные мышечные волокна группируются в четыре пары пучков, которые формируют контакты с вентральной поверхностью основания хвоста (рис. 1D). Продольные волокна второй группы — вентролатеральные — формируют часто расположенные пучки из 2—4 мышечных волокон. Передние их концы крепятся по бокам ротовой присоски. На заднем конце туловища они поворачивают к его средней линии и там соединяются перед хвостовой выемкой, за вентральным креплением хвоста (т.е. расположены U-образно). Таким образом, они фактически отграничивают полость вентральной впадины. Мышечные волокна третьей группы — латеральные — также образуют пучки по 2—4 волокна, которые, однако, значительно разрежены. Часть этих волокон располагается U-образно, часть — идёт к заднему краю туловища. Вдоль латеральных групп продольных мышечных волокон идут ряды крупных отверстий цистогенных желёз (рис. 1C).

Диагональные волокна дорсальной и вентральной сторон туловища формируют

независимые системы. На дорсальной стороне они расположены равномерно. В передней половине туловища они оканчиваются по бокам; в задней половине задние концы диагональных волокон не доходят до боков (рис. 2A, B). На вентральной стороне диагональные волокна присутствуют только в медианной части и оканчиваются у внутренних краёв вентролатеральных продольных мышечных лент (рис. 1A, B, C).

Под тегумент железистых бугорков заходят кольцевые и продольные мышечные волокна кожно-мускульного мешка (рис. 2C). От паренхимы бугорки отделяет нерегулярная сеть из мышечных волокон (рис. 2D). При сокращении волокон этой сети бугорок должен выворачиваться. В средней части бугорка присутствует несколько крупных внутренних кольцевых волокон. Сокращение этих волокон, по-видимому, удерживает бугорок во ввёрнутом состоянии. От кончика каждого бугорка тянется по тонкому пучку мышечных волокон к вентральной поверхности туловища, которые крепятся близ медианной линии (рис. 2D, 3A, B). Эти пучки служат ретракторами железистых бугорков.

Дорсо-вентральные мышечные волокна хорошо развиты; наиболее часто они расположены в районе вентральной впадины (рис. 3A). Для дорсо-вентральных мышечных волокон за пределами вентральной впадины характерно, что те их концы, которые крепятся к базальной пластинке тегумента вентральной поверхности туловища, расположены ближе к медианной линии, чем те, которые крепятся дорсально (рис. 3C). Для дорсо-вентральных мышечных волокон в районе вентральной впадины это характерно в меньшей степени; они в большей степени скошены в переднем или заднем направлении (рис. 3A).

Дополнительная паренхимная мускулатура представлена тремя группами пучков мышечных волокон:

I. Две небольшие симметричные группы продольных паренхимных волокон крепятся передними концами к базальной пластинке поверхностного тегумента на переднем конце туловища церкарии, а задними — к вентральной стороне туловища недалеко за ротовой присоской (рис. 3B, C).
II. От дорсальной и боковых поверхностей купола ротовой присоски, близ её отверстия отходит около восьми пар мышечных пучков. Они идут назад под кожно-мускульным мешком дорсальной поверхности туловища и оканчиваются неровным рядом на уровне задней границы ротовой присоски (рис. 3B, C, D).
III. К дополнительной паренхимной мускулатуре также можно отнести описанные выше ретракторы железистых бугорков (рис. 2D, 3A, B).

Под tunica proprìa ротовой присоски располагается слой часто и регулярно расположенных «меридиональных» мышечных волокон. В его составе можно выделить две группы волокон: широкую продольную ленту на дорсальной поверхности и вентролатеральные меридиональные

волокна (рис. 4A, B, C). Дорсальная лента перед префаринксом разделяется надвое и заходит на заднюю поверхность купола в виде двух небольших лентовидных пучков (рис. 4C).

Под слоем «меридиональных» волокон, вокруг отверстия ротовой присоски, располагается хорошо выраженный сфинктер из кольцевых волокон (рис. 4A). Под тегументом полости присоски расположены кольцевые и продольные мышечные волокна.

Толщу присоски образуют радиальные мышечные волокна. В боковых стенках присоски идут группы косых мышечных волокон от передней дорсальной поверхности купола к задней вентральной. (Рис. 4D)

В префаринксе у церкарии различимы только кольцевые мышечные волокна. В остальных отделах пищеварительной системы мышечные элементы не сформированы.

Основание хвоста сложной формы. Отверстие мочевого пузырька, ведущее в каудальный экскреторный канал, смещено на дорсальную сторону. Основание хвоста на дорсальной стороне формирует узкий гребень (рис. 5A, B). С вентральной стороны основание хвоста широкое, крепится у четырёх плотных пучков вентромедианных продольных мышечных волокон кожно-мускульного мешка (рис. 1D). При плавании хвост изогнут на вентральную поверхность. Ствол хвоста, по нашим наблюдениям, двигается в одной плоскости, но эта плоскость может смещаться относительно туловища церкарии за счёт изгибания основания хвоста.

Под синцитиальной пластинкой тегумента хвоста расположен сплошной слой кольцевых мышечных волокон (рис. 5C). Слой продольных волокон также почти непрерывный, однако, в нём выделяются дорсомедианный и вентромедианный узкие мышечные пучки, которые состоят из гладких мышечных волокон (рис. 5A, D). Между ними располагается пара латеральных лент, состоящих из поперечно исчерченных мышечных волокон (рис. 5A, D, G). Отдельные отростки мышечных клеток в составе латеральных лент часто располагаются не строго продольно: их передние концы немного смещены на вентральную сторону, а задние — на дорсальную (рис. 5F). Мышечные волокна в составе этих отростков располагаются U-образно на поперечном срезе (рис. 5E). В кончике хвоста продольные мышечные волокна гладкие, сократимые отростки в поперечном сечении овальные (рис. 5F).

3.12. Церкарии *Himasthla elongata*

(Рисунки — в Приложении 10)

Особенности организации тела церкарий характерны для эхиностоматид. Ротовая присоска открывается субтерминально, за ней расположен воротничок, вооружённый 29-ю

актиновыми шипами. Мелкие актиновые шипики присутствуют только в преацетабулярном отделе: от задней границы воротничка до уровня задней границы свободного края брюшной присоски. Актиновые шипики расположены поперечными рядами в шахматном порядке. (Рис. 1A)

Мышечные элементы кожно-мускульного мешка церкарий *Himasthla elongata* представлены тремя основными слоями — из кольцевых, продольных и диагональных мышечных волокон; а также мышечными волокнами, связанными с актиновыми шипиками (рис. 1B). К основанию каждого шипика крепятся 4 мышечных волокна: пара задних и пара передних. Передние мышечные волокна расходятся под острым углом по направлению к ближайшим шипикам предыдущего поперечного ряда, но немного не доходят до них. Они идут между слоями кольцевых и продольных мышечных волокон. Задняя пара мышечных волокон уходит вглубь, но, по-видимому, не доходит до паренхимы.

Вдоль туловища церкарии кольцевые, продольные и диагональные мышечные волокна расположены неравномерно, так что можно выделить три различающиеся участка: район перед воротничком (преколярный отдел), преацетабулярный и постацетабулярный отделы (рис. 1A).

Кольцевые волокна пре- и постацетабулярного отделов обычно не объединяются в пучки и распределены часто и более-менее равномерно. Равномерность расположения несколько нарушается в районе брюшной присоски: кольцевые волокна здесь сильно изгибаются, обходя её. Небольшая группа в слое кольцевых волокон, расположенная непосредственно перед свободным краем брюшной присоски, прерывается у медианной линии. Кроме того, боковые части нескольких самых задних волокон этой группы направлены назад и оканчиваются рядом с боковыми участками свободного края брюшной присоски. (Рис. 2A, B)

В районе воротничка кольцевые мышечные волокна группируются в небольшие часто лежащие пучки (рис. 2C, 3A). Поскольку воротничок располагается не строго поперёк передне-задней оси, а кольцевые волокна — строго, получается, что кольцевые волокна преколярного отдела на вентральной стороне оканчиваются между шипиками воротничка, т.е., строго говоря, являются поперечными. То же самое относится к кольцевым мышечным волокнам в передней части преацетабулярного отдела на дорсальной стороне (рис. 2C).

Под кольцевыми волокнами расположен слой толстых продольных мышечных волокон. В районе воротничка они не образуют пучков, располагаются часто. Кроме того, в слое продольных волокон в преколярном отделе можно выделить ряд отдельных групп мышечных волокон (рис. 3A, 4A):

1. Дорсальная и латеральные группы продольных мышечных волокон идут от границы свободного края присоски к переднему краю воротничка.
2. Группа вентромедианных продольных мышечных волокон идёт в строгом

соответствии с передне-задней осью туловища церкарии, так что они оканчиваются у вентральной и латеральных границ свободного края ротовой присоски.

3. По бокам от вентромедианной группы располагается первая пара вентролатеральных продольных мышечных лент, которые идут под небольшим углом к передне-задней оси, так что их задние концы расположены дальше от медианной линии, чем передние. Передние концы волокон, таким образом, оканчиваются у латеральных границ свободного края ротовой присоски.
4. Ещё латеральнее располагается вторая группа вентролатеральных мышечных волокон, которые идут прямо на боковые поверхности преколярного отдела и оканчиваются у переднего дорсального края воротничка.

Продольные мышечные волокна преацетабулярного отдела на дорсальной и латеральных поверхностях отграничены от продольных волокон преколярного отдела воротничком и не контактируют между собой. На вентральной поверхности продольные волокна преколярного и преацетабулярного отделов интердигитируют между краями воротничка (рис. 3A).

Слой продольных мышечных волокон также дифференцирован на разных участках преацетабулярного отдела. Продольные волокна вентромедианной группы обычно не образуют пучков, располагаются часто (рис. 3B, C). В составе вентролатеральных групп продольные волокна образуют небольшие пучки (по 2, редко 3 волокна), которые сильно сближены между собой (расстояния между пучками — меньше ширины пучка) (рис. 3B, C). Мышечные волокна вентролатеральных групп оканчиваются на уровне отверстия брюшной присоски, слегка поворачивая медианно.

На дорсальной и латеральных поверхностях преацетабулярного отдела продольные мышечные волокна объединены в пучки по 2—4 волокна, которые расположены сравнительно редко (расстояния между пучками обычно больше толщины пучка). При этом в передней части преацетабулярного отдела на латеральных поверхностях в слое продольных мышечных волокон выделяются ленты, которые загибаются на дорсальную поверхность (рис. 4C).

В постацетабулярном отделе туловища продольные мышечные волокна довольно крупные. В передней части постацетабулярного отдела они объединяются в пучки по 2—4 волокна, расстояния между которыми редко превышают толщину пучка (рис. 5A, B). Ближе к задней части постацетабулярного отдела пучки постепенно становятся тоньше и расстояния между ними увеличиваются, нередко превышая толщину пучка в полтора/два раза (рис. 5B). Передние концы вентролатеральных групп продольных мышечных волокон постацетабулярного отдела изогнуты медианно (рис. 4B).

Перед основанием хвоста дорсо- и вентромедианные группы продольных волокон образуют ряды крупных мышечных пучков, которые соединяются с продольной мускулатурой

хвоста (рис. 1A, 18E).

Диагональные мышечные волокна располагаются под продольными. Почти по всему преацетабулярному отделу и в передней трети постацетабулярного отдела диагональные волокна лежат часто и регулярно, не образуют пучков (рис. 5A, B, 6A, B). Задние две трети постацетабулярного отдела лишены диагональных волокон (рис. 5B). Диагональные волокна дорсальной и вентральной поверхностей представляют собой общий слой, однако отдельный тяж диагональных волокон выполняет не более одного оборота вокруг туловища церкарии.

В районе воротничка слой диагональных волокон дифференцирован на несколько специализированных мышечных групп (рис. 5C, 6A, B). На дорсальной стороне диагональные волокна преацетабулярного отдела, подходящие к воротничку, группируются в пучки, большая часть из которых оканчивается у оснований шипов воротничка. Только две передние пары диагональных пучков заходят в преколярный отдел на дорсальной поверхности. На вентральной стороне диагональные волокна, расположенные между краевыми шипами воротничка, пересекаются под очень тупым углом (почти 180 градусов). Перед ними расположена группа диагональных волокон, пересекающихся под более острым углом. Передние концы волокон этой группы расположены перед вентральными шипами воротничка. Ещё одна группа диагональных волокон связана с ротовой присоской. Передние концы волокон этой группы крепятся у задней границы свободного края присоски; задние — у вентролатеральных шипов воротничка.

В преколярном отделе присутствует ещё несколько групп мышечных волокон, которые, по-видимому, являются производными диагональных. Однако, поскольку они частично или полностью проходят довольно глубоко в паренхиме, мы будем рассматривать их вместе с дополнительной паренхимной мускулатурой.

В составе кожно-мускульного мешка присутствуют дополнительные группы мышечных волокон:

1. От задней границы свободного края ротовой присоски к краевым шипам воротничка идут две ленты косых мышечных волокон. Они расположены между слоями кольцевых и продольных волокон кожно-мускульного мешка. (рис. 2A, 3A)
2. За отверстием брюшной присоски располагается широкая дуга из мышечных волокон — nU-образная система (рис. 5A, 6B).
3. От передней и боковых границ свободного края брюшной присоски отходят тонкие антериорадиальные мышечные волокна (рис. 2B, 4A).
4. От задней границы свободного края брюшной присоски отходят чуть более толстые и короткие постериорадиальные мышечные волокна (рис. 2B, 4A). Они, как и антериорадиальные, расположены между слоями кольцевых и продольных волокон

кожно-мускульного мешка.

5. От боковых границ свободного края брюшной присоски отходят антериолатеральные мышечные волокна. Оканчиваются они под вентролатеральными продольными мышечными лентами (рис. 4A, B, 5A).

Шипы воротничка имеют собственную мускулатуру, обеспечивающую их подвижность. Основание каждого шипа соединено мощными короткими пучками мышечных волокон с базальной пластинкой тегумента по бокам от шипа (рис. 7B, C). При сокращении этих волокон основание шипа сближается с базальной пластинкой тегумента, и шип выдвигается. У дорсальных шипов также видны тонкие дугообразные мышечные волокна, которые соединяют кончики шипов между собой (рис. 7A, C); по-видимому, при их сокращении шипы втягиваются. Также от дистальной части дорсальных шипов отходят небольшие группы косых мышечных волокон, которые, по-видимому, управляют поворотами шипов (рис. 7A, C).

Дорсо-вентральные мышечные волокна очень хорошо развиты в преацетабулярном отделе. В боковых участках туловища они идут под значительным углом к мидсагиттальной плоскости, так что вентральные концы оказываются ближе к медианной линии, чем дорсальные (рис. 8A, 9A). В постацетабулярном отделе дорсо-вентральные мышечные волокна тоньше и расположены значительно реже (рис. 8A, 9A, 11B). В районе воротничка дорсо-вентральные волокна более толстые, чем в преацетабулярном отделе (рис. 10). Располагаются они сложным образом в соответствии с пространственной геометрией воротничка. Дорсальные концы основной массы дорсо-вентральных волокон преколярного отдела смещены назад и латерально.

К дополнительным группам паренхимных мышечных волокон относятся следующие:

I. От передних концов второй по счёту спереди группы диагональных мышечных волокон на вентральной стороне тела отделяются четыре пары косых мышечных волокон, идущие к дорсолатеральным шипам воротничка (рис. 8B, 10, 11A).

II. От вентральных участков преколярного отдела ещё четыре пары мышечных пучков идут вперёд к дорсальным шипам воротничка (рис. 8B, 9B, C, 10).

III. От постериолатеральных границ свободного края ротовой присоски ещё четыре пары пучков направляются к дорсолатеральным шипам воротничка (рис. 8B, 9D, 10).

IV. От дорсолатеральных участков кожно-мускульного мешка отходят парные группы мышечных волокон. Проходя через толщу плечиков воротничка антериолатерально, они крепятся к его латеральным шипам. (Рис. 8B, 11A)

V. Также от дорсолатеральных участков кожно-мускульного мешка, впереди мест крепления предыдущей группы мышечных пучков, отходит ещё одна пара групп мышечных пучков. Они проходят через толщу плечиков воротничка в

постериолатеральном направлении и крепятся к вентральным шипикам воротничка. (Рис. 8B, 11A)

VI. От наружной дорсальной поверхности глотки несколько пар мышечных пучков идёт назад и к дорсальной стороне тела (рис. 8B, 11C).

VII. На вентральной стороне тела позади и по бокам от брюшной присоски начинается пара крупных продольных пучков паренхимных мышечных волокон. Пучки идут вперёд, отдельные мышечные волокна последовательно отходят к дорсальной поверхности. Последние мышечные волокна в составе этих пучков крепятся дорсально на уровне глотки. (Рис. 8B, 9A)

VIII. В средней части туловища расположен ряд коротких продольных мышечных волокон. Передние их концы крепятся на вентральной стороне тела перед брюшной присоской. Задние концы крепятся дорсально на уровне отверстия брюшной присоски. (Рис. 8B, 9A, 11B)

IX. От боковых участков погружённой в паренхиму части купола брюшной присоски расходятся многочисленные тонкие мышечные волокна латерально, дорсолатерально и вентролатерально (рис. 8B, 9A, 11D).

X. От постериодорсального участка погружённой части купола брюшной присоски ряд крупных мышечных пучков отходит вперёд. Они крепятся на дорсальной стороне тела на уровне отверстия брюшной присоски. (Рис. 8B, 11B)

XI. Поперечная мышечная лента лежит над дорсальной поверхностью купола брюшной присоски. Концы этой ленты крепятся на вентральной стороне тела по бокам от брюшной присоски. (Рис. 8B)

XII. Небольшая группа продольных мышечных волокон идёт вдоль дорсальной поверхности купола брюшной присоски (рис. 8B).

Брюшная присоска округлой формы, может быть немного вытянута в продольном направлении и сужена сзади. Отверстие присоски поперечно овальное.

Самый поверхностный слой мышечных волокон купола присоски представляет собой поперечную дугу на вентральной стороне, которая частично заходит на свободный край. Края дуги загибаются вперёд и заходят на латеральные участки наружной поверхности присоски. (Рис. 12A, D, E, 13A, B)

Под вентральной мышечной дугой расположен сплошной слой из тонких часто и регулярно расположенных «меридиональных» мышечных волокон. Узор, который они образуют, сложный, билатерально симметричный. Волокна этого слоя заходят на свободный край присоски. В составе этого слоя можно выделить вентральную группу мышечных волокон, которые расположены меридионально (волокна именно этой группы заходят на свободный

край), дорсальную группу поперечных мышечных волокон, а также отдельный сектор на задней поверхности купола присоски. (Рис. 12, 13A, B)

Следующий мышечный слой — слой толстых полукольцевых волокон (рис. 12C, E, 13A). Он располагается на вентральной поверхности купола, занимает весь свободный край присоски. По краю отверстия присоски волокна этого слоя формируют мощный кольцевой сфинктер. По-видимому, продолжением этого слоя является слой кольцевых мышечных волокон под тегументом полости присоски. Там кольцевые волокна тонкие, расположены часто и регулярно. В задней части полости они становятся полукольцевыми и образуют билатерально симметричный узор (рис. 13C, D, E).

Толщу брюшной присоски образует слой радиальных мышечных волокон (рис. 13E, 14B, C). Кроме того, среди них присутствует несколько групп косых мышечных волокон:

I. От переднего края отверстия присоски идёт ряд мышечных пучков к антериодорсальным участкам купола (Рис. 14A, B).

II. Несколько пар мышечных пучков идут от антериолатеральных участков поверхности полости присоски вперёд, к антериодорсальным участкам купола (рис. 14A, C).

III. В вентральной части толщи присоски, позади отверстия, расположены диагональные мышечные волокна (рис. 14A, B).

Ротовая присоска почти шаровидной формы. Свободный край довольно широкий, заходит на дорсальную поверхность (рис. 15A). Отверстие присоски поперечно овальное, открывается субтерминально на вентральной поверхности. Полость в целом округлая, но несёт пару антериолатеральных ямок.

Под tunica propria погруженной в паренхиму части купола присоски расположен слой поперечных мышечных волокон, собранных в широкие лентовидные пучки (рис. 15B, C, D). На дорсальной стороне эти пучки расположены почти строго поперечно относительно передне-задней оси тела. На вентральной стороне близ медианной линии они немного загибаются вперёд. Эти поперечные волокна не заходят на свободный край присоски. У границы ротовой присоски и префаринкса поперечные волокна образуют плотный кольцевой сфинктер.

Под поперечными располагаются меридиональные мышечные волокна: тонкие, часто и регулярно расположенные, не образующие пучков (рис. 15B, C, D). Они также оканчиваются у границы свободного края присоски.

Наиболее периферическое положение на свободном крае присоски занимает слой заднемеридиональных мышечных волокон (рис. 15C, E). Эти волокна идут от заднего края отверстия присоски к заднебоковым границам свободного края. Заднемеридиональные мышечные волокна часто и регулярно расположены, не образуют пучков.

Глубже расположен слой поперечных волокон, состоящий из трёх независимых мышечных лент. Задняя поперечная мышечная лента состоит из часто расположенных крупных пучков мышечных волокон (рис. 15B, C, E). Она занимает всю заднюю поверхность свободного края присоски и немного заходит на его боковые поверхности. Первая (дорсальная) передняя поперечная лента дугообразной формы. Мышечные волокна в её составе собраны в крупные пучки. Эта лента занимает переднедорсальную и латеральные поверхности свободного края (рис. 15B, C, D, E). На латеральных поверхностях она совсем немного контактирует с задней. Из-за дугообразного характера расположения первой передней поперечной ленты непосредственно перед отверстием ротовой присоски лежит участок, свободный от поперечных волокон. Кроме того, поперечные волокна первой передней ленты не доходят до переднего и латеральных краёв ротового отверстия. У латеральных краёв ротового отверстия располагаются ещё две небольшие группы поперечных волокон (рис. 15C, E). На самом деле эти две группы представляют собой концы второй (вентральной) передней поперечной ленты, центральная часть которой идёт под тегументом полости присоски (см. ниже).

Под слоем поперечных волокон располагается ещё одна группа тонких меридиональных мышечных волокон — передняя — которая занимает переднедорсальную и латеральные поверхности свободного края (рис. 15B, C, D). Эти волокна не соединяются напрямую с меридиональными волокнами купола присоски, а интердигитируют с ними. Передняя группа меридиональных волокон сильно разрежена у переднего края ротового отверстия.

И, наконец, ещё глубже расположены две пары антериолатеральных дугообразных мышечных лент (рис. 15C, F).

Под тегументом полости присоски располагаются два основных слоя — кольцевых и продольных мышечных волокон (рис. 16 B, D). Кроме того, в переднем вентральном регионе поверхности полости, между базальной пластинкой тегумента и слоем кольцевых волокон, располагается поперечная мышечная лента. Концы этой ленты выходят из полости ротовой присоски на боковые участки свободного края — здесь мы называли её второй передней поперечной лентой (рис. 15C, E). Центральная часть этой ленты сильно дугообразно изогнута (рис. 16A, B, D).

В толще ротовой присоски хорошо развита радиальная мускулатура (рис. 16B, D, E). Кроме того, здесь присутствует две дополнительные группы мышечных волокон:

1. Пара латеральных слегка изогнутых мышечных лент идут вблизи от боковых поверхностей свободного края присоски (рис. 16A, C).
2. Несколько парных групп косых мышечных волокон проходят через толщу боковых стенок присоски, от её вентральной наружной поверхности к дорсальной (рис. 16A, E, F).

В стенке префаринкса присутствуют тонкие продольные мышечные волокна (рис. 17A). Глотка грушевидной формы с суженным передним концом (рис. 17B). Полость глотки уплощена латерально, особенно в передней её части. В стенке глотки хорошо различимы наружный и внутренний слои кольцевых мышечных волокон, между которыми расположены радиальные волокна. Кольцевые волокна обоих слоёв наиболее хорошо развиты в передней части глотки, где они формируют сфинктер. Между глоткой и пищеводом также присутствует сфинктер из кольцевых мышечных волокон (рис. 17B).

Вдоль наружной поверхности глотки и префаринкса идут крупные продольные мышечные волокна (рис. 17A). Они соединяются с продольными волокнами пищевода. В стенке пищевода также присутствуют тонкие кольцевые мышечные волокна (рис. 17C). В стенках ветвей кишки тоже есть наружные продольные и внутренние кольцевые мышечные волокна (рис. 17C, D).

Мочевой пузырёк округлой формы. В состав его стенки входят слои наружных кольцевых и внутренних продольных мышечных волокон. Волокна обоих слоёв расположены редко. (рис. 17D)

В хвосте присутствует наружный слой кольцевых мышечных волокон и расположенные под ним продольные мышечные ленты. Кольцевые волокна тонкие, лежат часто и регулярно (рис. 18C). Продольные волокна собраны в две крупные ленты — дорсальную и вентральную (рис. 18B, F). В медианной части этих лент расположены обычные гладкие мышечные волокна (рис. 18A, B, D). Латеральные участки продольных лент состоят из очень хорошо развитых исчерченных мышечных волокон (рис. 18A, B, D). Таким образом, на самом деле можно говорить о шести продольных мышечных лентах: гладких дорсо- и вентромедианных и исчерченных дорсо- и вентролатеральных (рис. 18F, G). В основании хвоста дорсо- и вентролатеральные продольные мышечные волокна частично перекрещиваются (рис. 18B). Все продольные волокна в основании хвоста крепятся к плотным пучкам продольных волокон кожно-мускульного мешка, расположенным перед основанием хвоста (рис. 18E). У кончика хвоста дорсо- и вентролатеральные мышечные ленты теряют исчерченность. Промежутки между ними на латеральных поверхностях постепенно исчезают.

3.13. Церкарии *Cryptocotyle lingua*

(Рисунки — в Приложении 11)

Туловище церкарии небольшое, вытянуто в длину; передний конец сужен. Брюшная присоска почти не развита: присутствует только небольшая ямка на её месте (рис. 1A). Преацетабулярный отдел примерно в два раза больше, чем постацетабулярный. Основание

хвоста располагается на дне хвостового кармана (рис. 1B).

Группа наиболее крупных актиновых шипиков — шипов проникновения — лежит перед отверстием переднего органа. Они располагаются двумя рядами; в заднем ряду (прямо перед отверстием переднего органа) 4 шипика, в переднем — около 15-ти. Апикальный участок переднего конца туловища церкарии лишён шипиков. Далее идут сначала полукольцевые ряды шипиков, прерывающиеся вентрально (поскольку там расположены шипы проникновения и отверстие переднего органа), а потом и кольцевые. Размер шипиков постепенно уменьшается примерно до уровня задней границы переднего органа. Далее всё туловище церкарии покрыто одинаковыми мелкими шипиками, которые расположены порой в шахматном порядке, а порой нерегулярно (особенно ближе к заднему концу). (Рис. 1C)

В состав кожно-мускульного мешка входят слои кольцевых, продольных и диагональных мышечных волокон (рис. 1A, B, D). Слой кольцевых волокон равномерно развит по всему туловищу церкарии. Волокна этого слоя лежат часто и регулярно, не образуют пучков. В стенке каудального кармана присутствуют только кольцевые мышечные волокна, собранные в крупные лентовидные пучки (рис. 1E).

Продольные мышечные волокна иногда образуют пучки по 2—3 волокна (рис. 1D), а также более или менее явно группируются в широкие ленты — 4 на дорсальной поверхности и 5—6 на вентральной (за брюшной присоской пара вентромедианных мышечных лент сливается в одну) (рис. 1A, B). В задней части постацетабулярного отдела церкарии, на уровне переднего края каудального кармана, в слое продольных мышечных волокон формируются плотные мышечные пучки: 4 на вентральной стороне и 4 на дорсальной. Эти пучки погружены задними концами в паренхиму и подходят к передней стенке каудального кармана (рис. 1F, G). Здесь они контактируют с продольными мышечными лентами хвоста (см. ниже). При этом пара медианных пучков на вентральной стороне туловища перекрещивается перед местом соединения с основанием хвоста (рис. 1G).

Диагональные мышечные волокна не образуют пучков и располагаются достаточно редко. Они присутствуют только в преацетабулярном отделе церкарии (рис. 1A, B, H). Диагональные мышечные волокна дорсальной и вентральной поверхностей не соединяются.

Дорсо-вентральные мышечные волокна развиты по всему туловищу церкарии; в постацетабулярном отделе они располагаются несколько реже, чем в преацетабулярном (рис. 2A). Их вентральные концы лежат несколько ближе к медианной линии, чем дорсальные. Интересно отметить, что дорсо-вентральные волокна проходят насквозь через зачаток ветвей кишки (клетки этого зачатка у церкарии функционируют как железистые) и даже через церебральный ганглий (рис. 2A).

К дополнительной паренхимной мускулатуре относятся следующие мышечные пучки:

I. Пара продольных пучков расположена в постацетабулярном отделе. Передние их концы крепятся к базальной пластинке поверхностного тегумента вентрально по бокам от зачатка брюшной присоски. Задние концы крепятся к передней стенке каудального кармана вентрально (там же, где плотные пучки продольных мышечных волокон кожно-мускульного мешка соединяются с продольными мышечными лентами хвоста. (Рис. 2B, C)

II. Ряд продольных лентовидных мышечных пучков передними концами крепится к базальной пластинке тегумента дорсальной поверхности тела на уровне середины переднего органа. Они идут назад вдоль наружной поверхности переднего органа и прикрепляются к его tunica propria постериодорсально или постериолатерально, немного не доходя до места его соединения с префаринксом. (Рис. 3A, B, C)

III. Ещё один ряд продольных лентовидных пучков задними концами прикрепляется к базальной пластинке тегумента дорсальной поверхности тела прямо перед передними местами прикрепления предыдущей группы. Эти мышечные ленты идут вдоль дорсальной поверхности переднего органа между кластерами протоков желёз проникновения и прикрепляются передними концами к базальной пластинке тегумента апикально на уровне самого первого полукруглого ряда актиновых шипиков тегумента. (Рис. 3A, B, D)

IV. Две мышечные ленты крепятся вентрально к базальной пластинке поверхностного тегумента на уровне задней границы переднего органа. Эти ленты идут вдоль задней поверхности переднего органа, несколько расходясь в стороны, и крепятся к tunica propria переднего органа постериодосально. (Рис. 3A, B, C)

Все мышечные ленты, связанные с передним органом, сокращаясь, заставляют его выдвигаться вперёд и вентрально.

Передний орган изогнуто грушевидной формы. Его наружное отверстие направлено вентрально и располагается на узком конце, который мы будем называть хоботком. Свободный край весьма небольшой.

Под tunica propria переднего органа лежит слой поперечных мышечных волокон, образующих нерегулярные широкие лентовидные пучки (рис. 3C, 4A, C, D). Этот слой хорошо развит на дорсальном и латеральных участках наружной поверхности переднего органа, однако на вентральной стороне его пучки истончаются и вдоль медианной линии почти не прослеживаются. В передней части дорсальной поверхности переднего органа поперечные мышечные волокна также весьма тонкие.

Глубже расположен слой меридиональных мышечных волокон. Он, напротив, лучше развит на вентральной поверхности переднего органа, чем на дорсальной (рис. 4A, C, D).

Меридиональные мышечные волокна не образуют пучков.

Под тегументом полости переднего органа располагается слой часто расположенных кольцевых мышечных волокон, а под ним — слой редких и тонких продольных мышечных волокон (рис. 3D, 4B).

Толщу переднего органа образуют радиальные мышечные волокна (рис. 4B). Кроме того, присутствует несколько пар тонких мышечных волокон, идущих от дорсальных участков наружной поверхности переднего органа к латеральным участкам поверхности его полости.

В стенке мочевого пузырька присутствуют тонкие поперечные и продольные мышечные волокна (рис. 5A).

Длина хвоста в несколько раз превосходит длину туловища церкарий. Основание хвоста расположено в каудальном кармане. Вдоль боковых поверхностей хвоста идёт плавательная мембрана — вырост синцитиальной пластинки тегумента.

Мускулатура хвоста представлена наружным слоем поперечных мышечных волокон и подлежащими продольными мышечными лентами. Поперечные волокна расположены часто и регулярно, не образуют пучков (рис. 5D). Периодически на боковых сторонах хвоста встречаются утолщённые поперечные волокна[11] (рис. 5B).

Продольные волокна собраны в две ленты — дорсальную и вентральную, в составе каждой из которых можно выделить небольшой медианный мышечный пучок и пару крупных дорсо- или вентролатеральных мышечных лент (рис. 5B, D, F). Отдельные мышечные волокна в составе дорсо- и вентролатеральных лент идут не строго продольно, а под углом, так что их задние концы располагаются ближе к медианной плоскости, чем передние (рис. 5B, D). Все продольные мышечные волокна являются поперечно исчерченными, однако, характер этой исчерченности разный: в медианных пучках она более крупная (рис. 5D). В основании хвоста продольные мышечные волокна частично контактируют с утолщёнными продольными пучками кожно-мускульного мешка, подходящими к стенке каудального кармана. Все четыре плотных мышечных пучка дорсальной поверхности туловища церкарии соединяются с волокнами дорсомедианного продольного мышечного пучка хвоста (рис. 5F). Дорсолатеральные продольные мышечные ленты хвоста в его основании загибаются вентрально и контактируют с двумя латеральными плотными мышечными пучками на вентральной стороне туловища (рис. 5B, F). Два перекрещенных утолщенных медианных пучка вентральной поверхности туловища контактируют с вентромедианным продольным пучком хвоста (рис. 1G, 5B). Оставшиеся вентролатеральные продольные мышечные ленты хвоста, как оказалось, не доходят до самого основания хвоста. Волокна в их составе слегка расходятся вееровидно

[11] Можно трактовать их иначе — как складки; однако в этом случае им должны соответствовать участки сокращённых продольных мышечных волокон, которых не наблюдается.

(рис. 5B).

Близ кончика хвоста дорсолатеральные продольные мышечные ленты прерываются. Вентролатеральные заходят немного дальше, поворачивают на дорсальную сторону, вееровидно расходятся и тоже оканчиваются. Тонкие, редкие, не образующие пучков гладкие продольные мышечные волокна кончика хвоста являются продолжением дорсо- и вентромедианного продольных мышечных пучков. (Рис. 5C)

3.14. Церкарии *Cryptocotyle concavum*

(Рисунки — в Приложении 11)

Церкарии *Cryptocotyle concavum* внешне очень похожи на церкарий *C. lingua*. Одним из хорошо заметных морфологических отличий является характер вооружения тегумента (рис. 6A). Для *C. concavum* характерно наличие пяти крупных шипов проникновения прямо перед отверстием переднего органа. Они расположены в два ряда: два шипа в переднем ряду, три — в заднем. Перед ними полукругом лежат четыре пары мелких шипов проникновения. В тегументе передней части церкарии (до уровня задней поверхности переднего органа) все актиновые шипики примерно одинакового размера, кроме двух самых передних рядов (эти ряды сближены, и шипики в их составе крупнее). Вся поверхность туловища церкарии также покрыта шипиками, которые немного тоньше, чем передние.

Организация мышечной системы церкарий *C. concavum* почти не отличается от таковой у *C. lingua* (рис. 6C) за исключением некоторых деталей в строении переднего органа, связанной с ним паренхимной мускулатуры, а также продольных мышечных волокон хвоста.

В толще переднего органа у *C. concavum* присутствует дополнительная пара косых продольных мышечных пучков, которые идут от задней поверхности полости переднего органа к заднему краю его отверстия (рис. 6B). У *C. concavum* отсутствует первая группа паренхимных мышечных волокон — продольные пучки в постацетабулярном отделе.

У церкарий *C. concavum* продольная мускулатура хвоста организована несколько иначе, чем у *C. lingua*. Почти на всём его протяжении дорсальная и вентральная мышечные ленты более чётко разделены на медианный пучок и пару латеральных лент (рис. 6D, E). Исчерченность видна только в латеральных мышечных лентах.

Кроме того, у церкарий *C. concavum* близ основания хвоста пара вентролатеральных продольных мышечных лент сближается с вентромедианным пучком, и все вместе они соединяются с парой перекрещивающихся вентромедианных утолщённых мышечных пучков кожно-мускульного мешка (рис. 6E). Дорсолатеральные продольные мышечные ленты и

дорсомедианный продольный пучок расположены в основании хвоста так же, как и у церкарий *C. lingua*.

3.15. Мариты *Cryptocotyle lingua*

(Рисунки — в Приложении 12)

Крупные мариты с уплощённым и вытянутым в длину туловищем. Отверстие генитального синуса, внутри которого находится рудиментарная брюшная присоска, расположено примерно посередине туловища, так что размеры преацетабулярного и постацетабулярного отделов примерно равны. Боковые участки и передний край преацетабулярного отдела и у живых, и у фиксированных марит обычно загнуты на вентральную сторону, так что образуется вентральная впадина. (Рис. 1A, B)

В тегументе присутствуют многочисленные актиновые шипики. В передней части туловища они широкие, клиновидной формы (рис. 1A, D). За отверстием генитального синуса шипики постепенно теряют свою клиновидную форму, уменьшаются и разреживаются (рис. 1C, E). Наиболее мелкие шипики расположены в заднебоковых участках постацетабулярного отдела.

Для марит *Cryptocotyle lingua* приводится описание мускулатуры кожно-мускульного мешка, частично — паренхимной мускулатуры, а также ротовой присоски и пищеварительной системы. Мышечные элементы в составе прочих органов полностью рассмотреть не удалось.

В состав кожно-мускульного мешка входят три мышечных слоя: из кольцевых продольных и диагональных мышечных волокон (рис. 1D, E). Кольцевые волокна расположены часто и регулярно, иногда образуют небольшие пучки. При этом расположение кольцевых мышечных волокон в целом соответствует расположению рядов актиновых шипиков тегумента (рис. 1D). Правильность расположения кольцевых волокон немного сбивается в районе отверстия генитального синуса. Кроме того, те кольцевые волокна, которые подходят к его заднебоковым краям, отклоняются назад и уходят внутрь вдоль стенки синуса (т.е. идут под тегументом полости синуса) (рис. 2A). Перед отверстием полового синуса на небольшом участке кольцевые волокна отсутствуют.

Продольные мышечные волокна толще кольцевых, часто организованы в пучки. На боковых участках и в задней половине постацетабулярного отдела продольные мышечные волокна тоньше и сильно разрежены. Примечательно, что небольшие вентролатеральные группы продольных мышечных волокон поворачивают близ заднего конца к медианной линии и соединяются в сплошную дугу прямо перед экскреторной порой (рис. 2B, C). При этом

широкая лента вентромедианных мышечных волокон прерывается, немного не достигая этой дуги.

Диагональные мышечные волокна по толщине похожи на продольные, но расположены довольно редко и пучков не образуют. Дорсальная и вентральная системы диагональных волокон не соединяются: диагональные волокна дорсальной стороны тела оканчиваются у латеральных поверхностей, вентральной — сильно не доходя до них (рис. 2B). Часть диагональных мышечных волокон преацетабулярного отдела, подходящих с боков к генитальному синусу, заходят довольно далеко вглубь паренхимы вдоль его стенки (рис. 3B).

Перед отверстием генитального синуса располагается дополнительная группа волокон кожно-мускульного мешка — антериорадиальные мышечные волокна (рис. 2A, 3A). Они начинаются под тегументом генитального синуса, а, выходя их него, формируют небольшой веер. При этом передняя группа антериорадиальных волокон частично соединяется с продольными пучками кожно-мускульного мешка, а боковые — переплетаются (но не соединяются) с кольцевыми волокнами.

Вокруг отверстия генитального синуса расположен мощный сфинктер (рис. 2A, 3A, B). Он располагается под кольцевыми и антериорадиальными мышечными волокнами, заходящими под тегумент генитального синуса. Диагональные мышечные волокна, также идущие вдоль стенки синуса, расположены под сфинктером.

Дорсо-вентральные мышечные волокна чрезвычайно хорошо развиты в преацетабулярном отделе (рис. 3C). В постацетабулярном отделе пучки дорсо-вентральных мышечных волокон значительно тоньше и реже расположены. На боковых участках туловища дорсо-вентральные мышечные волокна несколько скошены, так что их вентральные концы крепятся ближе к медианной линии, чем дорсальные (рис. 3D).

Ротовая присоска колоколообразной формы, задняя часть немного оттянута. Отверстие её открывается вентрально. Под tunica propria погружённой в паренхиму части присоски лежит слой широких лентовидных мышечных волокон, идущих в поперечном направлении по отношению к передне-задней оси тела (рис. 4A, B, D). На небольшом участке купола, который можно обозначить как его вентральную поверхность, поперечные волокна прерываются по медианной линии (рис. 4C). В постериодорсальной части купола, перед местом соединения присоски с префаринксом, поперечные волокна располагаются особенно плотно (рис. 4B).

Под слоем поперечных волокон находится слой часто и регулярно расположенных «меридиональных» мышечных волокон, не образующих пучков (рис. 4A, B, C, D). Оба эти слоя не заходят на свободный край присоски.

На свободном крае присоски присутствуют толстые кольцевые мышечные волокна, образующие сфинктер отверстия присоски (рис. 4A, C, 5A). К периферии от этого мышечного

кольца располагаются антериолатеральная мышечная дуга и задняя поперечная мышечная лента (рис. 4C, 5A).

Толщу стенки ротовой присоски образуют радиальные мышечные волокна (рис. 5D). Кроме того, там присутствуют две дополнительные группы мышечных волокон:

1. Два продольных ряда косых мышечных пучков идут от заднебоковых границ свободно края присоски, сквозь её боковые стенки к дорсальной поверхности купола (рис. 5C).
2. Близ свободного края присоски, почти вплотную к боковым стенкам её полости, расположена пара латеральных дугообразных мышечных лент (рис. 5B, C).

Под тегументом полости присоски расположен слой часто расположенных кольцевых мышечных волокон, а под ним — редкие и тонкие продольные мышечные волокна (рис. 5D).

В стенке префаринкса присутствуют только крупные продольные мышечные волокна, которые дальше идут вдоль наружной поверхности глотки, по-видимому, поверх её tunica propria. Под оболочкой глотки расположен собственный слой тонких продольных мышечных волокон, а под ними — слой кольцевых мышечных волокон. В передней части глотки эти волокна заполняют всю толщу стенки глотки, так что формируется мощный сфинктер. За передним сфинктером толща глотки образована радиальной мускулатурой. Под тегументом полости глотки расположен слой кольцевых мышечных волокон, которые образуют задний сфинктер глотки. В стенке пищевода присутствует наружный слой продольных и внутренний слой кольцевых мышечных волокон. Те же слои присутствуют и в ветвях кишки, однако там они значительно разрежены по сравнению с пищеводом.

3.16. Неполовозрелые мариты *Neophasis lageniformis*

(Рисунки — в Приложении 13)

Туловище марит овальной формы, слабо уплощённое в дорсо-вентральном направлении. Брюшная присоска немного смещена вперёд от центра туловища, так что постацетабулярный отдел примерно в полтора раза больше, чем преацетабулярный.

В состав кожно-мускульного мешка входят слой кольцевых, слой продольных и слой диагональных мышечных волокон (рис. 1A, B, 2A).

Толщина кольцевых мышечных волокон и расстояние между соседними волокнами не различаются на разных участках туловища. Кольцевые волокна тонкие, не образуют пучков.

Продольные мышечные волокна образуют небольшие пучки по 2—4 волокна (рис. 2A). Наиболее плотно эти пучки расположены на вентральной стороне в преацетабулярном отделе туловища; чуть реже — в постацетабулярном отделе. К боковым сторонам пучки продольных

мышечных волокон постепенно разрежаются (рис. 1A). На дорсальной стороне они сильно разрежены. Вентролатеральные группы продольных мышечных волокон не выделяются частотой расположения или толщиной.

Диагональные мышечные волокна образуют небольшие пучки. Толщина их на разных участках туловища примерно одинакова. Расстояния между соседними пучками диагональных волокон сильно варьируют: на вентральной стороне они меньше, чем на дорсальной. В постацетабулярном отделе туловища на дорсальной стороне расстояние между соседними диагональными волокнами максимальное (рис. 1B). Диагональные мышечные волокна вентральной и дорсальной поверхностей обычно прерываются по бокам туловища мариты, т.е. спиральных волокон не образуется. В постацетабулярном отделе диагональные мышечные волокна дорсальной и вентральной сторон туловища зачастую даже не пересекаются (рис. 2B).

В состав кожно-мускульного мешка входят ещё четыре группы мышечных волокон, расположенных в районе отверстия брюшной присоски:

1. Два веера коротких антериорадиальных мышечных волокон расходятся от переднебоковых участков границы свободного края брюшной присоски (рис. 2C, E).
2. От задней и боковых границ свободного края брюшной присоски отходят более тонкие и длинные постериорадиальные мышечные волокна (рис. 2C, E). Они, как и антериолатеральные, расположены между слоями кольцевых и продольных мышечных волокон кожно-мускульного мешка.
3. Крупные пучки антериолатеральных мышечных волокон задними концами крепятся у боковых границ свободного края брюшной присоски, а также за ним, у медианной линии. Передние концы расположены по бокам от брюшной присоски. Антериолатеральные мышечные волокна образуют aU-образную систему (рис. 2D, E). Они расположены между продольными и диагональными мышечными волокнами кожно-мускульного мешка.
4. Позади расположена nU-образная система — более широкая поперечная дуга (рис. 2D, E). В отличие от aU-образной, nU-образная система не прерывается по медианной линии. Мышечные волокна этой системы расположены между слоями продольных и диагональных мышечных волокон кожно-мускульного мешка.

Дорсо-вентральные мышечные волокна хорошо развиты. В преацетабулярном отделе их значительно больше, чем в постацетабулярном (рис. 3A, C, D). Вентральные концы дорсо-вентральных волокон располагаются существенно ближе к медианной линии, чем дорсальные. Чем дальше от медианной линии расположены дорсо-вентральные волокна, тем больше их угол наклона. Особенно велик он в боковых участках постацетабулярного отдела (рис. 3D).

Дополнительная паренхимная мускулатура представлена следующими группами

мышечных пучков:

I. Ряд коротких продольных мышечных пучков передними концами крепится к базальной пластинке тегумента дорсальной поверхности тела на уровне передней трети ротовой присоски. Задние концы этих пучков крепятся к дорсальной и дорсолатеральным поверхностям купола ротовой присоски в её задней части (рис. 3B, 4A).

II. От задней половины глотки к дорсальной стороне туловища тянутся многочисленные мощные мышечные пучки (рис. 3B, 4B).

III. В меньшем количестве и менее ярко окрашивающиеся пучки соединяют заднюю часть глотки с базальной пластинкой тегумента на вентральной стороне туловища (рис. 3B).

IV. Две пары крупных мышечных пучков крепятся вентрально по бокам от свободного края брюшной присоски (рис. 3B, 4C, D). Противоположными концами они крепятся дорсолатерально, почти на том же уровне, что и вентральные точки крепления.

V. Пара мышечных пучков крепится вентрально также по бокам от брюшной присоски, позади пучков предыдущей группы. Эти пучки направлены вперёд и крепятся дорсально примерно на уровне заднего края глотки (рис. 3B, 4C, D).

VI. Пара крупных мышечных пучков вентрально крепится приблизительно в середине преацетабулярного отдела. Эти пучки направлены назад. Каждый из пучков разделяется на две ветви, которые крепятся к базальной пластинке тегумента дорсолатеральных участков поверхности тела на уровне переднего края и середины брюшной присоски (рис. 3B, 4C, D).

VII. От дорсальной поверхности купола брюшной присоски радиально расходится кольцо мышечных пучков, соединяющих её с базальной пластинкой наружного тегумента вентральной поверхности вокруг брюшной присоски (рис. 3B, 4E).

VIII. Над tunica propria дорсальной поверхности купола брюшной присоски присутствует нерегулярная сеть из тонких мышечных лент (рис. 3B, 5B).

Брюшная присоска шаровидной формы, крупная, поперечный диаметр составляет примерно треть ширины туловища. Отверстие присоски поперечно овальное. Толщу брюшной присоски образует слой радиальных мышечных волокон (рис. 4E).

Под tunica propria располагается слой «меридиональных» мышечных волокон, формирующий сложный билатерально симметричный узор на дорсальной поверхности купола (рис. 5A, B). В составе этого узора можно выделить задний веер мышечных волокон, сильно изогнутую медианно поперечную ленту и два антериолатеральных веера. На передней, задней и

боковых поверхностях эти мышечные волокна располагаются меридионально (рис. 5C, D). На границе погружённой части купола и его свободного края этот слой исчезает. Мышечные волокна в составе этого слоя располагаются достаточно редко и нерегулярно (по сравнению с аналогичными слоями мышечных волокон у других видов трематод).

Под тегументом свободного края брюшной присоски расположен независимый слой меридиональных мышечных волокон, более тонких и чаще расположенных, чем «меридиональные» мышечные волокна погружённой части купола (рис. 5D, E). Под ними лежат мощные кольцевые мышечные волокна, формирующие сфинктер брюшной присоски (рис. 5D, E). В составе сфинктера достаточно чётко обособлены три кольца, не различающихся по толщине (рис. 5F). Самое внутреннее из колец характеризуется наибольшей плотностью упаковки мышечных волокон в своём составе.

Под тегументом полости присоски располагаются тонкие и редкие кольцевые и меридиональные мышечные волокна. Однако до дна полости они, по-видимому, не доходят.

Ротовая присоска овальной формы, вытянута в продольном направлении. Отверстие округлое, открывается субтерминально. Свободный край развит, заходит на дорсальную сторону туловища мариты.

Под tunica propria располагается слой поперечных мышечных волокон, собранных в крупные лентовидные пучки (рис. 6A, B, C, D). В задней половине присоски эти пучки являются кольцевыми; в передней части они прерываются вентрально у медианной линии или у границы свободного края присоски. Ширина пучков увеличивается в задней части присоски, и последний, самый широкий кольцевой пучок занимает всю заднюю поверхность присоски до границы с префаринксом.

Глубже расположены меридиональные мышечные волокна, лежащие часто и регулярно, не образующие пучков (рис. 6A, B, C, D). Как и поперечные, меридиональные мышечные волокна не заходят на свободный край ротовой присоски.

Под тегументом свободного края расположен независимый слой более тонких меридиональных мышечных волокон (рис. 6A, C). Под ними расположены две группы поперечных мышечных волокон: передняя и задняя (рис. 6A, B, C, D). Передняя группа поперечных волокон расположена на дорсальном участке свободного края.

В передней части свободного края, вентрально, расположены две пары антериолатеральных мышечных дуг, которые частично соединяются медианно (рис. 6A, C, E). У края отверстия присоски расположены крупные кольцевые мышечные волокна, формирующие сфинктер отверстия ротовой присоски (рис. 6A, C, E).

Под тегументом полости ротовой присоски находится слой кольцевых мышечных волокон; под ним — продольные мышечные волокна, тонкие и редкие (рис. 6F).

Толщу ротовой присоски образуют крупные пучки радиальных мышечных волокон (рис. 6F), а также три дополнительные группы мышечных волокон:

1. В толще вентральной стенки присоски расположены тонкие и редкие диагональные мышечные волокна (рис. 7A, B).
2. Вентролатерально, у боковых границ свободного края, расположены латеральные мышечные ленты (рис. 7A, B).
3. Несколько пар тонких косых мышечных волокон крепятся на дорсальной стороне купола у медианной линии (рис. 7C). Далее они идут через толщу боковых стенок присоски и крепятся к вентральной стороне купола латерально (рис. 7A, D).

Префаринкс длинный, может быть сильно изогнут. В его стенке присутствуют крупные продольные мышечные волокна, которые дальше идут вдоль наружной стенки глотки и оканчиваются в месте её соединения с пищеводом (рис. 8A). При этом данные мышечные волокна располагаются, по-видимому, над tunica propria глотки, т.е. не относятся к её собственной мускулатуре.

Глотка цилиндрической формы, чрезвычайно крупная — по длине равна или превосходит ротовую присоску. Переднее отверстие глотки щелевидное, его узкие края вдавлены; полость также щелевидной формы; заднее отверстие — более округлое.

Под tunica propria располагается слой очень тонких, часто и регулярно расположенных продольных мышечных волокон (рис. 8B). За ним следует слой более толстых кольцевых мышечных волокон (рис. 8B), которые формируют передний сфинктер глотки (рис. 8C, D, F). Передний сфинктер очень мощно развит за счёт того, что в передней трети глотки наружный слой кольцевых мышечных волокон заходит глубоко в её толщу (толщу самой передней части глотки почти полностью составляют кольцевые мышечные волокна) (рис. 8C, D, F). Задний сфинктер не выражен, однако в передней части пищевода расположено крупное мышечное кольцо, которое, по-видимому, его заменяет (рис. 8D).

Под тегументом полости глотки расположен внутренний слой кольцевых мышечных волокон, более тонких и реже расположенных, чем наружные (рис. 8C). В толще глотки, между наружными и внутренними кольцевыми волокнами расположены пучки радиальных мышечных волокон (рис. 8C, D). В передней части глотки их несколько меньше, чем в задней.

В стенках пищевода и ветвей кишки присутствует наружный слой продольных и внутренний слой кольцевых мышечных волокон. В стенке пищевода волокна обоих слоёв толстые, часто расположены; в ветвях кишечника они значительно тоньше и расположены реже. (рис. 8E)

В стенке мочевого пузырька присутствуют наружные кольцевые и внутренние продольные волокна. Наиболее частое их расположение наблюдается в районе экскреторной

поры и в самой задней части пузырька. (Рис. 3D)

Яичник окружён редкой и нерегулярной сетью тонких мышечных волокон. В стенке яйцевода и лаурерова канала присутствуют только кольцевые мышечные волокна, толстые и часто расположенные (рис. 9A, B). В стенке семяприемника мышечные волокна образуют плотную нерегулярную сеть (рис. 9A, B). В стенках основных ветвей желточных протоков мышечные элементы представлены тонкими, редко лежащими продольными мышечными волокнами (рис. 9A). В стенке матки присутствуют как кольцевые, так и продольные мышечные волокна.

Семенники, как и яичник, окружает редкая сеть мышечных волокон (рис. 3D). В стенках семявыносящих каналов присутствуют тонкие продольные мышечные волокна. В стенке сумки цирруса, а также в стенках семенного пузырька и семяизвергательного канала присутствуют наружные продольные и внутренние кольцевые мышечные волокна (рис. 9A, B). В составе стенки общего полового протока хорошо выражены продольные мышечные волокна; кольцевые волокна тонкие и немногочисленные.

3.17. Церкарии *Cercaria parvicaudata*

(Рисунки — в Приложении 14)

Туловище церкарий удлинённое, сужено на переднем и заднем концах. Брюшная присоска расположена по середине туловища, так что пре- и постацетабулярный отделы примерно равного размера. Актиновые шипики тегумента тонкие, удлиненные, равномерно расположены по всему туловищу церкарии в шахматном порядке.

В состав кожно-мускульного мешка входят три слоя: из кольцевых, продольных и диагональных мышечных волокон (рис. 1, 2B). В постацетабулярном отделе туловища волокна всех трёх слоёв разрежены по сравнению с преацетабулярным (рис. 1A, B, 2A, B). Продольные мышечные волокна часто имеют веретеновидную форму. Они образуют небольшие пучки по 2—4 волокна в преацетабулярном отделе и в передней части постацетабулярного отдела (рис. 1A, 2A, B). На вентральной стороне в преацетабулярном отделе выделяются вентролатеральные продольные мышечные ленты: в их составе волокна лежат более плотно (рис. 1C, 2A).

Диагональные мышечные волокна могут переходить с дорсальной стороны туловища на вентральную в преацетабулярном отделе и в передней части постацетабулярного отдела. На латеральных поверхностях они окрашиваются менее ярко, чем на дорсальной и вентральной. В задней части постацетабулярного отдела на латеральных сторонах диагональные волокна

отсутствуют. (Рис. 2C)

К дополнительным группам мышечных волокон кожно-мускульного мешка относятся:

1. Полукольцевые мышечные волокна, лежащие у задней и боковых границ свободного края брюшной присоски (рис. 1C, 2B). Они расположены непосредственно под базальной пластинкой поверхностного тегумента;
2. Группа коротких ацетабулорадиальных мышечных волокон расходится от границы свободного края брюшной присоски (рис. 1C, 2B). Эти волокна расположены между слоями кольцевых и продольных волокон кожно-мускульного мешка.
3. Парные группы антериолатеральных мышечных волокон отходят от боковых границ свободного края брюшной присоски в переднебоковых направлениях и оканчиваются под вентролатеральными лентами продольных мышечных волокон кожно-мускульного мешка (рис. 1D, 2B). Антериолатеральные волокна лежат между слоями продольных и диагональных волокон кожно-мускульного мешка.
4. Широкая дуга — nU-образная система — расположена за брюшной присоской (рис. 1D, 2B). Мышечные волокна, составляющие дугу, находятся и под продольными, и под диагональными.

Дорсо-вентральные мышечные волокна развиты по всему туловищу церкарии, довольно тонкие, не образуют пучков (рис. 3A). В постацетабулярном отделе они тоньше и располагаются реже, чем в преацетабулярном.

Также в паренхиме присутствует несколько дополнительных групп мышечных пучков:

I. От базальной пластинки поверхностного тегумента дорсальной стороны туловища, на уровне заднего края отверстия ротовой присоски, отходит пара лентовидных пучков к задней поверхности купола ротовой присоски (рис. 3B, 5C).

II. В средней части преацетабулярного отдела от вентральной стороны туловища отходит поперечный ряд крупных пучков (четыре группы), идущих почти как дорсо-вентральные, но заметно отклонённые назад. Так что на дорсальной стороне они крепятся уже почти на уровне переднего края брюшной присоски (рис. 3A, B, C, D).

III. Сходные четыре группы мышечных пучков, но меньшего размера, отходят от вентральной стороны туловища поперечным рядом прямо у переднего края брюшной присоски. Однако они отклоняются вперёд, и на дорсальной стороне оканчиваются на уровне середины преацетабулярного отдела (рис. 3B, C).

IV. От заднебоковых поверхностей брюшной присоски отходит две пары тонких длинных продольных мышечных пучков, которые оканчиваются на дорсальной стороне тела на уровне середины преацетабулярного отдела (рис. 3B, D).

V. Две крупные группы мышечных пучков расходятся веером от вентролатеральных поверхностей купола брюшной присоски к дорсолатеральным участкам туловища (рис. 3A, B, E)

Брюшная присоска во фронтальной проекции округлая, но вытянута по дорсо-вентральной оси (рис. 4D); отверстие — поперечно овальное (рис. 4C). Под tunica propria купола присоски лежит слой «меридиональных» мышечных волокон, которые располагаются билатерально симметрично. На передней поверхности купола «меридиональные» волокна образуют поперечную ленту; за ней они расходятся веером в заднебоковых направлениях (рис. 4A, B). Видимо, перед лентой лежит отдельная группа «меридиональных» мышечных волокон, которые подходят к переднему краю отверстия присоски.

По краю отверстия присоски, под слоем «меридиональных» волокон, располагается сфинктер из толстых кольцевых мышечных волокон (рис. 4C). Кольцевые волокна присутствуют и под тегументом полости присоски, доходя практически до её дна. Под слоем кольцевых волокон располагаются редкие меридиональные мышечные волокна полости; они, по-видимому, не связаны со слоем «меридиональных» волокон наружной поверхности присоски. Толщу присоски образуют пучки радиальных мышечных волокон (рис. 4D).

Ротовая присоска вытянута в длину; отверстие открывается вентрально; стилет небольшой; отверстие стилетного влагалища расположено терминально. Свободный край хорошо выражен, немного заходит на дорсальную сторону туловища.

Под tunica propria ротовой присоски располагается слой поперечных мышечных волокон, собранных в широкие и тонкие лентовидные пучки (рис. 5A, B, C). Слой поперечных волокон прерывается на вентральной поверхности присоски: он не заходит на свободный край присоски; в средней части поперечные волокна немного не доходят до средней линии (при этом слегка изгибаются вперёд); и только в задней четверти ротовой присоски они образуют полные кольца (рис. 5B). Под слоем поперечных волокон расположен слой тонких, не образующих пучки меридиональных мышечных волокон (рис. 5A, B, C). Эти волокна также не заходят на свободный край присоски.

Под тегументом заднего и боковых участков свободного края расположена группа его собственных меридиональных мышечных волокон (рис. 5B, D). Эту группу мы обозначили как заднюю. На дорсально расположенном участке свободного края присутствует передняя группа плотных меридиональных мышечных волокон (рис. 5A, 6A). Передние концы этих мышечных волокон расположены у края отверстия стилетного влагалища.

На свободном крае ротовой присоски присутствуют три поперечные мышечные ленты: две передних и одна задняя. Первая передняя поперечная лента расположена на дорсальном участке свободного края между базальной пластинкой тегумента и передней группой

меридиональных мышечных волокон свободного края (рис. 5A, 6A). Вторая передняя поперечная лента расположена вентрально, перед отверстием ротовой присоски (рис. 5B, D, 6A, B). Однако частично волокна этой ленты своими медианными участками заходят под тегумент полости присоски. Задняя поперечная лента расположена на заднем участке свободного края (рис. 5B, D, 6B). Здесь она лежит под задней группой меридиональных мышечных волокон свободного края.

Под поперечными лентами расположены парные антериолатеральные мышечные дуги, которые соединяются медианно перед отверстием присоски (рис. 5B, 6A, B).

По краю отверстия присоски расположены мощные кольцевые волокна сфинктера (рис. 5B, D, 6A).

Под тегументом полости присоски расположены кольцевые и продольные мышечные волокна (рис. 7A). Толща присоски образована радиальными мышечными волокнами, между которыми проходит несколько дополнительных групп мышечных пучков:

1. Пара латеральных дугообразных мышечных лент идёт в толще боковых стенок присоски параллельно антериолатеральным мышечным лентам свободного края (рис. 7B, C).
2. Два ряда косых мышечных волокон проходят через толщу боковых стенок присоски, от её вентральной наружной поверхности к дорсальной (рис. 7A, B).
3. В толщу ротовой присоски заходит самая передняя пара диагональных мышечных волокон кожно-мускульного мешка, которые оканчиваются у латеральных дугообразных мышечных лент толщи присоски (рис. 7B, C).
4. И, наконец, от основания стилета к переднему участку наружной поверхности присоски тянутся две группы его протракторов — дорсальная и вентральная (рис. 7B, C)

Префаринкс короткий, втянут в ротовую присоску. В глотке хорошо различимы только радиальные мышечные волокна (рис. 7A). В стенках пищевода и ветвей кишки мышечные элементы не различимы.

Мышечные элементы в стенке непарной части мочевого пузырька представлены редкими и тонкими кольцевыми и продольными мышечными волокна (рис. 7D). В ветвях мочевого пузырька присутствуют только кольцевые мышечные волокна. Вокруг экскреторной поры хорошо выражен сфинктер из кольцевых мышечных волокон (рис. 7D).

Перед местом крепления хвоста располагаются крупные короткие пучки продольных мышечных волокон кожно-мускульного мешка: пять на вентральной стороне и шесть на дорсальной (рис. 8A, B).

Под синцитиальной пластинкой тегумента хвоста лежит слой из тонких, часто

расположенных кольцевых мышечных волокон (рис. 8A). Под ним находится слой сложно дифференцированных продольных мышечных волокон. По медианной линии на дорсальной и вентральной сторонах идут тонкие пучки продольных волокон, которые обозначены, соответственно, как дорсо- и вентромедианные. Эти пучки соединяются с медианно расположенными плотными короткими пучками продольных волокон кожно-мускульного мешка в основании хвоста: парой на дорсальной стороне и одним непарным — на вентральной (рис. 8A, B). По бокам от медианных пучков расположены две пары наиболее плотных продольных пучков: дорсо- и вентросубмедианные (рис. 8A, B, C). Мышечные отростки в их составе расположены в один ряд и свёрнуты так, что на поперечном срезе имеют U-образную форму. Латеральные поверхности хвоста занимают четыре латеральные продольные ленты (пара дорсолатеральных и пара вентролатеральных), которые состоят из относительно коротких веретеновидных мышечных волокон (рис. 8A, B, C, D). Граница между дорсо- и вентролатеральными лентами не всегда хорошо выражена (рис. 8D). И на дорсальной, и на вентральной сторонах, близ основания хвоста заметно, что волокна латеральных лент скошены: их задние концы располагаются ближе к медианной линии, чем передние (рис. 8A, B). Кроме того, у основания хвоста волокна латеральных лент дорсальной стороны сильно загибаются вентрально и, по-видимому, соединяются с вентральной группой плотных пучков продольных волокон кожно-мускульного мешка перед основанием хвоста (рис. 8D).

Близ кончика хвоста все вышеперечисленные группы продольных мышечных волокон формируют четыре ленты (рис. 8D).

К сожалению, разрешение полученных изображений не позволяет определить, являются ли какие-либо вышеупомянутые группы продольных волокон хвоста поперечно исчерченными или нет.

3.18. Церкарии *Cercaria etgesii*

(Рисунки — в Приложении 15)

Туловище церкарии овальное; преацетабулярный отдел шире, чем постацетабулярный. Брюшная присоска немного смещена к заднему концу туловища. Актиновые шипики в тегументе отсутствуют. На свободном крае переднего органа и брюшной присоски тегумент образует небольшие гребни.

В состав кожно-мускульного мешка входят три мышечных слоя: из кольцевых, продольных и диагональных мышечных волокон (рис. 1A, B, C). Толщина и частота расположения кольцевых мышечных волокон не различается существенно на разных участках

туловища церкарии.

В слое продольных мышечных волокон выделяется несколько участков, где волокна лежат наиболее плотно и приобретают веретеновидную форму:

1. Сильно утолщённые продольные миофибриллы, сгруппированные в широкие ленты, располагаются на дорсальной стороне туловища, непосредственно за границей свободного края переднего органа (рис. 1D).
2. Перед основанием хвоста на дорсальной поверхности располагается группа утолщенных продольных мышечных пучков (рис. 1B, 8C). На вентральной поверхности перед основанием хвоста продольные волокна группируются в три лентовидных пучка (рис. 8D).
3. В преацетабулярном отделе туловища церкарии на вентральной поверхности выделяются вентролатеральные продольные ленты (рис. 2A, C).

Диагональные мышечные волокна расположены редко, не образуют пучков (рис. 1A, B).

В состав кожно-мускульного мешка входят ещё три группы дополнительных мышечных волокон (рис. 2A, B, C):

1. Группа коротких антериорадиальных мышечных волокон отходит от передней границы свободного края брюшной присоски
2. Группа антериолатеральных мышечных волокон образует aU-образную систему за брюшной присоской. Часть этих волокон подходит к постериолатеральным границам свободного края брюшной присоски, часть — соединяется по медианной линии в сплошную поперечную дугу прямо за свободным краем.
3. Кроме того, nU-образная система расположена сразу за aU-образной. Она представляет собой более широкую поперечную дугу.

Паренхимная мускулатура церкарий хорошо развита и сильно специализирована. Дорсо-вентральные мышечные волокна хорошо развиты и в преацетабулярном, и в постацетабулярном отделе (рис. 3A, C). На боковых участках дорсо-вентральные мышечные волокна идут под большим углом к сагиттальной плоскости, так что на вентральной стороне они крепятся более медианно, чем на дорсальной (рис. 3A, C, D). Кроме того, вентральные концы этих мышечных волокон сильно смещены назад.

К дополнительным группам паренхимных мышечных волокон относятся следующие:

I. Один непарный медианный продольный мышечный пучок крепится к базальной пластинке поверхностного тегумента вентрально на уровне середины преацетабулярного отдела. Дорсально он крепится на уровне переднего края брюшной присоски. (Рис. 3B, C, D, 4B)
II. Пара продольных мышечных пучков в преацетабулярном отделе идёт почти параллельно

непарному, но их вентральные концы крепятся немного ближе к переднему концу тела. (Рис. 3B, D, 4A)

III. Ещё одна пара продольных пучков передними концами крепится вентрально по бокам от вентрального конца непарного пучка. Задние концы этой пары идут вдоль дорсальной поверхности купола брюшной присоски и соединяются у её задней поверхности. Таким образом, формируется сплошная дуга. (Рис. 3B, D, 4A, B)

IV. Ещё одна пара продольных паренхимных пучков передними концами крепится вентрально по бокам и сзади от точек крепления пучков предыдущей пары. Задние концы этих пучков также формируют дугу на заднедорсальной поверхности купола брюшной присоски. Таким образом, III-я и IV-я группы дополнительных паренхимных мышечных пучков формируют ещё одну U-образную систему[12]. (Рис. 3B, C, D, 4A, B)

V. В преацетабулярном отделе присутствует ещё одна пара продольных пучков, более тонких, чем вышеперечисленные. Передними концами они крепятся к базальной пластинке тегумента дорсальной стороны туловища примерно в середине преацетабулярного отдела, а задними — к боковым поверхностям купола брюшной присоски. (Рис. 3B, D)

VI. Пара продольных мышечных пучков крепится к базальной пластинке тегумента дорсальной поверхности туловища примерно на уровне отверстия переднего органа. Они идут вдоль дорсальной и задней поверхностей переднего органа и крепятся к его вентральной поверхности (рис. 3B, D).

VII. В постацетабулярном отделе имеется пара мышечных пучков, которые передними концами крепятся к задней поверхности купола брюшной присоски, а задними — широким веером к базальной пластинке тегумента заднебоковых участков туловища. Эти пучки мышечных волокон, очевидно, подтягивают брюшную присоску назад, т.е. являются антагонистами и остальных продольных пучков в паренхиме, и pU-образных мышечных систем. (Рис. 3B, 4A)

VIII. От заднего края брюшной присоски, вентрально, отходит непарный продольный пучок назад. В месте бифуркации мочевого пузырька он загибается дорсально и здесь же крепится к базальной пластинке тегумента дорсальной поверхности. (Рис. 3B, 4A)

Брюшная присоска овальная, вытянута в передне-заднем направлении. Отверстие присоски и её полость также вытянуты в продольном направлении. Свободный край плохо выражен. В толще присоски развит слой радиальных миофибрилл; особенно крупные миофибриллы располагаются в передней и заднебоковых частях присоски (рис. 5B, D). Мускулатура сфинктера присоски сложно дифференцирована. На вентральной поверхности

[12] Поскольку она расположена в паренхиме, можно предложить для неё термин «pU-образная система».

купола присутствует передний поперечный мышечный пучок, который частично прерывается посередине (рис. 5A, E). Ближе к краю отверстия присоски, уже на её свободном крае, присутствует пара более узких поперечных мышечных полуколец — переднее и заднее (рис. 5A, E). Вокруг самого края отверстия присоски расположено полное мышечное кольцо (рис. 5A, F). На дне полости различима решётка из продольных и поперечных мышечных волокон (рис. 5B). Под tunica propria купола присоски располагается слой тонких и редких меридиональных миофибрилл (рис. 5C).

Под tunica propria переднего органа располагаются поперечные мышечные волокна, образующие плоские лентовидные пучки (по три и более мышечных волокон в каждом). На дорсальной стороне они расположены перпендикулярно передне-задней оси тела (рис. 6B, D). Переходя на вентральную сторону переднего органа, они немного загибаются вперёд и оканчиваются в задней части, не доходя до медианной линии, а в передней — близ границы свободного края (рис. 6A, C). Глубже располагаются меридиональные мышечные волокна, не образующие пучков (рис. 6A, B, D). Они, также как и поперечные волокна, не заходят на свободный край переднего органа.

На свободном крае переднего органа под тегументом лежат три ленты поперечных мышечных волокон. Первая (дорсальная) передняя поперечная лента расположена на дорсальном участке свободного края, за отверстием стилетного влагалища. Волокна этой ленты тонкие, не образуют пучков. Между отверстием буккальной полости и отверстием стилетного влагалища лежит вторая (вентральная) передняя поперечная лента. Мышечные волокна в её составе также не образуют пучков. Задняя группа мышечных волокон в составе этой ленты по медианной линии заходит в отверстие буккальной полости и проходит по её дорсальной поверхности. И, наконец, за отверстием буккальной полости расположена задняя поперечная лента, образованная крупными пучками мышечных волокон. (Рис. 6A, B, E)

Под поперечными волокнами лежат две пары антериолатеральных продольных лент, идущих по бокам медианной линии, между отверстием переднего органа и отверстием стилетного влагалища (рис. 6A, F). Кроме того, на свободном крае присутствуют собственные «меридиональные» мышечные волокна. На вентральном участке свободного края эти волокна очень тонкие и редкие (они обозначены как задняя (вентральная) группа «меридиональных мышечных волокон»). Дорсальная (передняя) группа «меридиональных» волокон свободного края, напротив, характеризуется плотным расположением.

Под тегументом буккальной полости расположены тонкие и редкие продольные и кольцевые волокна (рис. 7E, F). Сфинктер вокруг наружного отверстия буккальной полости плохо выражен. Тонкие продольные мышечные волокна проходят вдоль буккального канала.

Почти всю заднюю половину толщи переднего органа занимает виргула; в передней части

располагается стилет и связанные с ним специализированные мышечные пучки. Так что радиальные мышечные волокна присутствуют только в переднебоковых участках толщи переднего органа. Наиболее плотно радиальные волокна расположены перед вентральной наружной поверхностью виргулы. (Рис. 7A, F)

Наиболее плотные мышечные пучки толщи переднего органа располагаются вокруг стилета:

I. От его основания отходят четыре пары протракторов: одна пара на дорсальной стороне (I-d), одна — на вентральной, и две латеральные пары (I-l) (рис. 7A, C, D).
II. Также от основания стилета отходят три пары мышечных пучков к вентральному участку наружной поверхности переднего органа (рис. 7A, B).
III. Три пары мышечных пучков по бокам от стилета связывают дорсальную сторону переднего органа (ближе к переднему краю) с вентральной (ближе к заднему) (рис. 7A, C, D).

Пищеварительная система церкарии находится в зачаточном состоянии, так что мускулатура глотки и кишки не развита.

В стенке V-образного мочевого пузырька имеются продольные и кольцевые (снаружи) мышечные волокна (рис. 8G).

В хвосте церкарии присутствует наружный слой тонких кольцевых мышечных волокон (рис. 8F), и под ним — дифференцированный на отдельные пучки слой продольных мышечных волокон (рис. 8A, B, E). Продольные мышечные пучки хвоста крепятся к утолщённым продольным мышечным пучкам кожно-мускульного мешка близ основания хвоста (рис. 8C, D). Дорсально и вентрально вдоль медианной линии проходят тонкие мышечные пучки — дорсо- и вентромедианный (рис. 8A, E). Они достигают значительной толщины только вблизи основания и в задней трети хвоста. По бокам от тонких медианных продольных пучков располагаются пары крупных вентро- и дорсосубмедианных продольных пучков (рис. 8A, B, E). Волокна в их составе упакованы плотно, так что границы между отдельными волокнами обычно не видны. На латеральных поверхностях хвоста расположены четыре продольные мышечные ленты: пара дорсолатеральных и пара вентролатеральных (рис. 8B, E). Волокна в их составе короткие, веретеновидные, расположены не так плотно, как в субмедианных пучках. Латеральные мышечные ленты не доходят до кончика хвоста (рис. 8B).

К сожалению, полученные нами изображения не позволяют сказать, являются ли какие-либо из продольных мышечных волокон хвоста поперечно исчерченными.

3.19. Церкарии *Microphallus claviformis* и *Maritrema subdolum*

(Рисунки — в Приложении 16)

Церкарии этих двух видов чрезвычайно похожи. Различаются они по форме стилета и по толщине резервуаров в протоках желёз проникновения. Мы приводим общее описание для этих двух видов.

Туловище небольшое, немного расширено близ переднего конца (рис. 1A). Брюшная присоска у церкарий ещё не сформирована. При ползании по субстрату туловище удлиняется/укорачивается, часто изгибается на вентральную сторону. Хвост при этом неподвижен или совершает редкие движения. При плавании в толще воды, напротив, туловище постоянно сжато и подвернуто на вентральную сторону.

В состав кожно-мускульного мешка входят три мышечных слоя: из кольцевых, продольных и диагональных мышечных волокон. Кольцевые и продольные мышечные волокна равномерно развиты по всему туловищу церкарии (рис. 1A, B, D). Продольные волокна формируют широкие лентовидные пучки (рис. 1A, B, D). Близ основания хвоста, и на дорсальной, и на вентральной стороне, продольные волокна формируют компактные плотные пучки, которые соединяются с продольными мышечными волокнами хвоста (рис. 1A, 4A, B).

Диагональные мышечные волокна спинной и брюшной поверхностей не соединяются между собой (рис. 1B). У церкарий *Microphallus claviformis* диагональные волокна отсутствуют в задней части туловища. В то же время диагональные мышечные волокна на вентральной поверхности церкарий *Maritrema subdolum* имеются только в передней четверти туловища.

Дорсо-вентральные мышечные волокна присутствуют; вентральные их концы располагаются несколько ближе к медианной линии, чем дорсальные (рис. 2A, C).

Кроме того, имеются две пары тонких дополнительных паренхимных продольных мышечных пучков (рис. 2A, B):

I. Передняя пара продольных пучков крепится вентрально на уровне границы задней трети туловища церкарии. Дорсальные концы крепятся примерно на уровне границы передней трети туловища.
II. Продольные пучки задней пары крепятся вентрально чуть дальше назад, чем пучки передней пары. Дорсально они крепятся почти у задней границы туловища.

Передний орган немного уплощён в дорсо-вентральном направлении (рис. 3D). Полость его не развита. Длина стилета составляет примерно три четверти длины переднего органа. Тот участок поверхности переднего органа, который можно было бы назвать «свободным краем», на самом деле таковым не является, т.к. на нём присутствуют кольцевые, продольные и диагональные мышечные волокна кожно-мускульного мешка. Таким образом, собственные

мышечные волокна наружной поверхности переднего органа присутствуют только под tunica propria его погружённой в паренхиму части. Здесь расположены два слоя мышечных волокон: наружный поперечный и внутренний, условно названный «меридиональным» (рис. 3A, B, C). Волокна обоих слоёв тонкие, собраны в широкие лентовидные пучки.

В толще переднего органа располагается ряд специализированных мышечных пучков:

I. От основания стилета на дорсальной стороне отходит пара поперечных пучков к дорсолатеральной поверхности переднего органа (рис. 3F, G, I).

II. Также на дорсальной стороне стилета, чуть впереди от места крепления пары поперечных пучков, отходит пара продольных пучков, которые идут к антериодорсальной поверхности переднего органа (рис. 3F, H, I).

III. От основания стилета вентрально отходят многочисленные парные пучки, которые крепятся к вентральной или вентролатеральным участкам наружной поверхности переднего органа (рис. 3E, G, H, I).

IV. Шесть пар мышечных пучков соединяют дорсальную и вентральную стороны переднего органа, проходя по бокам от стилета (рис. 3E, G, I).

Хвост длинный, тонкий; перед его основанием сформирован каудальный карман.

Под тегументом хвоста расположен слой из тонких кольцевых мышечных волокон (рис. 4D). Глубже расположен слой продольных волокон, который дифференцирован на отдельные пучки. Дорсомедианно лежит тонкий пучок из двух идущих параллельно гладких мышечных волокон (рис. 4B, D, F). Вентромедианно расположен более крупный непарный мышечный пучок (рис. 4A, E, F). По бокам от дорсо- и вентролатерального мышечных пучков расположены пары дорсо- и вентросубмедианных мышечных пучков соответственно (рис. 4A, B, D, E, F). Они также состоят из гладких мышечных волокон. Боковые поверхности хвоста занимают латеральные мышечные ленты, состоящие из поперечно исчерченных мышечных волокон (рис. 4A, B). У основания хвоста эти волокна скошены вентрально и подходят к вентральной группе плотных коротких пучков продольных волокон кожно-мускульного мешка (рис. 4C). Близ кончика хвоста (примерно с уровня расположения единственной пары сенсилл) исчерченность волокон в составе латеральных лент пропадает (рис. 4D). До самого кончика хвоста доходят только субмедианные продольные пучки. Остальные группы продольных мышечных волокон оканчиваются немного раньше. (Рис. 4D)

3.20. Метацеркарии *Microphallus pygmaeus* и *M. piriformes*

(Рисунки — в Приложении 17)

Организация мышечной системы у метацеркарий *Microphallus pygmaeus* и *M. piriformes* значительно не различается, так что мы приводим общее описание для обоих видов. Различия между ними касаются исключительно формы туловища: метацеркарии *M. piriformes* более узкие, вытянутые. У обоих видов туловище листовидное, уплощено в дорсо-вентральном направлении. Брюшная присоска смещена назад, так что преацетабулярный отдел в два—три раза длиннее постацетабулярного. Задний конец туловища тупой, расширенный, поскольку здесь по бокам располагаются прикрепительные железы.

Под базальной пластинкой тегумента расположены три мышечных слоя: из кольцевых, продольных и диагональных мышечных волокон (рис. 1A). Мышечные волокна всех трёх слоёв в постацетабулярном отделе заметно тоньше и/или реже расположены, чем в преацетабулярном (рис. 1B). Кольцевые мышечные волокна не образуют пучков, расположены достаточно часто и регулярно. Иногда они лежат попарно (рис. 1A). Правильность расположения кольцевых волокон нарушается только близ заднего конца туловища — перед экскреторной порой. Здесь у кольцевых волокон появляется разрыв в вентромедианной области (рис. 3A).

Слой продольных мышечных волокон наиболее мощно развит в преацетабулярном отделе на вентральной стороне. В постацетабулярном отделе слой продольных волокон сложно дифференцирован на ряд отдельных мышечных лент (рис. 1D, 2, 3):

1. Вентромедианная мышечная лента идёт строго продольно и оканчивается, сильно не доходя до экскреторной поры, перед первой поперечной дугой (см. ниже).
2. Первая пара вентролатеральных мышечных лент близ заднего конца туловища изогнута медианно, так что здесь эти волокна лежат как диагональные. Они оканчиваются у медианной линии. Самые латеральные волокна этих лент подходят к экскреторной поре. Таким образом, первая пара вентролатеральных лент пересекает первую поперечную дугу (см. ниже).
3. Вентролатеральные мышечные ленты второй пары очень короткие. Передние концы этих лент изогнуты латерально и лежат поверх мышечных волокон третьей пары вентролатеральных лент. В средней части вторая пара лент идёт параллельно первой, но у передней границы первой поперечной дуги они оканчиваются, слегка изгибаясь латерально.
4. Задние концы третьей пары вентролатеральных лент изгибаются медианно и частично соединяются с концами первой поперечной дуги. Таким образом, формируется U-образная система на задней и боковых поверхностях туловища.

5. Пара латеральных продольных мышечных лент подходит под тупым углом к постериолатеральным участкам первой поперечной дуги. Здесь латеральные ленты оканчиваются.
6. Мышечные волокна дорсолатеральных мышечных лент, подходя к заднему концу туловища, изгибаются медианно. Они обходят экскреторную пору по вентральному краю, и соединяются, формируя вторую поперечную дугу.
7. Дорсомедианная мышечная лента идёт строго продольно. Её волокна оканчиваются у границы второй поперечной мышечной дуги; некоторые из них лишь немного заходят за экскреторную пору — на вентральную поверхность.

И в преацетабулярном, и в постацетабулярном отделах диагональные волокна лежат достаточно редко, на некоторых участках — нерегулярно. На дорсальной стороне в передней части туловища диагональные волокна пересекаются под прямым, а порой и под острым углом; однако ближе к заднему концу туловища угол становится тупым и, в итоге достигает 180˚ (рис. 1C). На всем протяжении брюшной стороны туловища угол пересечения диагональных мышечных волокон тупой (порядка 120˚); в постацетабулярном отделе он несколько увеличивается (до 150˚) (рис. 1D). На дорсальной стороне постацетабулярного отдела диагональные мышечные волокна расположены значительно менее регулярно. Диагональные мышечные волокна дорсальной и вентральной сторон не соединяются на боковых стронах.

К дополнительным группам мышечных волокон кожно-мускульного мешка можно отнести первую поперечную дугу, которая, в принципе, является независимой и лишь частично соединяется с продольными мышечными волокнами третьей вентролатеральной пары. Кроме того, присутствует группа антериолатеральных волокон, связанных с брюшной присоской (рис. 1D, 2A, B). Частично их задние концы лежат у боковых границ свободного края присоски, частично — за задней границей свободного края, где они соединяются медианно, так что образуется aU-образная система.

В преацетабулярном отделе дорсо-вентральные мышечные волокна расположены намного чаще, чем в постацетабулярном. В постацетабулярном отделе особенно редко дорсо-вентральные мышечные волокна расположены по бокам тела (в районе желточников). В обоих отделах дорсальные концы дорсо-вентральных мышечных волокон, расположенных близко к краям тела, сдвинуты дистально относительно вентральных. В постацетабулярном отделе дорсальные концы очень сильно смещены назад; в самой задней части туловища концы дорсо-вентральных волокон, которые следовало бы назвать дорсальными, на самом деле крепятся даже до уровня экскреторной поры, вентрально. (Рис. 4A, B)

К дополнительным группам паренхимных мышечных волокон относятся:

I. Несколько пар продольных мышечных пучков, которые крепятся дорсально на

уровне брюшной присоски, а вентрально — примерно на уровне задней трети преацетабулярного отдела (рис. 4B).

II. Редкая и нерегулярная сеть из мышечных лент, прилегающая к куполу брюшной присоски дорсально (рис. 4C). Концы этих мышечных лент крепятся к базальной пластинке наружного тегумента на вентральной стороне туловища вокруг брюшной присоски.

Брюшная присоска чашеобразной формы, с широким отверстием. Под tunica propria присоски расположен слой меридиональных мышечных волокон (рис. 4C). Эти волокна не заходят на небольшой свободный край. Под тегументом свободного края присоски расположен слабо выраженный сфинктер из кольцевых мышечных волокон. Под тегументом полости присоски лежит сеть из поперечных и продольных мышечных волокон (рис. 4D). Толщу стенки брюшной присоски образуют радиальные мышечные волокна.

Ротовая присоска колоколообразной формы. Отверстие открывается вентрально, так что вентральный участок погружённой части купола не выражен (рис. 5A). Под tunica propria ротовой присоски расположен слой поперечных мышечных волокон, а под ними — меридиональных (рис. 5B, C). На свободном крае присоски различимы антериолатеральная мышечная дуга и задняя поперечная мышечная лента. Под тегументом полости присоски расположены кольцевые и продольные мышечные волокна (рис. 5D). Толщу ротовой присоски образует слой радиальных мышечных волокон, а также два ряда косых мышечных волокон, идущих через боковые стенки присоски от дорсальной поверхности купола к вентральной.

В стенке префаринкса присутствуют только продольные мышечные волокна (рис. 6A). Глотка овальной формы, немного сплющена с боков. В стенке глотки присутствуют следующие мышечные слои: наружный продольный, наружный кольцевой, радиальный и внутренний кольцевой. Наружные и внутренние кольцевые мышечные волокна формируют мощный передний сфинктер глотки (рис. 6A). Задний сфинктер не выражен, однако крупное мышечное кольцо, расположенное в передней части пищевода, по-видимому, заменяет его. В стенке пищевода и ветвей кишки присутствуют наружные продольные и внутренние кольцевые мышечные волокна (рис. 6B).

Мочевой пузырек V-образной формы; он открывается экскреторной порой на заднем конце туловища терминально. Вокруг экскреторной поры имеется сфинктер из кольцевых мышечных волокон (рис. 6C). В стенке мочевого пузырька присутствуют наружные кольцевые и внутренние продольные мышечные волокна (рис. 6C, D).

Семенники оплетены тонкими и редко расположенными кольцевыми мышечными волокнами (рис. 6E). В стенке семявыносящих каналов присутствуют тонкие и нерегулярно расположенные продольные волокна. В стенке семяпровода и семенного пузырька есть и

продольные, и кольцевые мышечные волокна (рис. 6B, E). Половая папилла снабжена мощным слоем радиальных мышечных волокон (рис. 6E).

В стенке яичника присутствуют тонкие и редко расположенные кольцевые мышечные волокна. Стенки яйцевода, лаурерова канала и общего желточного протока поддерживаются часто расположенными кольцевыми мышечными волокнами (рис. 6D, E). В стенке оотипа и матки присутствуют наружные продольные и внутренние кольцевые мышечные волокна; причём здесь кольцевые волокна расположены реже, чем в яйцеводе (рис. 6C, D, E). В районе метратерма кольцевые волокна утолщены и формируют сфинктер (рис. 6B, E). В стенках протоков желточников, до их слияния в общий проток, есть только тонкие, редкие продольные волокна. Под тегументом общего полового атриума (в нём лежит половая папилла, рядом с ней открывается отверстие матки) расположены кольцевые и продольные мышечные волокна.

3.21. Церкарии *Zoogonoides viviparus*

(Рисунки — в Приложении 18)

Туловище церкарий вытянуто в длину, слабо уплощено в дорсо-вентральном направлении. Брюшная присоска немного смещена к переднему концу. Постацетабулярный отдел значительно уже, чем преацетабулярный. Хвост отсутствует.

В состав кожно-мускульного мешка входят три основных мышечных слоя: из кольцевых, продольных и диагональных мышечных волокон (рис. 1A, B). Кольцевые и продольные мышечные волокна наиболее плотно расположены в передней трети преацетабулярного отдела (рис. 1C). Мышечные волокна всех трёх слоёв в постацетабулярном отделе разрежены (рис. 1A). В слое продольных волокон выделяются вентролатеральные мышечные ленты (рис. 1C). Диагональные волокна разреживаются к заднему концу туловища постепенно, и полностью исчезают на уровне переднего края мочевого пузырька (рис. 1A, E). На боковых поверхностях церкарии диагональные волокна не прерываются, однако полностью проследить ход отдельных диагональных волокон не удалось, так что мы не можем указать, сколько оборотов спирали они выполняют.

К дополнительным группам мышечных волокон кожно-мускульного мешка относятся следующие:

1. От передней границы свободного края брюшной присоски отходят тонкие и короткие антериорадиальные мышечные волокна (рис. 1C, E).
2. От заднебоковых участков свободного края брюшной присоски отходит пара симметричных групп толстых мышечных пучков, которые обозначены как

антериолатеральные (рис. 1D, E). Заканчиваются они широким веером по бокам тела на уровне передней трети брюшной присоски.

3. За задней границей свободного края брюшной присоски, под слоем продольных мышечных волокон, небольшое количество мышечных волокон формирует nU-образную систему (рис. 1D, E). Передние концы этих волокон оканчиваются на уровне середины отверстия брюшной присоски под вентролатеральными продольными лентами.

Дорсо-вентральные пучки мышечных волокон хорошо развиты по всему преацетабулярному отделу (рис. 2A, B, C). Вентральные их концы расположены немного медианнее, чем дорсальные. В передней трети постацетабулярного отдела присутствуют две небольшие группы дорсо-вентральных мышечных волокон (рис. 2A, C). Наиболее крупные пучки дорсо-вентральных мышечных волокон идут вдоль заднебоковых поверхностей ротовой присоски (рис. 2D).

Также присутствует несколько групп дополнительных паренхимных мышечных пучков:

I. Три пары пучков задними концами крепятся на вентральной стороне тела у переднебоковых краёв брюшной присоски. Они идут антериолатерально и прикрепляются к базальной пластинке тегумента боковых поверхностей тела на разном уровне по всему преацетабулярному отделу. (Рис. 2B, C, D)

II. Пара пучков крепится передними концами на вентральной стороне тела на уровне задней границы ротовой присоски. Далее они идут постериолатерально и крепятся на дорсальной стороне туловища по бокам от брюшной присоски. (Рис. 2B, C)

III. Несколько продольных мышечных пучков идут от дорсальной поверхности купола ротовой присоски (на уровне её задней трети) к базальной пластинке покровного тегумента дорсальной поверхности близ переднего конца туловища (рис. 2B, 4D).

IV. В постацетабулярном отделе присутствует пара тонких мышечных пучков, которые крепятся с одной стороны к заднему участку наружной поверхности брюшной присоски, а с другой — к базальной пластинке тегумента дорсальной поверхности туловища перед мочевым пузырьком. (Рис. 2C)

Брюшная присоска крупная, округлой формы, с поперечно овальным отверстием. Под tunica propria брюшной присоски расположен слой крупных меридиональных мышечных волокон (рис. 3A, C). Их расположение на дорсальной поверхности купола рассмотреть не удалось. На свободном крае присоски расположен независимый слой меридиональных волокон, более тонких и расположенных чаще (рис. 3A, D). Здесь же, под меридиональными волокнами, лежит сложно устроенный сфинктер отверстия брюшной присоски (рис. 3A, B). Периферическое положение в его составе занимают две группы латеральных полукольцевых

волокон. Между ними лежат передняя и задняя группы поперечных полукольцевых волокон. И, наконец, ближе всего к краю отверстия присоски располагается полное мышечное кольцо. Меридиональные мышечные волокна свободного края присоски, по-видимому, продолжаются под тегументом полости присоски, однако точно описать их расположение нам не удалось. Слой радиальной мускулатуры толщи брюшной присоски хорошо развит; косые волокна отсутствуют.

Ротовая присоска шаровидная; её отверстие поперечно овальной формы. Перед отверстием присоски, медианно, расположен небольшой стилет. Под tunica propria купола ротовой присоски на дорсальной стороне располагается слой поперечных волокон, образующих лентовидные пучки (рис. 4A, C). Он почти не заходит на боковые поверхности и вовсе отсутствует на вентральной поверхности купола. На вентральной и боковых поверхностях купола под tunica propria расположен слой одиночных меридиональных мышечных волокон (рис. 4B, D). На тех небольших участках, где одновременно присутствуют и меридиональные, и поперечные волокна, последние занимают периферическое положение. Меридиональные мышечные волокна заходят на свободный край присоски, где лежат непосредственно под базальной пластинкой тегумента. Кроме того, на свободном крае присутствуют две поперечные мышечные ленты: передняя и задняя (рис. 4B, E, F). Миофибриллы передней ленты в медианной части заходят под тегумент полости присоски, так что на свободном крае видны только латеральные участки ленты (рис. 4F). В передней части свободного края, под волокнами передней поперечной ленты, расположены две пары антериолатеральных мышечных дуг (рис. 4B, D, E). Передние их концы лежат близ отверстия стилетного влагалища. Задняя пара антериолатеральных мышечных дуг участвует в формировании сфинктера отверстия присоски. Также в его составе присутствует заднее полукольцо и полное мышечное кольцо у самого края отверстия присоски (рис. 4B, E).

Толщу присоски образуют радиальные мышечные волокна (рис. 5D). Также в толще присоски, у передней и боковых границ свободного края, расположены латеральные мышечные ленты, которые соединяются медианно перед отверстием стилетного влагалища (рис. 5A, B). К основанию стилета крепятся две пары мышечных пучков — его протракторов (рис. 5A, B, C). Под тегументом полости присоски расположен слой кольцевых мышечных волокон. Под ними лежат редкие продольные мышечные волокна (рис. 5D).

Префаринкс короткий; в его стенке присутствуют продольные мышечные волокна, которые переходят в наружный слой продольных волокон глотки. В стенке глотки присутствуют радиальные мышечные волокна. Однако на нашем материале не удалось рассмотреть ни остальных мышечных слоёв глотки, ни мышечных элементов в стенках пищевода и ветвей кишки.

Мочевой пузырёк состоит из узкой дистальной и округлой проксимальной частей. В стенке проксимальной части присутствуют кольцевые и, под ними, продольные мышечные волокна, расположенные редко и нерегулярно. В дистальной части присутствует ещё один — наружный — слой продольных мышечных волокон. Кроме того, здесь волокна всех трёх мышечных слоёв располагаются очень часто. (Рис. 5E)

Глава 4. Обсуждение

4.1. Кожно-мускульный мешок

В соответствии с классическими представлениями в состав кожно-мускульного мешка входят три мышечных слоя — из кольцевых, продольных и диагональных мышечных волокон. У всех рассмотренных нами объектов присутствуют все три слоя в соответствующем порядке. Альтернативный порядок расположения мышечных слоёв не был нами отмечен ни для одного вида. В целом, нам представляется, что упоминания об альтернативном порядке расположения слоёв мышечных волокон в нескольких работах (например: Selinheimo, 1956; Герасев, Добровольский, 1977), могут быть ошибками. Другие авторы у тех же или близких видов описывают обычное взаиморасположение слоёв кожно-мускульного мешка (например: Tolstenkov et al., 2012c).

Кольцевые мышечные волокна, как правило, наиболее тонкие, расположены часто и регулярно по сравнению с волокнами остальных слоёв. То же описано для марит и метацеркарий многих видов трематод (Stewart et al., 2003a; Mair et al., 2000; Ястребова и др., 2004; Ястребов, 1998a; Ястребов, 1997; Ястребов, 1998c; и др.). Волокна кольцевого слоя наиболее правильным образом ориентированы относительно передне-задней оси тела. Правильность расположения кольцевых волокон иногда несколько нарушается в районе брюшной присоски.

Продольные волокна обычно толще, часто характеризуются веретеновидной формой, нередко образуют плотные пучки, иногда лентовидные. Расположены они достаточно часто. Такие особенности слоя продольных волокон также характерны для марит разных видов трематод (Ястребов, 1997; Mair et al., 2000; Ястребов, 1998a; Ястребов, 1998c; и др.). В литературе их объясняют тем, что при перемещении тела основная нагрузка ложится именно на продольные мышечные волокна (Ястребов, 1997).

У ряда объектов, у которых продольные волокна крупные и характеризуются веретеновидной формой, видно, что они расположены не случайно, а более или менее правильными поперечными рядами, которые интердигитируют с последующими группами также правильными рядами. Это заметно у церкарий *Cotylurus cornutus*, *Cryptocotyle lingua* , *Cercaria edgesii* (вентральная поверхность), метацеркарий *Microphallus piriformes*, *Gymnopallus* sp.

Нередко слой продольных волокон в постацетабулярном отделе развит хуже, чем в

преацетабулярном. Это согласуется с гипотезой о первичной дифференцировке туловища на локомоторный (преацетабулярный) и генеративный (постацетабулярный) отделы, которую предложил П. Г. Ошмарин (Oshmarin, 1958 — по Ошмарин, Егорова, 1978).

Важной характерной особенностью значительной части описанных видов является отчётливое обособление вентролатеральных продольных мышечных лент в преацетабулярном отделе. Эти ленты ранее не были описаны в литературе. Как нам представляется, основная их функция — обеспечение ещё более эффективной локомоции при помощи последовательной фиксации ротовой и брюшной присосок. Выделение вентролатеральных продольных мышечных лент характерно для церкарий *Cotylurus cornutus*, *Fellodistomum fellis*, *Himasthla elongata*, *Cercaria parvicaudata*, *Cercaria edgesii*, *Zoogonoides viviparus* и метацеркарий *Gymnophallus* sp., т.е. в основном для видов с достаточно развитой и функционирующей брюшной присоской.

Особым образом оказался организован слой продольных мышечных волокон у четырёх рассмотренных объектов: церкарий Notocotylidae gen. sp., метацеркарий *Microphallus pygmaeus* и *M. piriformes*, и марит *Cryptocotyle lingua*. Правая и левая вентролатеральные ленты продольных волокон у них на заднем конце туловища поворачивают к медианной линии и соединяются (у метацеркарий *Microphallus pygmaeus* и *M. piriformes* соединение происходит опосредованно — через первую поперечную мышечную дугу (приложение 17, рис. 2А)). Передние концы этих лент крепятся к ротовой присоске, которая таким образом замыкает мышечное кольцо. Следует отметить, что для всех четырёх объектов характерно недоразвитие или отсутствие брюшной присоски, а фиксация осуществляется за счёт вентральной впадины.

Таким образом, у церкарий Notocotylidae gen. sp. вентролатеральные группы продольных мышечных волокон очерчивают границу вентральной впадины. Похожая конструкция очерчивает всю вентральную поверхность у метацеркарий *Microphallus* группы «pygmaeus», однако вентральная впадина у них, по-видимому, занимает только преацетабулярный отдел (см. ниже обсуждение дорсо-вентральной мускулатуры). Такая конструкция может служить для сближения и функционального объединения вентральной впадины и постериолатеральных железистых прикрепительных образований. У марит *Cryptocotyle lingua* вентральная впадина также занимает только преацетабулярный отдел; какие-либо прикрепительные образования в постацетабулярном отделе отсутствуют. Однако и степень развития вентролатеральных продольных волокон, очерчивающих вентральную поверхность, намного меньше, чем у предыдущих объектов. Это может говорить о том, что у марит *Cryptocotyle lingua* кольцо из продольных мышечных волокон не является функциональным. Однако можно предположить, что подобная конструкция может функционировать у видов родственных *Cryptocotyle lingua*, но обладающих более компактным, не удлиненным туловищем, например, *Cryptocotyle concavum*.

Диагональные волокна расположены редко, могут образовывать или не образовывать пучки. Они могут выполнять не более одного оборота спирали. Чаще же дорсальная и вентральная группы диагональных мышечных волокон являются морфологически автономными, т.е. можно сказать, что они выполняют пол-оборота спирали. При этом диагональные мышечные волокна дорсальной и вентральной групп обычно пересекаются на латеральных поверхностях туловища.

Интересно, что у четырёх объектов, для которых описано кольцо из продольных мышечных волокон (церкарии Notocotylidae gen. sp., метацеркарии *Microphallus pygmaeus* и *M. piriformes*, мариты *Cryptocotyle lingua*.), диагональные волокна вентральной поверхности не заходят под вентролатеральные ленты. Таким образом, дорсальная и вентральная группы диагональных мышечных волокон вовсе не контактируют.

Угол пересечения диагональных волокон обычно тупой, но может существенно различаться на разных участках туловища. Часто диагональные волокна в постацетабулярном отделе либо отсутствуют частично или полностью, либо сильно разрежены, либо расположены значительно менее регулярно, чем в преацетабулярном отделе. Возможно, это связано с тем, что постацетабулярный отдел играет существенно менее важную роль в локомоции в соответствии с гипотезой П. Г. Ошмарина о первичной дифференцировке туловища (Oshmarin, 1958 — по Ошмарин, Егорова, 1978).

Угол наклона диагональных волокон в постацетабулярном отделе часто более тупой, чем в преацетабулярном, иногда достигает 180°. Это позволяет предположить, что внутренний слой кольцевых мышечных волокон, описанный для заднего «сегмента» туловища марит и метацеркарий *Apatemon cobitidis proterorhini* и *Cotylurus erraticus* (Stewart et al., 2003b, 2003c), по происхождению является слоем диагональных волокон.

В составе кожно-мускульного мешка у значительного числа рассмотренных объектов присутствуют группы мышечных волокон, ранее для трематод не описанные, но, по-видимому, весьма для них характерные. В таблице 2 суммируется информация о составе и взаиморасположении слоёв и групп мышечных волокон кожно-мускульного мешка, полученная в результате нашей работы.

Следует отметить, что все найденные дополнительные группы мышечных волокон в кожно-мускульном мешке расположены на вентральной поверхности туловища и чаще всего так или иначе связаны с брюшной присоской.

Таблица 2. Порядок расположения слоёв кожно-мускульного мешка.

Вид	Стадия	Слои мышечных волокон					
Cotylurus cornutus	Ц	CM		LM AR	AL (+aUM)	DM	
Saguinicola sp.	Ц	CM		LM		DM	
Prosorhynchus squamatus	МЦ	CM		LM		DM	PR LR
Fellodistomum fellis	Ц	CM	AR PR	LM		DM nUM	AL
Gymnophallus sp.	МЦ	CM VCM	AR PR	LM KCM	AL nUM-1 nUM-2	DM	
Parvatrema margaritense	МЦ	CM	AR PR	LM		DM AL PL nUM	
Neophasis lageniformis	НМАР	CM	AR PR	LM	AL (+aUM) nUM	DM	
Diplodiscus subclavatus	Ц, НМАР, МАР	CM		OLM		DM	ILM
Notocotylidae gen. sp.	Ц	CM		LM		DM	
Himasthla elongata	Ц	CM SCM	AR PR PCOM	LM	AL	DM nUM	
Cryptocotyle lingua	Ц	CM		LM		DM	
Cryptocotyle concavum		CM		LM		DM	
Cryptocotyle lingua	МАР	CM	AR	LM		DM	
Cercaria parvicaudata	Ц	CM SCM	ACR	LM	AL	DM	nUM
Cercaria edgesii	Ц	CM	AR	LM	AL (+aUM)	DM nUM	
Microphallus claviformis	Ц	CM		LM		DM	
Maritrema subdolum	Ц	CM		LM		DM	
Microphallus pygmaeus	МЦ	CM		LM TMB	AL (+aUM)	DM	
Microphallus piriformes	МЦ	CM		LM TMB	AL (+aUM)	DM	
Zoogonoides viviparus	Ц	CM	AR	LM		DM nUM	AL

Ц — церкарии; МЦ — метацеркарии; НМАР — неполовозрелые мариты; МАР — половозрелые мариты.

ACR — ацетабулорадиальные мышечные волокна (далее — м.в.);
AL — антериолатеральные м.в.;
AR — антериорадиальные м.в.;
CM — кольцевые м.в.;

DM — диагональные м.в;
ILM — внутренние продольные м.в.;
LM — продольные м.в.;
OLM — наружные продольные м.в.;
PCOM — косые м.в. преколярного отдела;
PL — постериолатеральные м.в.;
PR — постериорадиальные м.в.;
TMB — поперечная мышечная дуга;
aUM — U-образная система м.в. в составе группы антериолатеральных м.в.;
nUM — U-образная система м.в., не связанная с группой антериолатеральных м.в.

К наиболее часто встречающимся дополнительным группам мышечных волокон относятся:

1. Ацетабулорадиальные мышечные волокна у края брюшной присоски (часто эта группа разделена на две — антериорадиальную и постериорадиальную)

2. Антериолатеральные мышечные волокна

3. U-образные системы мышечных волокон за брюшной присоской.

Следует последовательно рассмотреть каждую из этих групп.

Ацетабулорадиальные мышечные волокна в том или ином виде были обнаружены у церкарий *Cotylurus cornutus*, *Fellodistomum fellis*, *Himasthla elongata*, *Cercaria parvicaudata* и *Cercaria edgesii*, *Zoogonoides viviparus*, у метацеркарий *Gymnophallus* sp. и *Parvatrema margaritense*, у марит *Neophasis lageniformis* и *Cryptocotyle lingua*. Кроме того, сходные группы мышечных волокон (постериорадиальные и латерорадиальные) описаны нами у метацеркарий *Prosorhynchus squamatus*, однако неясно, насколько их можно сопоставлять с подобными волокнами представителей других рассмотренных видов, ведь они связаны не с брюшной присоской, а с вентрально расположенным ротовым отверстием.

У всех перечисленных видов, кроме *Prosorhynchus squamatus*, схож не только паттерн расположения ацетабулорадиальных мышечных волокон, но и их расположение относительно основных слоёв кожно-мускульного мешка. Так ацетабулорадиальные мышечные волокна обычно расположены между слоями кольцевых и продольных волокон кожно-мускульного мешка или же в слое продольных волокон (у церкарий *Cotylurus cornutus*). Таким образом, гомологичность ацетабулорадиальных волокон нам представляется весьма вероятной. У метацеркарий *Prosorhynchus squamatus* постериорадиальные и латерорадиальные мышечные волокна располагаются под слоем диагональных волокон кожно-мускульного мешка, что свидетельствует об их негомологичности ацетабулорадиальным волокнам остальных рассмотренных объектов.

Антериолатеральные мышечные волокна были нами описаны у церкарий *Cotylurus cornutus*, *Fellodistomum fellis*, *Himasthla elongata*, *Cercaria parvicaudata*, *Cercaria edgesii* и

Zoogonoides viviparus у метацеркарий *Gymnophallus* sp., *Parvatrema margaritense*, *Microphallus pygmaeus*, *Microphallus piriformes* и у марит *Neophasis lageniformis*.

Эти волокна обычно крепятся по бокам брюшной присоски и расходятся в антериолатеральных направлениях. Однако у нескольких видов (церкарии *Cotylurus cornutus*, *Cercaria edgesii*, метацеркарии *Microphallus piriformes* и *M. pygmaeus*, мариты *Neophasis lageniformis*) наиболее задние антериолатеральные мышечные волокна (или пучки) образуют aU-образную систему: задние их концы расположены за задней границей свободного края брюшной присоски у медианной линии, где они могут соединяться или нет. Антериолатеральные мышечные волокна располагаются под слоем продольных волокон кожно-мускульного мешка (над диагональными, в их слое или под ними). Функцией группы антериолатеральных мышечных волокон, по-видимому, является подтягивание брюшной присоски вперёд (как при наличии, так и при отсутствии aU-образной системы). Однако гомологичность этих групп у разных рассмотренных видов вызывает большие сомнения. В некоторых случаях такие параметры, как толщина волокон, характер их объединения в пучки, угол наклона относительно передне-задней оси, больше соответствуют таковым у продольных волокон кожно-мускульного мешка; в некоторых — диагональным. Возможно, дифференцировка группы антериолатеральных мышечных волокон происходила независимо в ходе эволюции разных групп трематод. Отметим, что у тех объектов, у которых следовало бы ожидать более архаичного строения (мариты *Neophasis lageniformis* и церкарии *Himasthla elongata*), антериолатеральные мышечные волокна по своему расположению и другим характеристикам похожи на продольные волокна кожно-мускульного мешка.

Независимые от антериолатеральных волокон nU-образные мышечные волокна, или более точно выражаясь — n**U-образные системы мышечных волокон** встречаются у церкарий *Fellodistomum fellis*, *Himasthla elongata*, *Cercaria parvicaudata*, *Cercaria edgesii*, *Zoogonoides viviparus*, метацеркарий *Gymnophallus* sp., *Parvatrema margaritense* и марит *Neophasis lageniformis*. У *Cercaria edgesii* и *Neophasis lageniformis* одновременно присутствуют aU-образная и nU-образная системы. У метацеркарий *Gymnophallus* sp. можно выделить две nU-образные системы (обе они не связаны с антериолатеральными мышечными волокнами).

Функция nU-образной системы, по-видимому, такая же, как и у антериолатеральной группы мышечных волокон — более эффективное подтягивание брюшной присоски вперёд.

Расположение nU-образной системы варьирует у разных видов, однако она обычно относится к глубоким слоям кожно-мускульного мешка. Определённо можно сказать, что nU-образные мышечные волокна всегда расположены под продольными.

Происхождение nU-образной системы в некоторых случаях не вызывает сомнения. Так у *Parvatrema margaritense* она явно слагается из диагональных мышечных волокон. Весьма

похоже, что nU-образные системы у метацеркарий *Gymnophallus* sp., церкарий *Fellodistomum fellis* и *Himasthla elongata* также образованы диагональными мышечными волокнами. У остальных рассмотренных видов подобная трактовка имеет несколько меньше оснований: толщина и частота расположения мышечных волокон nU-образной системы отличается от соответствующих характеристик диагональных мышечных волокон.

Важным функциональным следствием появления антериолатеральных мышечных волокон и/или образования отдельной nU-образной системы является полное отграничение вентральной поверхности преацетабулярного отдела. aU- или/и nU-образная система и брюшная присоска отграничивают её сзади, вентролатеральные ленты продольных мышечных волокон — по бокам, а ротовая присоска — спереди. Соединение вентролатеральных лент с задней «границей» осуществляется при помощи антериолатеральных мышечных волокон и/или латеральных концов nU-образной системы. Спереди же продольные мышечные волокна вентролатеральных лент обычно непосредственно крепятся к ротовой присоске (исключением является *Himasthla elongata*, у которой в качестве связи между вентролатеральными продольными волокнами и ротовой присоской выступает первая вентролатеральная группа продольных волокон прекольрного отдела). Сформированная таким образом граница может выступать в качестве границы вентральной впадины, которая занимает не всю вентральную поверхность (как у представителей семейства Notocotylidae), а только преацетабулярный отдел.

Чтобы определённо говорить о наличии вентральной впадины, необходимо учитывать наличие ещё одного важного признака. Формирование кольцеобразной границы должно сопровождаться дифференцировкой дорсо-вентральной мускулатуры (см. ниже).

Следует вспомнить, что кольцеобразные мышечные конструкции в составе кожно-мускульного мешка встречаются у многих ресничных червей. Обычно они образованы кроссоверными мышечными волокнами: у *Convoluta pulchra* (Tyler, Rieger, 1999); *Haplogonaria phyllospadicis* (Hooge, Tyler, 2003); *Convolutriloba longifissura* (Gschwentner et al., 2003); и других. Также в образовании таких конструкций нередко участвуют U-образные мышечные волокна: у *Eumecynostomum asterium*, *Pseudaphanostoma smithrii* и других (Hooge, 2001). У всех перечисленных видов, кроме *Convolutriloba longifissura*, присутствует передний орган, который используется для прикрепления. Таким образом, кольцо из мышечных волокон функционально объединяет передний орган и вентрально расположенное ротовое отверстие. Нам представляется, что это весьма похоже на функциональное объединение ротовой и брюшной присосок трематод, которое возникает при формировании кольцеобразной конструкции по краю преацетабулярного отдела.

У *Convolutriloba longifissura* кольцеобразный паттерн формируется вследствие другой функциональной специализации. Прикрепление к субстрату осуществляется при помощи трёх

каудальных лопастей, расположенных на заднем конце тела; при этом передняя часть тела сворачивается в воронку, когда червь поджидает добычу. Так что кольцевая конструкция из концентрических мышечных волокон преорального отдела служит, по-видимому, для формирования воронки (Gschwentner et al., 2003).

У части описанных видов в состав кожно-мускульного мешка входят группы мышечных волокон не характерные для других описанных объектов. Некоторые из них несложно соотнести с тем или иным слоем волокон кожно-мускульного мешка. Например, полукольцевые мышечные волокна перед передней границей свободного края присоски *Himasthla elongata* однозначно соответствуют волокнам кольцевого слоя. Также производными кольцевых волокон, возможно, являются полукольцевые миофибриллы, расположенные у задней и боковых границ свободного края брюшной присоски *Cercaria parvicaudata*.

Менее определённо можно трактовать две дополнительные группы кольцевых волокон у метацеркарий *Gymnophallus* sp. Кольцо из мышечных волокон, расположенное вокруг свободного края брюшной присоски, лежит непосредственно под базальной пластинкой поверхностного тегумента и не перекрывается с кольцевыми мышечными волокнами кожно-мускульного мешка. Так что, скорее всего оно является производной кольцевого слоя (по аналогии с полукольцевыми мышечными волокнами церкарий *Himasthla elongata* и *Cercaria parvicaudata*). Также следует отметить, что это кольцо из мышечных волокон может частично брать на себя функцию сфинктера брюшной присоски.

Похожим образом расположенная группа кольцевых мышечных волокон описана для марит *Levinseniella belopolskoi* (Хуан, 1962), однако выражена она намного лучше. Данная группа также, наверное, может частично брать на себя функцию сфинктера брюшной присоски. Но, кроме того, она даёт ответвление, связывающее брюшную присоску с половой папиллой.

Собственные кольцевые мышечные волокна вентрального бугорка метацеркарий *Gymnophallus* sp. лежат под непрерывным слоем кольцевых волокон кожно-мускульного мешка. Однако продольные волокна прерываются у границ этого кольца. Толщина кольцевых волокон вентрального бугорка, характер их объединения в пучки схожи с этими параметрами у продольных волокон кожно-мускульного мешка. В связи с этим можно предполагать, что кольцевые мышечные волокна вентрального бугорка являются их производными.

Латерорадиальные и постериорадиальные мышечные волокна, расположенные в районе ротового отверстия *Prosorhynchus squamatus*, как мы уже указали, скорее всего, негомологичны ацетабулорадиальным волокнам у других рассмотренных видов трематод. Они расположены под всеми слоями мышечных волокон кожно-мускульного мешка, и по характеру объединения миофибрилл в пучки более всего похожи на диагональные волокна (по крайней мере, постериорадиальная группа). В связи с этим можно предполагать, то они являются

производными диагональных волокон.

Следует отметить, что для метацеркарий и марит *Bucephaloides gracilescens* характерно наличие антериолатеральных пучков мышечных волокон, отходящих от края ротового отверстия (Stewart et al., 2003a). Однако ни по описанию, ни по приводимым иллюстрациям (Stewart et al., 2003a: Fig. 2A) нельзя сказать, входят ли они в состав кожно-мускульного мешка или же располагаются глубже (т.е. относятся к паренхимной мускулатуре). Так что мы не можем сопоставлять эти группы мышечных волокон с латерорадиальными и постериорадиальными группами *Prosorhynchus squamatus*.

Из рассмотренных объектов наибольшее количество явно вторичных преобразований кожно-мускульного мешка характерно для церкарий *Himasthla elongata*, а именно для их преколярного отдела. Наличие воротничка существенно меняет геометрию переднего конца тела, а необходимость управлять движениями шипов воротничка должна вести к ещё более значительным преобразованиям мускулатуры.

Воротничок частично разделяет слой кольцевых волокон дорсальной и вентральной поверхностей, так что, строго говоря, волокна этого слоя в районе воротничка являются поперечными. На вентральной поверхности, между слоями кольцевых и продольных волокон кожно-мускульного мешка располагаются две группы косых мышечных волокон. Судя по толщине и характеру расположения, они скорее представляют собой производные кольцевых волокон.

Формирование воротничка, очевидно, является причиной дифференцировки слоя продольных мышечных волокон на четыре отдельные группы и выделения трёх отдельных групп диагональных мышечных волокон на вентральной поверхности преколярного отдела. Кроме того, диагональные волокна передней вентральной группы и диагональные волокна в передней части дорсальной поверхности преацетабулярного отдела крепятся в основании шипов воротничка, и могут принимать участие в их движениях. Специализация кожно-мускульного мешка в районе воротничка дополняется возникновением собственной мускулатуры шипов. Группы мышечных волокон, сходные с описанными нами протракторами шипов воротничка, были описаны ранее для латеральных шипов адорального диска марит *Patagifer bilobus* (Ястребова, 2005) (автор относит их к паренхимной мускулатуре).

Отдельно от остальных объектов следует рассматривать кожно-мускульный мешок марит и церкарий *Diplodiscus subclavatus*. Для них, как, по-видимому, и для других парамфистомат (Fukui 1929; Ястребова и др., 2000), характерно наличие дополнительного внутреннего слоя продольных мышечных волокон, формирующих крупные пучки. Ранее не предпринималось попыток сопоставить паттерны организации наружного и внутреннего слоёв продольных волокон. На примере *D. subclavatus*, мы показали, что они разные (см. раздел 3.8. и Рис. 2 в

приложении 8). Это может быть следствием того, что туловище парамфистомат оказывается вторично недифференцированным на преацетабулярный и постацетабулярный отделы, а передне-задняя ось тела изменяет своё расположение. Вторичная экскреторная пора (по терминологии Р. Кунтца (Kuntz, 1950)), появляющаяся после отделения хвоста в месте его крепления к туловищу, является маркером наиболее задней части туловища марит и метацеркарий трематод. У парамфистомат экскреторная пора расположена дорсально, далеко от морфологического заднего конца марит[13]. Таким образом, задняя часть первичной передне-задней оси оказывается отклонённой от морфологической передне-задней оси дорсально. Функциональная передне-задняя ось мариты, которая отражает характер движения (при помощи глотки и ацетабулюма), также в задней своей части отклонена от морфологической, но вентрально. Наши результаты показывают, что продольные мышечные волокна наружного слоя заворачивают дорсально в задней части туловища, так что можно предположить, что они скорее следуют направлению исходной передне-задней оси тела. Продольные мышечные волокна внутреннего слоя явно следуют в соответствии с функциональной передне-задней осью. Можно с уверенностью сказать, что внутренний слой продольных волокон является эволюционным приобретением парамфистомат, и тогда неудивительно, что он привязан к функциональной оси. Мы предполагаем, что наружный слой продольных волокон, аналогичный тому, что мы наблюдаем у других трематод, является более консервативным. Таким образом, он может быть привязан только к первичной передне-задней оси тела. Кроме того, отсутствие наружных продольных волокон в передней части тела может быть результатом исчезновения ротовой присоски и преобразования всего переднего конца.

4.2. Паренхимная мускулатура

В составе соматической мускулатуры помимо мышечных элементов кожно-мускульного мешка традиционно выделяют паренхимную мускулатуру — т.е. мышечные волокна и их пучки, проходящие частично или полностью в толще туловища, но не относящиеся к собственной мускулатуре стенок каких-либо внутренних органов. Наиболее характерный элемент

[13] Следует отметить, что Дж. Пирсон (Pearson, 1992), основываясь на результатах исследования развития экскреторной системы у церкарий *Diplodiscus temperatus* (Hussey, 1941), считал, что экскреторная пора у парамфистомат является третичной. На своих схемах он изображал основание хвоста отходящим терминально от заднего конца туловища. Дистальная часть экскреторной системы туловища (после мочевого пузырька) по Пирсону атрофируется, а дефинитивная экскреторная пора формируется не на месте отделения хвоста, а на дорсальной поверхности de novo. На самом деле, описания К. Л. Хассе не дают оснований для подобной интерпретации. Более того, в описании развития экскреторной системы другого представителя парамфистомат — *Gygantocotyle explanatum* — показано, что экскреторная пора формируется обычным образом, т.е. является вторичной (Singh, 1958). Для *Diplodiscus subclavatus* обычный способ формирования экскреторной поры подтверждают наблюдения А. А. Добровольского (личное сообщение).

паренхимной мускулатуры — **дорсо-вентральные мышечные волокна**. Они описаны в литературе у множества разных видов трематод, и в нашей работе — у всех рассмотренных объектов. Характерной чертой расположения дорсо-вентральных мышечных волокон, не отмеченной в литературе, является их отклонение от прямого угла по отношению к фронтальной плоскости. Обычно дорсальные концы дорсо-вентральных мышечных волокон расположены более латерально, чем вентральные. Кроме того, часто в передней части туловища дорсальные концы отклонены вперёд, а в задней — назад. Таким образом, получается, что вентральные концы смещены к центру туловища. Выраженность наклона дорсо-вентральных мышечных волокон сильно варьирует. Наиболее скошенные дорсо-вентральные мышечные волокна наблюдаются у церкарий *Himasthla elongata* (преацетабулярный отдел), Notocotylidae gen. sp. (всё туловище), *Ceracria parvicaudata* (преацетабулярный отдел), *Ceracaria edgesii* (всё туловище), *Zoogonoides viviparus* (преацетабулярный отдел), у метацеркарий *Gymnophallus* sp. (всё туловище), *Parvatrema margaritense* (всё туловище), *Prosorhynchus squamatus* (преоральный отдел), *Microphallus pygmaeus* и *M. piriformes* (всё туловище), а также у марит *Neophasis lageniformis* (в основном — задняя часть туловища) и *Cryptocotyle lingua*.

Эти данные согласуются с представлениями о роли дорсо-вентральных мышечных волокон в формировании вентральной впадины. Когда всё туловище трематоды или его часть работает как присоска, логично, что дорсо-вентральные волокна располагаются скорее как радиальные мышечные волокна в присосках.

Здесь следует подробнее остановиться на понятии **вентральная впадина**. В обзоре литературы приведено обобщённое функциональное определение вентральной впадины: участок брюшной поверхности туловища или вся брюшная поверхность, функционирующая как присоска (Ошмарин, 1960; Гинецинская, 1968; Ястребов, 1997). К сожалению, далеко не всегда исследователям удаётся непосредственно пронаблюдать процесс прикрепления. Так в ходе нашей работы использование вентральной впадины было отмечено только у марит *Cryptocotyle lingua* и церкарий Notocotylidae gen. sp.

Нам представляется, что следует дать понятию «вентральная впадина» не только функциональное, но и морфологическое определение. Однако пока мы можем только предложить список морфологических признаков, наличие которых косвенно свидетельствует о том, что для прикрепления используется вентральная впадина:

1. Чрезвычайно хорошо развитая дорсо-вентральная мускулатура является наиболее важным признаком. Это отмечалось и ранее в литературе (Ястребов, 1997).
2. Дорсо-вентральные мышечные волокна скошены: их вентральные концы расположены ближе к центру вентральной впадины. Так расположение дорсо-вентральной мускулатуры более похоже на расположение радиальных мышечных

волокон в присосках.

3. Край вентральной впадины занимает кольцеобразная система мышечных волокон, отграничивающая полость вентральной впадины. Эта система, предположительно функционирует аналогично сфинктеру присоски.

Таким образом, из рассмотренных нами объектов вентральная впадина, вероятно, присутствует у церкарий *Himasthla elongata* (преацетабулярный отдел), Notocotylidae gen. sp. (всё туловище), *Ceracria parvicaudata* (преацетабулярный отдел), *Ceracaria edgesii* (всё туловище), *Zoogonoides viviparus* (преацетабулярный отдел), у метацеркарий *Prosorhynchus squamatus* (преоральный отдел), *Microphallus pygmaeus* и *M. piriformes* (преацетабулярный отдел) и у марит *Cryptocotyle lingua* (преацетабулярный отдел).

У метацеркарий *Gymnophallus* sp. расположение дорсо-вентральных мышечных волокон особое: значительная их часть составляет два продольных ряда (особенно ясно они выражены близ дорсальной стороны тела), которые как бы разделяют туловище на три продольных доли. Функциональная значимость такого разделения не ясна.

К **дополнительной паренхимной мускулатуре** мы относили все группы паренхимных мышечных волокон, существенно отклоняющиеся от направления дорсо-вентральных. Нам представляется, что большинство дополнительных паренхимных пучков являются производными именно дорсо-вентральных волокон. Хотя, по-видимому, есть и исключения.

Дополнительная паренхимная мускулатура оказалась весьма разнообразной. Из отмеченных нами дополнительных групп паренхимных мышечных волокон в литературе часто упоминаются только продольные (Белопольская, 1963; Ястребов, 1998с; и др.). Описания разнообразной паренхимной мускулатуры можно встретить в основном у М. В. Ястербова и И. В. Ястребовой (например: Ястребов, 1997; Ястребова, 2005). Однако эти результаты и описания далеко не всегда возможно сравнить с нашими, поскольку в статьях отсутствуют схемы расположения паренхимной мускулатуры, и приведены только рисунки отдельных гистологических срезов. Таким образом, обобщение сведений о паренхимной мускулатуре будет основано, главным образом, на наших результатах.

Ближе всего к переднему концу тела расположены паренхимные мышечные пучки, связанные с ротовой присоской или передним органом. У церкарий *Cotylurus cornutus* (группа II[14]), *Cercaria parvicaudata* (группа I), *Cercaria edgesii* (группа VI), *Cryptocotyle lingua* и *Cr. concavum* (группы II, III, IV), *Zoogonoides viviparus* (группа III) и марит *Neophasis lageniformis* (группа I) эти пучки расположены близ медианной линии. Их сокращение вызывает выдвигание вперёд и вентрально ротовой присоски или переднего органа. Следует отметить,

[14] Здесь и далее нумерация дополнительных групп паренхимных мышечных волокон соответствует использованной в главе 3 «Результаты»

что у церкарий *Cryptocotyle* spp. выделяется целых три группы мышечных пучков в районе переднего органа. Вероятно, они играют одну из главных ролей в работе переднего органа при проникновении (механическое повреждение тканей хозяина шипами проникновения (также см. ниже об организации переднего органа)). У метацеркарий *Gymnophallus* sp. функционально аналогичная группа пучков (IV) расположена более латерально. Возможно, также для выдвигания ротовой присоски служат мышечные пучки, связанные с ротовой присоской церкарий Notocotylidae gen. sp. (группа II); а возможно, и группа I — опосредованно.

Для церкарий *Fellodistomum fellis*, метацеркарий *Gymnophallus* sp. и *Parvatrema margaritense* характерно наличие втягивающих ротовую присоску паренхимных мышечных пучков (соответственно, группы I; I и II; I, II, III и IV).

В передней части тела церкарий *Himasthla elongata*, а именно — в их преколярном отделе, дополнительные пучки паренхимных мышечных волокон однозначно осуществляют движение шипов воротничка. При этом некоторые их них (группы I, III и V) можно считать скорее производными слоя диагональных волокон кожно-мускульного мешка, чем дорсо-вентральных.

С брюшной присоской также практически всегда связаны какие-либо группы дополнительных паренхимных мышечных волокон. Наиболее часто встречаются так или иначе расположенные лентовидные пучки, лежащие на дорсальной поверхности купола присоски: у церкарий *Cotylurus cornutus* (группа III), *Himasthla elongata* (группа XII) у метацеркарий *Parvatrema margaritense* (группа VI), *Microphallus pygmaeus* и *M. piriformes* (группа II), и у марит *Neophasis lageniformis* (группа VIII). Эти пучки, по-видимому, участвуют в уплощении и расширении брюшной присоски, т.е. являются её дилататорами.

У ряда объектов описаны протракторы брюшной присоски: группа XI у церкарий *Himasthla elongata*; группы III и IV у церкарий *Cercaria edgesii*; и группа VII у марит *Neophasis lageniformis*.

Ретракторы брюшной присоски встречаются у большего числа объектов: у церкарий *Cotylurus cornutus* (группа I), *Fellodistomum fellis* (группа II, хотя эти волокна довольно тонкие), *Himasthla elongata* (группа X), *Cercaria parvicaudata* (группы IV), *Cercaria edgesii* (группы V, VII и VIII), *Zoogonoides viviparus* (группа IV) и метацеркарий *Gymnophallus* sp. (группа VIII).

Две пары поперечных мышечных пучков в преацетабулярном отделе были найдены у метацеркарий *Gymnophallus* sp. (группа VII), *Parvatrema margaritense* (группа V) и марит *Neophasis lageniformis* (группа IV). Оценить функциональную значимость этих пучков нам сложно. Поперечные мышечные волокна также присутствуют у церкарий *Himasthla elongata* (группа IX) и *Cercaria parvicaudata* (группа V), однако они заметно отличаются по своему расположению, связаны с брюшной присоской и, по-видимому, функционируют одновременно как её дилататоры и ретракторы. Мышечные пучки группы VIII у метацеркарий *Gymnophallus*

sp. располагаются аналогичным образом. Похожие по расположению паренхимные мышечные пучки были описаны для церкарий *Schistosoma mansoni* (Mair et al., 2003). Такие группы дополнительных мышечных волокон обозначены как поперечные дилататоры-ретракторы.

И, наконец, у большинства рассмотренных объектов можно обнаружить систему «перекрещивающихся» продольных паренхимных волокон в преацетабулярном отделе: у церкарий *Himasthla elongata* (группы VII и VIII), *Cercaria parvicaudata* (группы II и III), *Zoogonoides viviparus* (группы I и II) и у марит *Neophasis lageniformis* (группы V и VI).

У церкарий *Microphallus claviformis* и *Maritrema subdolum* похожие группы паренхимных мышечных пучков имеются (группы I и II), но они не пересекаются.

Также у некоторых объектов присутствуют только продольные пучки, передние концы которых располагаются вентрально, а задние — дорсально: церкарии *Cercaria edgesii* (группы I и II), метацеркарии *Microphallus pygmaeus* и *M. piriformes* (группа I).

В целом, можно предположить, что «перекрещивающиеся» продольные мышечные волокна необходимы для изгибания преацетабулярного отдела дорсально или вентрально.

Продольные паренхимные мышечные пучки также описаны нами у марит *Diplodiscus subclavatus*. Их сокращение, во-первых, вызывает втягивание глотки, а во-вторых, возможно, помогает продольным мышечным волокнам кожно-мускульного мешка при сокращении туловища в продольном направлении. Поскольку конфигурация туловища парамфистомат вторично видоизменена, эти пучки могут быть гомологичны, например, одной из групп «перекрещивающихся» продольных мышечных пучков, хотя точно это определить нельзя.

У описанных нами объектов присутствуют так называемые висцеромоторные мышечные пучки (по терминологии Ястребовой, 2005): группа VI у церкарий *Himasthla elongata*, IV и V у метацеркарий *Gymnophallus* sp., группы II и III марит *Neophasis lageniformis*. Как видно, все они связаны с глоткой. Наибольшего развития среди них достигает группа II у *Neophasis lageniformis*. К висцеромоторным мышечным пучкам также можно отнести ретракторы префарингеального бугорка и антериорадиальные мышечные волокна, отходящие от общего полового отверстия, у метацеркарий *Prosorhynchus squamatus*; а также продольные паренхимные мышечные пучки *Diplodiscus subclavatus*, поскольку они крепятся к глотке.

Суммируя, можно выделить девять типов дополнительных паренхимных мышечных волокон, которые найдены у трёх и более видов. Подчёркнуты те типы, в составе которых мышечные пучки у разных видов, предположительно, являются гомологичными.

1. Протракторы ротовой присоски (кроме групп I и II у церкарий Notocotylidae gen. sp.).
2. Ретракторы ротовой присоски.
3. Протракторы брюшной присоски.
4. Ретракторы брюшной присоски.

5. Ленты на дорсальной поверхности купола брюшной присоски (дилататоры).
6. Поперечные дилататоры-ретракторы брюшной присоски.
7. Поперечные пучки в преацетабулярном отделе.
8. «Перекрещивающиеся» продольные мышечные пучки.
9. Висцеромоторные мышечные пучки.

Информация по составу каждого типа сведена в таблицу 3.

Таблица 3. Основные типы дополнительных паренхимных мышечных пучков.

Вид	Стадия	Типы дополнительных паренхимных мышечных пучков пронумерованы арабскими цифрами как в тексте выше.								
		1	**2**	3	4	**5**	**6**	**7**	**8**	9
Cotylurus cornutus	Ц	II			I	III				
Fellodistomum fellis	Ц		I		II					
Gymnophallus sp.	МЦ	IV	I, II		VIII		VIII	VII		IV, V
Parvatrema margaritense	МЦ		I, II, III, IV			VI		V		
Neophasis lageniformis	НМАР	I		VII		VIII		IV	V-VI	II, III
Himasthla elongata	Ц			XI	X	XII	IX		VII-VIII	VI
Cryptocotyle lingua	Ц	II, III, IV								
Cryptocotyle concavum	Ц									
Cercaria parvicaudata	Ц	I			IV		V		II-III	
Cercaria edgesii	Ц	VI		III, IV	V, VII, VIII				I, II	
Microphallus claviformis	Ц								I-II	
Maritrema subdolum	Ц									
Microphallus pygmaeus	МЦ					II			I	
Microphallus piriformes	МЦ									
Zoogonoides viviparus	Ц	III			IV				I-II	

Ц — церкарии; МЦ — метацеркарии; НМАР — неполовозрелые мариты; МАР — половозрелые мариты.
Римскими цифрами обозначены отдельные группы паренхимных мышечных волокон — как в текстах описаний для каждого вида.

Таким образом, в нашем списке остаются ещё три типа дополнительных паренхимных мышечных волокон, которые мы объединяем только по функциональному, а не по морфо-функциональному принципу. По-видимому, если расширить круг исследуемых объектов, эти типы можно будет разделить на большее количество морфологически однородных.

4.3. Типы организации соматической мускулатуры

По характеру организации соматической мускулатуры объектов, использованных в нашей работе, можно выделить пять морфо-функциональных типов, которые соотносятся с конструкцией туловища (рис. 1 приложения 19).

1. Типичный для трематод габитус: присутствуют ротовая и брюшная присоски, последняя расположена вентрально, так что хорошо выражено разделение туловища на преацетабуляный и постацетабулярный отделы. В слое продольных волокон обычно выделяются вентролатеральные ленты. В составе кожно-мускульного мешка, помимо слоёв кольцевых, продольных и диагональных мышечных волокон, присутствуют дополнительные группы, функционально связанные с брюшной присоской (ацетабулорадиальные, антериолатеральные мышечные волокна и U-образные системы). Дорсо-вентральные мышечные волокна хорошо развиты; в некоторых случаях в преацетабулярном отделе формируется вентральная впадина. Дополнительные паренхимные мышечные пучки весьма разнообразны. К данному типу можно отнести церкарий *Cotylurus cornutus*, *Fellodistomum fellis*, *Himasthla elongata*, *Cercaria parvicaudata*, *Cercaria edgesii*, *Zoogonoides viviparus*, метацеркарий *Gymnophallus* sp., *Parvatrema margaritense* и марит *Neophasis lageniformis*.
2. Брюшная присоска не развита из-за сильной ювенилизации; соответственно туловище явно не разделено на преацетабулярный и постацетабулярный отделы. В состав кожно-мускульного мешка входят только обычные мышечные слои; наличие дополнительных групп волокон, а также вентролатеральных продольных мышечных лент не характерно. Диагональные мышечные волокна в задней части туловища могут отсутствовать. Дорсо-вентральные мышечные волокна могут быть плохо развиты. Дополнительные паренхимные мышечные пучки немногочисленны или отсутствуют. К данному типу мы относим церкарий *Sanguinicola* sp., *Cryptocotyle lingua*, *Cr. concavum*, *Microphallus claviformis* и *Maritrema subdolum*.
3. В результате вторичной специализации брюшная присоска отсутствует или недоразвита. Разделение туловища на преацетабулярный и постацетабулярный отделы может быть

выражено или нет. Для прикрепления используется вентральная впадина (хотя она может занимать только преацетабулярный отдел) и иногда другие дополнительные структуры. Дорсо-вентральные мышечные волокна развиты чрезвычайно хорошо. Вентролатеральные группы продольных волокон кожно-мускульного мешка смыкаются медианно у заднего конца туловища и образуют кольцо, очерчивающие границу вентральной поверхности. Диагональные волокна не заходят под вентролатеральные продольные ленты. К данному типу можно отнести церкарий Notocotylidae gen. sp., метацеркарий *Microphallus pygmaeus*, *M. piriformes* и марит *Cryptocotyle lingua*.

4. В результате вторичной специализации брюшная присоска расположена субтерминально на заднем конце туловища, так что постацетабулярный отдел не выражен. Появляется дополнительный слой внутренних продольных мышечных волокон. К данному типу относятся все стадии онтогенеза гермафродитного поколения *Diplodiscus subclavatus*.
5. В результате вторичной специализации присоски отсутствуют; ротовое отверстие расположено вентрально. Туловище вторично дифференцировано на преоральный и посторальный отделы. Мускулатура преорального отдела развита лучше; возможно, в нём формируется вентральная впадина. К данному типу относятся метацеркарии *Prosorhynchus squamatus*.

Выделенные морфо-функциональные типы организации соматической мускулатуры являются филогенетически неоднородными. Два из них формируются в результате специализации отдельных таксонов (тип № 4 — таксон Paramphistomata, тип № 5 — семейство Bucephalidae; подробнее см. раздел 4.8.). Тип № 3 формируется конвергентно в разных таксонах, однако он скорее всего характерен для всего семейства Notocotylidae (подробнее см. раздел 4.8.).

Конструкция туловища особей гермафродитного поколения трематод, для которых характерен тип организации соматической мускулатуры № 1, отражает архетипическое состояние. Так что, по нашему мнению, этот тип можно включать в общую морфологическую характеристику гермафродитного поколения трематод.

Тип № 2 также не привязан к конкретным таксонам трематод. Он по своей сути представляет собой рекапитуляцию, т.е. промежуточное состояние в онтогенезе типа № 1 (*Microphallus claviformis* и *Maritrema subdolum*) или разных вторично специализированных типов (*Sanguinicola* sp., *Cryptocotyle lingua*, *Cr. concavum*).

Особо отметим, что тип № 1, как базовый для трематод, демонстрирует качественное отличие их соматической мускулатуры от таковой у свободноживущих Rhabditophora.

4.4. Органы прикрепления

Представления о присосках трематод, как о просто устроенных радиально симметричных органах фиксации, в состав стенки которых входят радиальные, кольцевые и меридиональные мышечные волокна, практически не подвергались сомнению до недавнего времени. Однако некоторые данные явно свидетельствовали о том, что присоски устроены значительно сложнее, чем приведённая классическая схема — например, описание брюшной присоски *Lecithochirium* sp. (Ястребова и др., 2004)

Для обеих присосок характерно наличие радиальной мускулатуры, которая является наиболее важной для реализации присасывательной функции. Другие слои и группы мышечных волокон в составе присосок оказались весьма разнообразны, причём почти всегда они расположены билатерально симметрично.

4.4.1. Брюшная присоска

Под tunica propria брюшной присоски присутствует так или иначе устроенный слой из тонких, обычно не образующих пучки мышечных волокон, который в литературе, по-видимому, обычно ассоциирован с термином «меридиональный». У нескольких видов можно назвать волокна этого слоя действительно меридиональными: у метацеркарий *Microphallus pygmaeus*, *M. piriformes* и церкарий *Cercaria edgesii*. Сильно отличается паттерн организации «меридиональных» мышечных волокон в брюшной присоске *Cotylurus cornutus*, хоть он и является радиально симметричным.

Однако у ряда других рассмотренных объектов (церкарий *Cercaria parvicaudata*, *Himasthla elongata*, метацеркарий *Gymnophallus* sp. и марит *Neophasis lageniformis*) «меридиональные» мышечные волокна расположены билатерально симметрично. Обычно в составе этого слоя выделяются задний сектор мышечных волокон и поперечная лента на дорсальной поверхности, а также более или менее меридионально расположенные мышечные волокна на вентральной поверхности (они обычно заходят и на свободный край). Таким же образом организован мышечный слой под tunica propria брюшной присоски *Lecithochirium* sp. (Ястребова и др., 2004).

Совершенно иначе организованный слой «меридиональных» мышечных волокон (также билатерально симметричный) присутствует в брюшной присоске *Parvatrema margaritense*.

Билатерально симметричное расположение «меридиональной» мускулатуры, вероятно, вторично, и является следствием хорошо выраженной билатеральной симметрии самой присоски. Однако поскольку паттерн организации «меридиональных» мышечных волокон

весьма схож у представителей разных неродственных семейств (Renicolidae, Echinostomatidae, Gymnophallidae, Acanthocolpidae и Lecithochiridae), можно считать его скорее ранним эволюционным приобретением. Возникновение такого паттерна путём параллелизма нам представляется маловероятным из-за его сложности и консервативности.

Вероятно, у церкарий *Cercaria edgesii* и метацеркарий микрофаллид группы «pygmaeus» радиальная симметрия расположения меридиональных мышечных волокон является проявлением рекапитуляции вследствие ювенилизации данных объектов.

Кольцевые волокна на наружной поверхности брюшной присоски обычно присутствуют только в её вентральной части и, в основном, вокруг края отверстия, где образуют сфинктер. Следует отметить, что помимо обычных кольцевых элементов в составе сфинктера, лежащих у самого края отверстия, часто присутствуют различные полукольцевые группы мышечных волокон, также входящие в состав сфинктера. Эти элементы дополнительно определяют билатеральную симметрию органа.

Под тегументом полости присоски мышечные волокна организованы довольно разнообразно. Есть варианты, когда их расположение соответствует классическим представлениям, т.е. присутствуют кольцевые и меридиональные мышечные волокна, либо только кольцевые. У церкарий *Cercaria edgesii*, метацеркарий *Microphallus pygmaeus* и *M. piriformes* мышечные волокна образуют решётку под тегументом полости брюшной присоски. И, наконец, у церкарий *Himasthla elongata* кольцевые волокна под тегументом полости образуют билатерально симметричный узор. Ни решётка, ни что-либо подобное паттерну расположения мышечных волокон на дне полости брюшной присоски церкарий *Himasthla elongata* ранее описаны не были.

Ацетабулюм *Diplodiscus subclavatus* является сильно специализированной и вторично изменённой структурой, так что сравнивать его с другими рассмотренными нами объектами сложно. Однако можно сравнивать его с более ранними описаниями и с данными по ацетабулюмам других парамфистомат. Последнее наиболее полное описание ацетабулюма *Diplodiscus subclavatus* было выполнено Т. Фукуи (Fukui, 1929). Группы мышечных волокон, не отмеченные другими исследователями, это продольные (они, по-видимому, соответствуют наружному слою меридиональных волокон свободного края в нашем описании) и две группы косых мышечных волокон (они, как предполагается, соответствуют обнаруженному нами звездообразному слою). Две группы кольцевых мышечных волокон на свободном крае в описании Т. Фукуи соответствуют дорсальной и вентральной наружным группам кольцевых мышечных волокон в работах К. Нэсмарка (Nasmark, 1937) и его последователей. По нашим данным соответствующие группы представляют собой непрерывный кольцевой слой свободного края и периферии полости присоски. Для ряда парамфистомат характерно наличие

«медианной наружной кольцевой серии» («median exterior circular series» (Eduardo, 1982)), которая, по-видимому, соответствует слою кольцевых мышечных волокон на погружённой части наружной поверхности купола ацетабулюма *Diplodiscus subclavatus*.

4.4.2. Ротовая присоска

В составе ротовых присосок, снаружи от радиальных мышечных волокон выделяются два участка, которые обычно характеризуются совершенно разными комплексами мышечных волокон. Это погружённая часть купола присоски и свободный край. На погружённой в паренхиму части купола всегда присутствуют поперечные и меридиональные мышечные волокна, причём последние иногда организованы сложным образом. Эти слои соответствуют кольцевым и меридиональным волокнам, описанным в литературе. Особо следует отметить, что поперечные волокна образуют полные кольца только в задней части присосок, формируя там задний сфинктер. В целом, поперечные волокна располагаются в соответствии с передне-задней осью тела, но не присоски.

На свободном крае ротовых присосок церкарий *Himasthla elongata* и *Cercaria parvicaudata* присутствуют по семь независимых групп мышечных волокон (включая кольцевые волокна сфинктера отверстия присоски). При этом все эти группы общие для обоих видов и несколько видоизменены только вследствие разной геометрии присосок.

У других объектов, также обладающих нормально функционирующей ротовой присоской, количество групп мышечных волокон на свободном крае меньше (например, пять у церкарий *Fellodistomum fellis* и шесть у марит *Neophasis lageniformis*), но практически всегда можно найти им точное соответствие с теми группами, которые мы наблюдаем у церкарий *Himasthla elongata* и *Cercaria parvicaudata*. В таблице 4 перечислены слои и группы мышечных волокон в составе ротовых присосок рассмотренных нами объектов.

Ротовая присоска церкарий *Himasthla elongata* не демонстрирует никаких признаков функциональной специализации. Наличие небольшого стилета у церкарий *Cercaria parvicaudata* определяет некоторую функциональную специализацию, однако, совсем неглубокую. Присутствие большого количества отдельных мышечных групп, особенно на свободном крае, можно объяснить аллометрическим ростом в ходе формирования ротовой присоски: она закладывается терминально, но после вентральная часть растёт быстрее; отверстие присоски закладывается субтерминально. Мы предполагаем, что набор приповерхностных мышечных слоёв ротовой присоски церкарий *Himasthla elongata* и *Cercaria parvicaudata* является наиболее полным и близким к архетипу. Общие тенденции в эволюции

трематод — ювенилизация и специализация — обычно ведут к исчезновению одних признаков и усиленному развитию других, отвечающих направлению специализации. Если рассматривать строение ротовых присосок с этой точки зрения, то значительное упрощение качественного состава мускулатуры в ротовых присосках представителей семейств Gymnophallidae, Heterophyidae, Microphallidae и Zoogonidae кажется естественным.

Таблица 4. Мускулатура ротовой присоски.

Вид	Стадия	наружная поверхность				толща	внутренняя поверхность	
Himasthla elongata	Ц	PMM	TM ATM-1 ATM-2 PTM	MM AMM	ALBM OSPH	RM OM LMB	LMC	CMC
Cercaria parvicaudata	Ц	PMM	TM ATM-1 ATM-2 PTM	MM AMM	ALBM OSPH	RM OM LMB STP SDM	LMC	CMC
Neophasis lageniformes	НМАР	FMM	TM ATM PTM	MM	ALBM OSPH	RM OM LMB SDM	LMC	CMC
Fellodistomum fellis	Ц		TM ATM PTM	MM PMM	ALBM OSPH	RM OM LMB SDM	LMC	CMC
Zoogonoides viviparus	Ц	TM	MM ATM PTM		ALBM OSPH	RM LMB STP	LMC	CMC
Cryptocotyle lingua	МАР	TM	MM PTM		ALMB OSPH	RM OM LMB	LMC	CMC
Gymnophallus sp.	МЦ	TM	PTM	MM	ALBM OSPH	RM OM	LMC	CMC
Parvatrema margaritense	МЦ	MM	PTM		ALBM OSPH	RM	LMC	CMC
Microphallus pygmaeus и *M. piriformes*	МЦ	TM	MM PTM		ALMB	RM OM	LMC	CMC
Notocotilidae gen. sp.	Ц		MM		OSPH	RM OM	LMC	CMC

Ц — церкарии; МЦ — метацеркарии; НМАР — неполовозрелые мариты; МАР — половозрелые мариты.

ALBM — антериолатеральные мышечные дуги свободного края;
AMM — передняя группа меридиональных мышечных волокон (м.в.) свободного края;
ATM — передняя поперечная мышечная лента свободного края;
ATM-1 — первая (дорсальная) передняя поперечная мышечная лента свободного края;
ATM-2 — вторая (вентральная) передняя поперечная мышечная лента свободного края;
CMC — кольцевые м.в. под тегументом полости присоски;
FMM — меридиональные м.в. свободного края;
LMC — продольные м.в. под тегументом полости присоски;
LMB — латеральные дугообразные мышечные ленты (или одна антериолатеральная лента) в толще стенки присоски;
MM — меридиональные м.в.;
OM — косые м.в.;
OSPH — сфинктер отверстия присоски;
PMM — задняя группа меридиональных м.в. свободного края;
PTM — задняя поперечная мышечная лента свободного края;
RM — радиальные м.в.;
SDM — диагональные м.в. в толще присоски;
STP — протракторы стилета;
TM — поперечные м. в.

4.4.3. Передний орган

У церкарий *Cotylurus cornutus*, *Sanguinicola* sp., *Cryptocotyle lingua*, *Cr. concavum*, *Cercaria edgesii*, *Microphallus claviformis* и *Maritrema subdolum* отсутствует ротовая присоска типичного строения. На переднем конце у них расположен передний орган, участвующий в проникновении в окончательного (у *Sanguinicola* sp.) или второго промежуточного (у всех остальных) хозяина. В главе «Обзор литературы» были приведены немногочисленные сведения об организации мускулатуры в передних органах нескольких типов, которые встречаются и у рассмотренных нами видов. Эта информация в основном подтверждена нашими результатами, но при этом внесено большое количество уточнений. Далее представляется целесообразным сравнить мускулатуру передних органов с мускулатурой ротовой присоски, базовая схема организации которой была предложена в рамках данной работы.

Один из вариантов преобразования ротовой присоски в передний орган связан с приобретением стилета. Переходным формой на этом пути можно считать присоску *Cercaria parvicaudata*, которая хоть и полностью сохраняет свою присасывательную функцию, но вместе с этим обладает небольшим стилетом и, как следствие, группой мышечных волокон, специализированных как его протракторы. Вероятно, образование протракторов происходит в результате специализации части радиальной мускулатуры присоски. У *Cercaria edgesii* стилет достигает больших размеров относительно размеров самого переднего органа, чем у *Cercaria parvicaudata*. Всю заднюю часть переднего органа занимает виргула. Таким образом,

радиальная мускулатура в стенке переднего органа оказывается сильно преобразованной и специализированной для обеспечения подвижности стилета: производными радиальных мышечных волокон можно считать I-ю и II-ю группы специализированных мышечных пучков в толще переднего органа. III-я группа, по-видимому, соответствует косым мышечным волокнам, соединяющим дорсальную и вентральную наружные поверхности в ротовых присосках. Набор приповерхностных мышечных групп переднего органа *Cercaria edgesii* полностью (!) соответствует набору, характерному для ротовых присосок *Himasthla elongata* и *Cercaria parvicaudata*: присутствуют два слоя на погружённой части наружной поверхности, семь слоёв на свободном крае, и два слоя под тегументом буккальной полости.

У безвиргульных стилетных церкарий *Microphallus claviformis* и *Maritrema subdolum* преобразование переднего органа зашло дальше, чем у *Cercaria edgesii*. Из всех приповерхностных слоёв остаются только поперечные и меридиональные мышечные волокна погружённой части наружной поверхности. На «свободный край» переднего органа заходят мышечные волокна кожно-мускульного мешка, а собственные, характерные для него группы мышечных волокон не развиты (поэтому мы помещаем термин «свободный край» в кавычки). Возможно, это является следствием не только специализации переднего органа, но и общей ювенилизации церкарии. Полость в переднем органе отсутствует. Радиальная мускулатура целиком специализирована для управления стилетом, однако присутствуют аналоги косых мышечных волокон (группа IV).

У церкарий *Cryptocotyle lingua* и *Cr. concavum* принцип работы переднего органа иной: механически покровы хозяина повреждаются шипами проникновения, расположенными перед отверстием переднего органа. Они работают не индивидуально, а все вместе, и подвижность их осуществляется двумя способами. Во-первых, за счёт трёх групп паренхимных волокон, связанных с наружной поверхностью переднего органа (они, по-видимому, ранее описаны как продольные (Rees, 1974)). Во-вторых, за счёт хорошо развитой мускулатуры в передней суженной части (хоботка) самого переднего органа. В результате формирования хоботка, группы мышечных волокон, обнаруживаемые на свободном крае обычных ротовых присосок, здесь, по-видимому, исчезают. Полость переднего органа (буккальная полость) хорошо развита, как и радиальная мускулатура в его стенке. Таким образом, формирование переднего органа у церкарий *Cryptocotyle* spp. связано только с формированием хоботка, шипов проникновения на его поверхности, и со специализацией паренхимной мускулатуры, связанной с передним органом.

У церкарий *Cotylurus cornutus* буккальная полость переднего органа хорошо развита. Через неё при проникновении выбрасывается секрет железистых клеток зачатка кишки. Протоки желёз проникновения проходят в толще стенки переднего органа, а не снаружи от неё

как у церкарий *Cryptocotyle lingua*. Для механического повреждения покровов хозяина служат шипики, рассеянные в тегументе свободного края переднего органа (оральная шапочка). Организация мускулатуры переднего органа отличается от прочих: порядок слоёв погружённой в паренхиму части наружной поверхности переднего органа инвертирован, продольные волокна расположены над поперечными. Мощное развитие этих слоёв мышечных волокон, по-видимому, связано с их ролью в процессе выбрасывания секрета из буккальной полости и протоков желёз проникновения. К сожалению, мы не располагаем данными по строению ротовой присоски у метацеркарий или марит рода *Cotylurus*. Описание же мускулатуры метацеркарий другой стригеидной трематоды *Apatemon cobitidis proterorhini* (Stewart et al., 2003c) не позволяет определить, в нормальном или инвертированном порядке расположены слои мышечных волокон под tunica propria ротовой присоски.

Совершенно особым образом устроен передний орган церкарий *Sanguinicola* sp. Поверхность его выстлана мышечными волокнами кожно-мускульного мешка, а от туловищной паренхимы он отделён перегородкой из поперечных мышечных волокон. Механизм работы этого переднего органа связан наличием передней вворачивающейся части, покрытой рядами шипиков проникновения. Мускулатура толщи переднего органа представлена в основном ретракторами вворачивающейся части. Выпячивание её осуществляется за счёт сокращения кольцевых и продольных мышечных волокон в задней части переднего органа. Сопоставлять передний орган церкарий *Sanguinicola* sp. с ротовой присоской других трематод вряд ли возможно, поскольку и у марит семейства Sanguinicolidae отсутствуют и глотка, и ротовая присоска. Некоторые авторы сопоставляют с ротовой присоской мускулистое образование в дистальной части пищеварительной системы (то, которое мы в главе «Результаты» называли «глоткой») (McMichael, Phillips, 1994).

4.5. Мышечные элементы в составе пищеварительной, экскреторной и половой систем

Мышечные элементы в составе стенки префаринкса у всех рассмотренных объектов представлены только продольными мышечными волокнами. Исключением являются церкарии Notocotylidae gen. sp., у которых в префаринксе присутствуют только кольцевые мышечные волокна. У церкарий *Himasthla elongata* были описаны крупные продольные мышечные волокна, которые образуют второй, наружный продольный слой префаринкса, но, по-видимому, лежат над его стенкой и не относятся к его собственной мускулатуре. Эти волокна продолжаются над tunica propria глотки и крепятся за ней.

Максимальное количество слоёв мышечных волокон в составе глотки описано у марит *Neophasis lageniformis*. Очевидно, это связано с тем, что почти все остальные объекты являются личинками гермафродитного поколения с нефункционирующей пищеварительной системой. Тем не менее, уже у личинок появляются многие признаки, характерные для глотки взрослых особей. Во-первых, это слой радиальных мышечных волокон, который, по-видимому, появляется в онтогенезе раньше других. Также обычно присутствуют слои внутренних и наружных кольцевых мышечных волокон, которые особенно хорошо развиты в передней части, где формируют передний сфинктер (например, у марит *Neophasis lageniformis*). Следует отметить, что задний сфинктер в составе стенки глотки обычно не развит, и его функцию, по-видимому, обычно выполняет мышечное кольцо в самом начале пищевода.

Особняком стоит сильно преобразованная глотка *Diplodiscus subclavatus*, которая является терминальным органом пищеварительной системы (характерно для всех парамфистомат). В целом, мускулатура глотки *D. subclavatus* уже была описана ранее (Sey, 1983), однако мы дополнили это описание несколькими существенными деталями. Во-первых, был описан крыловидный слой мышечных волокон, ранее не отмеченный ни для каких парамфистомат (нам представляется, что такого рода структуры хорошо показывают преимущества конфокальной микроскопии перед обычными гистологическими методами: по сериям срезов реконструировать подобные группы мышечных волокон весьма сложно). Во-вторых, мы обнаружили, что в глотке *D. subclavatus* присутствуют «средний кольцевой слой» (который оказался полукольцевым) и поперечные мышечные волокна перед передним сфинктером. На основании отсутствия этих групп мышечных волокон О. Сей относил глотку *D. subclavatus* к типу Subclavatus (вместе с *Dermatemytrema trifoliata*). Теперь глотку *D. subclavatus* следует отнести к типу Ferrum-equinum (который О. Сей (Sey, 1983) установил для *Opisthodiscus diplodiscoides*). Также следует отметить, что полукольцевая природа «среднего кольцевого слоя», возможно, характерна для всех парамфистомат, чего нельзя понять только по мидсагиттальным срезам, которые используются в большинстве работ на эту тему.

В стенках пищевода и кишки стандартно присутствуют наружные продольные и внутренние кольцевые мышечные волокна. Первые обычно образуют пучки.

У рассмотренных нами церкарий *Sanguinicola* sp. в стенке того «пищевода» присутствуют только кольцевые мышечные волокна. То же было ранее описано для *Sanguinicola inermis* (McMichael, Phillips, 1994).

Мышечные элементы в составе стенки мочевого пузырька у рассмотренных объектов организованы однотипно: наружный слой образуют продольные волокна, внутренний — кольцевые. Только у церкарий *Zoogonoides viviparus* в проксимальной части мочевого пузырька порядок слоёв инвертирован, а в дистальной части присутствует дополнительный слой

продольных волокон. Для *Diplodiscus subclavatus* нам удалось показать наличие мышечных элементов в составе стенок главных собирательных каналов.

Мышечные элементы в составе протоков половой системы были описаны только для четырёх видов: метацеркарий *Gymnophallus* sp., *Microphallus pygmaeus* и *M. piriformes*, а также марит *Neophasis lageniformis* и *Diplodiscus subclavatus*. Можно отметить, что у всех перечисленных объектов они организованы весьма сходным образом.

В проксимальных участках женской части половой системы (яйцевод, лауреров канал, общий желточный проток) присутствуют только кольцевые мышечные волокна. В стенке оотипа и матки к ним добавляются продольные. То же описано для марит *Schistosoma mansoni* (Mair et al., 2000).

В проксимальных участках мужской части половой системы (семявыносящие каналы) расположение мышечных волокон обычно диффузное. Далее появляются кольцевые и продольные волокна.

У всех рассмотренных нами видов диффузная сеть мышечных волокон окружает семенники. То же показано для *Bucephaloides gracilescens* (Stewart et al., 2003a). Как и у наших объектов, тонкие и редкие кольцевые мышечные волокна входят в состав оболочки яичника *Prosthodendrium ascidia* (Подвязная, 1990).

4.6. Преобразование мускулатуры в ходе онтогенеза гермафродитного поколения с «достроечным» типом метаморфных процессов.

Одной из задач, поставленных в нашей работе, было определение характера изменений мускулатуры гермафродитного поколения в ходе участка онтогенеза достроечного типа от церкарии до мариты. В литературе такого рода сведения имеются только для *Echinostoma caproni*: мускулатура церкарий этого вида конструктивно не отличается от таковой у метацеркарий и марит (Šebelová et al., 2004). Отметим, что для эхиностоматид характерна небольшая «морфогенетическая дистанция» между личинками и взрослыми особями гермафродитного поколения: у марит значительно увеличивается, в основном, постацетабулярный отдел (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003).

На основе полученных данных мы можем в общих чертах охарактеризовать преобразования мускулатуры в онтогенезе гермафродитного поколения двух видов трематод: *Diplodiscus subclavatus* и *Cryptocotyle lingua* — и сравнить их с *E. caproni*. «Морфогенетическая дистанция» между церкариями и маритами *D. subclavatus* даже меньше, чем у *E. caproni*, поскольку не выражен постацетабулярный отдел, и туловище растёт более или менее равномерно. Однако у *Cr. lingua* «морфогенетическая дистанция» значительно больше, чем у

E. caproni из-за значительной ювенилизации церкарий.

Мы показали, что соматическая мускулатура церкарий и марит *D. subclavatus* качественно не различается. У церкарии так же, как и у мариты, присутствуют четыре слоя мышечных волокон в составе кожно-мускульного мешка, а не три, как было описано О. О. Толстенковым с соавторами (Tolstenkov et al., 2012c). Ацетабулюм и пищеварительная система церкарий *D. subclavatus*, по-видимому, полностью не сформированы, однако основные слои мышечных волокон в их составе присутствуют. В целом, можно говорить, что развитие мускулатуры от стадии церкарии до стадии половозрелой мариты *D. subclavatus* является достроечным, и что «морфогенетическая дистанция» в отношении мышечной системы между ними также невелика, как и в отношении организации туловища в целом. Элементы аллометрического роста проявляются на стадии маритогонии, когда быстрее увеличиваются в размерах терминальные органы половой системы.

Церкарии *Cr. lingua* являются весьма ювенилизированными, и «морфогенетическая дистанция» между ними и маритами значительно больше, чем у *D. subclavatus*. Однако, судя по описанию онтогенеза гермафродитного поколения, составленному Х. В. Станкардом (Stunkard, 1930), он также является достроечным. В отношении мускулатуры мы показали, что в ходе метацеркариогенеза и маритогонии должно происходить не только количественное усиление присутствующих у церкарии мышечных слоёв, но и появление качественно новых групп мышечных волокон: антериорадиальных, дуги из продольных волокон у заднего конца туловища, диагональных волокон в постацетабулярном отделе. Также полностью должен сформироваться генитальный синус. Кроме того, в ходе метацеркариогенеза должна произойти реорганизация переднего органа: у метацеркарии Х. В. Станкард изображает ротовую присоску типичного строения (Stunkard, 1930). Последний морфогенетический процесс уже нельзя отнести к «достроечным». Но в общем виде ход изменений в строении мышечной системы можно охарактеризовать так же, как и ход изменений во всём организме — как «достроечный» с большой «морфогенетической дистанцией».

Отметим, что, теоретически, для представителей группы Xiphidiata (сем. Plagiorchidae, Microphallidae, Lecithodendriidae и др.) должен быть характерен также достроечный онтогенез, причём с небольшой «морфогенетической дистанцией», поскольку их мариты сильно ювенилизированы. Однако данные по онтогенезу *Astiotrema trituri* противоречат этому предположению: их кожно-мускульный мешок существенно перестраивается в ходе метацеркариогенеза (Герасев, Добровольский, 1977). Однако следует учесть, что ни для каких других стилетных церкарий, кроме *A. trituri*, не был описан инвертированный порядок слоёв кожно-мускульного мешка. Так что, возможно, данные П. И. Герасева и А. А. Добровольского не вполне верны или, по крайней мере, не могут быть экстраполированы на других

представителей группы Xiphidiata.

4.7. Мускулатура хвоста церкарий

Существует довольно много работ, посвящённых организации мускулатуры хвостов церкарий. В этих работах использовались совершенно разные методы, начиная с микроскопирования живых объектов и заканчивая просветной электронной и конфокальной микроскопией. Однако результаты этих исследований нередко дают неполную картину, а иногда и противоречат друг другу, так что по литературным данным сложно составить какое-либо представление об общих принципах конструкции мускулатуры хвоста.

Суммируя наши данные с результатами других исследователей, можно сказать, что в строении мускулатуры хвоста (а также связанных с ним структур) активно плавающих с его помощью церкарий обнаруживается много общих черт.

1. Формирование плотных пучков продольных волокон кожно-мускульного мешка перед основанием хвоста на дорсальной и вентральной поверхностях. Среди наших объектов такие пучки описаны для всех церкарий, кроме *Diplodiscus subclavatus*; у церкарий Notocotylidae gen. sp. плотные пучки присутствуют только на вентральной стороне. В литературе наличие подобных плотных пучков описано у церкарий *Cryptocotyle lingua* (они названы радиальными мышечными волокнами) (Rees, 1975), *Maritrema subdolum* и *Microphallus claviformis* (Малкова, 1989). Обе эти работы выполнены с использованием методов просветной электронной микроскопии. Это позволило авторам показать, что продольные мышечные волокна хвоста и плотные продольные пучки в задней части туловища, подходящие к основанию хвоста, с противоположных сторон крепятся к так называемым «плотным телам» (dense bodies) — уплотнениям внеклеточного матрикса. Для наших объектов также вполне можно предположить наличие «плотных тел», хотя используемая методика не позволяет их визуализировать. Функция плотных пучков, крепящихся к основанию хвоста со стороны туловища, очевидно, состоит в том, чтобы обеспечивать надёжное прикрепление хвоста к туловищу, особенно во время активных сокращений хвоста. То же предполагалось Г. Рис для церкарий *Cryptocotyle lingua* (Rees, 1975).

2. Наличие слоя часто и равномерно расположенных поперечных, кольцевых или полукольцевых мышечных волокон под базальной пластинкой тегумента хвоста. В литературе эти волокна называют кольцевыми (даже у упоминавшейся в обзоре литературы *Apharyngostrigea pipientis* — см. стр. 23). У большинства рассмотренных объектов они, по-видимому, действительно являются кольцевыми. У нескольких рассмотренных нами видов

(*Fellodistomum fellis*, *Diplodiscus subclavatus*, Notocotylidae gen. sp.) миофибриллы значительно короче периметра поперечного среза хвоста, так что кольцевыми их называть нельзя. И, наконец, у церкарий *Cotylurus cornutus* наружный мышечный слой хвоста представлен полукольцевыми волокнами, которые точно также, как у церкарий *Apharyngostrigea pipientis* (Olivier, 1940), образуют на дорсальной и вентральной поверхностях решётку с ромбовидными ячейками. Такая же решётка описана у церкарий *Diplostomum pseudospathaceum* (сем. Diplostomatidae), *Cotylurus szidati* и *Australapatemon burti* (сем. Strigeidae), *Holostephanus volgensis* и *Paracoenogonimus ovatus* (сем. Cyathocotylidae), но неверно интерпретирована как отдельный слой (Tolstenkov et al., 2012d). Так что не исключено, что она является характерной особенностью церкарий таксона Strigeida.

3. Дифференцировка продольной мускулатуры. Ни у одной из рассмотренных церкарий не было обнаружено сплошного гомоморфного слоя продольных мышечных волокон. Данные И. И. Малковой (1989) о сплошном слое продольных волокон у церкарий *Microphallus claviformis* и *Maritrema subdolum* были нами опровергнуты. Однако сплошной слой продольных мышечных волокон в хвосте церкарий *Parorchis acanthus*, описанный Г. Рис (Rees, 1971), вполне может существовать, поскольку локомоторная активность этого хвоста весьма низкая по сравнению со всеми остальными изученными в этом отношении видами (Nuttman, 1974). В самом общем случае присутствуют небольшие вентромедианная и дорсомедианная группы из гладких мышечных волокон и латеральные ленты из поперечно исчерченных мышечных волокон, причём последних может быть две или четыре. Описание сплошной дорсальной и вентральной лент у *Cryptocotyle lingua* (Chapman, 1973; Rees, 1975) оказалось неверным, поскольку на наших препаратах ясно видно отличие медианных групп продольных мышечных волокон от латеральных лент. Следует отметить, что только у церкарий *Cryptocotyle lingua* волокна медианных групп оказались поперечно исчерченными, однако с более редкой исчерченностью, чем в латеральных лентах. В отношении остальных видов мы с большой вероятностью можем утверждать, что волокна медианных групп являются гладкими.

Две сплошные ленты продольных волокон также были описаны у эхиностоматидных церкарий *Himasthla secunda* (Chapman, 1973) и *Echinostoma revolutum* (Selinheimo, 1956). Мы можем говорить о том, что это не вполне верно на основе наших данных по *Himasthla elongata*, а также по описаниям ряда эхиностоматид: *Echinostoma caproni* (Šebelová et al., 2004), *Echinostoma revolutum* и *Moliniella anceps* (Tolstenkov et al., 2012c). Во всех этих случаях имеются дорсальная и вентральная группы гладких продольных мышечных волокон и четыре латеральных поперечно исчерченных ленты, и такое строение хвоста, по-видимому, характерно для представителей семейства Echinostomatidae.

Наличие четырёх латеральных поперечно исчерченных лент и двух медианных групп из

гладких волокон в составе продольного слоя описано также для церкарий *Schistosoma mansoni* (Nuttman, 1974). Такое же строение стволика хвоста характерно и для других представителей семейства Schistosomatidae, например, *Bilharziella polonica*, *Trichobilharzia szidati* и *Trichobilharzia franki* (Tolstenkov et al., 2012a).

Для ряда представителей Strigeida описаны четыре поперечно исчерченных продольных пучка в стволике хвоста: *Diplostomum spathaceum* (Selinheimo, 1956), *Apharyngostrigea pipientis* (Olivier, 1940), *Alaria arisaemoides* (Pearson, 1956), *Neodiplostomum intermedium* (Pearson, 1961), *Diplostomum pseudospathaceum* (Czubaj, Niewiadomska, 1997). Однако наши результаты по церкариям *Cotylurus cornutus* и данные по церкариям *Diplostomum pseudospathaceum*, *Cotylurus szidati* и *Australapatemon burti*, *Holostephanus volgensis* и *Paracoenogonimus ovatus* (Tolstenkov et al., 2012d) позволяют сказать, что для стригеид характерно наличие не только латеральных исчерченных продольных пучков, но и медианных групп из гладких продольных волокон.

Для церкарий *Diplodiscus subclavatus* и Notocotylidae gen. sp. характерно наличие всего одной пары латеральных лент. Устроены они по-разному. У церкарий Notocotylidae gen. sp. эти ленты сплошные, а волокна в их составе идут косо: передние концы смещены вентрально, задние — дорсально. У церкарий *D. subclavatus* волокна идут строго продольно, однако сами латеральные ленты частично разделены надвое, т.е. можно говорить о четырёх функциональных блоках (как у представителей семейств Heterophyidae и Echinostomatidae), что не было отмечено в более ранних описаниях их мускулатуры (Tolstenkov et al., 2012c). К сожалению, нельзя сделать вывод, является ли наличие двух сплошных латеральных лент у церкарий Notocotylidae gen. sp. плезиоморфным состоянием, или же они возникают вторично в результате попарного слияния четырёх лент или редукции одной пары.

Для рассмотренных нами объектов из трёх достаточно близких семейств — Renicolidae (*Cercaria parvicaudata*), Lecithodendriidae (*Cercaria edgesii*) и Microphallidae (*Microphallus claviformis* и *Maritrema subdolum*) характерна сходная организация мускулатуры хвоста. Во всех этих случаях, помимо латеральных лент и медианных групп мышечных волокон, присутствуют пары плотных вентро- и дорсосубмедианных пучков. Только материал по церкариям *Maritrema subdolum* позволяют определить, что латеральные ленты являются, как обычно, поперечно исчерченными, а медианные, вентро- и дорсосубмедианные пучки состоят из гладких мышечных волокон. В общем, мы можем с некоторой долей уверенности экстраполировать эти данные на церкарий остальных упомянутых трёх видов. Данные других исследователей по мускулатуре хвоста стилетных церкарий (Selinheimo, 1956; Герасев, Добровольский, 1977; Tolstenkov et al., 2012b), в том числе иллюстрации, к сожалению, не вызывают доверия; так что от сравнений с ними мы воздержимся.

Результаты микроскопии хвоста церкарий *Fellodistomum fellis* не позволяют сравнивать

его с результатами по остальным объектам. Во-первых, нам не удалось рассмотреть медианные участки хвоста; во-вторых, разрешения полученных изображений недостаточно для того, чтобы сказать, являются ли продольные мышечные волокна гладкими или же поперечно исчерченными.

Наконец, расположение продольных волокон в стволике хвоста церкарий *Sanguinicola* sp. хоть и является весьма необычным, но может быть соотнесено с данными по представителям близких к Sanguinicolidae семейства Schistosomatidae и группы Strigeida. Два слоя продольных волокон на латеральных поверхностях хвоста могли возникнуть в том случае, если одна пара латеральных лент в ходе эволюции зашла под другую. Косвенным подтверждением такой трактовки можно считать разное направление скошенности мышечных отростков в составе этих слоёв (см. ниже).

У части рассмотренных нами объектов и у ряда видов, описанных другими исследователями, отдельные мышечные отростки в составе поперечно исчерченных латеральных продольных лент хвоста идут не строго продольно, а под небольшим углом. При этом задние концы мышечных отростков лежат более медианно и на дорсальной, и на вентральной сторонах хвоста. Скошенные мышечные отростки на протяжении всего стволика хвоста описаны у *Schistosoma mansoni* (Nuttman, 1974), *Heterobilharzia americana* (Lumsden, Foor, 1968), *Neodiplostomum intermedium* (Pearson, 1961) и *Diplostomum pseudospathaceum* (Czubaj, Niewiadomska, 1997). То же, по-видимому, характерно для церкарий *Sphaeridiotrema globulus* (сем. Psilostomidae) (Tolstenkov et al., 2012c). Утверждение автора о том, что мышечные отростки скошены только на вентральной стороне, представляется нам сомнительным.

Разделение каждой латеральной продольной ленты хвоста на три пучка, характерное для *Cotylurus cornutus*, описано ранее не было ни для каких церкарий.

Два слоя продольных латеральных лент в составе хвоста *Sanguinicola* sp. можно сравнивать с продольной мускулатурой в хвостах шистозоматид. Направление скошенности продольных мышечных волокон в хвосте *Sanguinicola* sp. позволяет предположить, что наружный слой из плоских мышечных отростков — это производное пары вентральных латеральных лент, а внутренний слой из U-образно свёрнутых отростков — производное пары дорсальных латеральных лент. Таким образом, у сангвиниколид эти ленты в ходе эволюции, по-видимому, «наложились» одна на другую.

Также следует обратить внимание на переход поперечно исчерченных мышечных волокон с дорсальной части хвоста на вентральную и их соединение с вентральными группами плотных продольных пучков кожно-мускульного мешка. Это характерно для церкарий *Cryptocotyle lingua* и *C. concavum*, *Cercaria parvicaudata*, *Microphallus claviformis* и *Maritrema subdolum*. Можно отметить, что для церкарий *Cryptocotyle lingua* переход дорсолатеральных мышечных

лент на вентральную сторону был описан Г. Рис (Rees, 1975), однако она трактовала их как отдельные вентролатеральные исчерченные мышечные волокна.

Для всех описанных церкарий характерно изменение в расположении продольных волокон в районе кончика хвоста или в ветвях фурки. Мышечные волокна там теряют исчерченность и обычно не образуют пучков. Сходные особенности были ранее описаны для церкарий *Echinostoma caproni* (Šebelová et al., 2004), *Schistosoma mansoni* (Dorsey et al., 2002), *Bilharziella polonica*, *Trichobilharzia szidati* и *T. franki* (Tolstenkov et al., 2012a).

Движение хвостов церкарий основано на несколько ином принципе, чем движение туловища. Если в простейшей модели работы кожно-мускульного мешка движение осуществляется за счёт последовательного сокращения кольцевых и продольных мышечных волокон, то в хвосте поперечные (или кольцевые, или полукольцевые) мышечные волокна обычно находятся в сокращённом состоянии и поддерживают тургор внутри хвоста. Именно это внутреннее давление является антагонистом продольной мускулатуры. Таким образом, реализуется принцип движения, характерный для нематод, только поперечные мышечные волокна здесь выполняют функцию кутикулы (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003).

Характер движения обычных, не фуркоцеркных, используемых для активной локомоции хвостов был описан Х. Д. Чапманом и Р. А. Уилсоном для двух видов: *Himasthla secunda* и *Cryptocotyle lingua* (Chapman, Wilson, 1973). Эти же авторы предлагают гипотетическую последовательность сокращения продольных мышечных лент, которая должна обеспечивать движение. Для *Himasthla secunda* описано изгибание хвоста в одной плоскости. Его, предположительно, вызывают поочерёдные сокращения латеральных блоков (пара мышечных лент с одной стороны от мидсагиттальной плоскости), которые проходят от основания хвоста к его кончику. Хвост *Cryptocotyle lingua* движется не в одной плоскости, так что, в отличие от *Himasthla secunda*, для него предполагается асинхронное сокращение мышечных лент в составе каждого латерального блока. В результате него происходит смещение хвоста в дорсо-вентральной плоскости.

У рассмотренных нами церкарий *Diplodiscus subclavatus*, Notocotylidae gen. sp., *Himasthla elongata*, *Cryptocotyle concavum*, *Cercaria parvicaudata*, *Cercaria edgesii*, *Maritrema subdolum* и *Microphallus claviformis* также выделяются латеральные блоки продольных мышечных волокон (каждый включает одну или две ленты). Так что основой их подвижности можно считать поочерёдные волны сокращения этих латеральных блоков. Какие хвосты, из рассмотренных нами, движутся в одной плоскости, а какие — отклоняются дорсо-вентрально, нельзя сказать без дополнительных исследований с использованием микровидеосъемки. Однако можно отметить, что смещение относительно фронтальной плоскости может быть вызвано не только за счёт асинхронного сокращения лент в составе одного латерального блока, но и за счёт

периодических сокращений в медианных группах мышечных волокон. Эти группы Х. Д. Чапман и Р. А. Уилсон не считали автономными функциональными блоками и не учитывали при интерпретации механизма движения хвоста (Chapman, Wilson, 1973).

Кроме того, отметим, что у *Cercaria parvicaudata*, *Cercaria edgesii*, *Maritrema subdolum* и *Microphallus claviformis* выделяются дополнительные морфологические блоки продольных мышечных волокон хвоста — дорсальные и вентральные субмедианные пучки. К сожалению, мы опять же не можем предполагать, синхронизированы ли их сокращения скорее с сокращениями латеральных лент или же с сокращениями вентро- и дорсомедианных групп продольных волокон.

4.8. Мышечная система гермафродитного поколения в контексте современных представлений о системе Trematoda.

К сожалению, в настоящий момент отсутствует общепринятая точка зрения на эволюцию и систематику трематод. Сравнительно недавние работы, выполненные с использованием методов молекулярной систематики (Olson et al., 2003; и др.), в некоторых аспектах подтверждают филогенетические построения, основанные на морфологии (например: Pearson, 1992; Galaktionov, Dobrovolskij, 2003), в других же — совершенно с ними не согласуются. Однако в составе трематод описано немало чётко очерченных крупных таксономических группировок ранга семейства, а порой и более высокого. Так что мы вполне можем оценивать консервативность и вариабельность организации мускулатуры внутри этих группировок.

Поскольку результаты нашей работы позволяют сказать, что строение мускулатуры трематод качественно разнообразнее, чем это предполагалось ранее, сразу же возникает вопрос: как это разнообразие соотносится с систематической принадлежностью конкретных видов? К сожалению, наш материал не настолько обширен, чтобы делать какие-то существенные обобщения. Однако можно попытаться обнаружить хотя бы некоторые признаки в строении мускулатуры, характеризующие отдельные крупные таксоны трематод.

Из группы Strigeida были рассмотрены церкарии только одного вида — *Cotylurus cornutus* (сем. Diplostomatidae). У других представителей Strigeida никаких отличительных черт в строении туловищной мускулатуры, характерных для *Cotylurus cornutus*, (например, антериолатеральных мышечных волокон) описано не было. Однако мышечные элементы в составе хвоста разных представителей Strigeida организованы весьма схожим образом (Olivier, 1940; Tolstenkov et al., 2012d; наши данные): присутствуют четыре продольных поперечно исчерченных ленты, две медианные группы из гладких мышечных волокон и, главное, решётка с ромбовидными ячейками, образованная полукольцевыми мышечными волокнами, которая не

встречается ни в каких других группах трематод, в том числе в сестринской группе Schistosomatida.

Считается, что семейства Fellodistomatidae и Gymnophallidae являются близко родственными. Можно выявить несколько общих особенностей для представителей данных семейств (церкарии *Fellodistomum fellis*, метацеркарии *Gymnophallus* sp. и *Parvatrema margaritense*). Во-первых, только у этих трёх видов присутствуют ретракторы ротовой присоски в виде четырёх пар крупных паренхимных мышечных пучков. Во-вторых, nU-образные системы мышечных волокон у этих видов демонстрируют явную принадлежность к слою диагональных волокон кожно-мускульного мешка (в отличие от всех остальных объектов, кроме церкарий *Himasthla elongata*). Далее, если говорить только о двух представителях семейства Gymnophallidae, количество общих особенностей увеличивается. Так, для них характерны: весьма схожий паттерн организации дорсо-вентральных мышечных волокон; наличие поперечных паренхимных мышечных пучков в преацетабулярном отделе (хотя такие же пучки есть и у марит *Neophasis lageniformis*); сходные полукольцевые элементы в составе сфинктера брюшной присоски; почти одинаковый набор мышечных слоёв в составе ротовой присоски; и почти одинаковый (и весьма отличающийся от других) паттерн расположения «меридиональных» мышечных волокон ротовой присоски.

На основе двух описаний мускулатуры представителей семейства Bucephalidae (*Bucephaloides gracilescens* (Stewart et al., 2003a) и *Prosorhynchus squamatus* — наши данные) не удаётся определить какие-либо общие характерные признаки. М. Т. Стюарт с соавторами отмечают гомогенность соматической мускулатуры на протяжении туловища метацеркарий и марит *B. gracilescens*, в то время как у *P. squamatus* выражено разделение на преоральный и посторальный отделы. Дополнительная мускулатура, связанная с ротовым отверстием также различается у этих двух видов. Таким образом, морфо-функциональный тип организации соматической мускулатуры № 5 нельзя чётко привязать ко всему семейству Bucephalidae.

Организация соматической мускулатуры *Diplodiscus subclavatus* (морфо-функциональный тип №4) может оказаться типичной для семейства Diplodiscidae, а, возможно, и для других представителей парамфистомат. В литературе наличие дополнительного слоя внутренних продольных мышечных волокон описано для многих представителей этой группы (например, Fukui, 1929), и нам кажется весьма вероятным, что паттерн расположения продольных волокон в наружном и внутреннем слоях также будет у них различаться.

Представители семейства Notocotylidae, как церкарии, так и мариты, характеризуются единообразной конструкцией туловища. Вполне возможно, для них всех будет характерно наличие кольцеобразной конструкции из мышечных волокон на вентральной стороне туловища, которое должно быть обусловлено присутствием вентральной впадины. Таким образом, это

семейство, по-видимому, единственное, которое можно чётко соотнести с морфо-функциональным типом организации соматической мускулатуры № 3.

Для марит нотокотилид, помимо этого, характерно присутствие дополнительной мускулатуры, связанной с вентральными папиллами, которая описана, например, для *Notocotylus triserialis* (McKinnon, 1982).

Мускулатура туловища церкарий *Himasthla elongata* оказалась организована чрезвычайно сложно. Имеющиеся в литературе описания других эхиностоматид весьма лаконичны, однако иногда в них упоминаются специализированные группы соматических мышечных волокон, которые можно соотнести с теми, которые мы обнаружили у *H. elongata*. Так, например, у *Moliniella anceps* отмечено наличие «поперечных мышечных волокон» в районе воротничка (Tolstenkov et al., 2012c). По изображению (Fig. 1b — Tolstenkov et al., 2012c) становится ясно, что они соответствуют дифференцированным диагональным мышечным волокнам преколярного отдела, а также, по-видимому, группе I дополнительных паренхимных волокон. На том же изображении видны и другие группы дополнительных паренхимных волокон в преколярном отделе. Сходные группы можно обнаружить у церкарий *Echinostoma caproni* на иллюстрации 4C к статье С. Себеловой с соавторами (Šebelová et al., 2004). В этой же статье на иллюстрации 4A видны паренхимные пучки группы VII у церкарии и на иллюстрации 5B у метацеркарии *E. caproni*. На иллюстрации 4Aii (там же) видны вентролатеральные продольные ленты кожно-мускульного мешка, плотные короткие пучки в основании хвоста, а также заметная разреженность кожно-мускульного мешка постацетабулярного отдела по сравнению с преацетабулярным. На иллюстрации 4D (там же) видно, как подходят к брюшной присоске антериолатеральные мышечные волокна. Мускулатура, связанная с шипами воротничка была описана для марит *Patagifer bilobus* (Ястребова, 2005). На основе всех этих данных мы считаем мускулатуру туловища церкарий *Himasthla elongata*, в общем, типичной для церкарий семейства Echinostomatidae.

Ещё одна таксономическая группировка, которую можно охарактеризовать — таксон Xiphidiata, в состав которого входят семейства Renicolidae, Lecithodendriidae, Microphallidae и Zoogonidae. Общих уникальных черт в строении туловищной мускулатуры всех рассмотренных представителей Xiphidiata мы назвать не можем. Вероятно, причина этого — разная степень ювенилизации, а также направление и степень специализации этих объектов. Однако, только для церкарий Xiphidiata (*Cercaria parvicaudata*, *Cercaria edgesii*, *Microphallus claviformis* и *Maritrema subdolum*) характерна уникальная особенность организации мускулатуры хвоста — наличие субмедианных продольных мышечных пучков.

Ещё один вопрос, на который можно попробовать ответить: насколько вариабельно строение мускулатуры внутри таксономических группировок низкого ранга? Наш материал

позволяет провести несколько сравнений подобного рода. Для метацеркарий двух видов из микрофаллид группы «pygmaeus» (*Microphallus pygmaeus* и *M. piriformes*) никаких существенных различий в строении мышечной системы обнаружено не было. Сравнивать с ними церкарий *Microphallus claviformis* не имеет смысла, т.к. они находятся на совершенно иной, более ранней ступени морфогенеза гермафродитного поколения. Церкарии *M. claviformis* и *Maritrema subdolum* различаются степенью развития диагональных мышечных волокон на вентральной поверхности. Можно предположить, что это является следствием гетерохронии, т.е. разных темпов органогенеза у этих двух видов; чтобы говорить об этом более определённо, следует проследить развитие их мускулатуры на последующих стадиях онтогенеза.

Церкарии двух видов рода *Cryptocotyle* существенно различаются по организации соматической мускулатуры и туловища, и хвоста, а также по вооружению тегумента. Однако стоит отметить, что принадлежность этих видов к одному роду некоторыми исследователями оспаривается (личное сообщение А. А. Добровольского).

В общем, мы предполагаем, что разнообразие организации мускулатуры внутри таксономических группировок низкого ранга может быть либо результатом экологической и морфологической специализации их представителей, либо гетерохронии во всех её проявлениях (например, ювенилизации).

Выводы

1. Для особей гермафродитного поколения присутствие в составе кожно-мускульного мешка последовательно расположенных трёх слоёв из кольцевых, продольных и диагональных мышечных волокон (в соответствующем порядке от покровов вглубь) является консервативным признаком.
2. На основе стандартных элементов кожно-мускульного мешка или независимо от них в его составе могут возникать новые слои или группы мышечных волокон. Их формирование связано с дифференцировкой туловища в продольном направлении и способом реализации прикрепительной функции.
3. Наш материал позволяет выделить 5 морфо-функциональных типов организации соматической мускулатуры у особей гермафродитного поколения трематод. Наиболее распространённый из них (№ 1) представляет собой плезиоморфный тип организации и характерен для трематод с туловищем, первично дифференцированным на пре- и постацетабулярный отделы.
4. В ходе онтогенеза гермафродитного поколения у *Diplodiscus subclavatus* (Diplodiscidae) и *Cryptocotyle lingua* (Heterophyidae) наблюдается преобразование соматической мускулатуры, идущее по «достроечному» типу развития. Если «морфогенетическая дистанция» между церкарией и маритой велика (*Cr. lingua*), в ходе онтогенеза происходит не только увеличение мощности имеющихся мышечных слоёв, но и возникновение новых групп мышечных волокон.
5. Присоски трематод — сложно устроенные, билатерально симметричные органы. Количество групп мышечных волокон в составе присоски может достигать 16-ти.
6. В результате преобразования ротовой присоски в передний орган происходит специализация её мускулатуры для обеспечения работы твёрдых (стилет или шипики проникновения) и железистых структур. Главным образом это касается радиальных мышечных волокон. В результате специализации переднего органа могут утрачиваться практически все группы мышечных волокон, характерные для ротовой присоски.
7. По-видимому, плезиоморфный вариант организации мускулатуры хвоста церкарий характеризуется наличием наружного слоя поперечных мышечных волокон, дорсомедианной и вентромедианной групп из гладких продольных мышечных волокон и латеральных групп из поперечно исчерченных продольных мышечных волокон.

Заключение

При анализе строения гермафродитных особей трематод, в том числе их мышечной системы, первое, что нужно принимать во внимание — это дифференцировка тела, которая не характерна для большинства свободноживущих Rhabditophora. В ходе эволюции трематод произошло два события, определившие характер дифференцировки тела гермафродитного поколения. Первое — это разделение тела на туловище и хвост, и специализация хвоста для локомоции на стадии церкарии. Второе — появление ротовой и брюшной присосок, благодаря чему туловище оказалось разделено на преацетабулярный и постацетабулярный отделы. Дифференцировку хвоста можно сравнить с дифференцировкой конечности: он становится в значительной степени автономным локомоторным придатком. Мускулатура хвоста связана с мышечными волокнами туловища только за счёт «плотных тел» в его основании.

Иначе обстоит дело с дифференцировкой туловища. Преацетабулярный отдел обычно также дифференцируется для выполнения локомоторной функции; локомоторным органом можно назвать и брюшную присоску. Однако при этом туловище сохраняет свою целостность — кожно-мускульный мешок и внутренняя среда организма (паренхима) остаются единым целым. Специализация отдельных групп мышечных волокон в составе кожно-мускульного мешка (антериолатеральные, U-образные и т.д.) и в паренхиме происходит без их значительной автономизации. Так что работа специализированной мускулатуры должна быть достаточно чётко скоординирована с архитектурой мышечной системы в целом.

Принимая в качестве базовой конструкцию тела, разделённого на три части (преацетабулярный, постацетабулярный отделы и хвост), можно предложить соответствующую базовую схему организации мускулатуры особей гермафродитного поколения. Она включает первый (из пяти выделенных) тип морфо-функциональной организации соматической мускулатуры туловища и предложенный плезиоморфный вариант организации мускулатуры хвоста. Также достаточно чётко определена базовая схема организации мускулатуры в ротовой присоске.

Обобщение данных по строению некоторых других структур требует большего количества описаний с высокой степенью детализации.

Список литературы

Беклемишев В. Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Том 2. Органология / В. Н. Беклемишев. — М., Наука. 1964 — 447 с.

Белопольская М. М. 1949. Цикл развития трематоды *Spelotrema pygmaeum* паразитирующей у птиц / М. М. Белопольская // Доклады АН СССР. — 1949. — Т. 66. С.: 133—137.

Белопольская М. М. 1963. Семейство Microphallidae Travassos, 1920 / М. М. Белопольская // Трематоды животных и человека. Т. 21. — М., Изд-во АН СССР. 1963 — С.: 325—334

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

Галактионов К. В. 1983. Микрофаллиды группы «pygmaeus». I. Описание видов *Microphallus pygmaeus* (Levinsen, 1881) nec Odhner, 1905 и *M. piriformes* (Odhner, 1905) nom. nov. (Trematoda: Microphallidae) / К. В. Галактионов // Вестник Ленинградского университета. Серия: «Биология». — 1983. — Т. 15. № 3. С. 20—30.

Галактионов К. В. 1993. Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем / К. В. Галактионов. — Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 1993. — 184 с.

Галактионов К. В., Добровольский А. А. 1987. Гермафродитное поколение трематод // К. В. Галактионов, А. А. Добровольский. — Л., Наука. 1987. — 193 с.

Галактионов К. В. 2002. Сравнение устойчивости к факторам внешней среды моллюсков *Hydrobia ulvae*, зараженных партенитами трематод и свободных от инвазии / К. В. Галактионов, В. Я. Бергер, В. В. Прокофьев // Паразитология. — 2002. — Т. 36. № 3. С. 195—202.

Герасев П. И., Добровольский А. А. 1977. Развитие гермафродитного поколения *Astiotrema trituri* (Trematoda, Plagiorchiidae) / П. И. Герасев, А. А. Добровольский // Паразитологический сборник Зоологического Института АН СССР. Т. 27. — Л., Наука. 1977. — С. 89—111.

Гинецинская Т. А. 1968. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция / Т. А. Гинецинская. — Л., Наука. 1968. — 411 с.

Догель В. А. 1941. Курс общей паразитологии / В. А. Догель. — Л.: Гос. уч. пед. изд. 1941. — 297с.

Добровольский А. А. 1983а. Материнская спороциста / А. А. Добровольский, К. В. Галактионов, Г. К. Мухаммедов, Б. К. Синха, И. А. Тихомиров // Партеногенетическое поколение трематод. — Л., Изд-во ЛГУ. 1983. — С. 11—51.

Добровольский А. А. 1983б. Редии и дочерние спороцисты / А. А. Добровольский,

К. В. Галактионов, Г. К. Мухаммедов, Б. К. Синха, И. А. Тихомиров // Партеногене-тическое поколение трематод. — Л., Изд-во ЛГУ. 1983. — С. 52—74.

Иванов А. В., Мамкаев Ю. В. 1973. Ресничные черви (Turbellaria), их происхождение и эволюция. Филогенетические очерки / А. В. Иванов, Ю. В. Мамкаев. — Л. Изд-во «Наука». 1973. — 221 с.

Котикова Е. А. 1969. Холинэстераза трематод и некоторые особенности строения их нервной системы / Е. А. Котикова // Паразитология. — 1969. — Т. 3. № 6. С. 532—537.

Малкова И. И. 1989. Ультраструктура хвоста у церкарий микрофаллид (Trematoda, Microphallidae) / И. И. Малкова // Паразитология. — 1989. — Т. 23. № 2. С. 159—165.

Ошмарин П. Г. 1960. К понятию «фиксация гельминтов» / П. Г. Ошмарин // Биологические ресурсы Дальнего Востока. — М., Изд-во АН СССР. 1960. — С. 182—190.

Ошмарин П. Г., Егорова М. Н. 1978. Эколого-морфологические типы трематод / П. Г. Ошмарин, М. Н. Егорова // Экология гельминтов. Вып. 2. — Ярославль. 1978. — С. 52—71.

Подвязная И. М. 1990. Строение женской половой системы *Prosthodendrium ascidia* (Trematoda, Lecithodendriidae) / И. М. Подвязная // Паразитические и свободноживущие плоские черви: фаунистика и морфология. — Л., Изд-во ЗИН. 1990. — С. 61—78.

Подвязная И. М., Добровольский А. А. 2001. Развитие мускулатуры стенки тела у метацеркарий *Diplostomum chromatophorum* (Trematoda: Diplostomidae) / И. М. Подвязная, А. А. Добро-вольский // Паразитология. — 2001. — Т. 35. С. 531—539.

Прокофьев В. В., Галактионов К. В. 2009. Стратегии поискового поведения церкарий трематод / В. В. Прокофьев, К. В. Галактионов // Труды Зоологического института РАН. — 2009. — Т. 313. № 3. С. 308—318.

Скарбилович Т. С. 1948. Семейство Lecithodendriidae Odhner, 1911 / Т. С. Скарбилович // Трематоды животных и человека. Т. 2. — М.–Л., Изд-во АН СССР. 1948. — С. 337—597.

Скрябин К. И. 1951. Трематоды животных и человека. Т. 5 / К. И. Скрябин. — М., Изд-во АН СССР. 1951. — 624 с.

Скрябин К. И. 1970. Трематоды семейства Renicolidae / К. И. Скрябин // Трематоды животных и человека. Т. 23. — М., Изд-во «Наука». 1970. — С. 108—134.

Судариков В. Е. 1959. Отряд Strigeidida (La Rue, 1926) / В. Е. Судариков // Трематоды животных и человека. Т. 16. — М., Изд-во АН СССР. 1959. — С. 219—633.

Филимонова Л. В. 1985. Трематоды фауны СССР. Нотокотилиды / Л. В. Филимонова. — М. Изд-во «Наука». 1985. — 128 с.

Хахалкина Н. А. 2002. Мышечная система *Hysteromorpha triloba* (Trematoda, Diplostomidae) / Н. А. Хахалкина, М. В. Ястребов, В. И. Фрезе // Теоретические и прикладные проблемы паразитологии (Тр. Ин-та паразитологии). — Т. 43. М., Наука. 2002. — С. 277—287.

Хахалкина Н. А. 2004. Прикрепительные и локомоторные органы *Alaria alata* (Goeze, 1782) Krause, 1914 (Trematoda, Alariidae) / Н. А. Хахалкина , М. В. Ястребов, В. И. Фрезе // Успехи общей паразитологии (Тр. Ин-та паразитологии). Т. 44. — М., Наука. 2004. — С. 415—427.

Хотеновский И. А. 1970. Семейство Pleurogenidae Looss, 1899 / И. А. Хотеновский // Трематоды животных и человека. Т. 23. — М., Изд-во «Наука». 1970. — С. 135—296.

Хуан Шен-и. 1962. Новые и редкие виды гельминтов охотничье-промысловых птиц нижнего Амура / Шен-и Хуан // Труды гельминтологической лаборатории АНСССР. — 1962. — Т. 22. С. 301—316.

Чубрик Г. К. 1952. Личиночные стадии сосальщика *Fellodistomum fellis* Nicoll, 1909, из беспозвоночных Баренцева моря / Г. К. Чубрик // Зоологический журнал. — 1952. — Т. 31. № 5.

Чубрик Г. К. 1966. Фауна и экология личинок трематод из моллюсков Баренцева и Белого морей / Г. К. Чубрик // Жизненные циклы паразитических червей северных морей. — М.–Л. Изд-во «Наука». 1966. — С. 78—166.

Щенков С. В. 2013. Стилетные церкарии (Xiphidiocercaria) — особенности организации и систематическая принадлежность: квалификационная работа магистра / С. В. Щенков. — СПб. 2013. — Деп. на кафедре зоологии беспозвоночных биолого-почвенного факультета СПбГУ.

Ястребов М. В. 1997. Мускулатура тела некоторых трематод и фиксация фаз в эволюции присасывательной функции / М. В. Ястребов // Зоологический журнал. — 1997. — Т. 76 № 6. С. 645—656.

Ястребов М. В. 1998a. Локомоторные аппараты некоторых Trematoda (Plathelminthes) с недифференцированным телом / М. В. Ястребов // Зоологический журнал. — 1998. — Т. 77. № 6. С. 627—638.

Ястребов М. В. 1998b. Строение двигательных аппаратов трематод с пассивной фиксацией на примере *Haplometra cylindracea* (Plagiorchidae) и *Brandesia turgida* (Pleurogenidae) / М. В. Ястребов // Зоологический журнал. — 1998. — Т. 77. № 2. С. 166—176.

Ястребов М. В. 1998c. Архитектоника мускулатуры трематод и некоторые пути эволюции их локомоторных аппаратов / М. В. Ястребов // Теоретические и прикладные проблемы гельминтологии. — М. 1998. — С. 273—280.

Ястребова И. В. 2005. Строение мышечной системы некоторых реофильных представителей класса Trematoda: дис. … канд. биол. наук: 03.00.19 /Ястребова Ирина Владиленовна. — Ярославль. 2005. — 210 с.

Ястребова И. В., Ястребов М. В. 1999. Мускулатура стенки тела *Ichthyocotylurus platycephalus* (Trematoda, Strigeidae) / И. В. Ястребова, М. В. Ястребов // Зоологический журнал. —

1999. — Т. 78. № 11. С. 1267—1274.

Ястребова И. В. 2000. Мускулатура стенки тела некоторых реофильных представителей класса Trematoda (Plathelminthes) / И. В. Ястребова, М. В. Ястребов, В. И. Фрезе // Актуальные проблемы общей паразитологии: Исследования научной школы К. И. Скрябина. (Труды Института паразитологии. Т. 42). — М. «Наука». 2000. — С. 348—361.

Ястребова И. В. 2004. Мышечная система *Lecithochrium* sp. (Trematoda, Lecithochiridae) / И. В. Ястребова, М. В. Ястребов, В. И. Фрезе // Успехи общей паразитологии (Тр. Ин-та паразитологии). Т. 44. — М., Наука. 2004. — С. 433—449.

Arafa S. Z. 2007. Neuromusculature of *Gyrodactylus rysavyi*, a monogenean gill and skin parasite of the catfish *Clarias gariepinus* / S. Z. Arafa, M. M. El-Naggar, S. A. El-Abbassy, M. T. Stewart, D. W. Halton // Parasitology International. — 2007. — Vol. 56. Is. 4. P. 297—307.

Britz J., Saayman J., van As J. O. 1984. Anatomy of the metacercaria and adult of *Euclinostomum heterostomum* (Rudolphi, 1809) (Trematoda: Clinostomidae) / J. Britz, J. Saayman, J. O. van As // S. Afr. J. Zool. — 1984. — Vo l19. Is. 2. P. 91—96.

Cable R. M. 1956. Marine cercariae of Puerto Rico / R. M. Cable // Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands. — 1956. — Vol. 16. Part 4. P. 491—577.

Cebrià F. 1997. Myocyte differentiation and body wall muscle regeneration in the planarian *Girardia tigrina* / F. Cebrià, M. Vispo, P. Newmark, D. Bueno, R. Romero // Dev. Genes Evol. — 1997. — Vol. 207. P. 306—316.

Chapman G. 1958. The hydrostatic skeleton in the inverterates / G. Chapman // Biol. Rev. — 1958. — Vol. 33 Is. 3. P. 338—371.

Chapman H. D. 1973. The functional organization and fine structure of the tail musculature of the cercariae of *Cryptocotyle lingua* and *Himasthla secunda* / H. D. Chapman // Parasitology. — 1973. — Vol. 66. Is. 3. P 487—497.

Chapman H. D., Wilson R. A. 1973. The propulsion of the cercaria of *Himasthla secunda* and *Cryptocotyle lingua* / H. D. Chapman, R. A. Wilson // Parasitology. — 1973. — Vol. 67. P. 1—15.

Clark R. B. 1964. Dynamics in metazoan evolution / R. B. Clark. — Oxford, Clarendon Press. 1964.

Cox F. E. G. 1971. Parasites of British Amphibians / F. E. G. Cox // Journal of Biological Education. — 1971. — Vol. 5. P. 35—51.

Czubaj A., Niewiadomska K. 1997. The muscular system of the cercaria of *Diplostomum pseudospathaceum* Niew., 1984 (Digenea): A phalloidin-rhodamine fluorescence and TEM study / A. Czubaj, K. Niewiadomska // Acta Parasitol. — 1997. — Vol. 42. P. 199—218.

Dorsey C. H. 2002. Ultrastructure of the *Schistosoma mansoni* cercaria / C. H. Dorsey, C. E. Cousin, F. A. Lewis, M. A. Stirewalt // Micron. — 2002. — Vol. 33. P. 279—323.

Eduardo S. L. 1982. The taxonomy of the family Paramphistomidae Fischoeder, 1901 with special

reference to the morphology of species occurring in ruminants. I. General considerations / S. L. Eduardo // Systematic Parasitology. — 1982. — Vol. 4. Is. 1. P. 7—57.

Erasmus D. A. 1958. Studies on the morphology, biology and development of a strigeid cercaria (*Cercaria X* Baylis 1930) / D. A. Erasmus // Parasitology. — 1958. — Vol. 48. Is. 3—4. P. 312—335.

Fukui T. 1929. Studies on Japanese amphistomatous parasites, with revision of the group / T. Fukui // Japaneese Journal of Zoology, Transactions and Abstracts. — 1929. — Vol. 2. Is. 21. P. 219—351.

Galaktionov K. V., Dobrovolskij A. A. 2003. The biology and evolution of trematodes. An essay on the biology, morphology, life cycles, transmission, and evolution of digenetic trematodes. / K. V. Galaktionov, A. A. Dobrovolskij. — Boston — Dordrecht — London, Kluwer Academic Publishers. 2003. — 592 p.

Galaktionov K. V. 2006. One of the most complex life-cycles among trematodes: a description of *Parvatrema margaritense* (Ching, 1982) n. comb. (Gymnophallidae) possessing parthenogenetic metacercariae / K. V. Galaktionov, S. W. B. Irwin, D. H. Saville // Parasitology. — 2006. — Vol. 132. P. 733—746.

Gschwentner R. 2003. Unique patterns of longitudinal body-wall musculature in the Acoela (Plathelminthes): the ventral musculature of *Convolutriloba longifissura* / R. Gschwentner, J. Mueller, R. Ladurner, R. Rieger, S. Tyler // Zoomorphology. — 2003. — Vol. 122. P. 87—94.

Halton D. W., Maule A. G. 2004. Flatworm nerve–muscle: structural and functional analysis / D. W. Halton. A. G. Maule // Can. .J. Zool. — 2004. — Vol 82. Is. 2. P. 316—333.

Hooge M. 2001. Evolution of Body-Wall Musculature in the Platyhelminthes (Acoelomorpha, Catenulida, Rhabditophora) /M. Hooge // Journal of Morphology. — 2001. — Vol. 249. P. 171—194.

Hooge M., Tyler S. 2001. Two new acoels (Acoela, Platyhelminthes) from central coast of California / M. Hooge, S. Tyler // Zootaxa. — 2001. — Vol. 131. P. 1—14.

Hussey K. L. 1941. Comparative embryological development of the excretory system in digenetic trematodes / K. L. Hussey // Transactions of the American Microscopical Society. — 1941. — Vol. 60. Is. 2. P. 171—210.

Hyman L. H. 1951. The Invertebrates: Vol. 2, Platyhelminthes and Rhynchocoela, the Acoelomate Bilateria / L. H. Hyman. — McGraw-Hill. 1951. — 550 p.

Køie M. 1976. On the morphology and life-history of *Zoogonoides viviparus* (Olsson, 1868) Odhner, 1902 (Trematoda, zoogonidae) / M. Køie // Ophelia. — 1976. — Vol. 15. Is. 1. P. 1—14.

Kotikova E. A. 2002. The nervous and muscular systems in the free-living flatworm *Castrella truncata* (Rhabdocoela): an immunocytochemical and phalloidin fluorescence study / E. A. Kotikova, O. I. Raikova, M. Reuter, M. K. S. Gustafsson // Tissue & Cell. — 2002. — Vol. 34. Is. 5.

P. 365—374.

Kruidenier F. J. 1951. The formation and function of mucoids in virgulate cercariae, including a study of the virgula organ / F. J. Kruidenier // American Midland Naturalist. — 1951. — Vol. 46. Is. 3. P. 660—683.

Krupa P. L. 1967. Ultrastructure of the redia of *Cryptocotyle lingua* / P. L. Krupa, A. K. Bal, G. H. Cousineau // J. Parasitol. — 1967. — Vol. 53. Is. 4. P. 725—734.

Kumar D. 2003. Observations on the musculature and isolated muscle fibres of the liver fluke, *Fasciola hepatica* / D. Kumar, J. G. McGeown, O. Reynoso-Ducoing, J. R. Ambrosio, I. Fairweather // Parasitology. — 2003. — Vol. 127.P. 457—473.

Kuntz R. E. 1950. Embryonic development of the excretory system in fork-tailed cercariae of the schistosomes and in a blunt-tailed brachylaemid cercaria / R. E. Kuntz // Transactions of the American Microscopical Society. — 1950. — Vol. 69. Is. 1. P. 1—20.

Lumsden R. D., Foor W. E. 1968. Electron microscopy of schistosome cercarial muscle / R. D. Lumsden, W. E. Foor // J. Parasitol. — 1968. — Vol. 54 Is. 4. P. 780—794.

Mair G. R. 2003. Organization of the Musculature of Schistosome Cercariae / G. R. Mair, A. G. Maule, B. Fried, T. A. Day, D. W. Halton // J. Parasitol. — 2003. — Vol. 89. Is. 3. P. 623—625.

Mair G. R. 1998. Gross anatomy of the muscle system s of *Fasciola hepatica* as visualized by phalloidin-fluorescence and confocal microscopy / G. R. Mair, A. G. Maule, C. Shaw, C. F. Johnston, D. W. Halton // Parasitology. — 1998. — Vol. 117. Is. 75—82.

Mair G. R. 2000 A confocal microscopical study of the musculature of adult *Schistosoma mansoni* / G. R. Mair, A. G. Maule, T. A. Day, D. W. Halton // Parasitology. — 2000. — Vol. 121. Is. 2. P. 163—170.

Matthews R. A. 1973. The life-cycle of *Prosorhynchus crucibulum* (Rudolphi, 1819) Odhner, 1905, and a comparison of its cercaria with that of *Prosorhynchus squamatus* Odhner, 1905 / R. A. Matthews // Parasitology. — 1973. — Vol. 66. P. 133—164.

McKinnon B. M. 1982. The structure and possible function of the ventral papillae of *Notocotylus triserialis* Diesing, 1839 / B. M. McKinnon // Parasitology. — 1982. — Vol. 84. Is. 2 P. 313—332.

McMichael-Phillips D. F. 1994. Ultrastructure of the digestive system of the cercaria of *Sanguinicola inermis* Piehn, 1905 (Digenea: Sanguinicolidae) / D. F. McMichael-Phillips, J. W. Lewis, M. C. Thorndyke // Systematic Parasitology. — 1994. — Vol 29. P. 1—12.

Näsmark K. E. 1937. A revision of the trematode family Paramphistomatidae / K. E. Näsmark // Zool Bidrag fran Uppsala. — 1937. — Vol. 16. P. 301—565.

Nuttman C. J. 1974. The fine structure and organization of the tail musculature of the cercaria of *Schistosoma mansoni* / C. J. Nuttman // Parasitology. — 1974. — Vol. 68. Is. 2 P. 1147—1154.

Olivier L. 1940. Life history studies on two strigeid trematodes of the Douglas Lake region of

Michigan / L. Olivier // J. Parasitol. — 1940. — Vol. 26. Is. 6. P. 447—477.

Orii H. 2002. Anatomy of the planarian *Dugesia japonica* I. The muscular system revealed by antisera against myosin heavy chains / H. Orii, H. Ito, K. Watanabe // Zoological science. — 2002. — Vol. 19. P. 1123—1131.

Oshmarin P. G. 1958. On the diferentiation of the body of trematodes into motor and genital parts and on the phylogenetical age of this property / P. G. Oshmarin // Acta Veterenaria. — 1958. — Vol. 8. P. 257—263. — цит. по Ошмарин П. Г., Егорова М. Н. 1978. Эколого-морфологические типы трематод / П. Г. Ошмарин, М. Н. Егорова // Экология гельминтов (выпуск 2). — Ярославль. 1978. — С. 52—71.

Pan S. C.-T. 1980. The fine structure of the miracidium of *Schistosoma mansoni* / S. C.-T. Pan // J. Invert. Pathol. — 1980. — Vol. 36. Is. 3. P. 307—372.

Pearson J. 1956. Studies on the life cycles and morphology of the larval stages of *Alaria arisaemoides* Augustine and Uribe, 1927 and *Alaria canis* La Rue and Fallis, 1936 (Trematoda: Diplostomidae) / J. Pearson // Can. J. Zool. —1956. — Vol. 34. Is. 4. P. 295—387.

Pearson J. C. 1961. Observations on the morphology and life cycle of *Neodiplostomum intermedium* (Trematoda: Diplostomatidae) / J. C. Pearson // Parasitology. — 1961. — Vol. 51. P. 133—172.

Pearson J. C. 1992. On the position of the digenean family Heronimidae: an inquiry into a cladistic classification of the Digenea / J. C. Pearson // Systematic Parasitology. — 1992. — Vol. 21. P. 81—166.

Pinheiro J. 2004. Morphology of the rediae of *Echinostoma paraensei* (Trematoda: Echinostomatidae) from its intermediate host *Lymnaea columella* (Mollusca, Gastropoda) / J. Pinheiro, A. Maldonado Junior, M. Attias, R. M. Lanfredi // Parasitol. Res. — 2004. — Vol. 93. P. 171—177.

Pinheiro J. 2005. Ultrastructure of the Miracidium of *Echinostoma paraensei* Lie and Basch, 1967 (Trematoda, Echinostomatidae) / J. Pinheiro, A. Maldonado Junior, M. Attias, R. M. Lanfredi // Parasitol. Res. — 2005. — Vol. 97. P. 367—372.

Popiel I. 1978. The Ultrastructure of the Daughter Sporocyst of *Cercaria littorinae saxatilis* V Popiel, 1976 (Digenea: Microphallidae) / I. Popiel // Z. Parasitenkd. — 1978. — Vol. 56. P. 167—173.

Powell E. C. 1973. Studies on the excretory “bladder” and caudal ducts of the supposed anepitheliocystid cercariae of *Schistosoma mansoni* / E. C. Powell // Zeitschrift für Parasitenkunde. — 1973. — Vol. 43. Is. 1. P. 43—52.

Prudhoe S. 1985. A monograph on polyclad Turbellaria / S. Prudhoe. — Oxford University Press, Oxford. 1985. — 259 p.

Rees F. G. 1971. Locomotion of the cercaria of *Parorchis acanthus*, Nicoll, and the ultrastructure of the tail / F. G. Rees // Parasitology. — 1971. — Vol. 62 Is. 3. P. 489—503.

Rees G. 1974. The ultrastructure of the body wall and associated structures of the cercaria of *Cryptocotyle lingua* (Creplin) (Digenea: Heterophyidae) from *Littorina littorea* (L.) / G. Rees // Zeitschrift für Parasitenkunde. — 1974. — Vol. 44. Is. 3. P. 239—265.

Rees F. G. 1975. The arrangement and the ultrastructure of the musculature, nerves and epidermis in the tail of the cercaria of *Cryptocotyle lingua* (Creplin) from *Littorina littorea* (L.) / F. G. Rees // Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. — 1975. — Vol. 190. Is. 1099. P. 165—186.

Rieger R. M. 1994. Phalloidin-rhodamine preparations of *Macrostomum hystricinum marinum* (Plathelminthes): morphology and postembryonic development of the musculature / R. M. Rieger, W. Salvenmoser, A. Legniti, S. Tyler // Zoomorphology. — 1994. — Vol. 114. P. 133—147.

Šebelová Š. 2004. The musculature and associated innervation of adult and intramolluscan stages of *Echinostoma caproni* (Trematoda) visualised by confocal microscopy / Š. Šebelová, M. T. Stewart, A. Mousley, B. Fried, N. J. Marks, D. W. Halton // Parasitol. Res. — 2004. — Vol. 93. P. 196—206.

Seitner P. G. 1945. Studies on five new species of xiphidiocercariae of the virgula type / P. G. Seitner // The Journal of Parasitology. — 1945. — Vol. 31. Is. 4. P. 272—281.

Selinheimo A. 1956. Histology of five cercariae (Trematoda: Malacocotylea) / A. Selinheimo // Acta Zoologica Fennica. — 1956. — Vol. 92. P. 1—29.

Sey O. 1983. Reconstruction of the systematics of the family Diplodiscidae Skrjabin, 1949 (Trematoda: Paramphistomata) / O. Sey // Parasitologica Hungarica. — 1983. — Vol. 16 P. 63—89.

Singh K. S. 1958. On the Development of the Excretory System in the Larval Stages of *Gigantocotyle explanatum* (Creplin, 1847) / K. S. Singh // Transactions of the American Microscopical Society. — 1958. — Vol. 77. Is. 2. P. 89—96.

Sommerville C., Iqbal N. A. M. 1991. The process of infection, migration, growth and development of *Sanguinicola inermis* Plehn, 1905 (Digenea: Sanguinicolidae) in carp, *Cyprinus carpio* L. / C. Sommerville, N. A. M. Iqbal // Journal of Fish Diseases. — 1991. — Vol. 14. Is. 2. P. 211—219.

Southgate V. R. 1971. Observations on the fine structure of the cercaria of *Notocotylus attenuatus* and formation of the cyst wall of the metacercaria / V. R. Southgate // Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie. — 1971. — Vol. 120. Is. 3. P. 420—449.

Stewart M. T. 2003a. Neuroactive substances and associated major muscle systems in *Bucephaloides gracilescens* (Trematoda: Digenea) metacercaria and adult / M. T. Stewart, N. J. Marks, D. W. Halton // Parasitol. Res. — 2003. — Vol. 91. P. 12—21.

Stewart M. T. 2003b. Development in vitro of the neuromusculature of two strigeid trematodes, *Apatemon cobitidis proterorhini* and *Cotylurus erraticus* / M. T. Stewart, A. Mousley, B. Koubková, Š. Šebelová, N. J. Marks, D. W. Halton // Int. J. Parasitol. — 2003. — Vol 33. P. 413—424.

Stewart M. T. 2003c. Gross anatomy of the muscle systems and associated innervation of *Apatemon cobitidis proterorhini* metacercaria (Trematoda: Strigeidea), as visualized by confocal microscopy / M. T. Stewart, A. Mousley, B. Koubková, Š. Šebelová, N. J. Marks, D. W. Halton // Parasitology. — 2003. — Vol. 126. Is. 3. P. 273—282.

Stunkard H. W. 1930. The life history of *Cryptocotyle lingua* (Creplin), with notes on the physiology of the metacercariae / H. W. Stunkard // Journal of Morphology. — 1930. — Vol. 50. Is. 1. P. 143—191.

Tolstenkov O. O. 2012a. The neuro-muscular system in fresh-water furcocercaria from Belarus. I Schistosomatidae / O. O. Tolstenkov, L. N. Akimova, G. G. Chrisanfova, N. B. Terenina, M. K. Gustafsson // Parasitology research. — 2012. — Vol. 110. Is. 1. P. 185—193.

Tolstenkov O. O. 2012b. The neuro-muscular system in continuously swimming cercariae from Belarus. I Xiphidiocercariae / O. O. Tolstenkov, L. N. Akimova, N. B. Terenina, M. K. Gustafsson // Parasitology research. — 2012. — Vol. 111. Is. 5. P. 1977—1983.

Tolstenkov O. O. 2012c. The neuromuscular system in continuously swimming cercariae from Belarus. II Echinostomata, Gymnocephala and Amphistomata / O. O. Tolstenkov, L. N. Akimova, N. B. Terenina, M. K. Gustafsson // Parasitology research. — 2012. — Vol. 111. Is. 6. P. 2301—2309.

Tolstenkov O. O. 2012d. The neuromuscular system in freshwater furcocercaria from Belarus. II Diplostomidae, Strigeidae, and Cyathocotylidae / O. O. Tolstenkov, L. N. Akimova, N. B. Terenina, M. K. Gustafsson // Parasitology research. — 2012. — Vol. 110. Is. 2. P. 583—592.

Tyler S., Hooge M. 2004. Comparative morphology of the body wall in flatworms (Platyhelminthes) / S. Tyler, M. Hooge // Can. J. Zool. — 2004. — Vol. 82. P. 194—210.

Tyler S., Rieger R. M. 1999. Functional morphology of musculature in the acoelomate worm, Convoluta pulchra (Plathelminthes) / S. Tyler, R. M. Rieger // Zoomorphology. — 1999. — Vol. 119. P. 127—141.

Werding B. 1969. Morphologie, Entwicklung und Ökologie digener Trematoden-Larven der Strandschnecke *Littorina littorea* / B. Werding // Marine biology. — 1969. — Vol. 3. P. 306—333.

Westblad E. 1949. On *Meara stichopi* (Bock) Westblad, a new representative of Turbellaria Archoophora / E. Westblad // Ark. Zool. — 1949. — Vol. 1. P. 43—57. — цит. по Orii H. 2002. Anatomy of the planarian *Dugesia japonica* I. The muscular system revealed by antisera against myosin heavy chains / H. Orii, H. Ito, K. Watanabe // Zoological science. — 2002. — Vol. 19. P. 1123—1131.

Wilson R. A. 1969. Fine structure and organisation of the musculature in the miracidium of *Fasciola hepatica* / R. A. Wilson // J. Parasitol. — 1969. — Vol. 55. Is. 6. P. 1153—1161.

Приложения

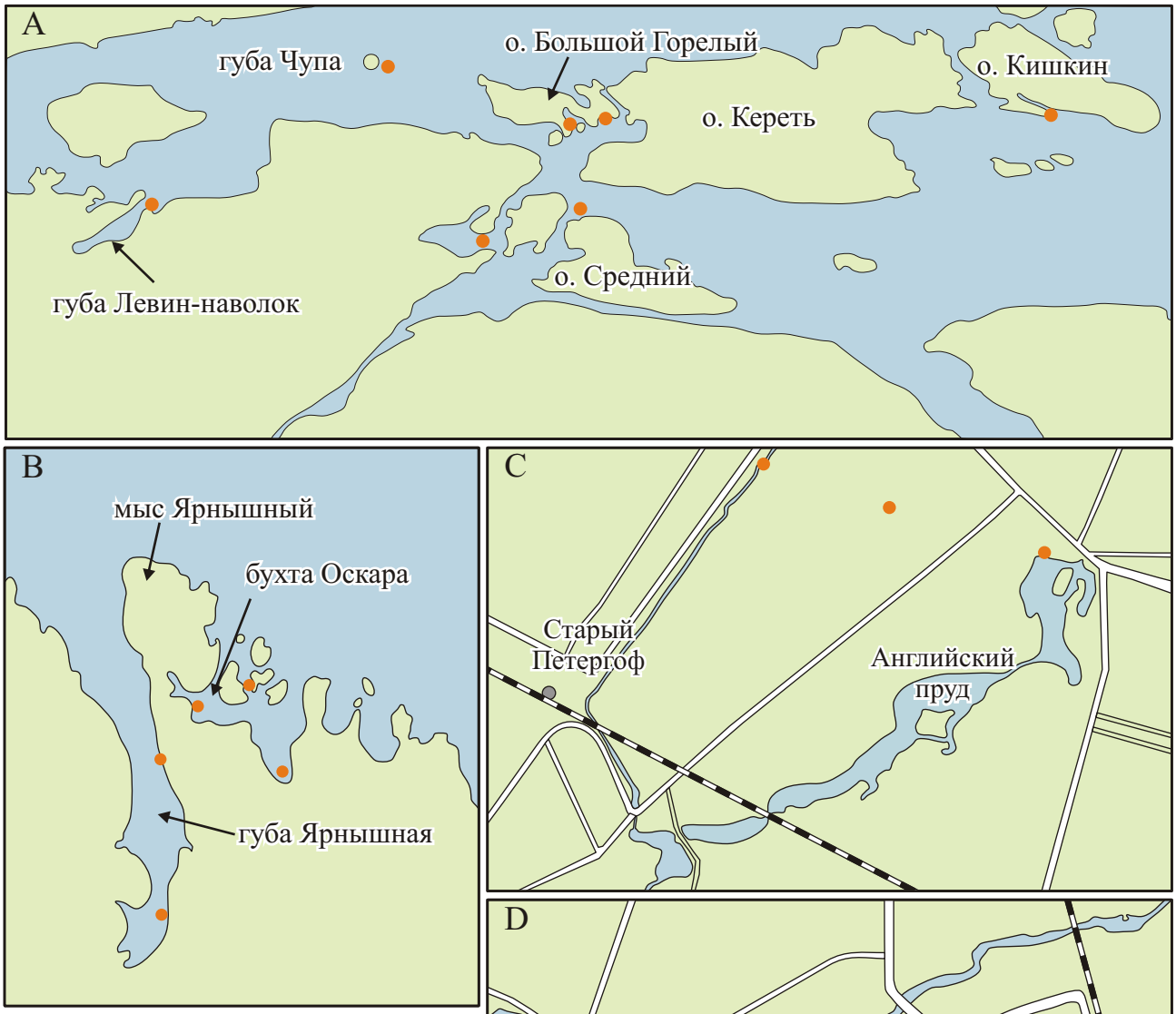


Рис. 1. Карты-схемы районов сбора материала.

A. Белое море, Кандалакшский залив, губа Чупа, Керетский архипелаг.

B. Баренцево море, Восточный Мурман, п. Дальние Зеленцы.

C. Ленинградская область, п. Старый Петергоф.

D. Ленинградская область, п. Вырица.

Оранжевыми точками отмечены точки сборов материала.

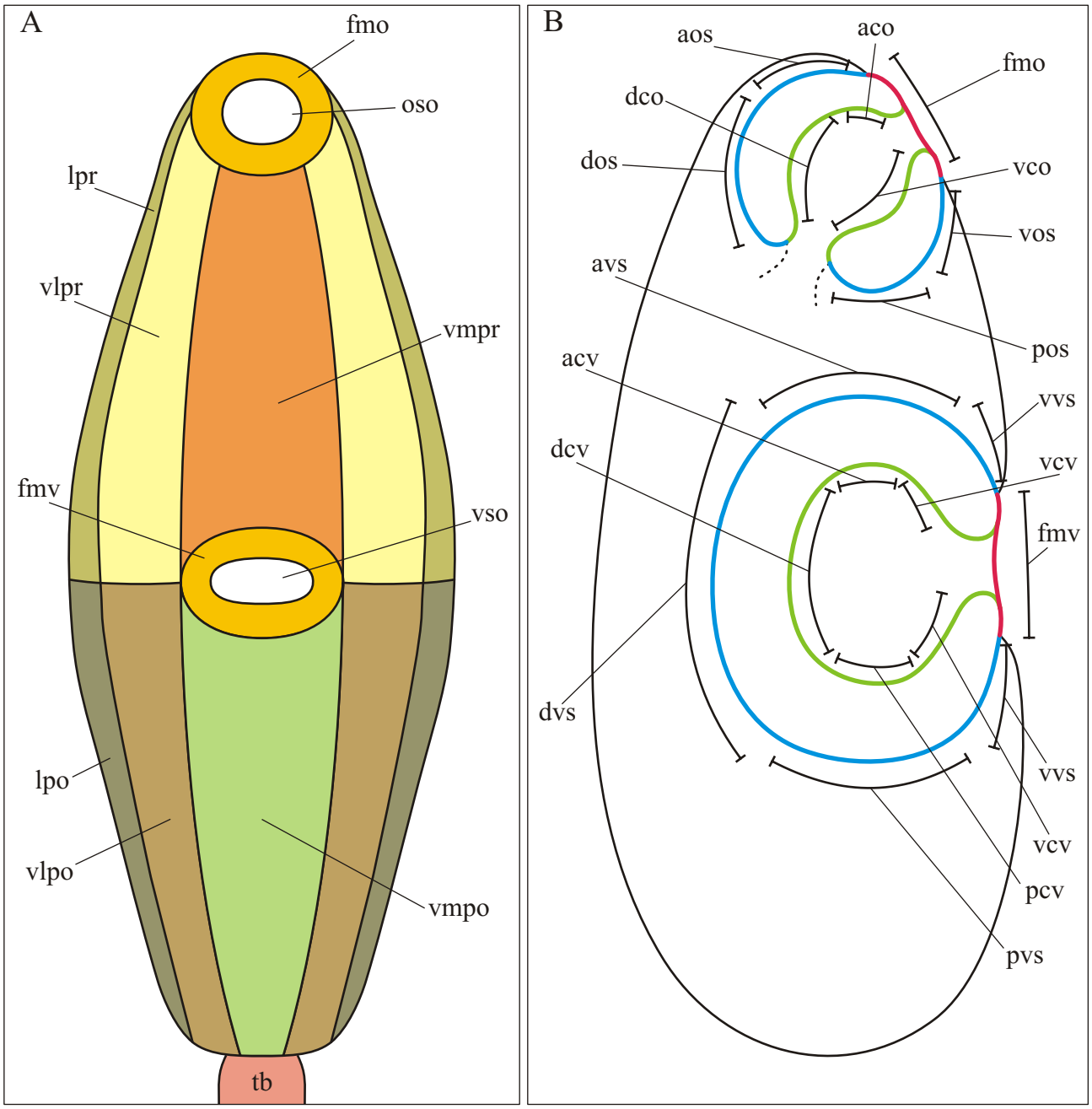

A
fmo
oso
lpr
vlpr
vmpr
fmv
vso
lpo
vlpo
vmpo
tb
B
aos
aco
fmo
dco
dos
vco
vos
avs
pos
acv
vvs
dcv
vcv
fmv
dvs
vvs
vcv
pcv
pvs

Рис. 2. Регионализация туловища особей гермафродитного поколения.
A. Схема регионализации вентральной поверхности особи гермафродитного поколения.
B. Схема регионализации поверхностей присосок на мидсагиттальном срезе. Зелёным обозначена поверхность полости присосок (=внутренняя поверхность); синим обозначена погружённая в паренхиму часть наружной поверхности (=купола) присосок; красным обозначен свободный край наружной поверхности (=купола) присосок.

aco — передний участок поверхности полости ротовой присоски; acv — передний участок поверхности полости брюшной присоски; aos — передний участок поверхности купола ротовой присоски; avs — передний участок поверхности купола брюшной присоски; dco — дорсальный участок поверхности полости ротовой присоски; dcv — дорсальный участок поверхности полости брюшной присоски; dos — дорсальный участок поверхности купола ротовой присоски; dvs — дорсальный участок поверхности купола брюшной присоски; fmo — свободный край ротовой присоски; fmv — свободный край брюшной присоски; lpo — латеральные поверхности постацетабулярного отдела; lpr — латеральные поверхности преацетабулярного отдела; oso — отверстие ротовой присоски; pcv — задний участок поверхности полости брюшной присоски; pos — задний участок поверхности купола ротовой присоски; pvs — задний участок поверхности купола брюшной присоски; tb — основание хвоста; vco — вентральный участок поверхности полости ротовой присоски; vcv — вентральный участок поверхности полости брюшной присоски; vlpo — вентролатеральные поверхности постацетабулярного отдела; vlpr — вентролатеральные поверхности преацетабулярного отдела; vmpo — вентромедианная поверхность постацетабулярного отдела; vmpr — вентромедианная поверхность преацетабулярного отдела; vos — вентральный участок поверхности купола ротовой присоски; vso — отверстие брюшной присоски; vvs — вентральный участок поверхности купола брюшной присоски.

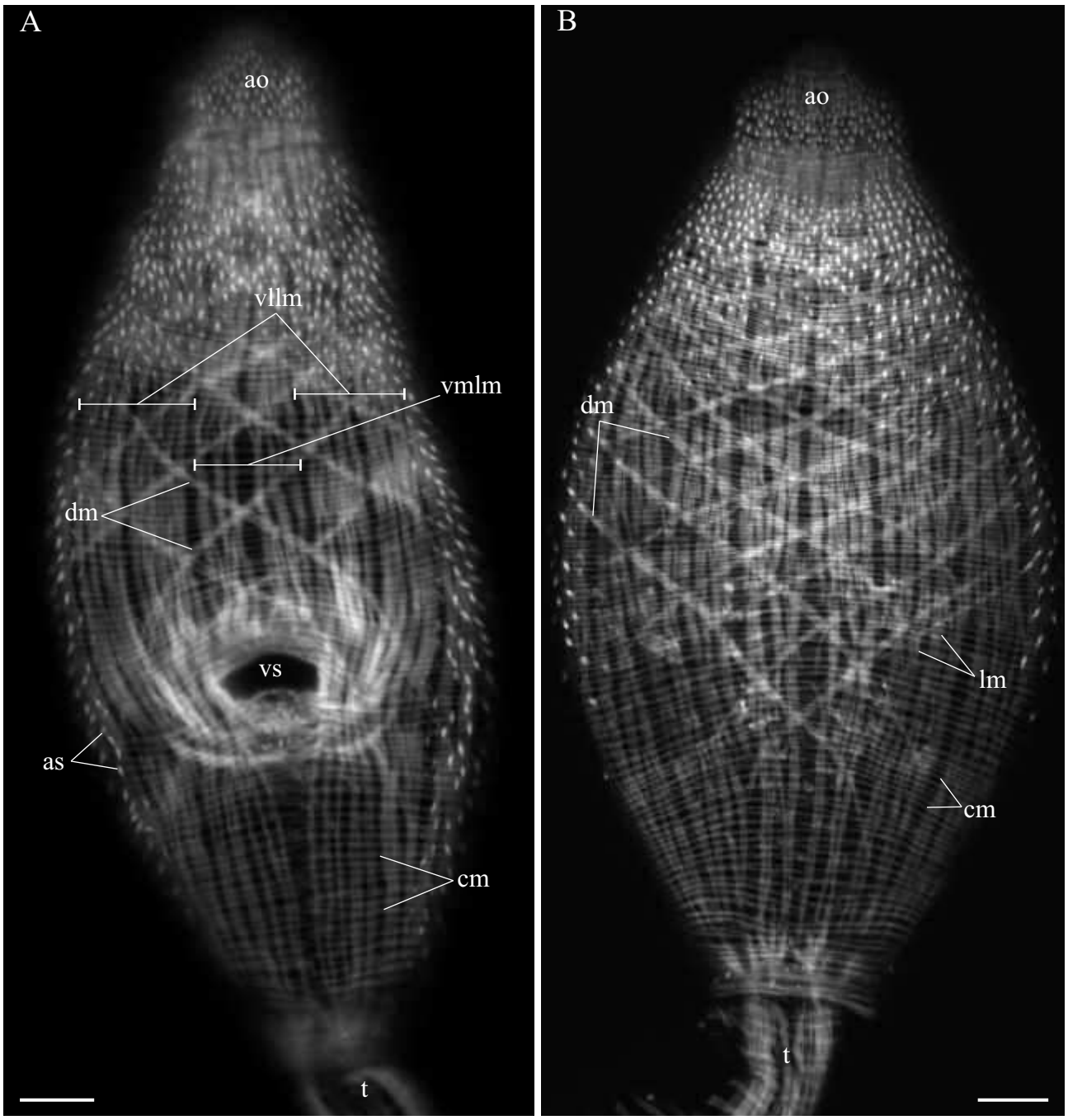


Рис. 1. Кожно-мускульный мешок.
A. Общий вид туловища церкарии с вентральной стороны.
B. Общий вид туловища церкарии с дорсальной стороны.

ao — передний орган; as — актиновые шипики; cm — кольцевые мышечные волокна; dm — диагональные мышечные волокна; lm — продольные мышечные волкна; t — хвост; vllm — вентролатеральные группы продольных мышечных волокон; vmlm — вентромедианная группа продольных мышечных волокон; vs — брюшная присоска.

Здесь и далее на всех рисунках масштабная линейка — μm

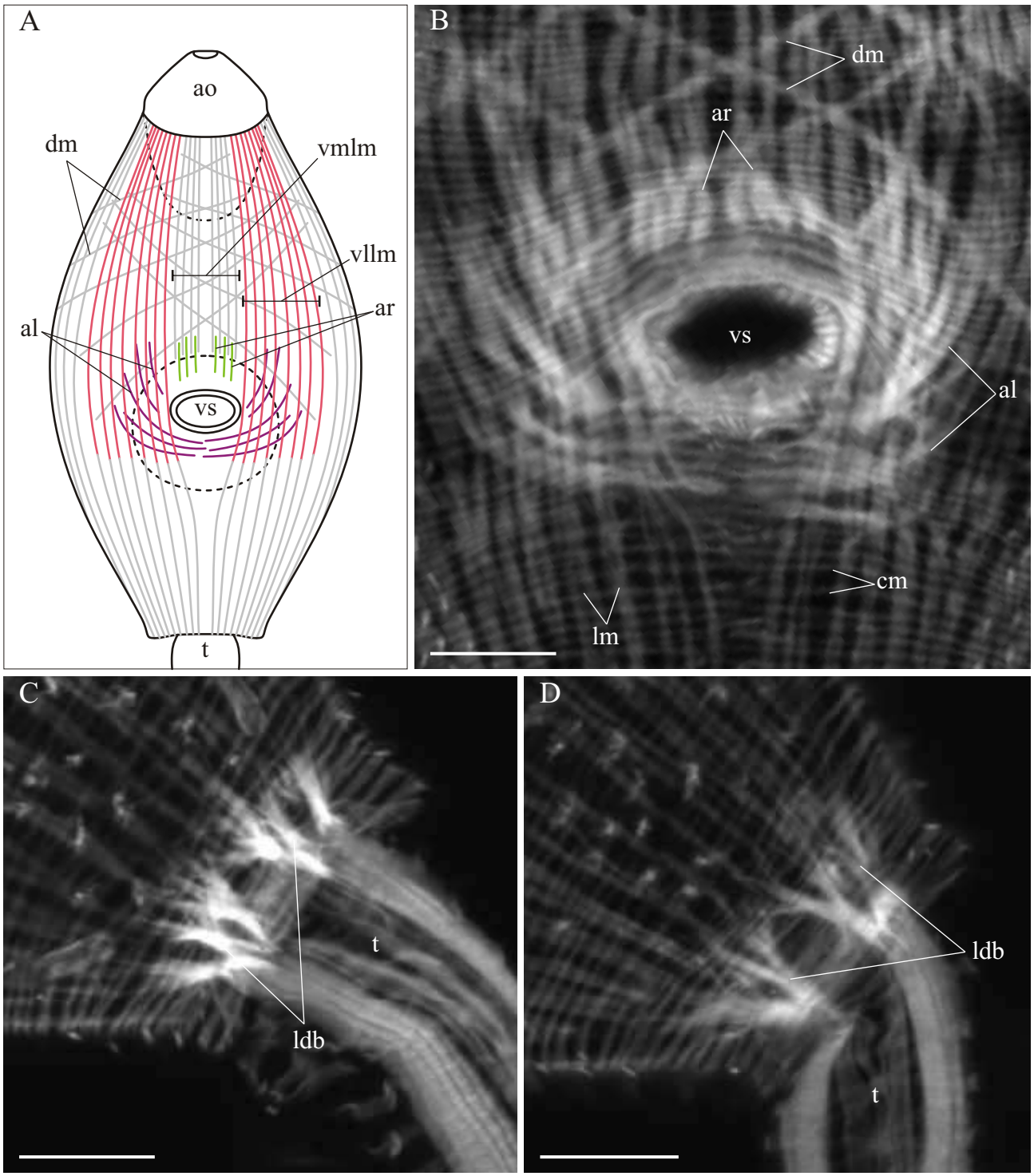

A
ao
dm
vmlm
vllm
ar
al
vs
t
B
dm
ar
vs
al
cm
lm
C
t
ldb
D
ldb
t

Рис. 2. Кожно-мускульный мешок.

A. Схема расположения продольных, диагональных и дополнительных групп мышечных волокон кожно-мускульного мешка на вентральной стороне туловища.

B. Кожно-мускульный мешок вентральной поверхности, в районе брюшной присоски.

C. Основание хвоста, вид с дорсальной стороны.

D. Основание хвоста, вид с вентральной стороны.

ao — передний орган; al — антериолатеральные мышечные волокна; ar — антериорадиальные мышечные волокна; cm — кольцевые мышечные волокна; dm — диагональные мышечные волокна; ldb — плотные пучки продольных мышечных волокон перед основанием хвоста; lm — продольные мышечные волокна; t — хвост; vllm — вентролатеральные группы продольных мышечных волокон; vmlm — вентромедианная группа продольных мышечных волокон; vs — брюшная присоска.

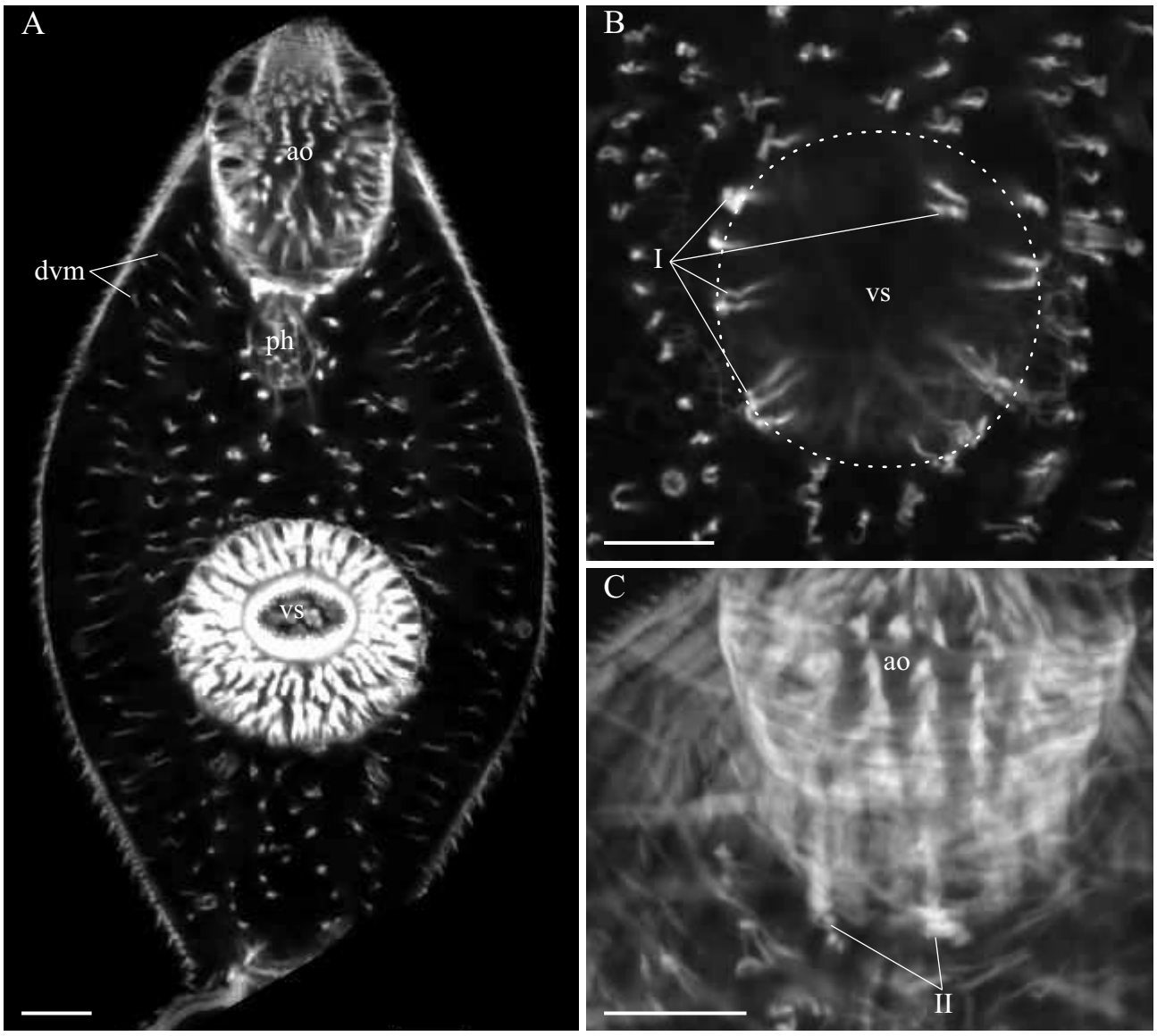


Рис. 3. Паренхимная мускулатура.

A. Фронтальный оптический срез через туловище церкарии.

B. Фронтальный оптический срез, дорсальнее брюшной присоски (пунктиром показана граница проекции брюшной присоски).

C. Сборка из серии фронтальных оптических срезов в районе переднего органа.

ao — передний орган; dvm — дорсо-вентральные мышечные волокна; ph — глотка; vs — брюшная присоска.

Римскими цифрами обозначены группы дополнительных паренхимных мышечных пучков (как в тексте).

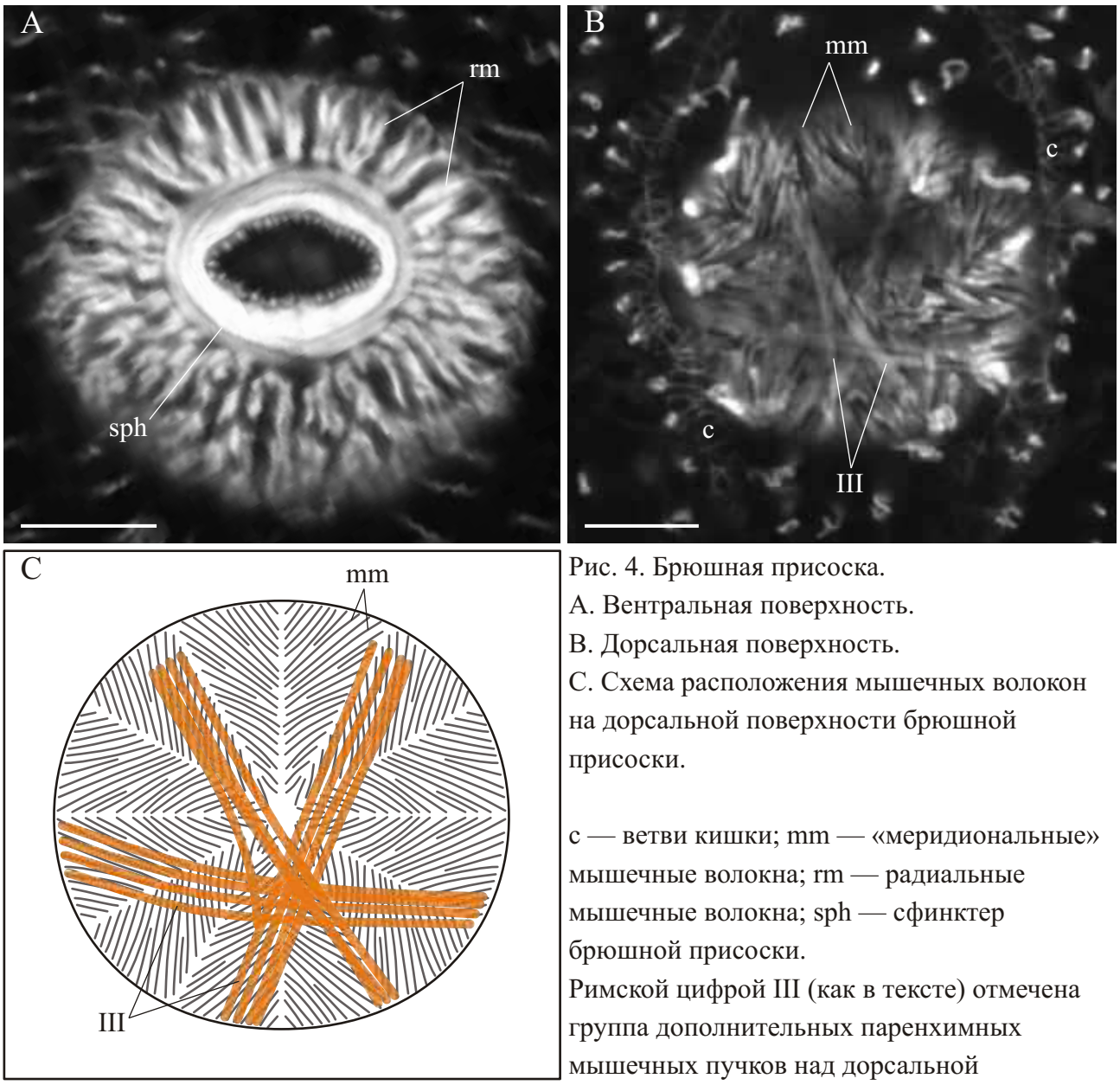


Рис. 4. Брюшная присоска.
A. Вентральная поверхность.
B. Дорсальная поверхность.
C. Схема расположения мышечных волокон на дорсальной поверхности брюшной присоски.

c — ветви кишки; mm — «меридиональные» мышечные волокна; rm — радиальные мышечные волокна; sph — сфинктер брюшной присоски.
Римской цифрой III (как в тексте) отмечена группа дополнительных паренхимных мышечных пучков над дорсальной поверхностью купола брюшной присоски.

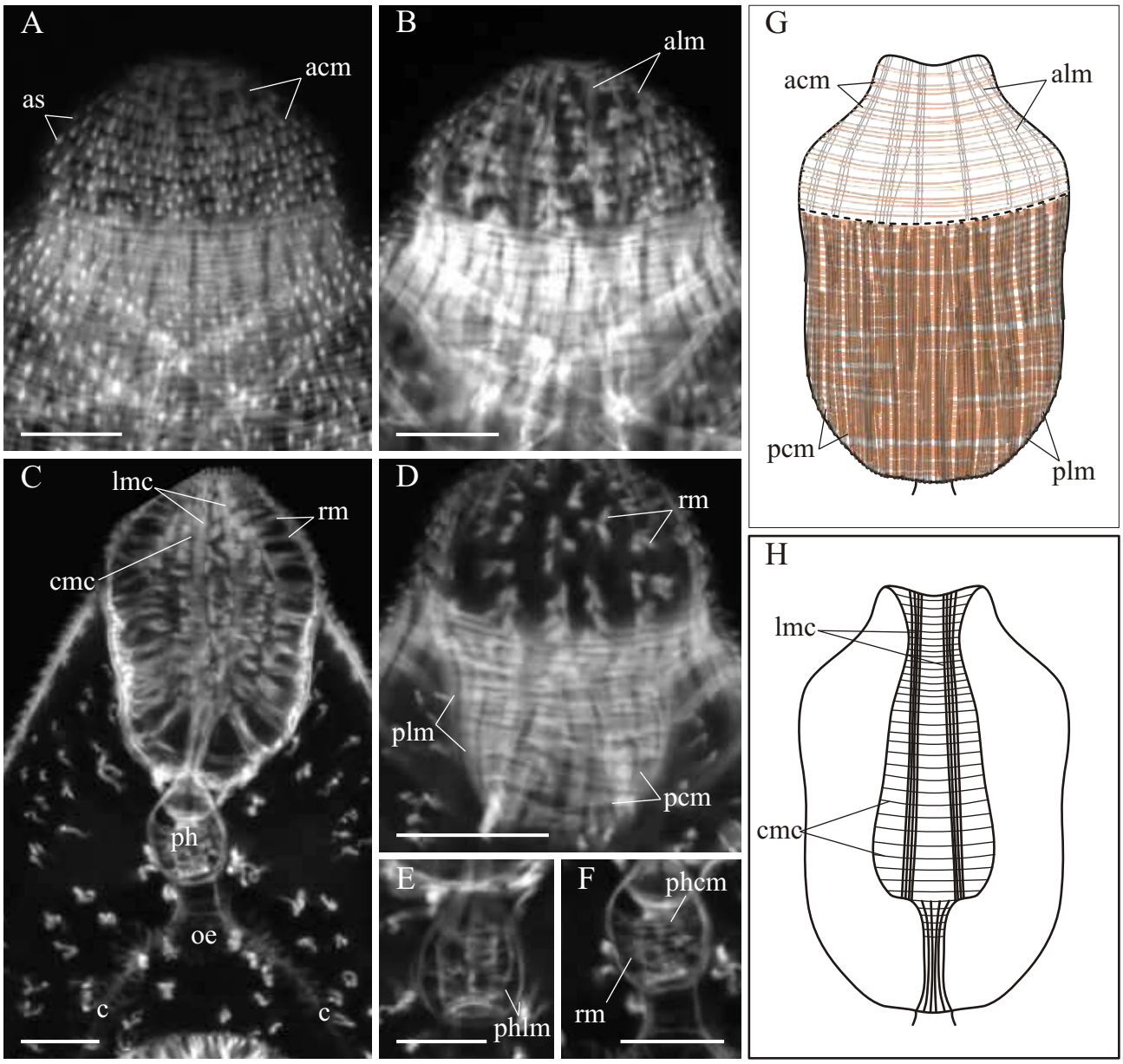

A
as
acm
B
alm
G
acm
alm
pcm
plm
C
lmc
rm
cmc
ph
oe
c
c
D
rm
plm
pcm
H
lmc
cmc
E
phlm
F
phcm
rm

Рис. 5. Передний орган и пищеварительная система.
A. Фронтальный оптический срез через свободный край переднего органа (дорсальная поверхность).
B. То же, следующий оптический срез.
C. Фронтальный оптический срез через переднюю половину туловища.
D. Сборка из серии оптических срезов: наружная стенка задней, погружённой в паренхиму, части переднего органа.
E. Фронтальный оптический срез: наружная поверхность глотки.
F. Фронтальный оптический срез через глотку.
G. Схема расположения мышечных волокон на дорсальном участкеке наружной поверхности переднего органа.
H. Схема расположения мышечных волокон под тегументом дорсальной поверхности полости переднего органа.

acm — кольцевые мышечные волокна свободного края переднего органа; alm — продольные мышечные волокна свободного края переднего органа; as — актиновые шипики; c — ветви кишки; cmc — кольцевые мышечные волокна под тегументом буккальной полости; lmc — продольные мышечные волокна под тегументом буккальной полости; oe — пищевод; pcm — кольцевые мышечные волокна под tunica propria переднего органа; ph — глотка; phcm — кольцевые мышечные волокна глотки; phlm — продольные мышечные волокна глотки; plm — продольные мышечные волокна под tunica propria переднего органа; rm — радиальные мышечные волокна.

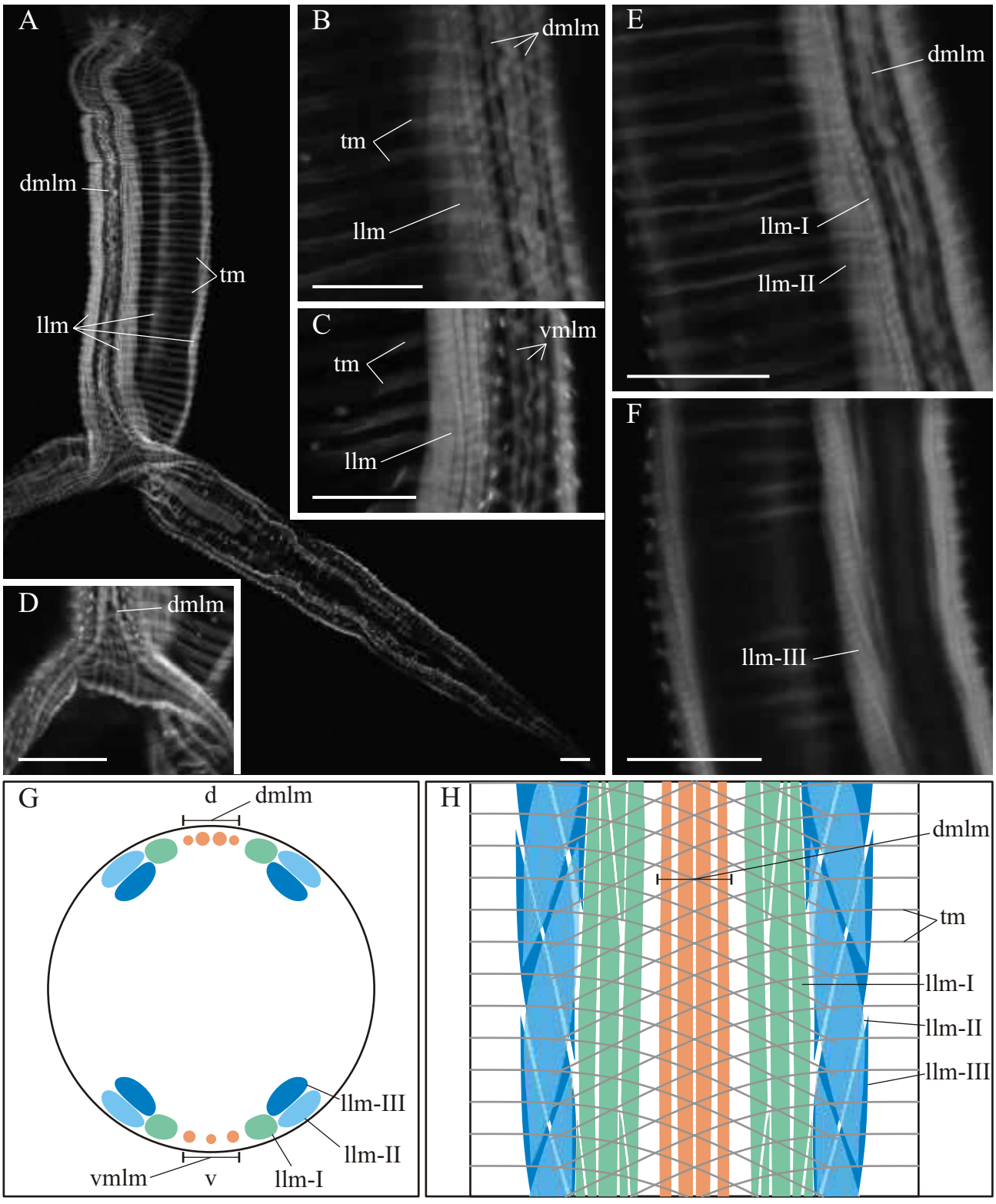

A
dmlm
tm
llm
B
dmlm
tm
llm
C
vmlm
tm
llm
D
dmlm
E
dmlm
llm-I
llm-II
F
llm-III
G
d
dmlm
llm-III
llm-II
vmlm
v
llm-I
H
dmlm
tm
llm-I
llm-II
llm-III

Рис. 6. Хвост.
A. Общий вид на дорсальную поверхность хвоста.
B. Дорсолатеральный вид на фрагмент хвоста.
C. Вентролатеральный вид на фрагмент хвоста.
D. Место бифуркации хвоста.
E. Продольный оптический срез через хвост. Медианный и наружный латеральный пучки мышц в составе латеральной ленты.
F. Продольный оптический срез через хвост. Внутренний латеральный пучок мышц в составе латеральной ленты.
G. Схема расположения продольных мышечных волокон на поперечном срезе через хвост.
H. Схема расположения мышечных волокон хвоста с дорсальной стороны (фронтальная проекция).

d — дорсальная сторона; dmlm — дорсомедианная лента продольных мышечных волокон; llm — латеральные ленты продольных мышечных волокон (римскими цифрами, как в тексте (I, II, III), обозначены отдельные пучки в составе этих лент); tm — поперечные полукольцевые мышечные волокна; v — вентральная сторона; vmlm — вентромедианная лента продольных мышечных волокон.

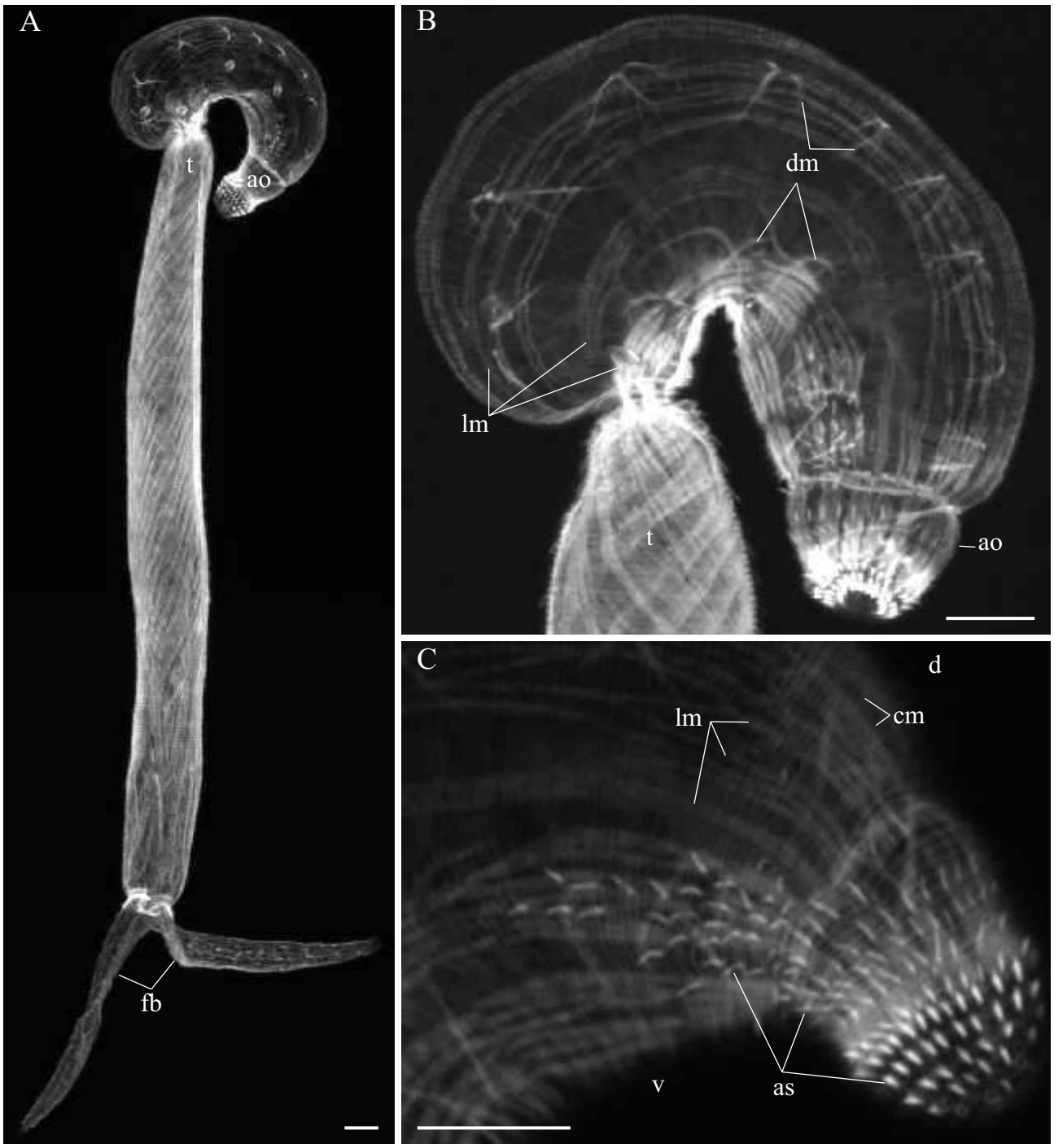


Рис. 1. Кожно-мускульный мешок.

A. Общий вид церкарии сбоку.

B. Туловище церкарии, вид сбоку.

C. Передний конец тела церкарии, вид сбоку.

ao — передний орган; as — актиновые шипики; cm — кольцевые мышечные волокна; d — дорсальная сторона; dm — диагональные мышечные волокна; fb — ветви фурки; lm — продольные мышечные волокна; t — хвост; v — вентральная сторона.

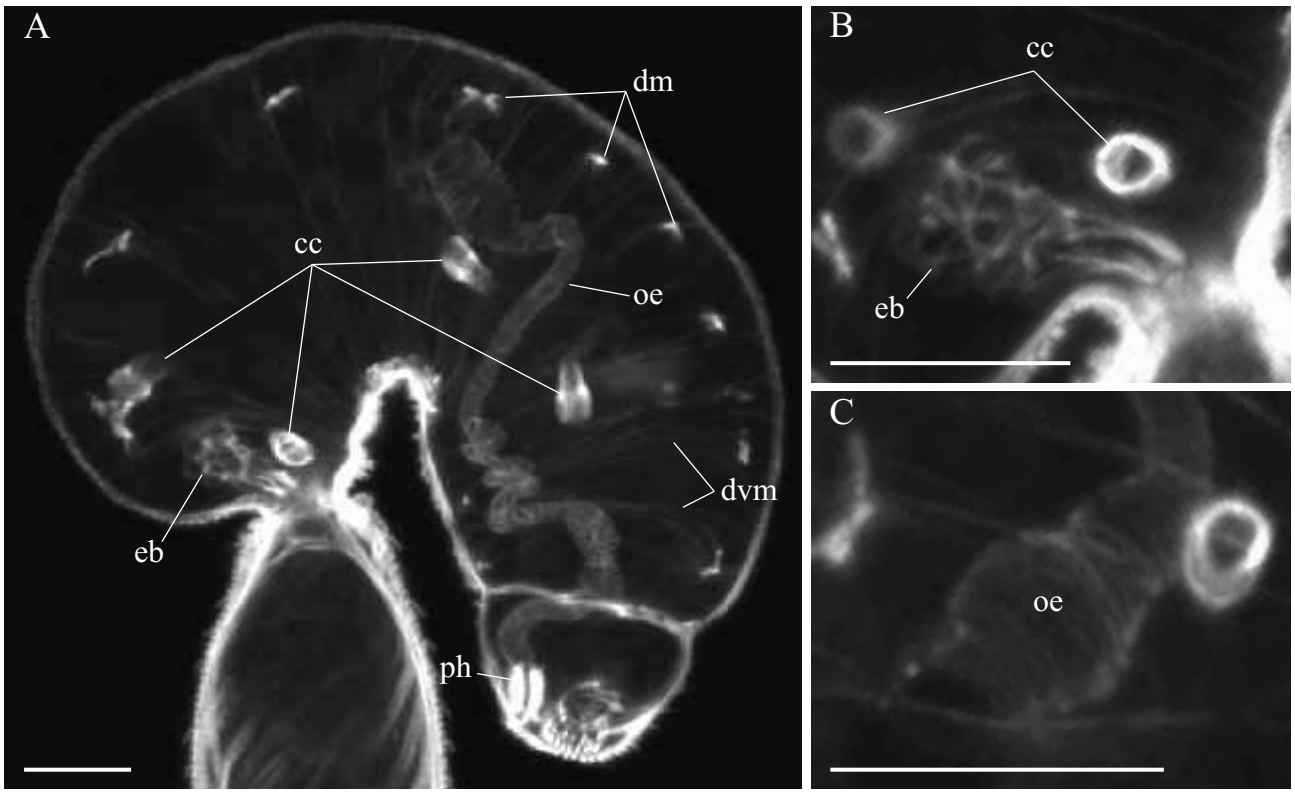


Рис. 2. Дорсо-вентральные мышечные волокна. Пищеварительная система. Мочевой пузырёк.
A. Мидсагиттальный оптический срез через туловище церкарии.
B. Мочевой пузырёк и задняя пара циртоцитов.
C. Задний участок «пищевода».

cc — циртоциты; dm — диагональные мышечные волокна; dvm — дорсо-вентральные мышечные волокна; eb — мочевой пузырёк; lm — продольные мышечные волокна; oe — «пищевод»; ph — «глотка».

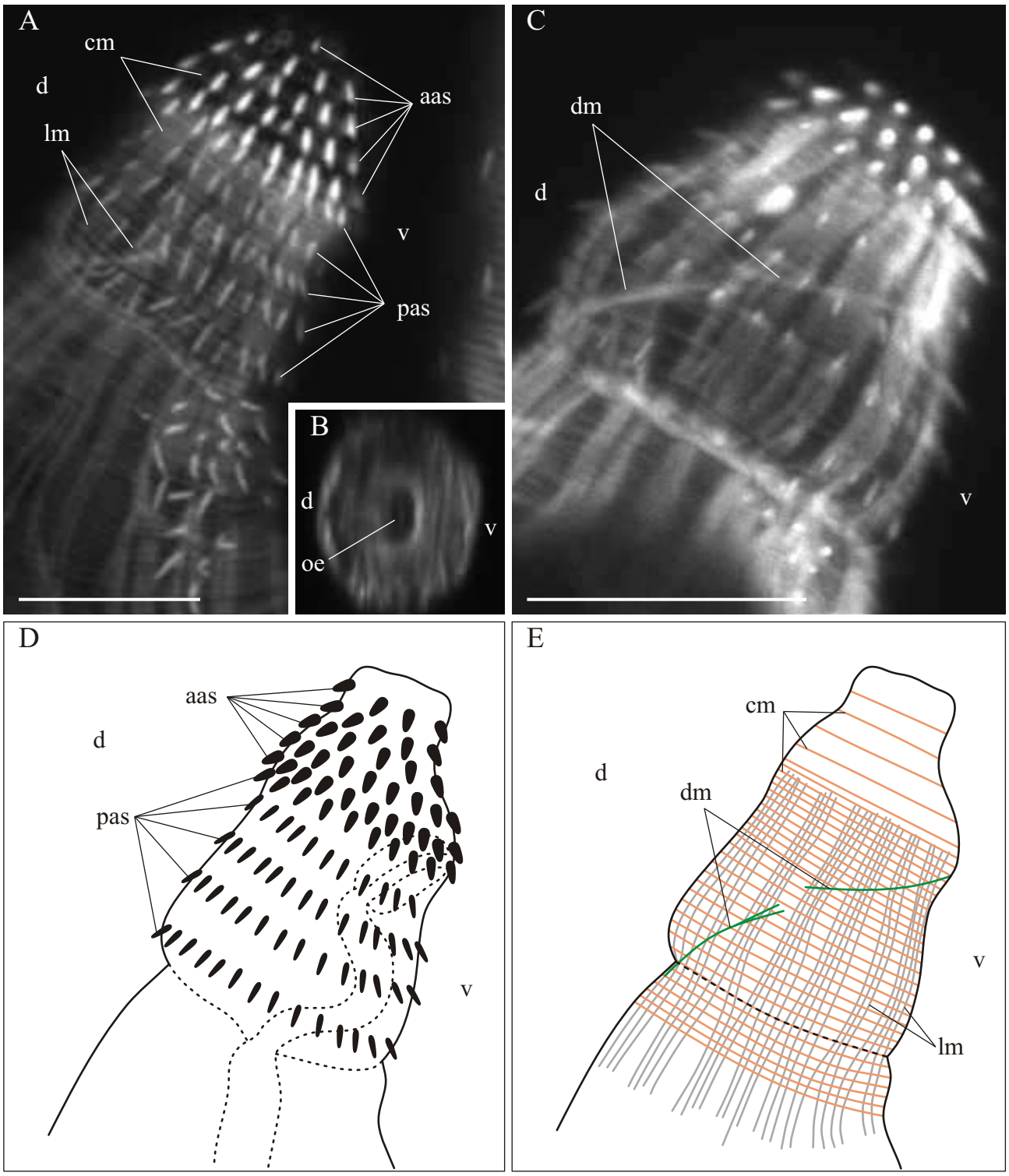

A
cm
d
lm
aas
v
pas
B
d
v
oe
C
dm
d
v
D
aas
d
pas
v
E
cm
d
dm
v
lm

Рис. 3. Передний орган.
A. Вид сбоку на передний конец тела церкарии.
B. Реконструкция поперечного среза через тело церкарии в районе границы между туловищем и передним органом.
C. Боковой участок поверхности переднего органа.
D. Схема расположения актиновых шипиков на поверхности переднего органа (вид сбоку)
E. Схема расположения мышечных волокон под тегументом переднего органа (вид сбоку).

aas — передние ряды толстых актиновых шипиков; cm — кольцевые мышечные волокна; d — дорсальная сторона; dm — диагональные мышечные волокна; lm — продольные мышечные волокна; oe — «пищевод»; pas — задние ряды тонких актиновых шипиков; ph — «глотка»; v — вентральная сторона.

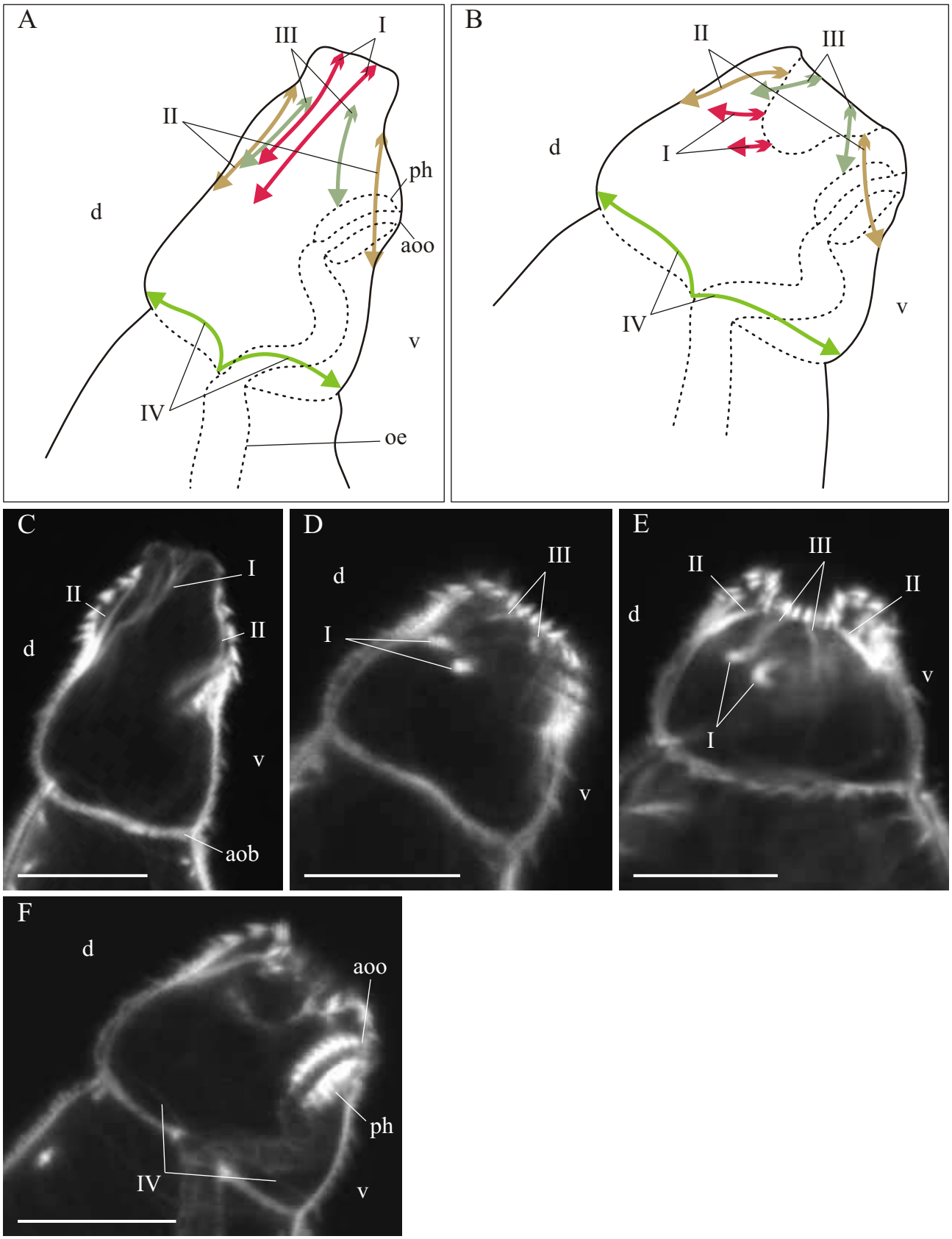

A
III
I
II
ph
d
aoo
v
IV
oe
B
II
III
d
I
IV
v
C
I
II
II
d
v
aob
D
III
d
I
v
E
III
II
II
d
v
I
F
d
aoo
ph
IV
v

Рис. 4. Передний орган.
A. Схема расположения мышечных пучков в толще переднего органа с вывернутым кончиком (вид с боку). Стрелками показаны точки их крепления к базальной пластинке наружной поверхности переднего органа.
B. Схема расположения мышечных пучков в толще переднего органа с ввёрнутым кончиком (вид с боку). Стрелками показаны точки их крепления к базальной пластинке наружной поверхности переднего органа.
C. Парасагиттальный оптический срез через передний орган (кончик вывернут).
D. То же (кончик ввёрнут).
E. То же (кончик ввёрнут).
F. Мидсагиттальный оптический срез через передний орган.

aob — мышечная перегородка между передним органом и туловищем; aoo — отверстие переднего органа; d — дорсальная сторона; oe — «пищевод»; ph — «глотка»; v — вентральная сторона.
Римскими цифрами (как в тексте) отмечены специализированные мышечные пучки в толще переднего органа.

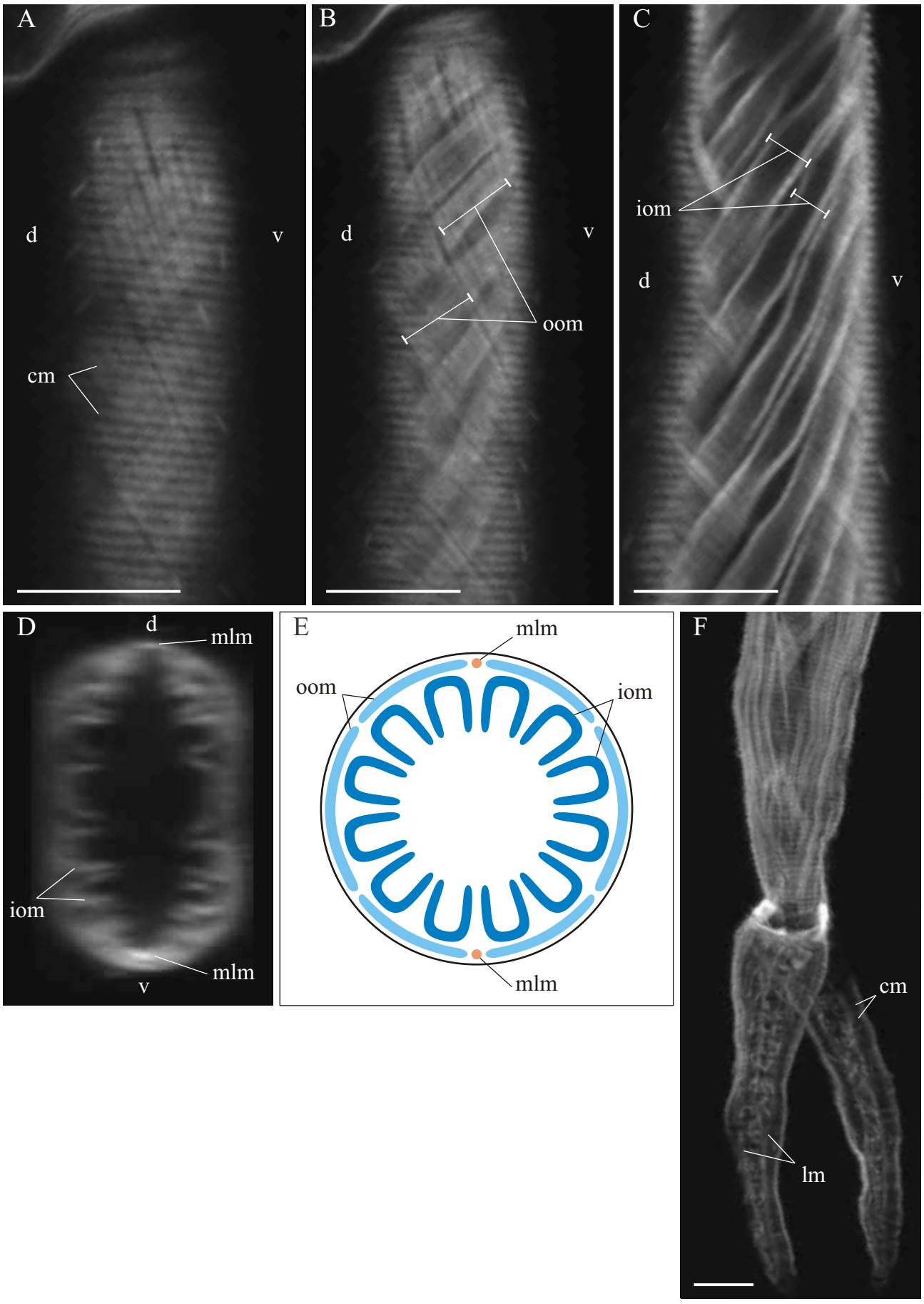

A
d
v
cm
B
d
v
oom
C
iom
d
v
D
d
mlm
iom
v
mlm
E
mlm
oom
iom
mlm
F
cm
lm

Рис. 5. Хвост.
A. Вид на боковую поверхность хвоста. Кольцевые мышечные волокна.
B. Тангентальный оптический срез через боковую стенку хвоста. Наружные латеральные продольные мышечные ленты.
C. Тангентальный оптический срез через боковую стенку хвоста. Внутренние латеральные продольные мышечные ленты.
D. Реконструкция поперечного среза через хвост.
E. Схема расположения продольных мышечных лент на поперечном срезе.
F. Конец стволика хвоста и фурка.

cm — кольцевые мышечные волокна; d — дорсальная сторона; iom — внутренние латеральные продольные мышечные ленты; lm — продольные мышечные волокна; mlm — медианные пучки продольных мышечных волокон; oom — наружные латеральные продольные мышечные ленты; v — вентральная сторона.

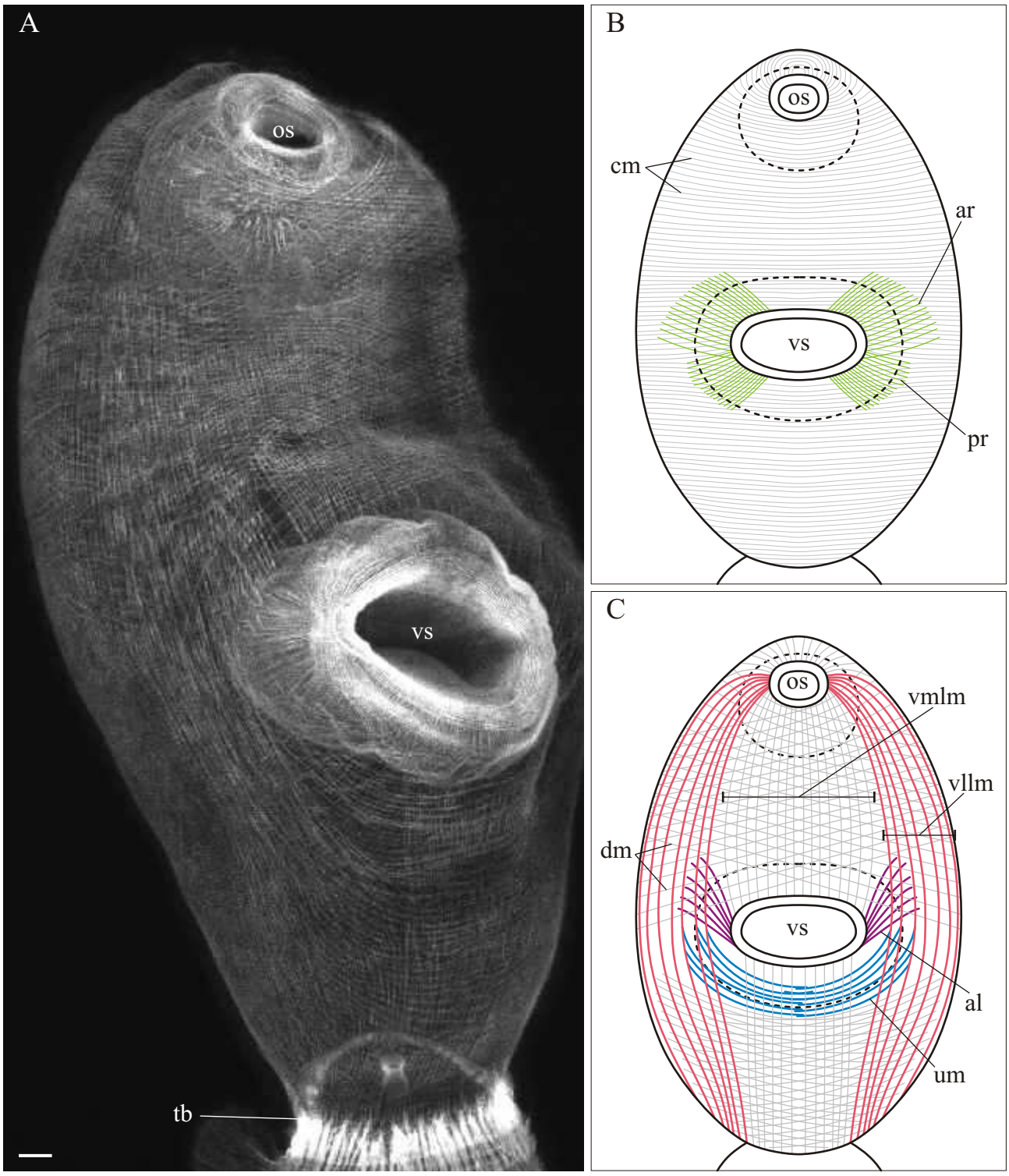

A
os
vs
tb
B
os
cm
ar
vs
pr
C
os
vmlm
vllm
dm
vs
al
um

Рис. 1. Кожно-мускульный мешок.
A. Общий вид туловища церкарии с вентральной стороны.
B. Схема расположения кольцевых, антериорадиальных и постериорадиальных мышечных волокон на вентральной стороне туловища.
C. Схема расположения продольных, диагональных, антериолатеральных мышечных волокон, а также nU-образной мышечной ленты на вентральной стороне туловища.

al — антериолатеральные мышечные волокна; ar — антериорадиальные мышечные волокна; cm — кольцевые мышечные волокна; dm — диагональные мышечные волокна; os — ротовая присоска; pr — постериорадиальные мышечные волокна; tb — основание хвоста; vllm — вентролатеральные группы продольных мышечных волокон; vmlm — вентромедианная группа продольных мышечных волокон; vs — брюшная присоска; um — мышечные волокна nU-образной системы.

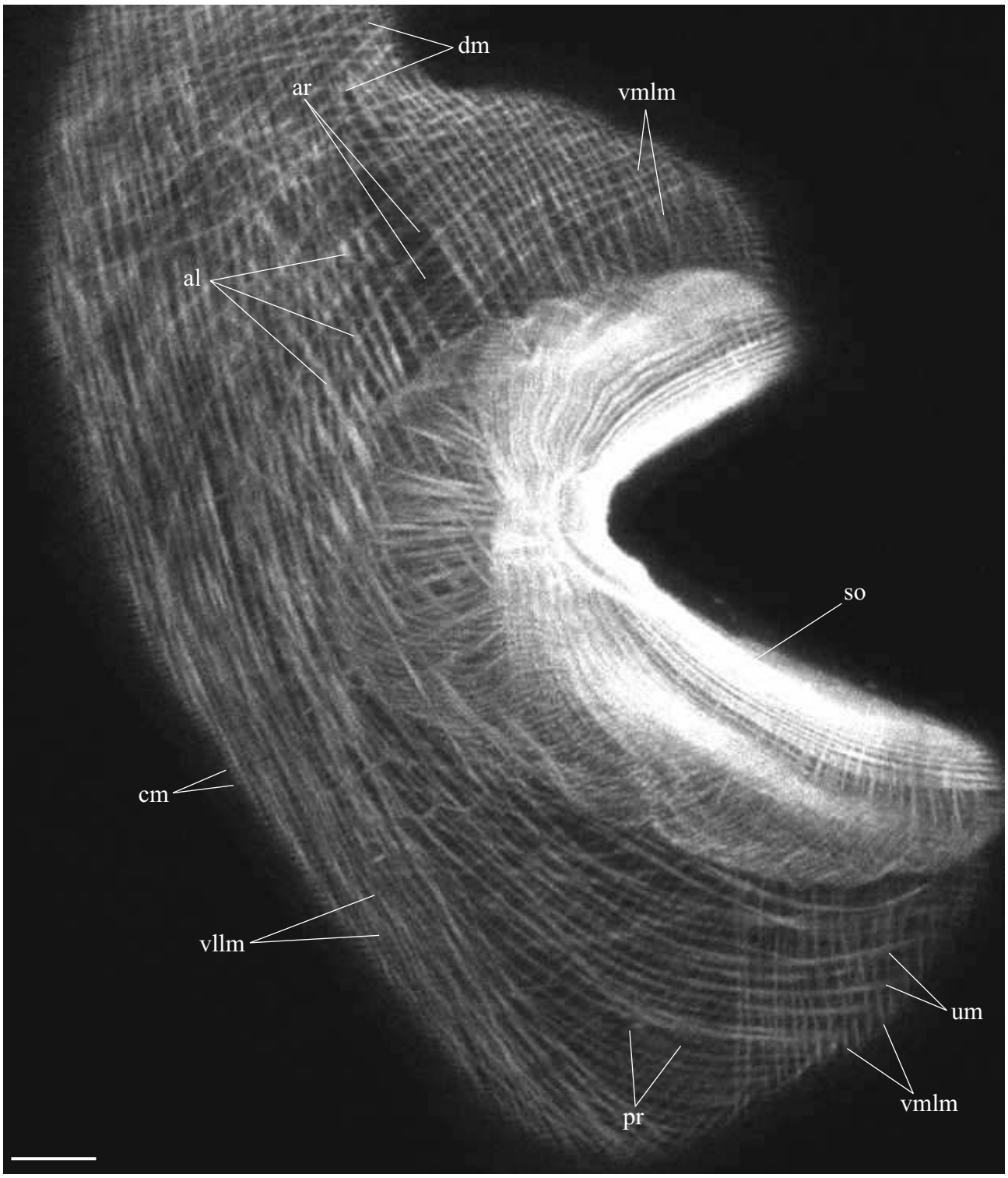


Рис. 2. Сборка из серии продольных оптических срезов через кожно-мускульный мешок сбоку от брюшной присоски.

al — антериолатеральные мышечные волокна; ar — антериорадиальные мышечные волокна; cm — кольцевые мышечные волокна; dm — диагональные мышечные волокна; pr — постериорадиальные мышечные волокна; so — край отверстия брюшной присоски; um — мышечные волокна nU-образной системы; vllm — вентролатеральная группа продольных мышечных волокон; vmlm — вентромедианная группа продольных мышечных волокон.

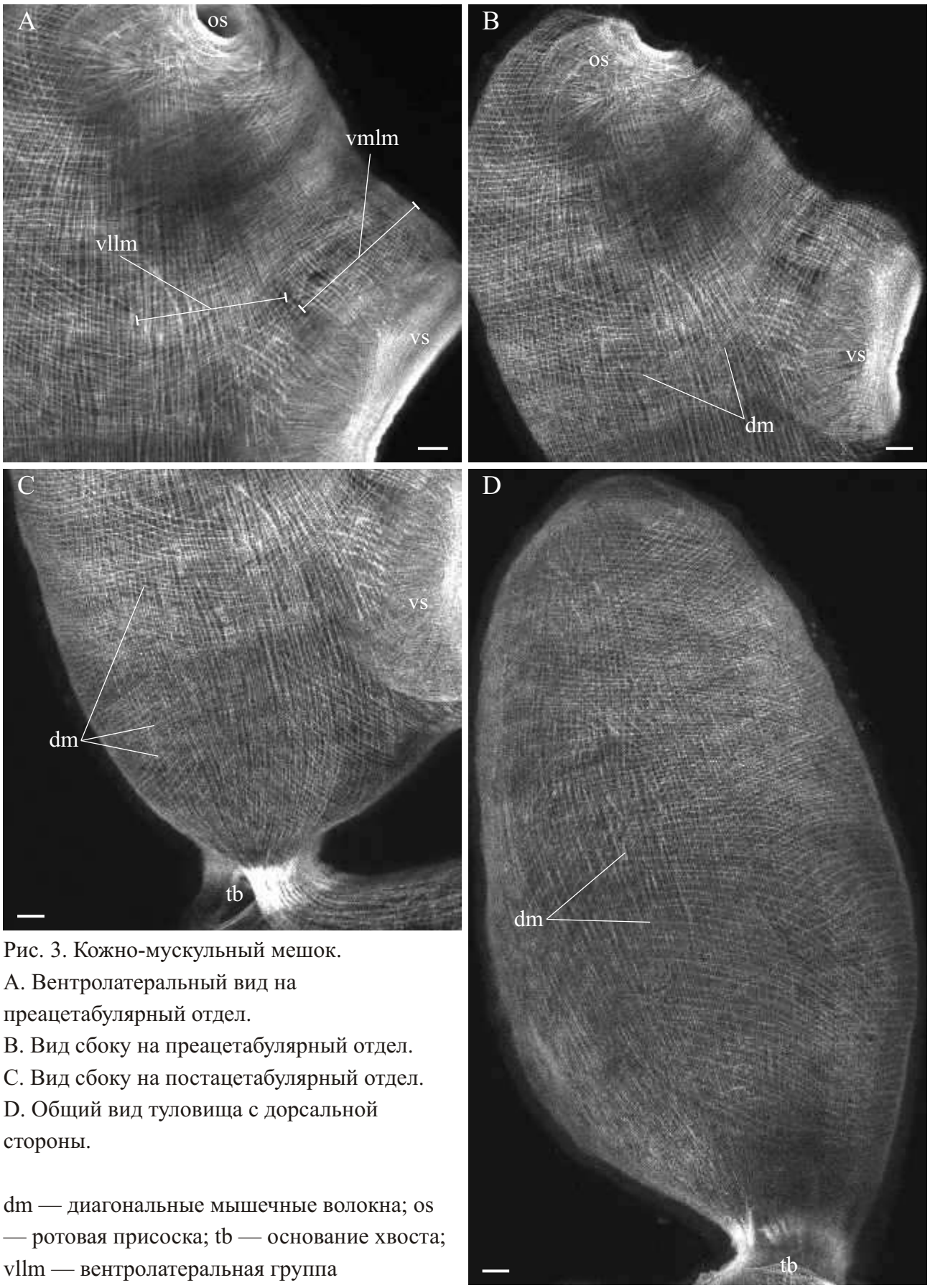
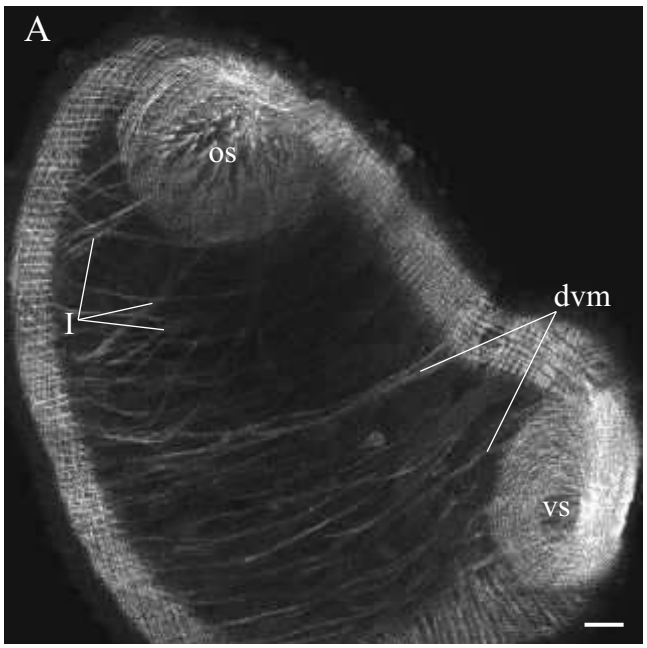
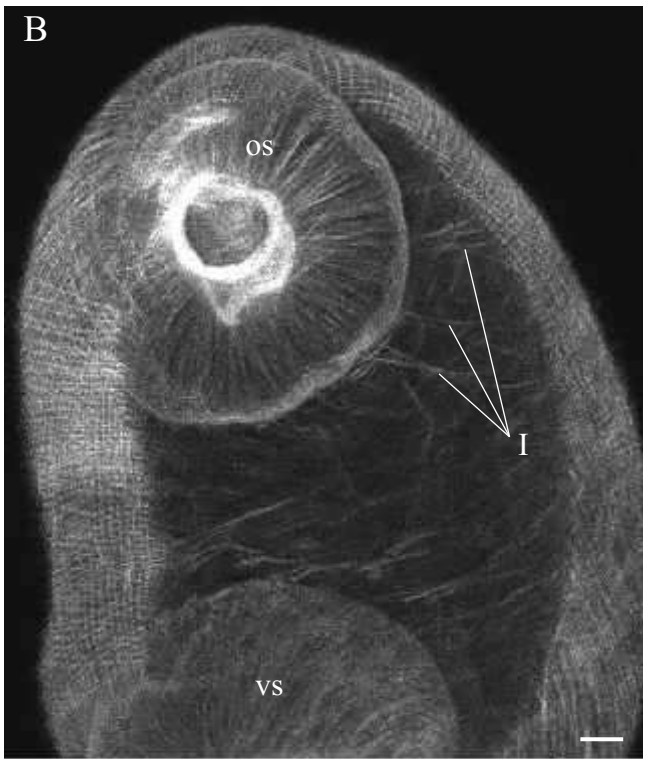
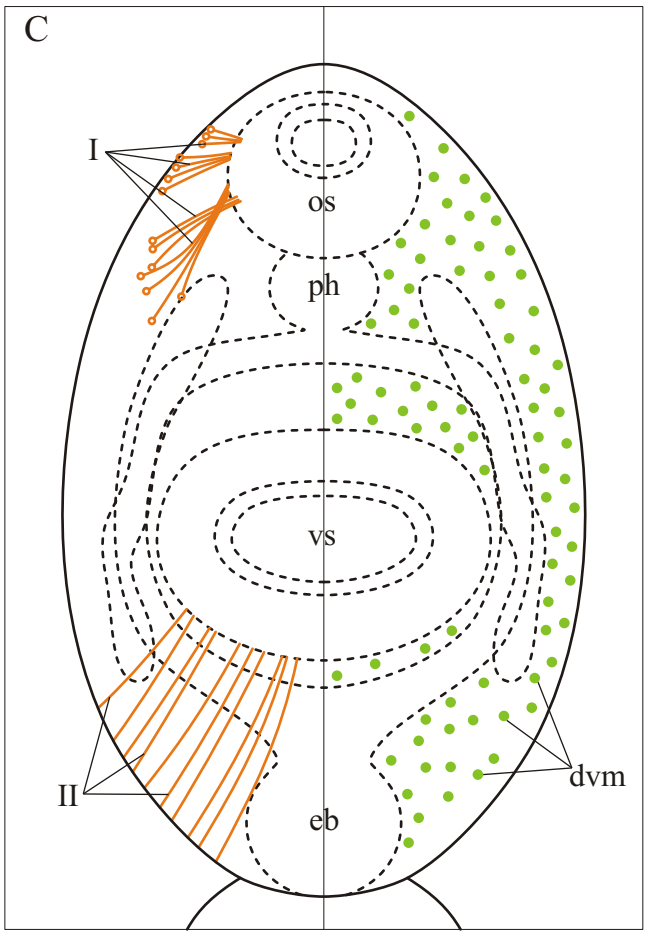


Рис. 3. Кожно-мускульный мешок.
A. Вентролатеральный вид на преацетабулярный отдел.
B. Вид сбоку на преацетабулярный отдел.
C. Вид сбоку на постацетабулярный отдел.
D. Общий вид туловища с дорсальной стороны.

dm — диагональные мышечные волокна; os — ротовая присоска; tb — основание хвоста; vllm — вентролатеральная группа продольных мышечных волокон; vmlm — вентромедианная группа продольных мышечных волокон; vs — брюшная присоска.


A
os
I
dvm
vs


B
os
I
vs


C
I
os
ph
vs
II
dvm
eb

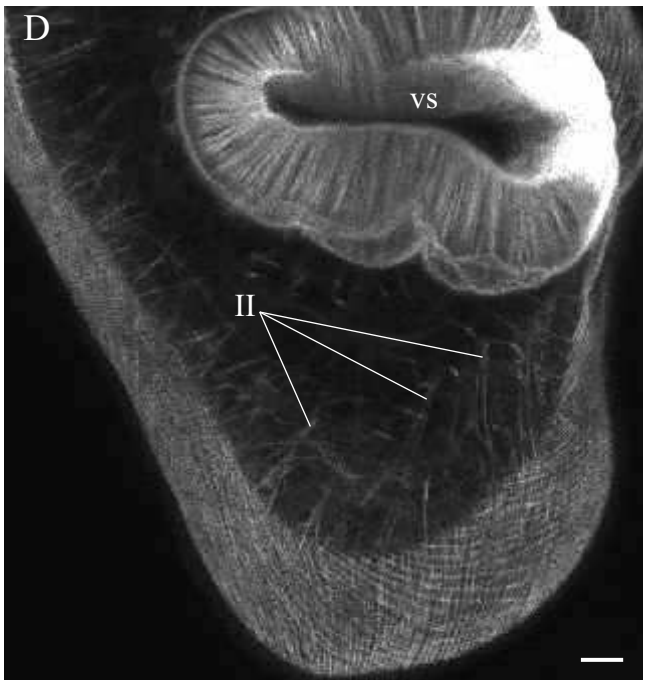

D
vs
II

Рис. 4. Паренхимная мускулатура.
A. Сборка из серии парасагиттальных оптических срезов через преацетабулярный отдел.
B. Сборка из серии косых оптических срезов через преацетабулярный отдел.
C. Схема расположения паренхимных мышечных волокон в туловище церкарии. Справа показаны дорсо-вентральные мышечные волокна; слева — дополнительные паренхимные пучки мышечных волокон (кружки без заливки обозначают места крепления к дорсальной стенке тела; концы без метки крепятся к тем структурам, на фоне которых они находятся).
D. Сборка из серии продольных оптических срезов через постацетабулярный отдел.

dvm — дорсо-вентральные мышечные волокна; eb — мочевой пузырёк; os — ротовая присоска; ph — глотка; tb — основание хвоста; vs — брюшная присоска.
Римскими цифрами отмечены группы дополнительных паренхимных мышечных волокон (как в тексте).

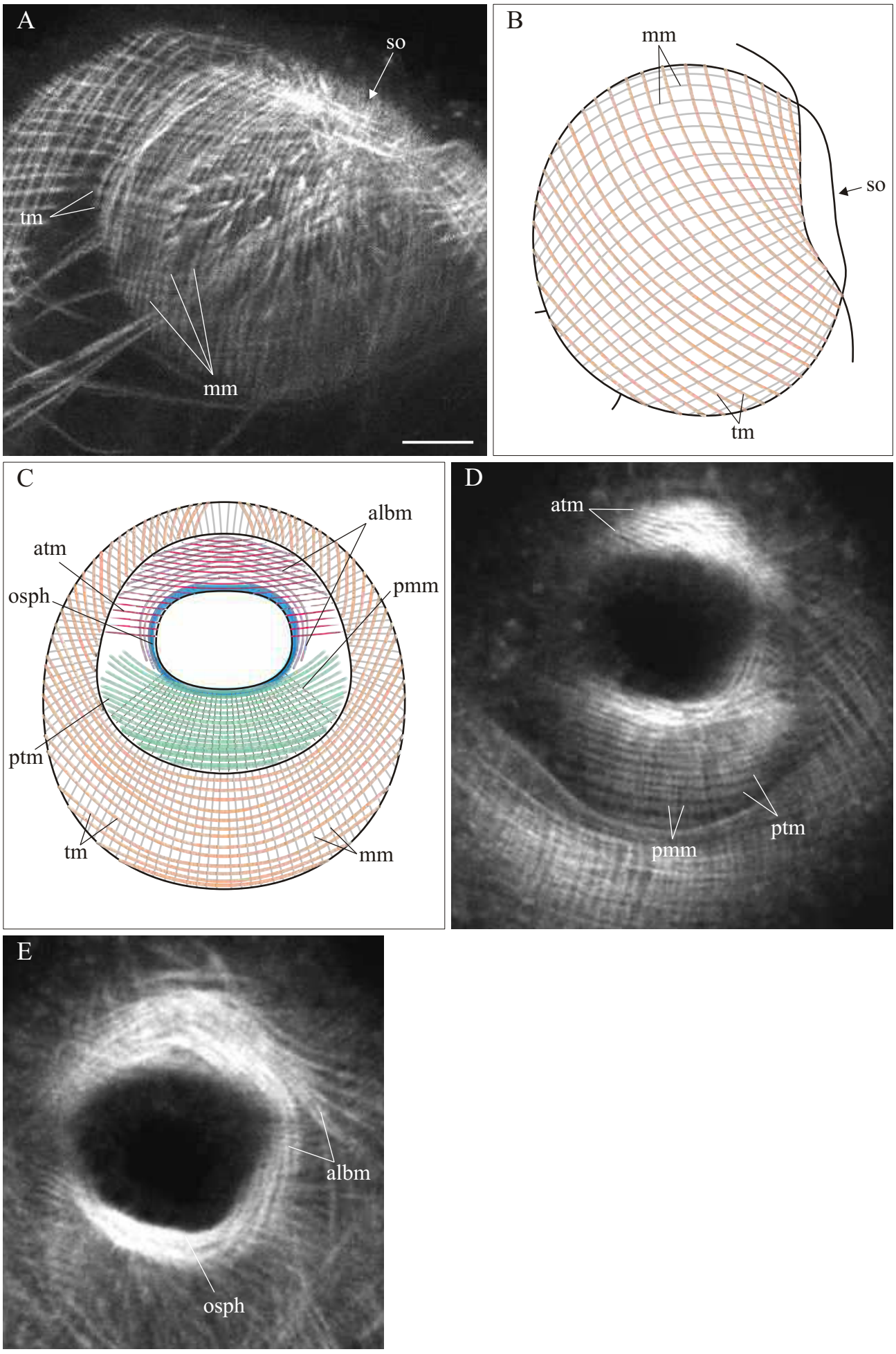

A
so
tm
mm
B
mm
so
tm
C
albm
atm
osph
pmm
ptm
tm
mm
D
atm
pmm
ptm
E
albm
osph

Рис. 5. Ротовая присоска.
A. Вид сбоку на купол ротовой присоски.
B. Схема расположения мышечных волокон на боковой поверхности купола присоски.
C. Схема расположения мышечных волокон на вентральной поверхности купола ротовой присоски.
D. Реконструкция тангентального оптического среза через свободный край присоски: поперечные мышцы.
E. Реконструкция тангентального оптического среза через свободный край присоски: антериолатеральные мышечные дуги.

albm — антериолатеральные мышечные дуги свободного края; atm — передняя поперечная мышечная лента свободного края; mm — меридиональные мышечные волокна погружённой части купола ротовой присоски; osph — сфинктер отверстия ротовой присоски; pmm — задняя группа меридиональных мышечных волокон свободного края; ptm — задняя поперечная мышечная лента свободного края; so — отверстие присоски; tm — поперечные мышечные волокна погружённой части купола ротовой присоски.

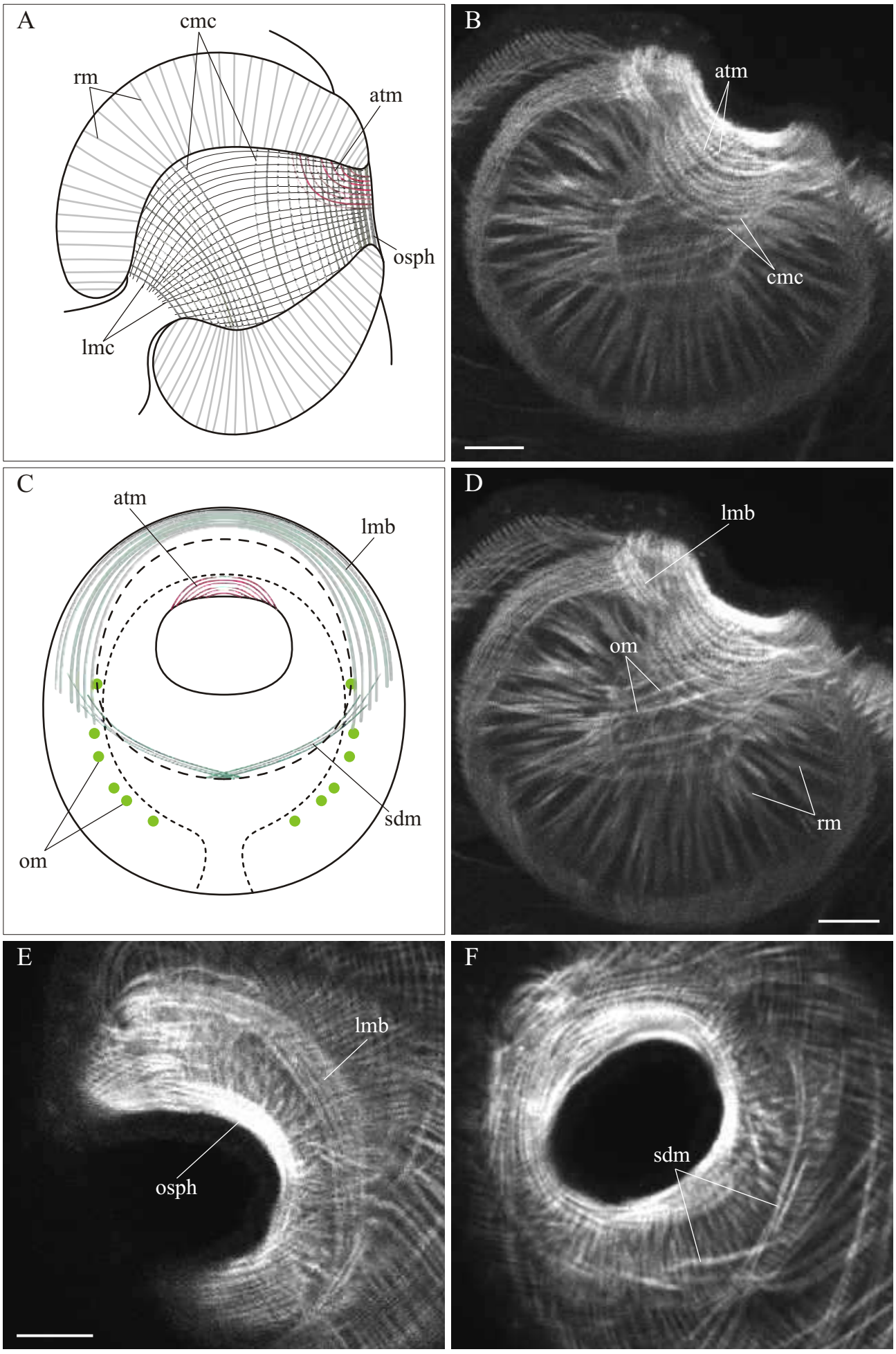

A
cmc
rm
atm
osph
lmc
B
atm
cmc
C
atm
lmb
sdm
om
D
lmb
om
rm
E
lmb
osph
F
sdm

Рис. 6. Ротовая присоска.

A. Схема расположения мышечных волокон под тегументом полости присоски (вид сбоку) и радиальных мышечных волокон (на мидсагиттальном срезе).

B. Сборка из серии парасагиттальных оптических срезов через ротовую присоску: мышечные волокна под тегументом полости присоски.

C. Схема расположения мышечных волокон в толще стенки ротовой присоски. Также показана часть передней поперечной мышечной ленты свободного края, заходящая под тегумент полости присоски. Коротким пунктиром показана граница полости присоски, длинным — граница свободного края.

D. Сборка из серии парасагиттальных оптических срезов через ротовую присоску: косые и радиальные мышечные волокна.

E. Сборка из серии тангентальных оптических срезов через ротовую присоску: латеральные мышечные ленты в толще стенки присоски.

F. Реконструкция фронтального оптического среза через ротовую присоску: диагональные мышечные волокна в её толще.

atm — передняя поперечная мышечная лента свободного края ротовой присоски; cmc — кольцевые мышечные волокна под тегументом полости; lmb — антериолатеральная дугообразная мышечная лента в толще стенки ротовой присоски; lmc — продольные мышечные волокна под тегументом полости; om — косые мышечные волокна; osph — сфинктер отверстия присоски; rm — радиальные мышечные волокна; sdm — диагональные мышечные волокна в толще стенки ротовой присоски.

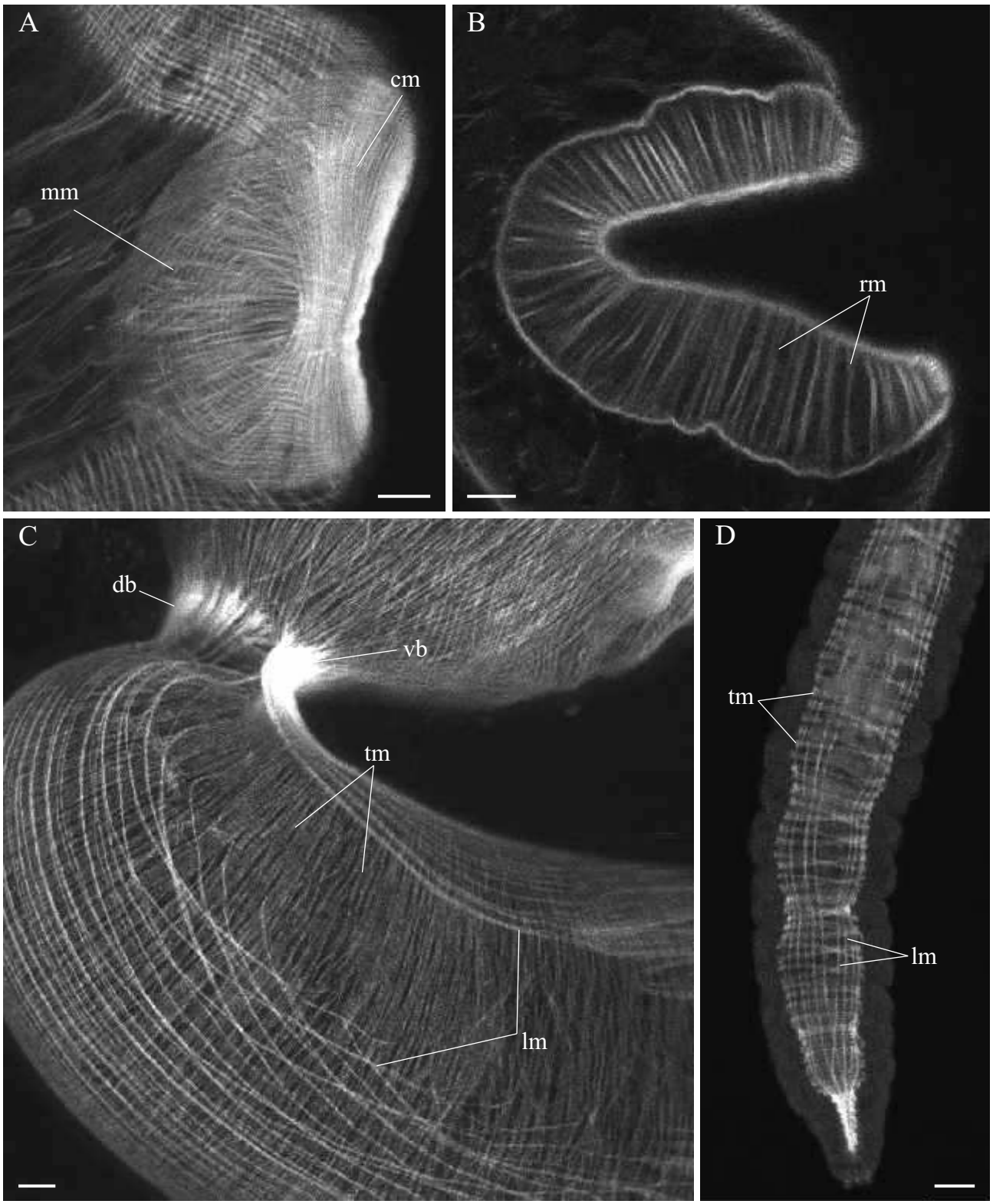

A
cm
mm
B
rm
C
db
vb
tm
lm
D
tm
lm

Рис. 7. Брюшная присоска и хвост.
A. Сборка из серии парасагиттальных оптических срезов через брюшную присоску.
B. Продольный оптический срез через толщу брюшной присоски.
C. Дорсолатеральный вид на основание хвоста церкарии.
D. Ветвь фурки.

cm — кольцевые мышечные волокна купола брюшной присоски; db — плотные пучки продольных мышечных волокон кожно-мускульного мешка перед основанием хвоста на дорсальной стороне; lm — продольные мышечные волокна хвоста; mm — «меридиональные» мышечные волокна купола брюшной присоски; rm — радиальные мышечные волокна брюшной присоски; tm — поперечные мышечные волокна хвоста; vb — плотные пучки продольных мышечных волокон кожно-мускульного мешка перед основанием хвоста на вентральной стороне.

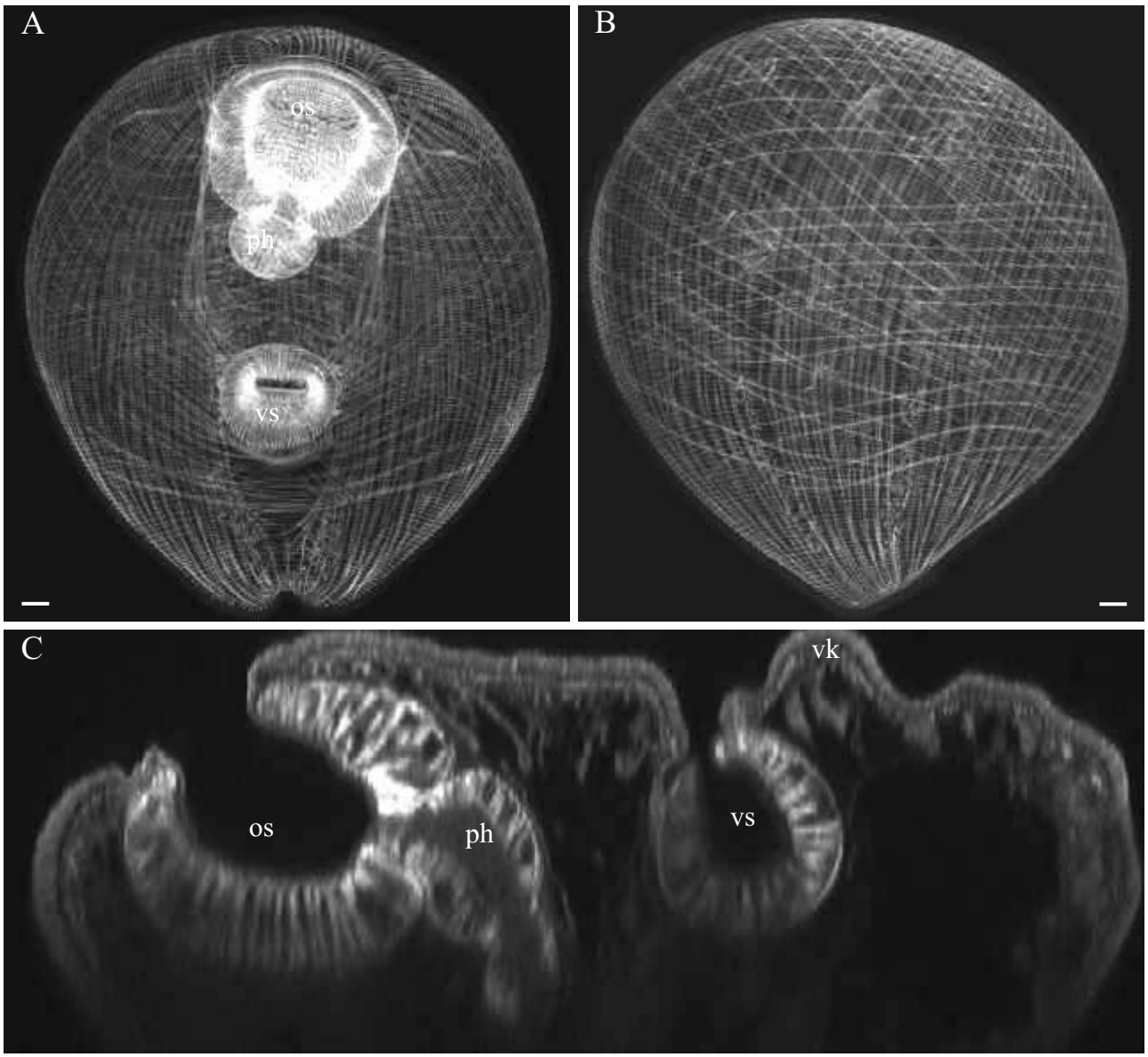


Рис. 1. Особенности морфологии метацеркарий.

A. Общий вид с вентральной стороны.

B. Общий вид с дорсальной стороны.

C. Реконструкция мидсагиттального оптического среза через туловище метацеркарии (по серии фронтальных оптических срезов).

os — ротовая присоска; ph — глотка; vk — вентральный бугорок; vs — брюшная присоска.

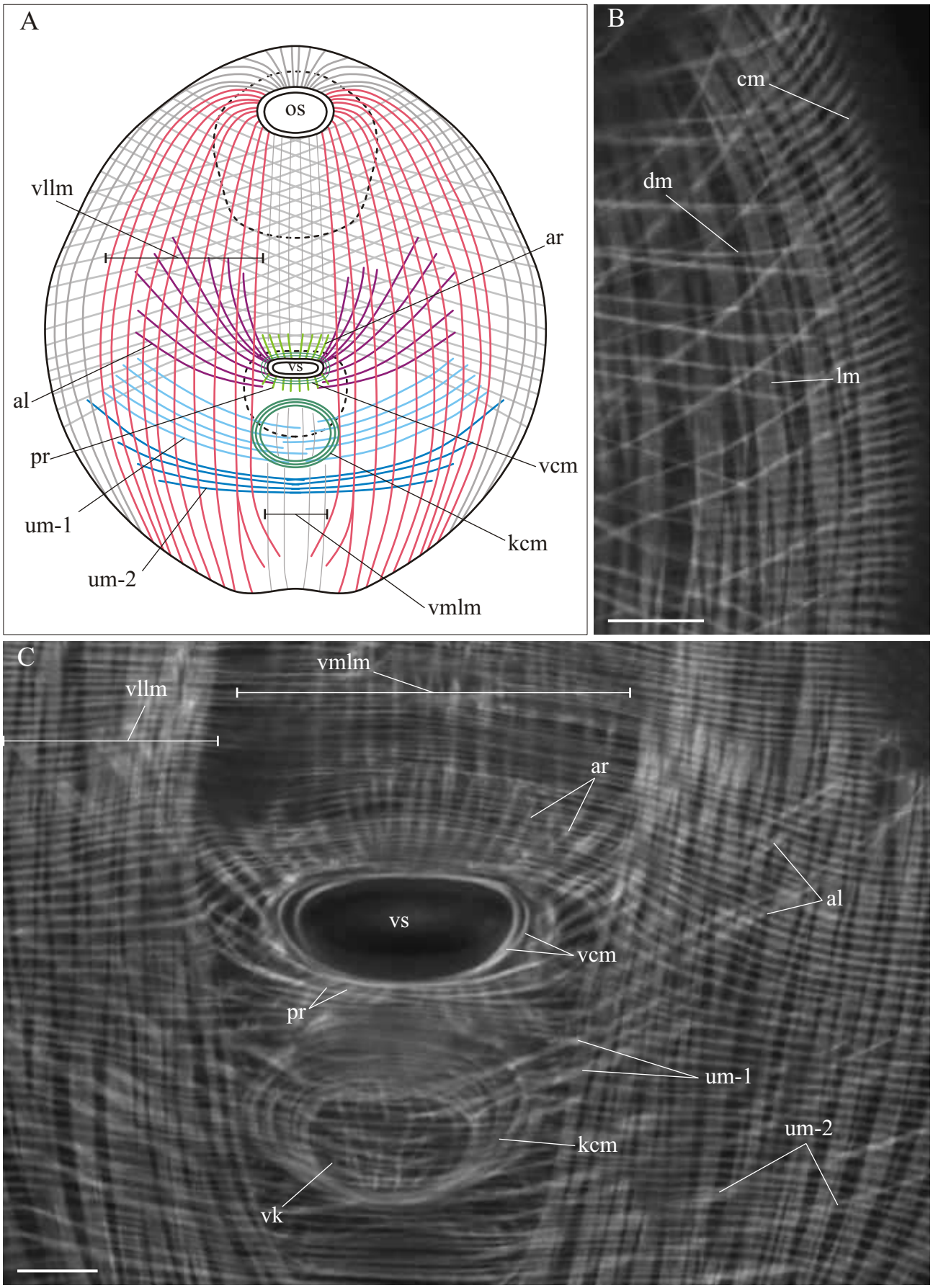

A
os
vllm
ar
vs
al
pr
vcm
um-1
kcm
um-2
vmlm
B
cm
dm
lm
C
vmlm
vllm
ar
al
vs
vcm
pr
um-1
um-2
kcm
vk

Рис. 2. Кожно-мускульный мешок.
A. Схема расположения мышечных волокон кожно-мускульного мешка на вентральной стороне (кроме слоя кольцевых волокон).
B. Тангентальный оптический срез через кожно-мускульный мешок (вентролатеральный участок преацетабулярного отдела).
C. Сборка из серии фронтальных оптических срезов в районе брюшной присоски.

al — антериолатеральные мышечные волокна; ar — антериорадиальные мышечные волокна; cm — кольцевые мышечные волокна; dm — диагональные мышечные волокна; kcm — собственные кольцевые мышечные волокна вентрального бугорка; lm — продольные мышечные волокна; os — ротовая присоска; pr — постериорадиальные мышечные волокна; um-1 — мышечные волокна первой nU-образной системы; um-2 — мышечные волокна второй nU-образной системы; vcm — кольцевые мышечные волокна у границы свободного края брюшной присоски; vk — вентральный бугорок; vllm — вентролатеральные группы продольных мышечных волокон; vmlm — вентромедианная группа продольных мышечных волокон; vs — брюшная присоска.

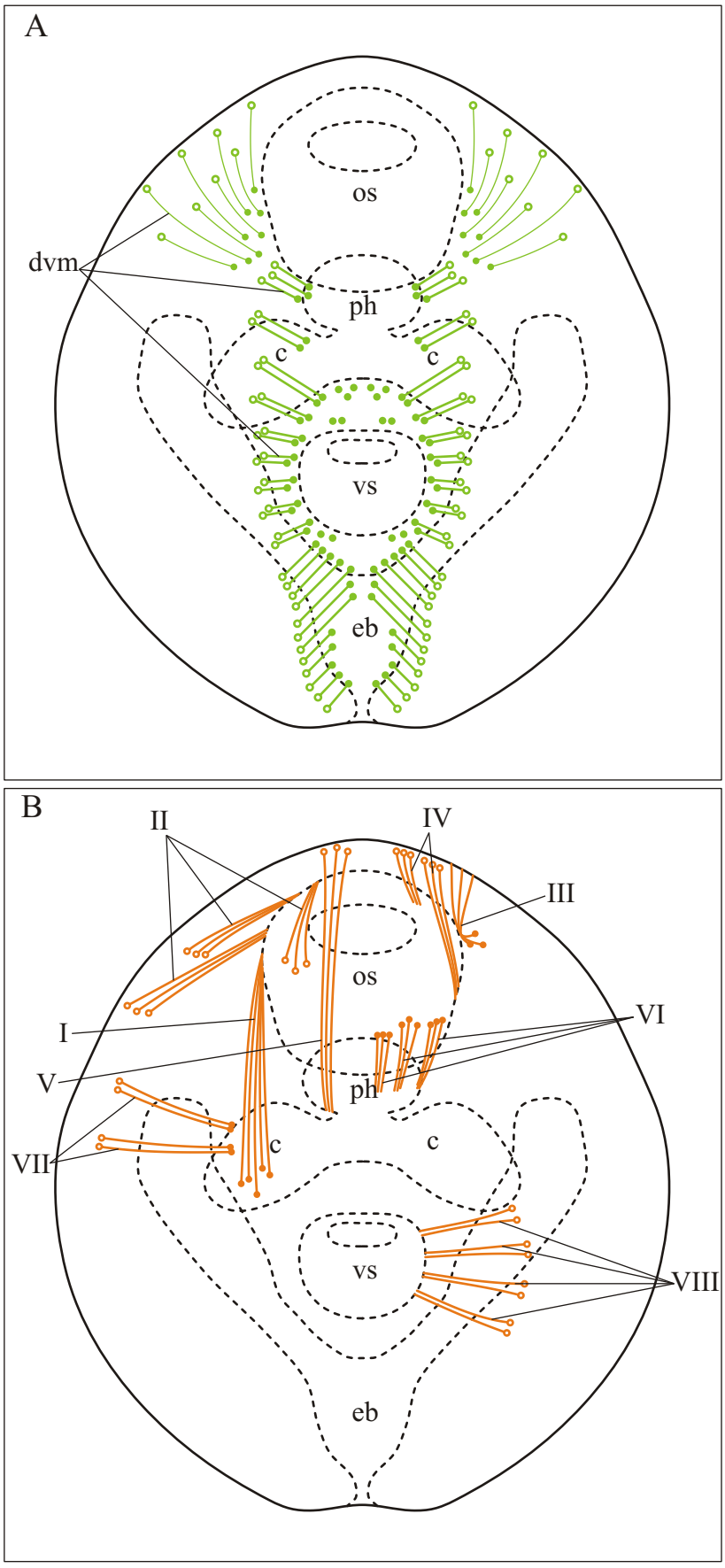


Рис. 3. Паренхимная мускулатура.
A. Схема расположения дорсо-вентральных мышечных волокон (точками показаны те волокна, которые идут, в целом, в соответствии с дорсо-вентральной осью тела; остальные изображены в соответствии с принципами, принятыми для схем расположения дополнительных паренхимных мышечных волокон).
B. Схема расположения пучков дополнительных паренхимных мышц. В левой части показаны только группы I, II, V, VII; в правой — только группы III, IV, VI, VIII.

c — ветви кишки; dvm — дорсо-вентральные мышечные волокна; eb — мочевой пузырёк; os — ротовая присоска; ph — глотка; vs — брюшная присоска. Римскими цифрами обозначены группы дополнительных паренхимных мышечных волокон (как в тексте).

Кружками без заливки показаны концы мышечных волокон, которые крепятся на дорсальной стороне туловища; с заливкой — на вентральной стороне. Концы мышечных волокон без метки крепятся к тем структурам, на фоне которых они изображены.

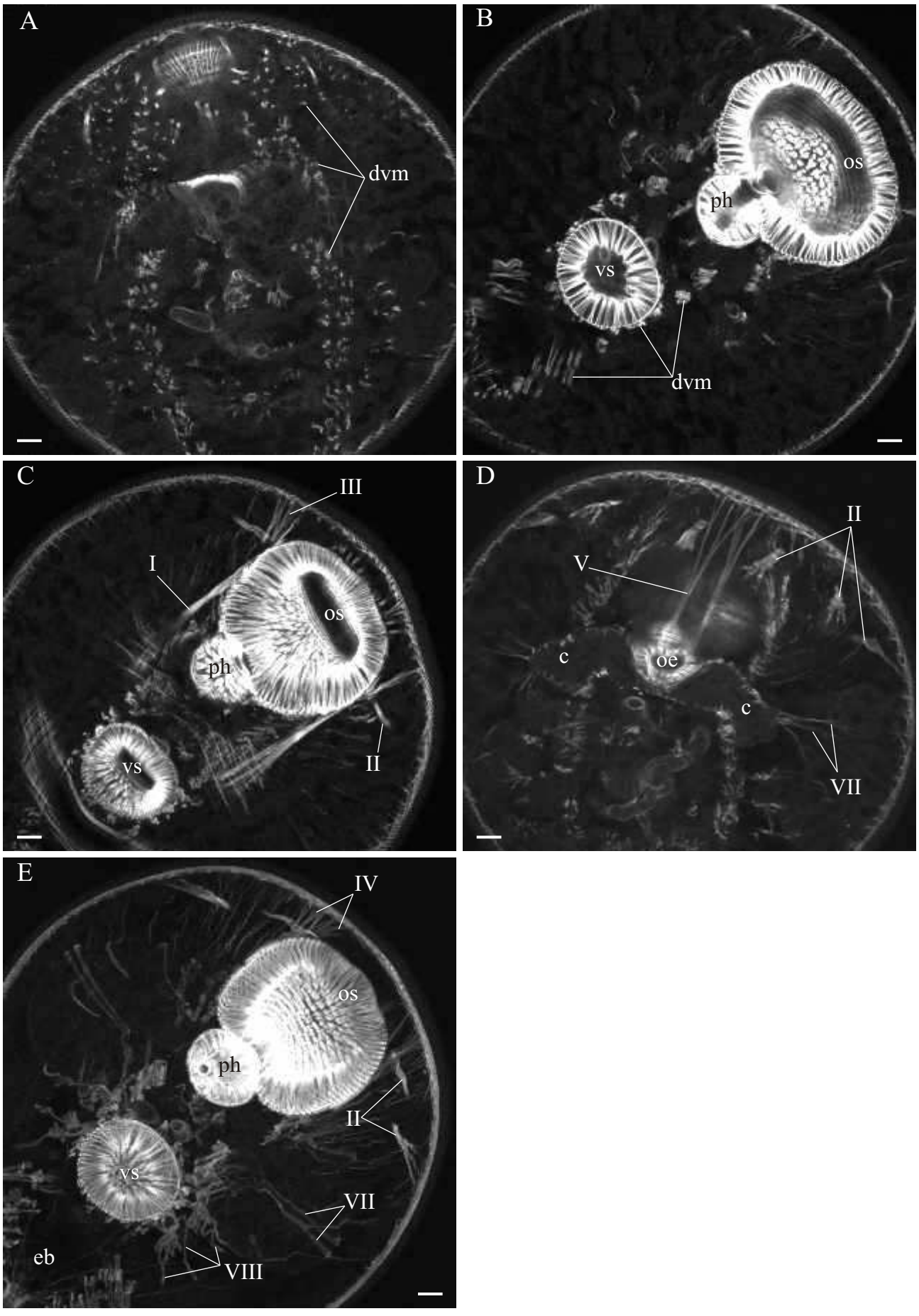

A
dvm
B
os
ph
vs
dvm
C
III
I
os
ph
vs
II
D
II
V
c
oe
c
VII
E
IV
os
ph
II
vs
VII
eb
VIII

Рис. 4. Паренхимная мускулатура.
A. Фронтальный оптический срез (ближе к дорсальной поверхности).
B. Фронтальный оптический срез (ближе к вентральной поверхности).
C. Сборка из серии фронтальных оптических срезов (ближе к вентральной поверхности)
D. Сборка из серии фронтальных оптических срезов (ближе к дорсальной поверхности)
E. Сборка из серии фронтальных оптических срезов.

c — ветви кишки; dvm — дорсо-вентральные мышечные волокна; eb — мочевой пузырёк; oe — пищевод; os — ротовая присоска; ph — глотка; vs — брюшная присоска.
Римскими цифрами обозначены группы дополнительных паренхимных мышечных волокон (как в тексте).

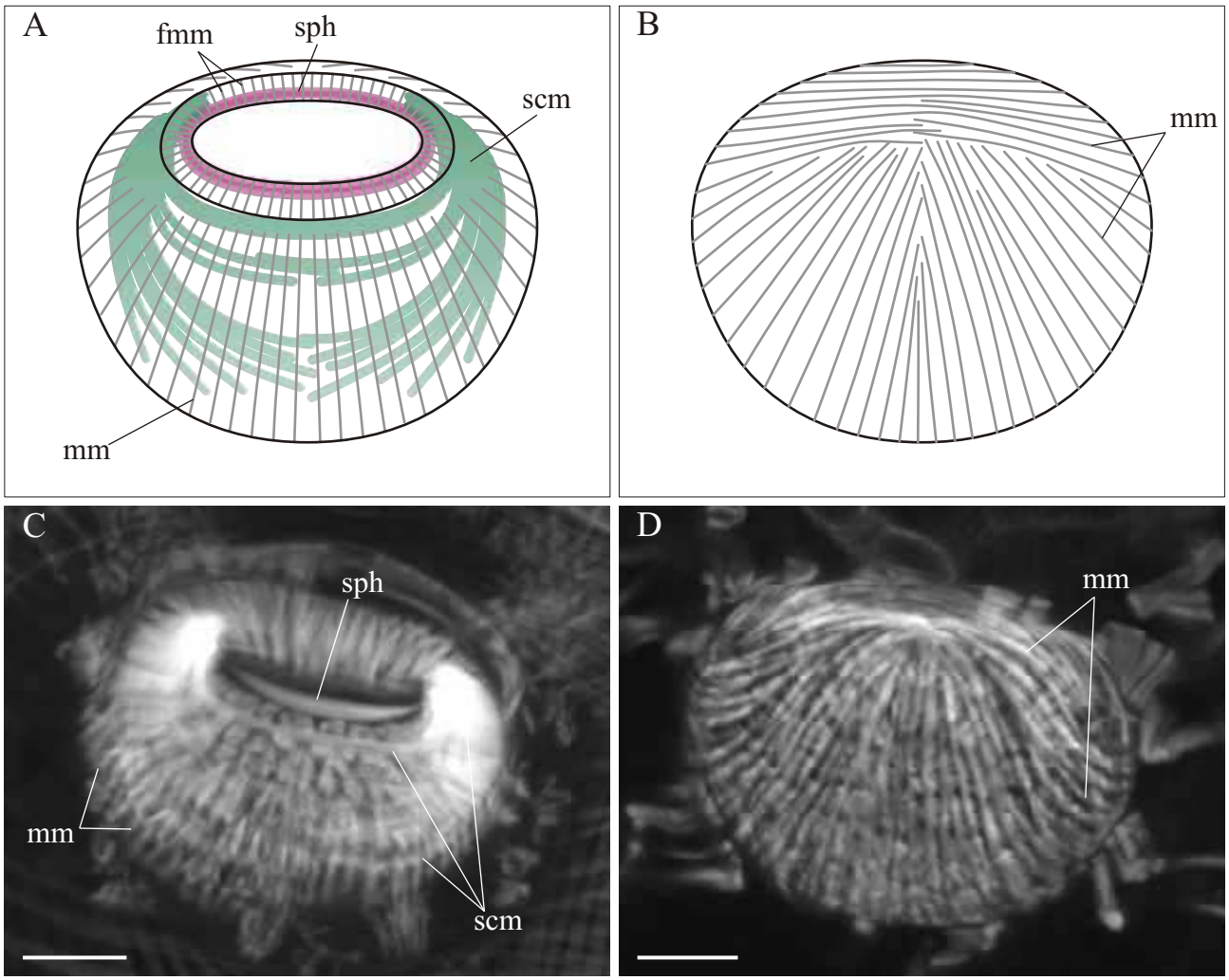


Рис. 5. Брюшная присоска.

A. Схема расположения мышечных волокон на вентральной стороне купола.

B. Схема расположения мышечных волокон на дорсальной стороне купола.

C. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через брюшную присоску: полукольцевые мышечные волокна.

D. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через брюшную присоску: дорсальная поверхность купола.

fmm — меридиональные мышечные волокна свободного края; mm — «меридиональные» мышечные волокна купола брюшной присоски; scm — полукольцевые мышечные волокна купола брюшной присоски; sph — сфинктер отверстия брюшной присоски.

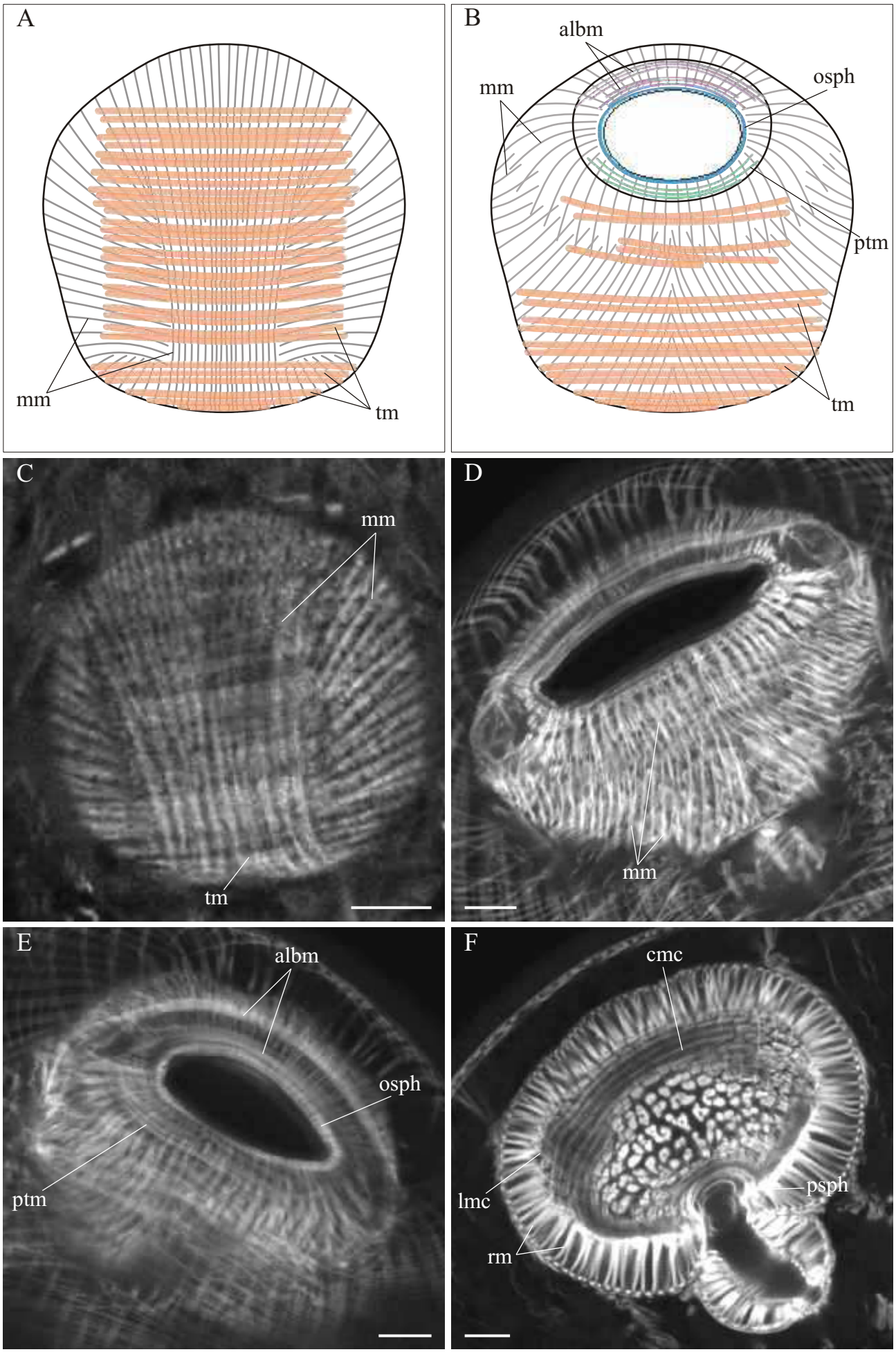

A
mm
tm
B
albm
mm
osph
ptm
tm
C
mm
tm
D
mm
E
albm
osph
ptm
F
cmc
lmc
psph
rm

Рис. 6. Ротовая присоска.
A. Схема расположения мышечных волокон на дорсальной стороне купола.
B. Схема расположения мышечных волокон на вентральной стороне купола.
C. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через ротовую присоску: дорсальная поверхность купола.
D. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через ротовую присоску: вентральная поверхность купола.
E. Свободный край ротовой присоски.
F. Фронтальный оптический срез через дорсальную поверхность полости ротовой присоски.

albm — антериолатеральные мышечные дуги свободного края; cmc — кольцевые мышечные волокна под тегументом полости; lmc — продольные мышечные волокна под тегументом полости; mm — «меридиональные» мышечные волокна купола ротовой присоски; osph — сфинктер отверстия ротовой присоски; psph — задний сфинктер ротовой присоски; ptm — задняя поперечная мышечная лента свободного края; rm — радиальные мышечные волокна; tm — поперечные мышечные волокна купола ротовой присоски.

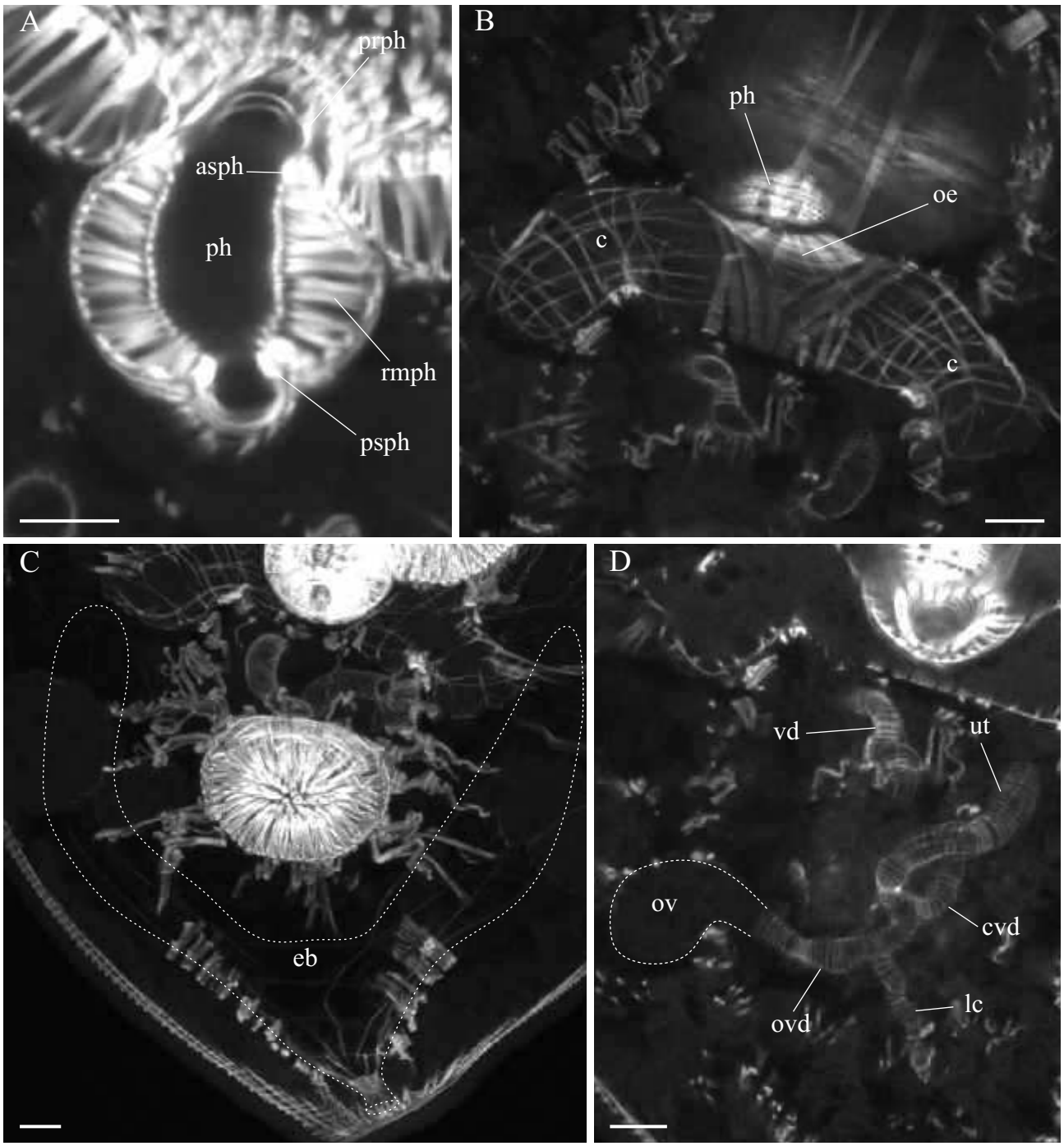


Рис. 7. Пищеварительная система, мочевой пузырёк и половая система.

A. Фронтальный оптический срез через глотку.

B. Пищевод и ветви кишки (сборка из серии фронтальных оптических срезов).

C. Мочевой пузырёк (сборка из серии фронтальных оптических срезов; пунктиром показана граница мочевого пузырька).

D. Некоторые участки половой системы (сборка из серии фронтальных оптических срезов; пунктиром показана граница яичника).

asph — передний сфинктер глотки; c — ветви кишки; cvd — общий проток желточников; eb — мочевой пузырёк; lc — лауреров канал; oe — пищевод; ov — яичник; ovd — яйцевод; ph — глотка; prph — префаринкс; psph — задний сфинктер глотки; rmph — радиальные мышечные волокна глотки; vd — семяпровод; ut — матка.

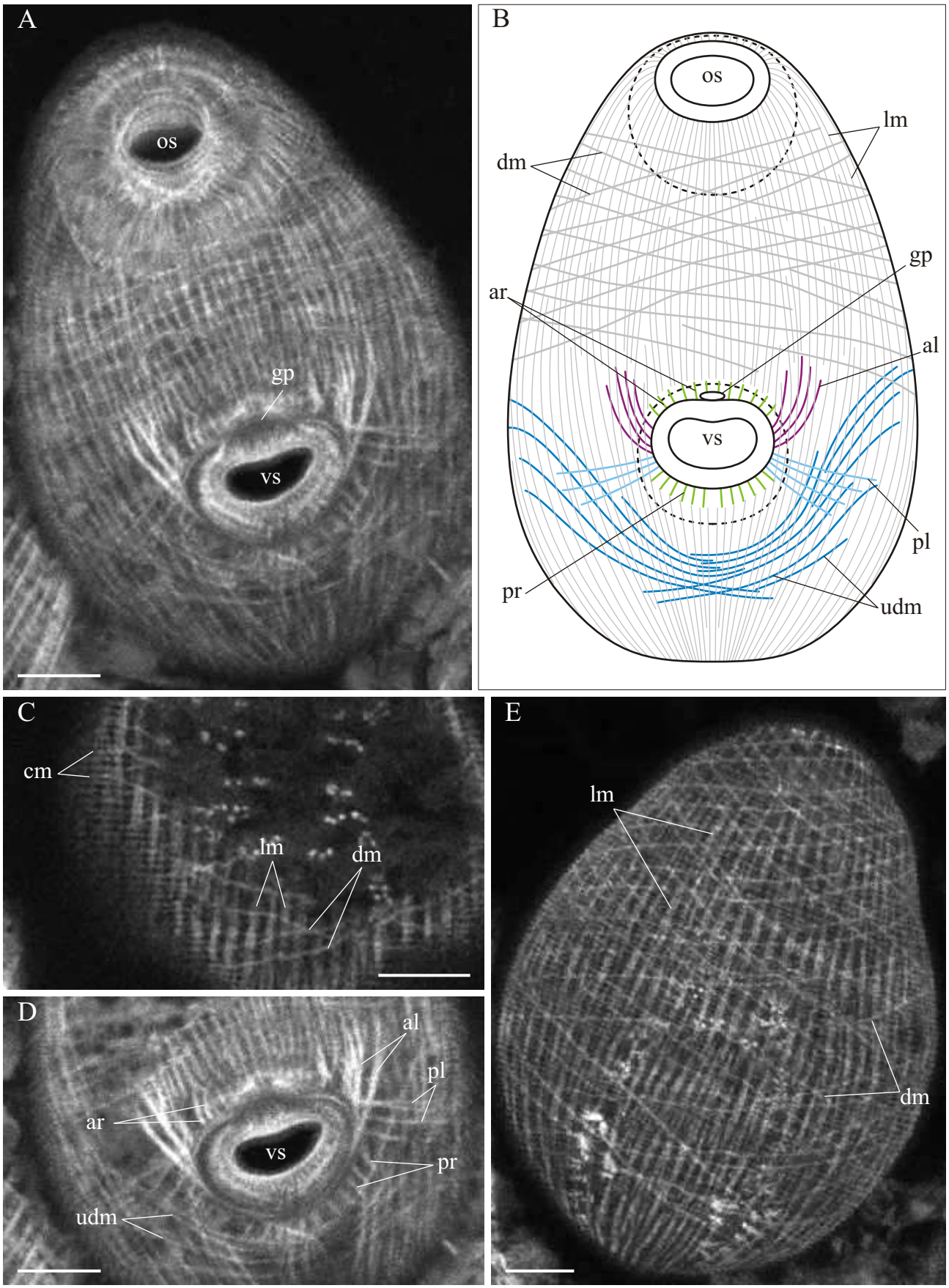

A
os
gp
vs
B
os
lm
dm
gp
ar
al
vs
pl
pr
udm
C
cm
lm
dm
D
al
pl
ar
vs
pr
udm
E
lm
dm

Рис. 1. Кожно-мускульный мешок.

A. Общий вид метацеркарии с вентральной стороны.

B. Схема расположения продольных, диагональных и дополнительных групп мышечных волокон кожно-мускульного мешка на вентральной стороне тела.

C. Тангентальный оптический срез через кожно-мускульный мешок (дорсальная сторона).

D. Кожно-мускульный мешок: вентральная сторона, постацетабулярный отдел.

E. Общий вид метацеркарии с дорсальной стороны.

al — антериолатеральные мышечные волокна; ar — антериорадиальные мышечные волокна; cm — кольцевые мышечные волокна; dm — диагональные мышечные волокна; gp — общее половое отверстие; lm — продольные мышечные волокна; os — ротовая присоска; pl — постериолатеральные мышечные волокна; pr — постериорадиальные мышечные волокна; udm — группа диагональных мышечных волокон, формирующая nU-образную систему; vs — брюшная присоска.

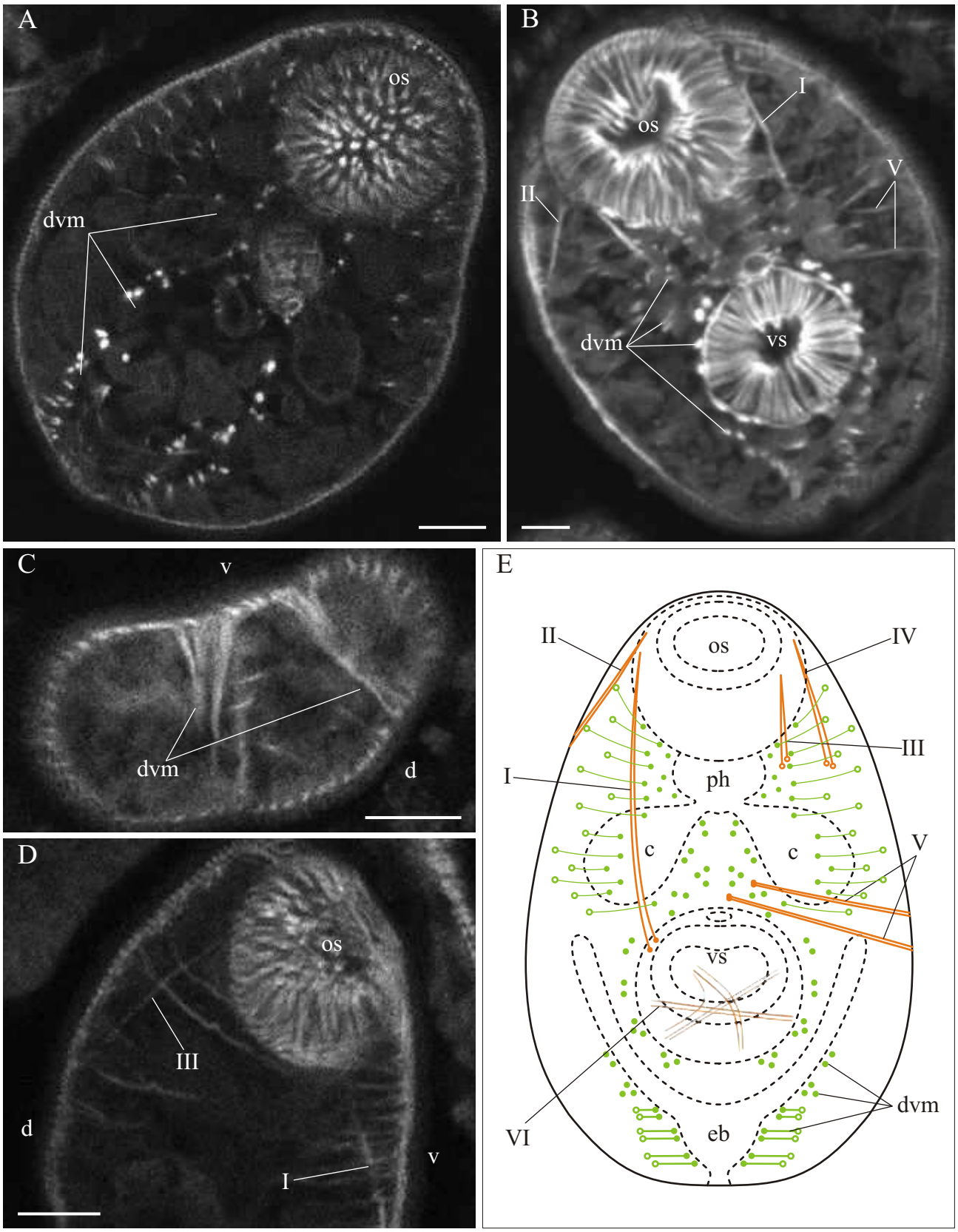

A
os
dvm
B
os
I
II
V
dvm
vs
C
v
dvm
d
D
os
III
d
v
I
E
II
os
IV
III
I
ph
c
c
V
vs
VI
eb
dvm

Рис. 2. Паренхимная мускулатура.
A. Фронтальный оптический срез (ближе к дорсальной поверхности).
B. Фронтальный оптический срез (ближе к вентральной поверхности).
C. Поперечный оптический срез через постацетабулярный отдел.
D. Парасагиттальный оптический срез через переднюю часть тела.
E. Схема расположения паренхимной мускулатуры. Дорсо-вентральные мышечные волокна зелёного цвета (точками показаны те дорсо-вентральные волокна, которые идут, в целом, в соответствии с дорсо-вентральной осью тела; остальные изображены в соответствии с принципами, принятыми для схем расположения дополнительных паренхимных мышечных волокон). Дополнительные паренхимные мышечные пучки нарисованы оранжевым. На левой половине схемы показаны только I, II и VI группы дополнительных паренхимных мышечных пучков; на правой — только III, IV и V группы. Кружками без заливки показаны концы мышечных волокон, которые крепятся на дорсальной стороне туловища; с заливкой — на вентральной стороне. Концы мышечных волокон без метки крепятся к тем структурам, на фоне которых они изображены.

c — кишка; d — дорсальная сторона; dvm — дорсо-вентральные мышцы; eb — мочевой пузырёк; os — ротовая присоска; ph — глотка; v — вентральная сторона; vs — брюшная присоска.
Римскими цифрами отмечены пучки дополнительных паренхимных мышечных волокон (как в тексте).

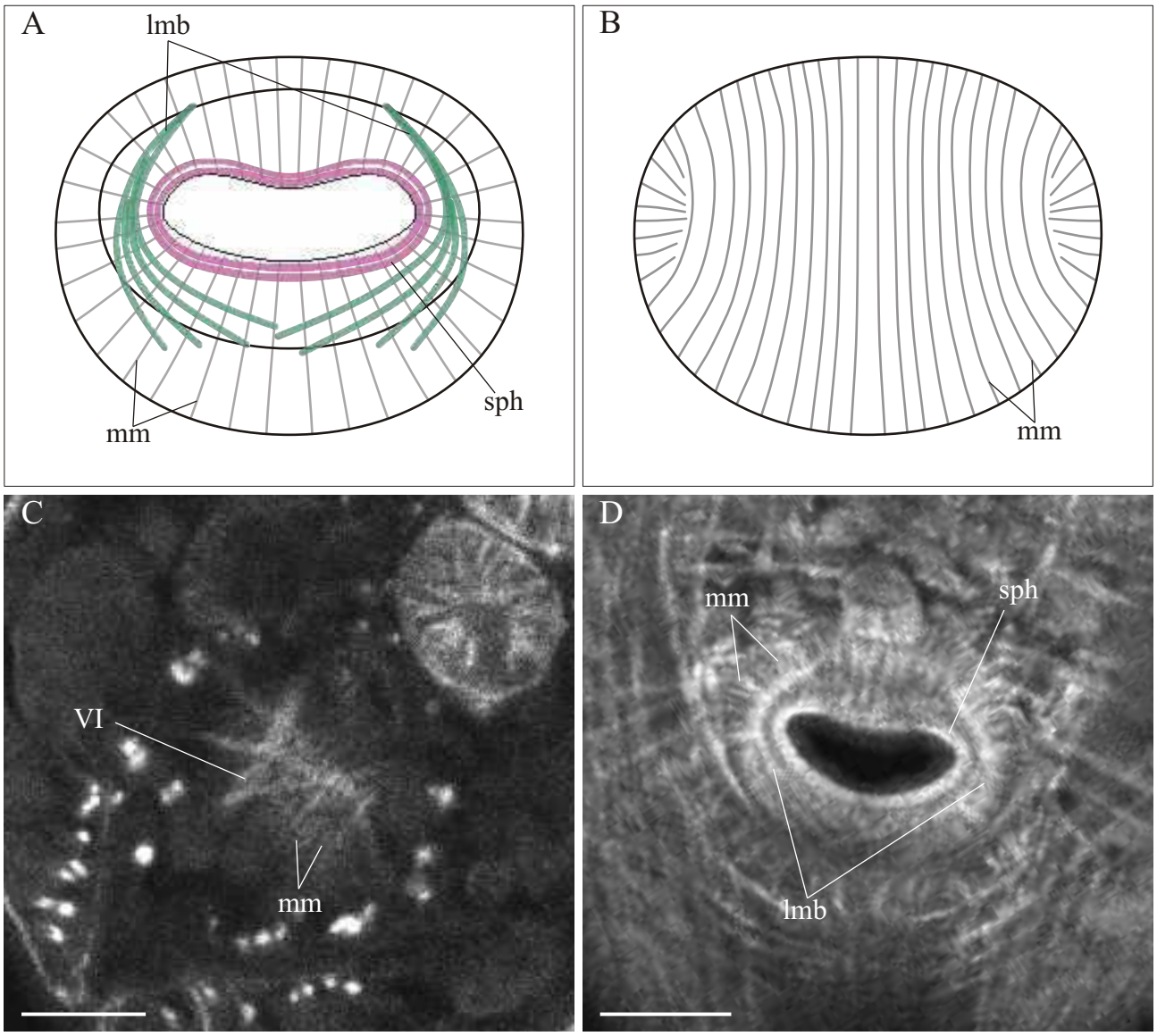


Рис. 3. Брюшная присоска.

A. Схема расположения мышечных волокон на вентральной поверхности купола брюшной присоски.

B. Схема расположения «меридиональных» мышечных волокон на дорсальной поверхности купола брюшной присоски.

C. Фронтальный оптический срез через дорсальную поверхность купола брюшной присоски.

D. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через вентральную стенку купола брюшной присоски.

lmb — латеральные дугообразные мышечные ленты; mm — «меридиональные» мышечные волокна; rm — радиальные мышечные волокна; sph — сфинктер из кольцевых мышечных волокон.

Римской цифрой VI (как в тексте) обозначена группа дополнительных паренхимных мышечных волокон — сеть лентовидных волокон над куполом брюшной присоски.

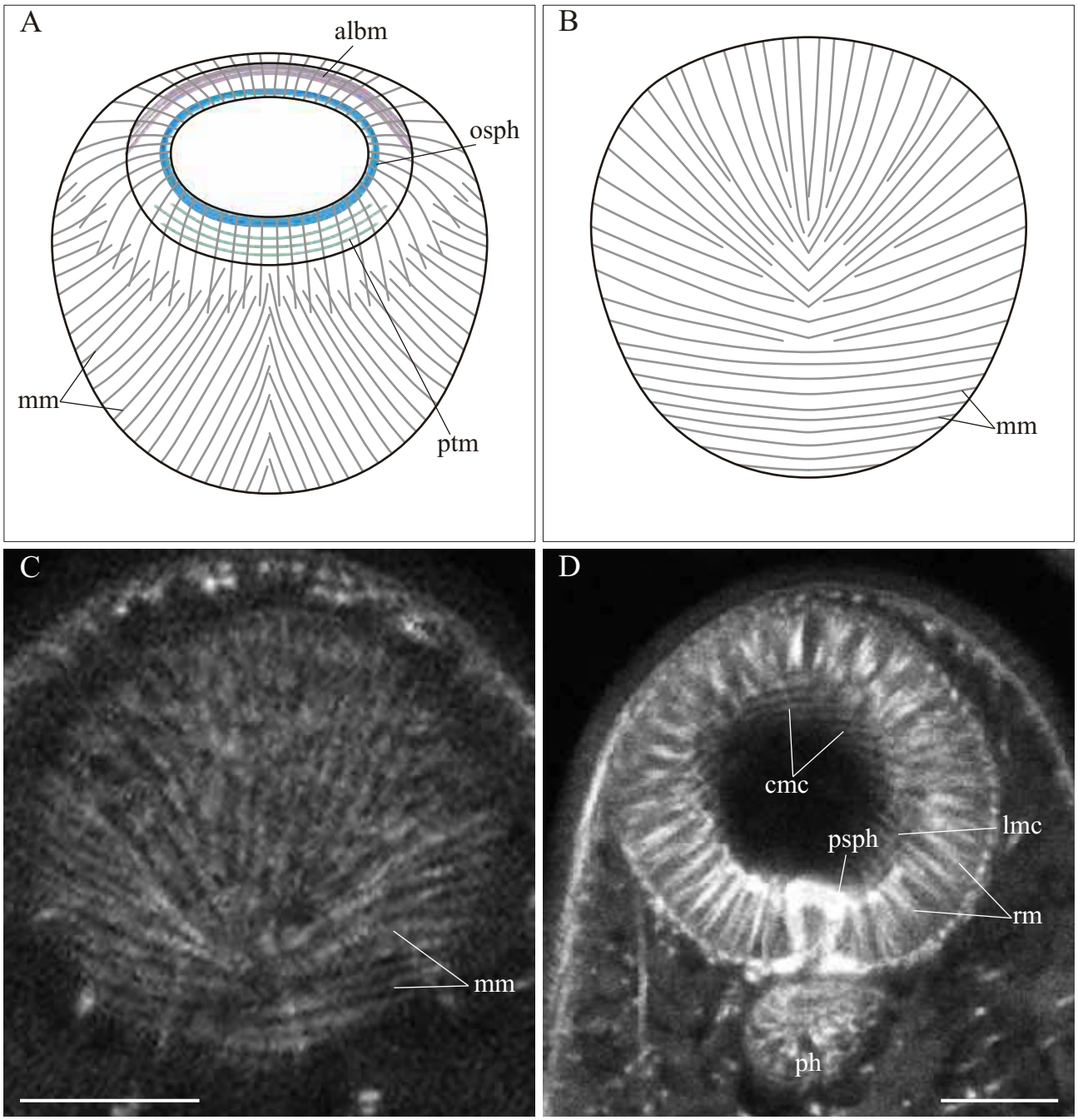


Рис. 4. Ротовая присоска.

A. Схема расположения мышечных волокон на вентральной поверхности купола присоски.

B. Схема расположения мышечных волокон на дорсальной поверхности купола присоски.

C. Сборка из серии фронтальных оптических срезов: дорсальная поверхность купола присоски.

D. Продольный оптический срез близ дорсальной поверхности полости ротовой присоски.

albm — антериолатеральная мышечная дуга свободного края; cmc — кольцевые мышечные волокна под тегументом полости присоски; lmc — продольные мышечные волокна под тегументом полости присоски; mm — «меридиональные» мышечные волокна; osph — сфинктер отверстия ротовой присоски; ph — глотка; psph — задний сфинктер ротовой присоски; ptm — задняя поперечная мышечная лента свободного края; rm — радиальные мышечные волокна.

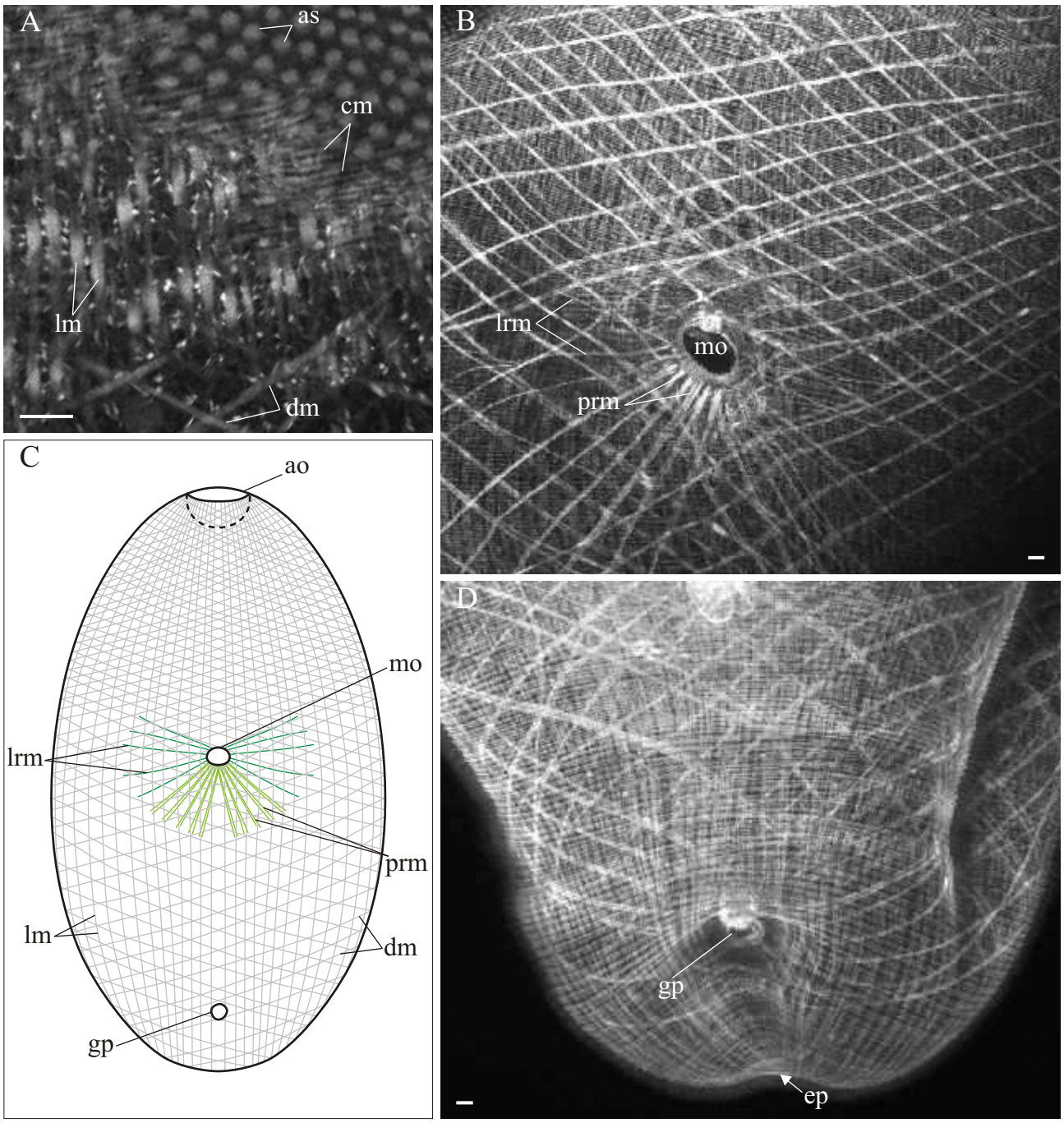


Рис. 1. Кожно-мускульный мешок.

A. Фрагмент тангентального оптического среза через кожно-мускульный мешок (вентральная поверхность, преоральный отдел).

B. Фрагмент кожно-мускульного мешка в районе ротового отверстия.

C. Схема расположения продольных, диагональных и радиальных мышечных волокон на вентральной стороне.

D. Задний конец, вентральная поверхность.

ao — передний орган; as — актиновые шипики тегумента; cm — кольцевые мышечные волокна; dm — диагональные мышечные волокна; ep — экскреторная пора; gp — общее половое отверстие; lm — продольные мышечные волокна; lrm — латерорадиальные мышечные волокна; mo — ротовое отверстие; prm — постериорадиальные мышечные волокна.

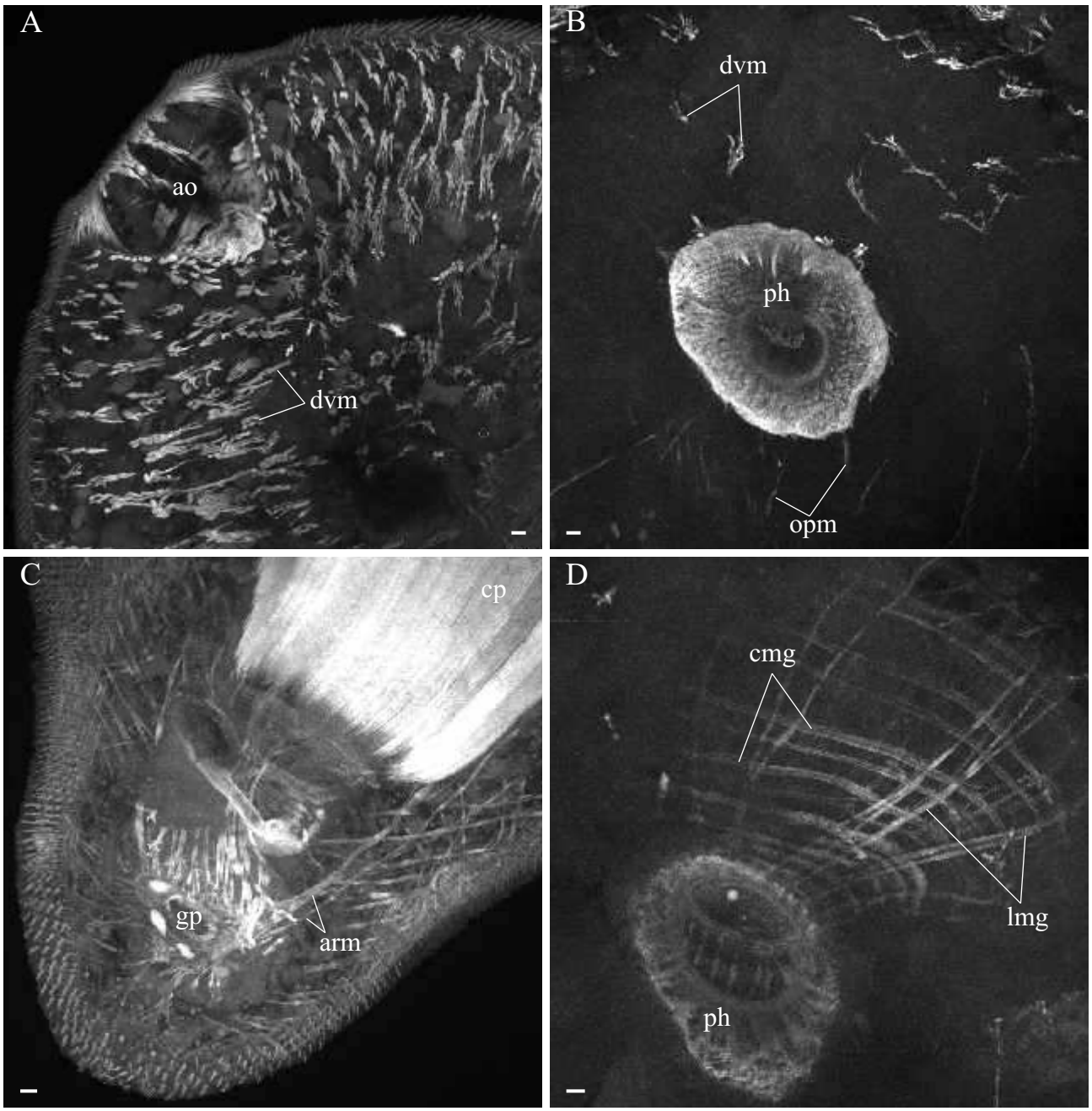


Рис. 2. Паренхимная мускулатура. Стенка кишки.

A. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через переднюю часть преорального отдела.

B. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через центральную часть туловища.

C. Сборка из серии продольных оптических срезов через задний конец туловища.

D. Мышечные элементы в стенке кишки.

ao — передний орган; arm — антериорадиальные паренхимные мышечные волокна, отходящие от общего полового отверстия; cmg — кольцевые мышечные волокна стенки кишки; cp — сумка цирруса; dvm — дорсо-вентральные мышечные волокна; gp — общее половое отверстие; lmg — продольные мышечные волокна стенки кишки; opm — косые паренхимные мышечные волокна в передней части посторального отдела; ph — глотка.

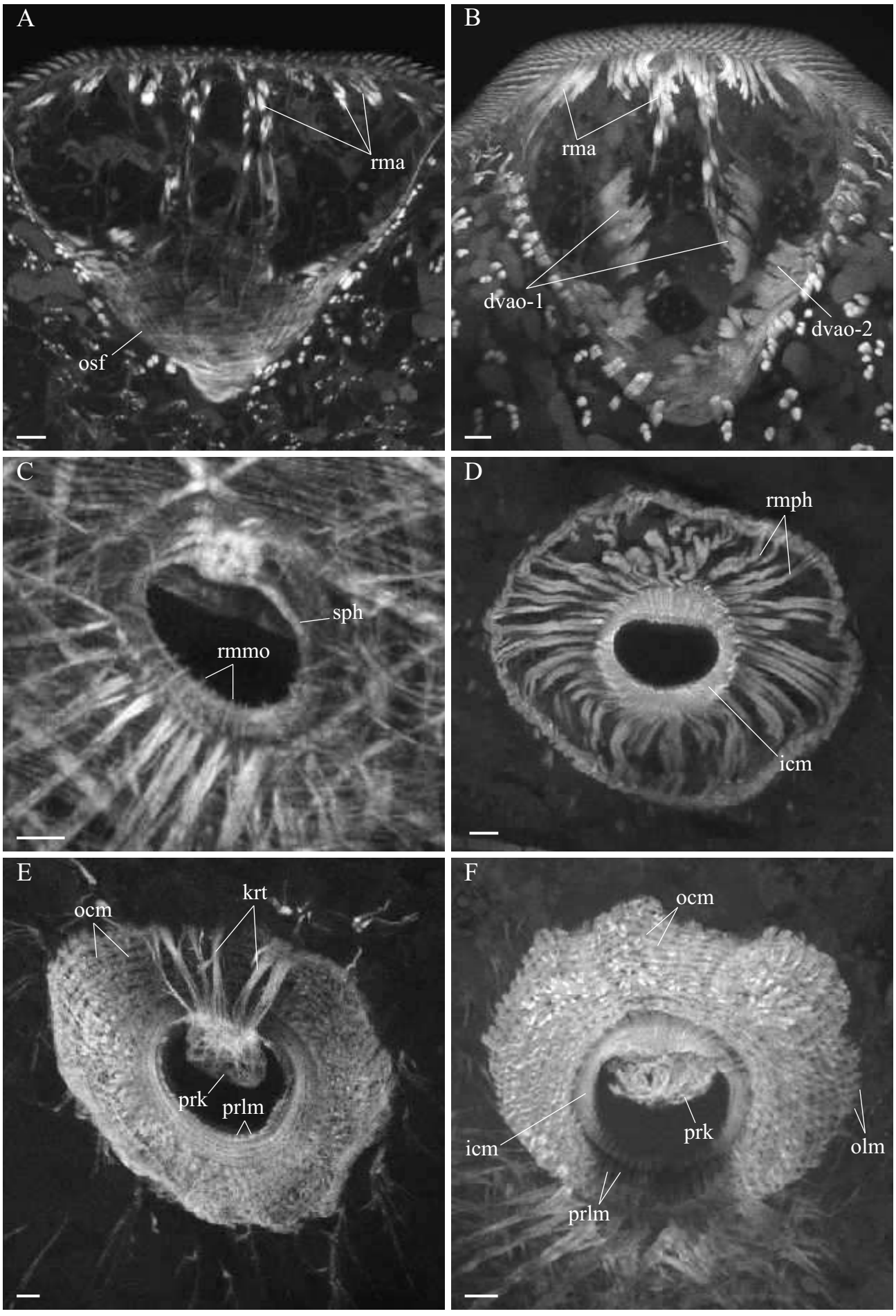

A
rma
osf
B
rma
dvao-1
dvao-2
C
sph
rmmo
D
rmph
icm
E
ocm
krt
prk
prlm
F
ocm
icm
prk
olm
prlm

Рис. 3. Передний орган. Пищеварительная система.
A. Сборка из серии фронтальных оптических срезов: фрагмент наружной поверхности переднего органа.
B. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через передний орган: мускулатура его толщи.
C. Ротовое отверстие.
D. Поперечный оптический срез через глотку.
E. Сборка из серии фронтальных оптических срезов в районе глотки: ретракторы префарингеального бугорка.
F. Сборка из серии фронтальных оптических срезов в районе глотки: наружная стенка глотки.

dvao-1 — центральные группы дорсо-вентральных мышечных волокон переднего органа; dvao-2 — боковые дорсо-вентральные мышечные волокна переднего органа; icm — кольцевые мышечные волокна под тегументом полости глотки; krt — ретракторы префарингеального бугорка; ocm — кольцевые мышечные волокна наружной поверхности глотки; olm — продольные мышечные волокна наружной поверхности глотки; osf — фрагмент наружной поверхности переднего органа (в его задней части), видны кольцевые и продольные мышечные волокна; prlm — продольные мышечные волокна префаринкса; prk — префарингеальный бугорок; rma — радиальные мышечные волокна переднего органа; rmmo — радиальные мышечные волокна по краю ротового отверстия; rmph — радиальные мышечные волокна глотки.

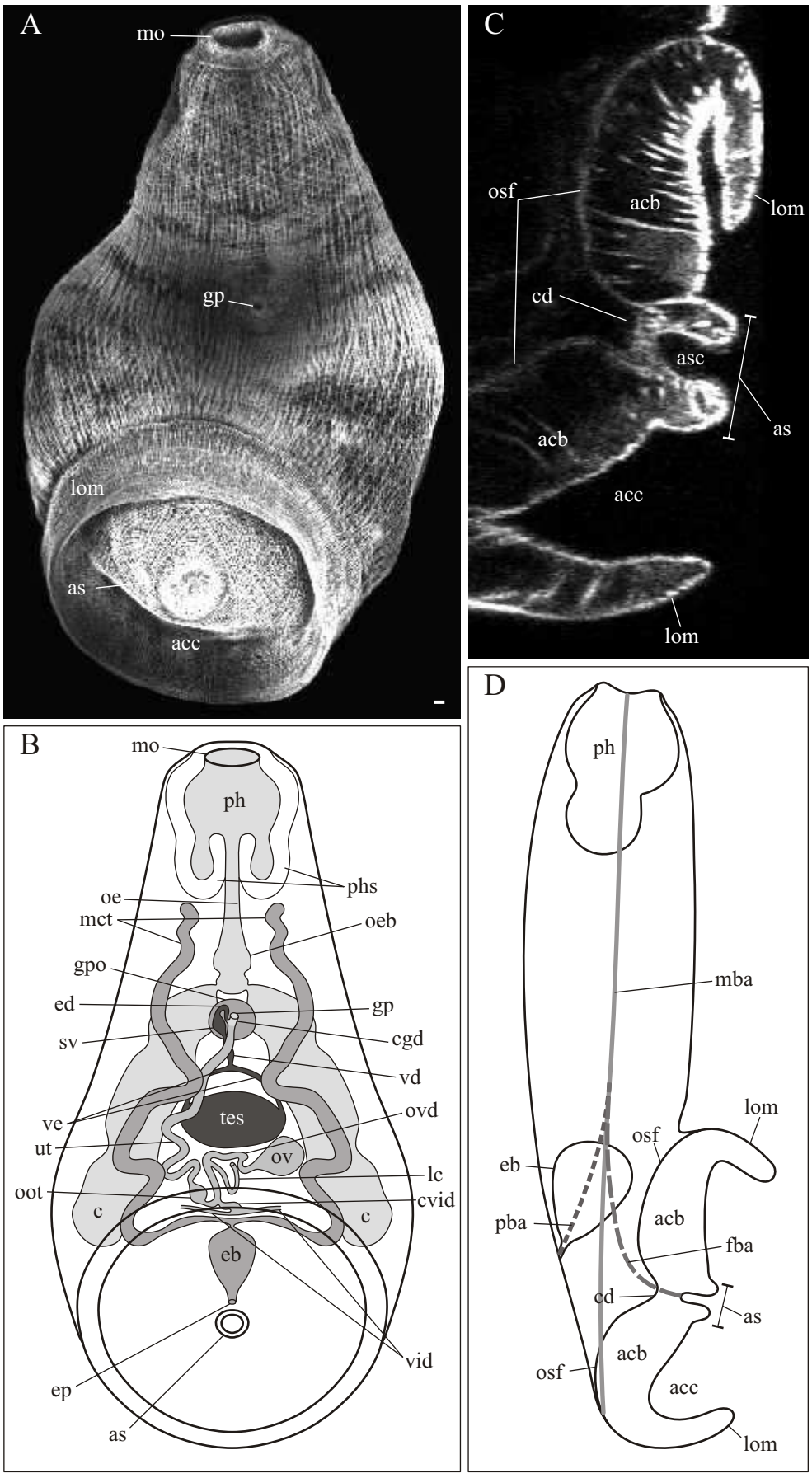

A
mo
gp
lom
as
acc
C
osf
acb
lom
cd
asc
as
acb
acc
lom
B
mo
ph
phs
oe
mct
oeb
gpo
ed
gp
sv
cgd
vd
ovd
ve
tes
ut
ov
lc
oot
cvid
c
c
eb
vid
ep
as
D
ph
mba
lom
osf
eb
pba
acb
fba
cd
as
acb
osf
acc
lom

Рис. 1. Морфология неполовозрелых марит *D. subclavatus*.
A. Общий вид с вентральной стороны.
B. Схема расположения внутренних органов у молодых марит.
C. Реконструкция мидсагиттального оптического среза через ацетабулюм.
D. Схема мидсагиттального среза через туловище мариты (сплошная серая линия показывает расположение морфологической передне-задней оси; длинным пунктиром показано отклонение задней части функциональной оси от морфологической; коротким пунктиром показано отклонение первичной передне-задней оси от морфологической).

acb — толща стенки ацетабулюма; acc — полость ацетабулюма; as — дополнительная присоски; asc — полость дополнительной присоски; c — ветви кишки; cd — углубление в центральной части наружной поверхности ацетабулюма; cgd — общий половой проток; cvid — общий проток желточников; eb — мочевой пузырёк; ed — семяизвергательный канал; ep — экскреторная пора; fba — функциональная передне-задняя ось; gp — общее половое отверстие; gpo — половая сумка; lc — лауреров канал; lom — свободный край ацетабулюма; mba — морфологическая передне-задняя ось; mct — главные собирательные каналы (до поворота); mo — ротовое отверстие; oe — пищевод; oeb — пищеводный бульбус; oot — оотип; osf — наружная поверхность (купол) ацетабулюма; ov — яичник; ovd — яйцевод; pba — первичная передне-задняя ось; ph — глотка; phs — первичные глоточные карманы; sv — семенной пузырёк; tes — семенник; ut — матка; vd — семяпровод; ve — семявыносящие каналы; vid — протоки желточников.

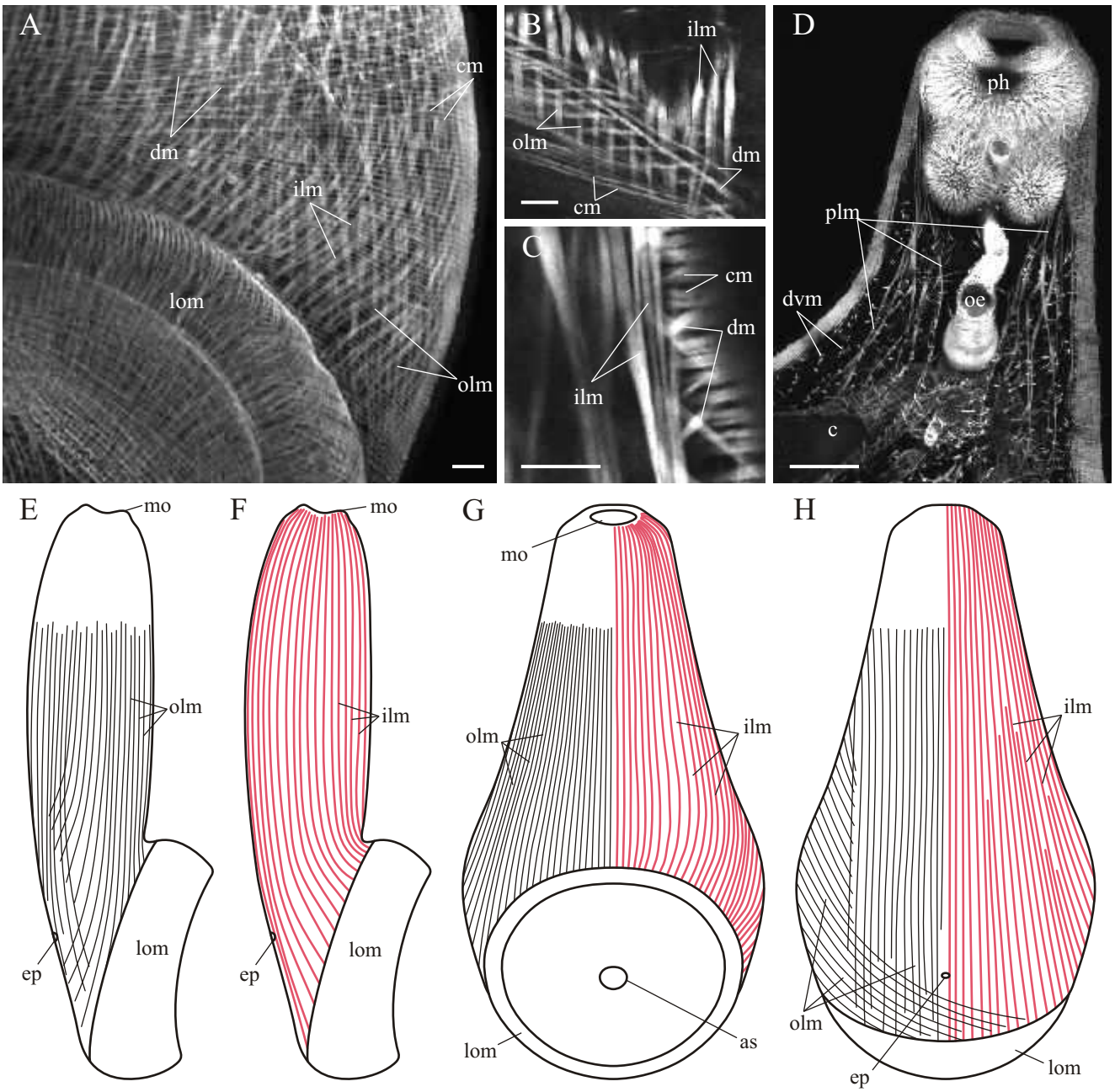

A
cm
dm
ilm
lom
olm
B
ilm
olm
dm
cm
C
cm
dm
ilm
D
ph
plm
dvm
oe
c
E
mo
olm
lom
ep
F
mo
ilm
lom
ep
G
mo
olm
ilm
lom
as
H
ilm
olm
ep
lom

Рис. 2. Кожно-мускульный мешок и паренхимная мускулатура неполовозрелых марит *D. subclavatus*.

A. Фрагмент кожно-мускульного мешка на вентральной стороне рядом с ацетабулюмом.

B. Тангентальный оптический срез через кожно-мускульный мешок на вентральной стороне, в средней части тела.

C. Тангентальный оптический срез через кожно-мускульный мешок на уровне глотки.

D. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через переднюю половину туловища: мышечные волокна в паренхиме.

E. Схема расположения наружных продольных мышечных волокон кожно-мускульного мешка, вид с боку.

F. Схема расположения внутренних продольных мышечных волокон кожно-мускульного мешка, вид с боку.

G. Схема расположения наружных (слева) и внутренних (справа) продольных мышечных волокон кожно-мускульного мешка на вентральной стороне тела.

H. Схема расположения наружных (слева) и внутренних (справа) продольных мышечных волокон кожно-мускульного мешка на дорсальной стороне тела.

as — дополнительная присоска; c — ветви кишки; cm — кольцевые мышечные волокна; dm — диагональные мышечные волокна; dvm — дорсо-вентральные мышечные волокна; ep — экскреторная пора; ilm — внутренние продольные мышечные волокна; lom — свободный край ацетабулюма; mo — ротовое отверстие; oe — пищевод; olm — наружные продольные мышечные волокна; ph — глотка; plm — продольные мышечные волокна в паренхиме.

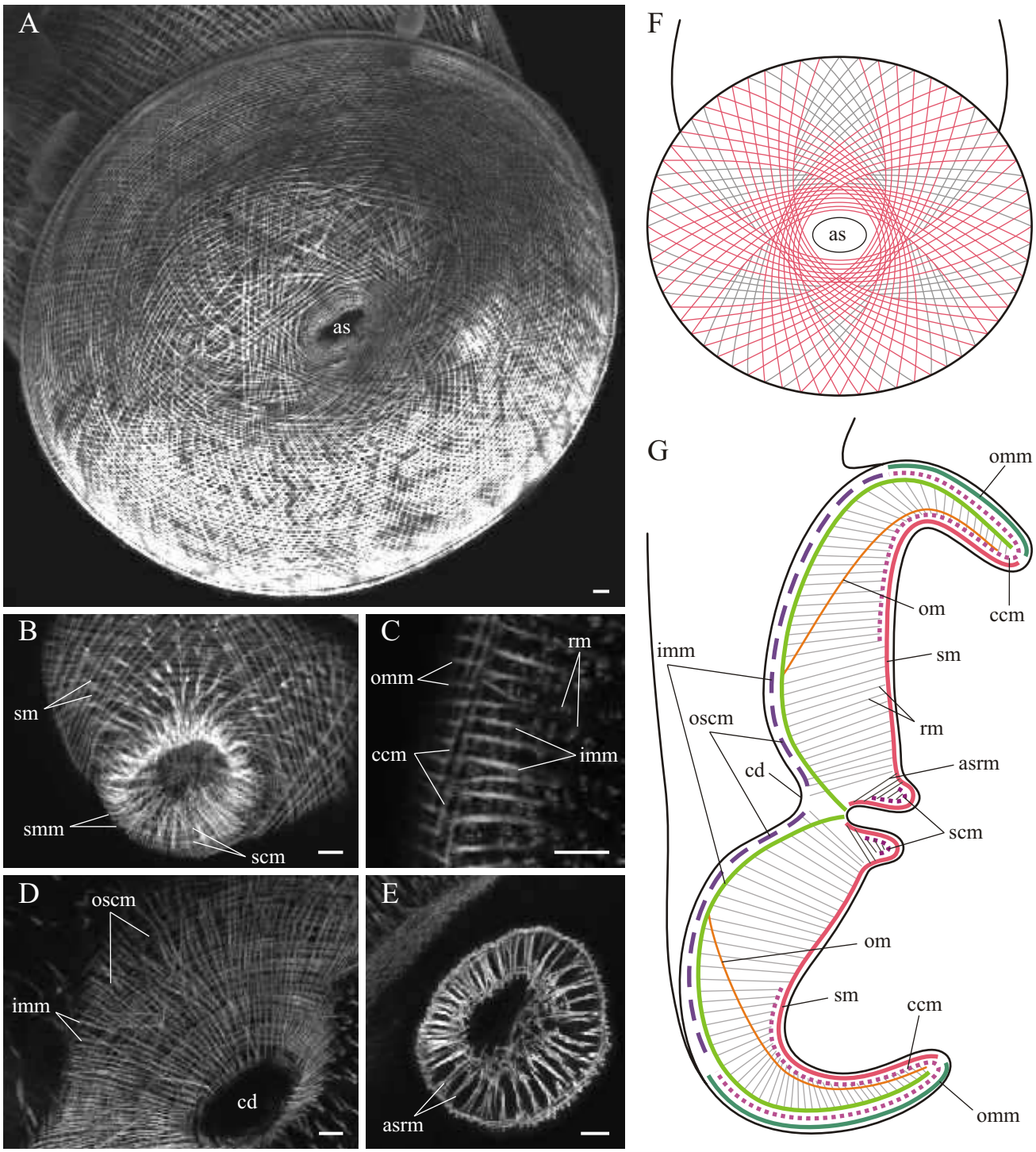

A
as
B
sm
smm
scm
C
rm
omm
ccm
imm
D
oscm
imm
cd
E
asrm
F
as
G
omm
om
ccm
imm
sm
oscm
rm
cd
asrm
scm
om
sm
ccm
omm

Рис. 3. Ацетабулюм неполовозрелых марит *D. subclavatus*.
A. Общий вид ацетабулюма с раскрытой полостью.
B. Дополнительная присоска.
C. Тангентальный оптический срез через свободный край.
D. Погружённая часть купола ацетабулюма.
E. Фронтальный оптический срез через дополнительную присоску.
F. Схема расположения основных групп мышечных волокон звездообразного слоя.
G. Схема взаиморасположения мышечных слоёв ацетабулюма на мидсагиттальном срезе.

as — дополнительная присоска; asrm — радиальные мышечные волокна дополнительной присоски; ccm — кольцевые мышечные волокна под тегументом полости и свободного края ацетабулюма; cd — углубление в центре наружной поверхности ацетабулюма; imm — внутренние меридиональные мышечные волокна наружной поверхности; om — косые мышечные волокна; omm — наружные меридиональные мышечные волокна свободного края; oscm — кольцевые мышечные волокна погружённой части наружной поверхности; rm — радиальные мышечные волокна; scm — полукольцевые мышечные волокна дополнительной присоски; sm — мышечные волокна звездообразного слоя; smm — меридиональные мышечные волокна дополнительной присоски.

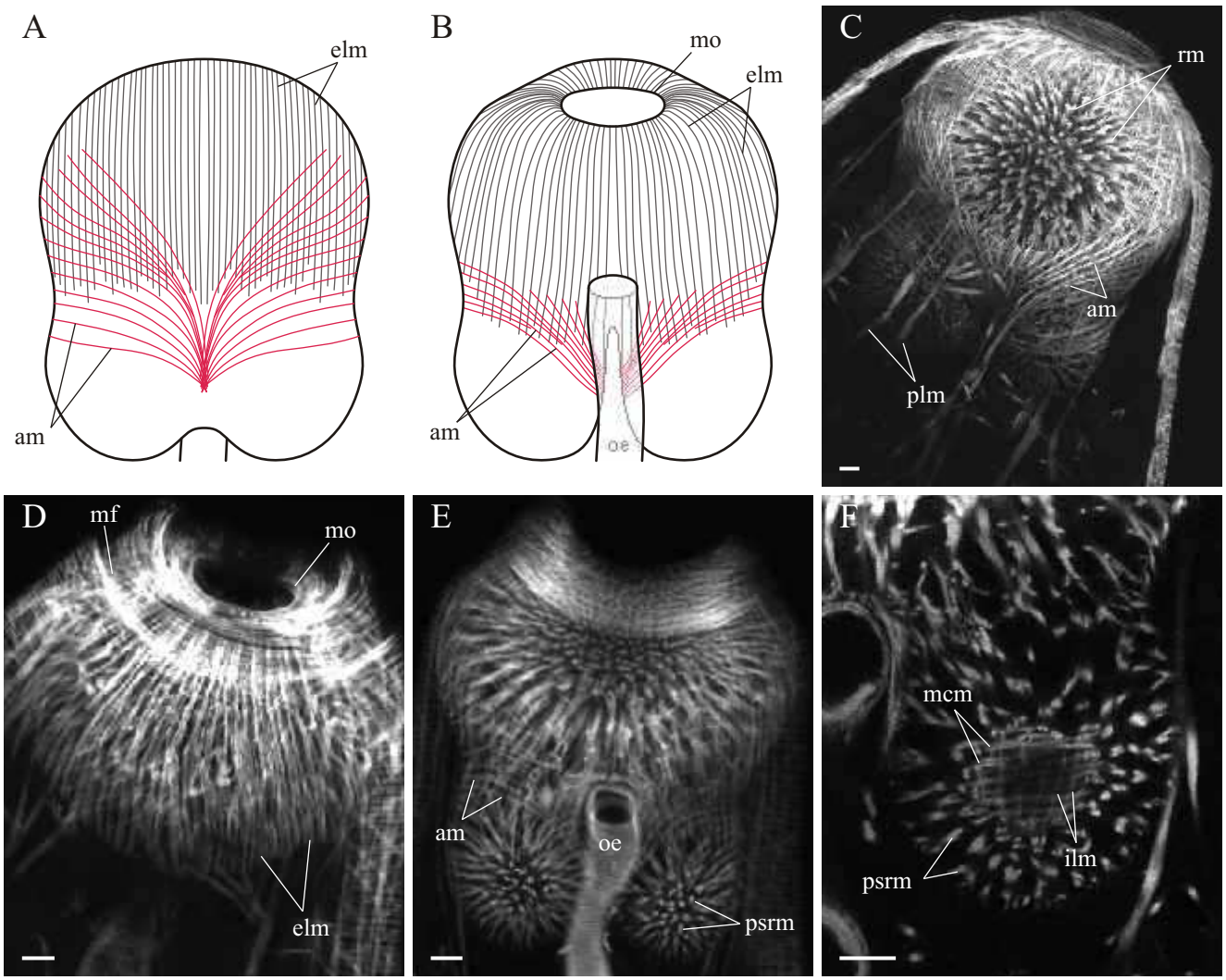


Рис. 4. Пищеварительная система неполовозрелых марит *Diplodiscus subclavatus*.
A. Схема расположения мышечных волокон на дорсальной наружной поверхности глотки.
B. Схема расположения мышечных волокон на вентральной наружной поверхности глотки.
C. Сборка из серии фронтальных оптических срезов: часть дорсальной наружной поверхности глотки и толща её стенки.
D. Вентральная поверхность глотки (сборка из серии фронтальных оптических срезов).
E. Вентральная поверхность глотки (сборка из серии фронтальных оптических срезов).
F. Дорсальная поверхность полости первичного глоточного кармана (сборка из серии фронтальных оптических срезов).

am — мышечные волокна крыловидного слоя; elm — наружные продольные мышечные волокна глотки; ilm — внутренние продольные мышечные волокна глотки; mcm — полукольцевые мышечные волокна среднего слоя; mf — складка у края ротового отверстия; mo — ротовое отверстие; psrm — радиальные мышечные волокна первичных глоточных карманов; oe — пищевод; plm — продольные мышечные волокна в паренхиме; rm — радиальные мышечные волокна.

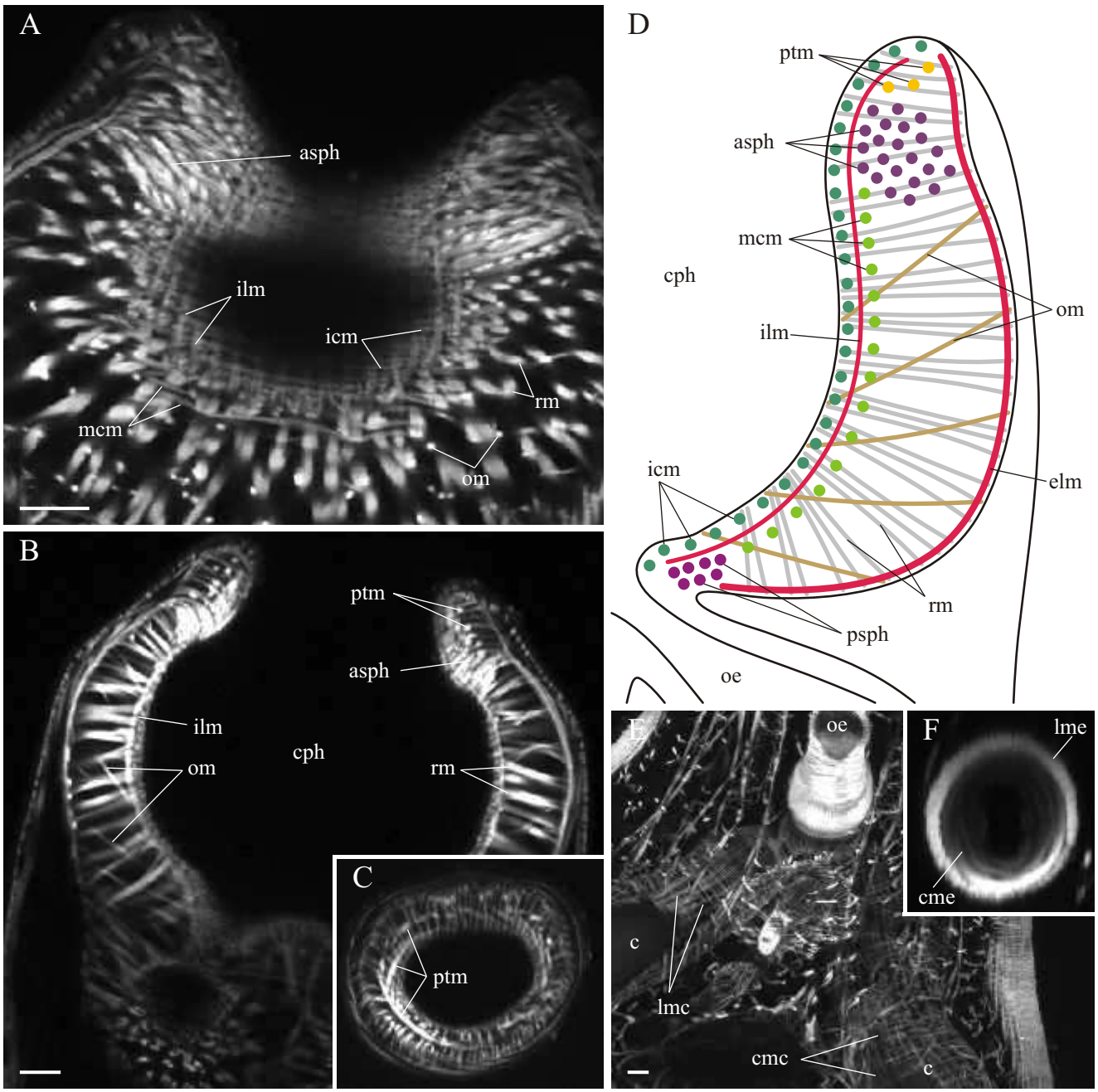

A
asph
ilm
icm
rm
mcm
om
B
ptm
asph
ilm
cph
om
rm
C
ptm
D
ptm
asph
mcm
cph
om
ilm
icm
elm
rm
psph
oe
E
oe
c
lmc
cmc
c
F
lme
cme

Рис. 5. Пищеварительная система неполовозрелых марит *D. subclavatus*.
A. Фронтальный оптический срез через стенку глотки близ поверхности её полости.
B. Фронтальный оптический срез через глотку.
C. Реконструкция поперечного оптического среза через глотку.
D. Схема расположения мышечных волокон на мидсагиттальном срезе через вентральную стенку глотки.
E. Пищевод и ветви кишки.
F. Реконструкция поперечного оптического среза через пищеводный бульбус.

asph — передний сфинктер глотки; c — кишка; cmc — кольцевые мышечные волокна ветвей кишки; cme — кольцевые мышечные волокна пищевода; cph — полость глотки; elm — наружные продольные мышечные волокна глотки; icm — внутренние кольцевые мышечные волокна глотки; ilm — внутренние продольные мышечные волокна глотки; lmc — продольные мышечные волокна ветвей кишки; lme — продольные мышечные волокна пищевода; mcm — полукольцевые мышечные волокна среднего слоя глотки; oe — пищевод; om — косые мышечные волокна; psph — задний сфинктер глотки; ptm — поперечные мышечные волокна перед передним сфинктером глотки; rm — радиальные мышечные волокна глотки.

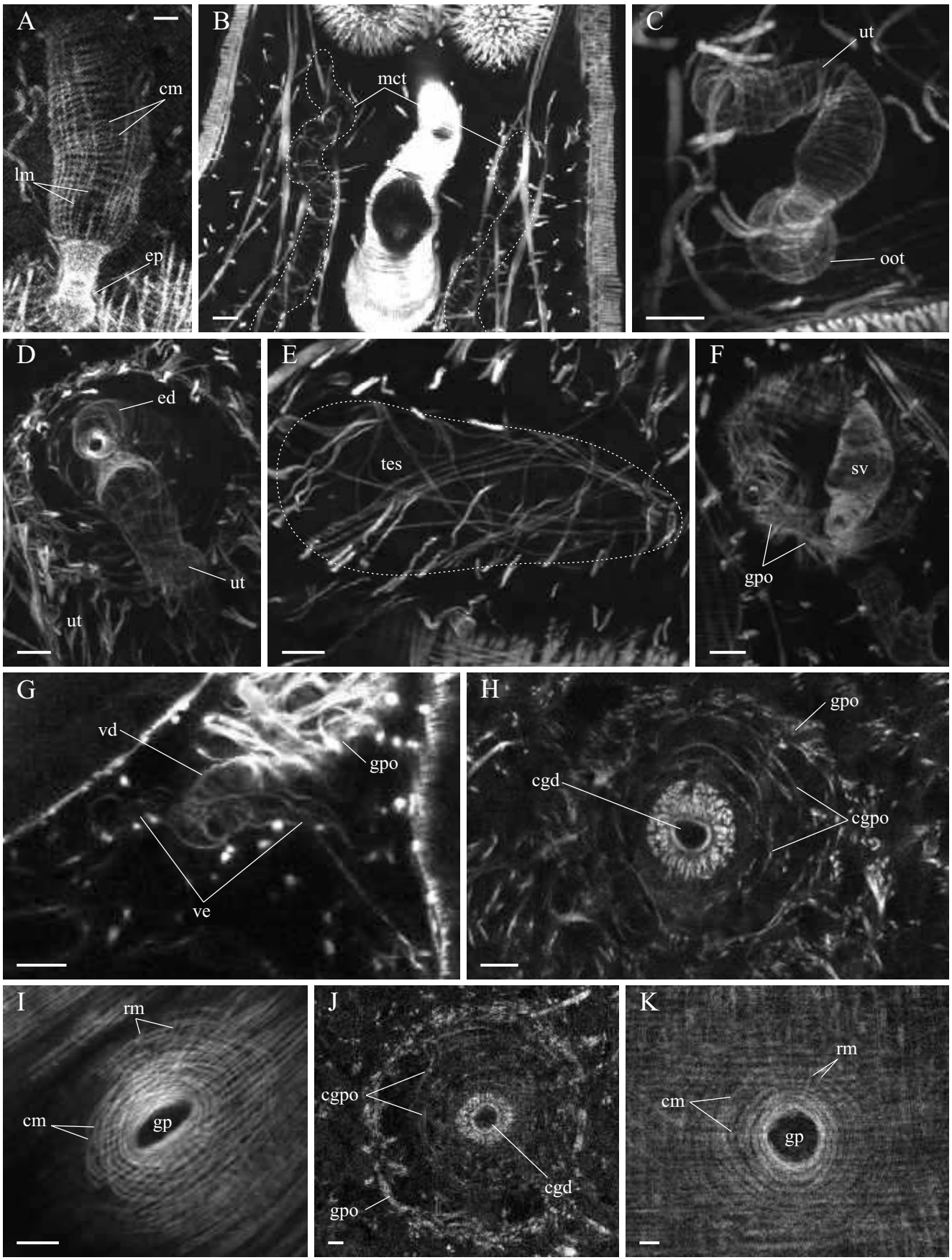

A
cm
lm
ep
B
mct
C
ut
oot
D
ed
ut
ut
E
tes
F
sv
gpo
G
vd
gpo
ve
H
gpo
cgd
cgpo
I
rm
cm
gp
J
cgpo
cgd
gpo
K
rm
cm
gp

Рис. 6. Мочевой пузырёк и половая система марит *D. subclavatus*.

A. Мочевой пузырёк.

B. Главные собирательные каналы.

C. Матка и оотип.

D. Фронтальный оптический срез через половую сумку.

E. Семенник (граница показана пунктиром).

F. Семенной пузырёк внутри половой сумки.

G. Семявыносящие каналы и семяпровод.

H. Фронтальный оптический срез через половую сумку.

I. Кожно-мускульный мешок в районе общего полового отверстия.

J. Фронтальный оптический срез через половую сумку (половозрелая марита).

K. Кожно-мускульный мешок в районе общего полового отверстия (половозрелая марита).

cgd — общий половой проток; cgpo — концентрические круги из мышечных волокон в половой сумке; cm — кольцевые мышечные волокна; ed — семяизвергательный канал; ep — экскреторная пора; gp — общее половое отверстие; gpo — стенка половой сумки; lm — продольные мышечные волокна; mct — главные собирательные каналы; oot — оотип; rm — радиальные мышечные волокна; sv — семенной пузырёк; tes — семенник; ut — матка; vd — семяпровод; ve — семявыносящие каналы.

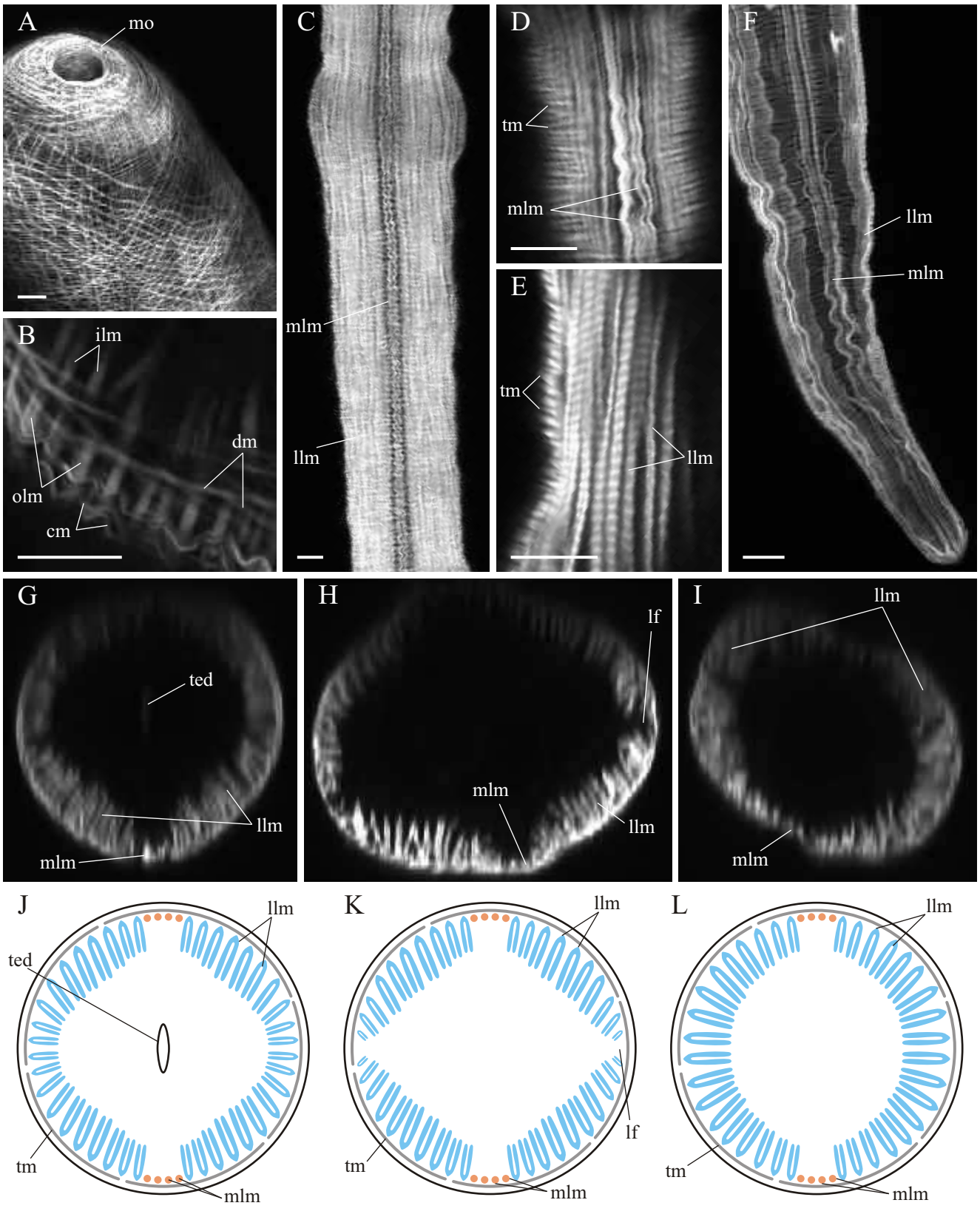

A
mo
B
ilm
dm
olm
cm
C
mlm
llm
D
tm
mlm
E
tm
llm
F
llm
mlm
G
ted
llm
mlm
H
lf
mlm
llm
I
llm
mlm
J
llm
ted
tm
mlm
K
llm
lf
tm
mlm
L
llm
tm
mlm

Рис. 7. Церкарии *D. subclavatus*.

A. Вентролатеральный вид на передний конец тела церкарии.

B. Тангентальный оптический срез через кожно-мускульный мешок туловища церкарии.

C. Хвост, вид с дорсальной стороны.

D. Тангентальный оптический срез через хвост (вентральная поверхность).

E. Тангентальный оптический срез через хвост (вентролатеральная поверхность).

F. Кончик хвоста.

G. Реконструкция поперечного оптического среза через хвост близ его основания.

H. Реконструкция поперечного оптического среза через среднюю часть хвоста.

I. Реконструкция поперечного оптического среза через заднюю часть хвоста.

J. Схема расположения мышечных волокон на поперечном срезе через хвост близ его основания.

K. Схема расположения мышечных волокон на поперечном срезе через среднюю часть хвоста.

L. Схема расположения мышечных волокон на поперечном срезе через заднюю часть хвоста.

cm — кольцевые мышечные волокна; dm — диагональные мышечные волокна; ilm — внутренние продольные мышечные волокна; lf — продольная бороздка на латеральных мышечных лентах хвоста; llm — мышечные волокна латеральных продольных лент хвоста; mlm — медианные продольные мышечные пучки хвоста; mo — ротовое отверстие; olm — наружные продольные мышечные волокна; ted — экскреторный канал в хвосте; tm — поперечные мышечные волокна хвоста.

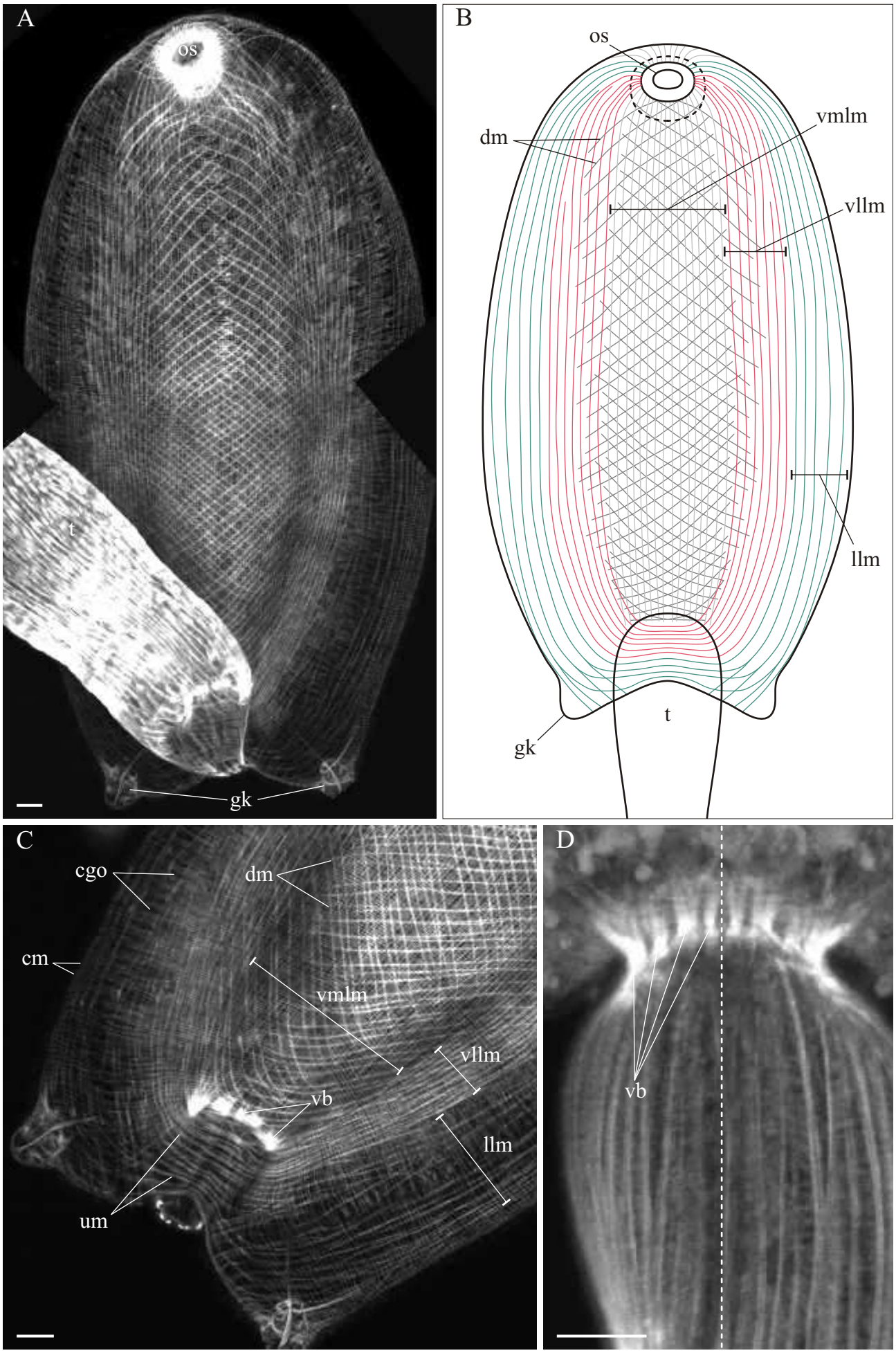

A
os
t
gk
B
os
dm
vmlm
vllm
llm
t
gk
C
cgo
dm
cm
vmlm
vllm
vb
llm
um
D
vb

Рис. 1. Кожно-мускульный мешок вентральной стороны туловища.
A. Общий вид туловища церкарии с вентральной стороны.
B. Схема расположения продольных и диагональных мышечных волокон кожно-мускульного мешка на вентральной стороне туловища церкарии. Вентромедианная группа продольных волокон отмечена серым, вентролатеральные — красным, латеральные — зелёным.
C. Задняя треть туловища церкарии, вид с вентральной стороны (основание хвоста убрано).
D. Место крепления хвоста на вентральной стороне туловища.

cgo — отверстия цистогенных желёз; cm — кольцевые мышечные волокна; dm — диагональные мышечные волокна; gk — железистый бугорок; llm — латеральные группы продольных мышечных волокон; os — ротовая присоска; t — хвост; vllm — вентролатеральные группы продольных мышечных волокон; vmlm — вентромедианная группа продольных мышечных волокон; vb — пучки вентромедианных продольных мышечных волокон, к которым крепится хвост на вентральной поверхности туловища; um — U-образные участки вентролатеральных и латеральных групп мышечных волокон.

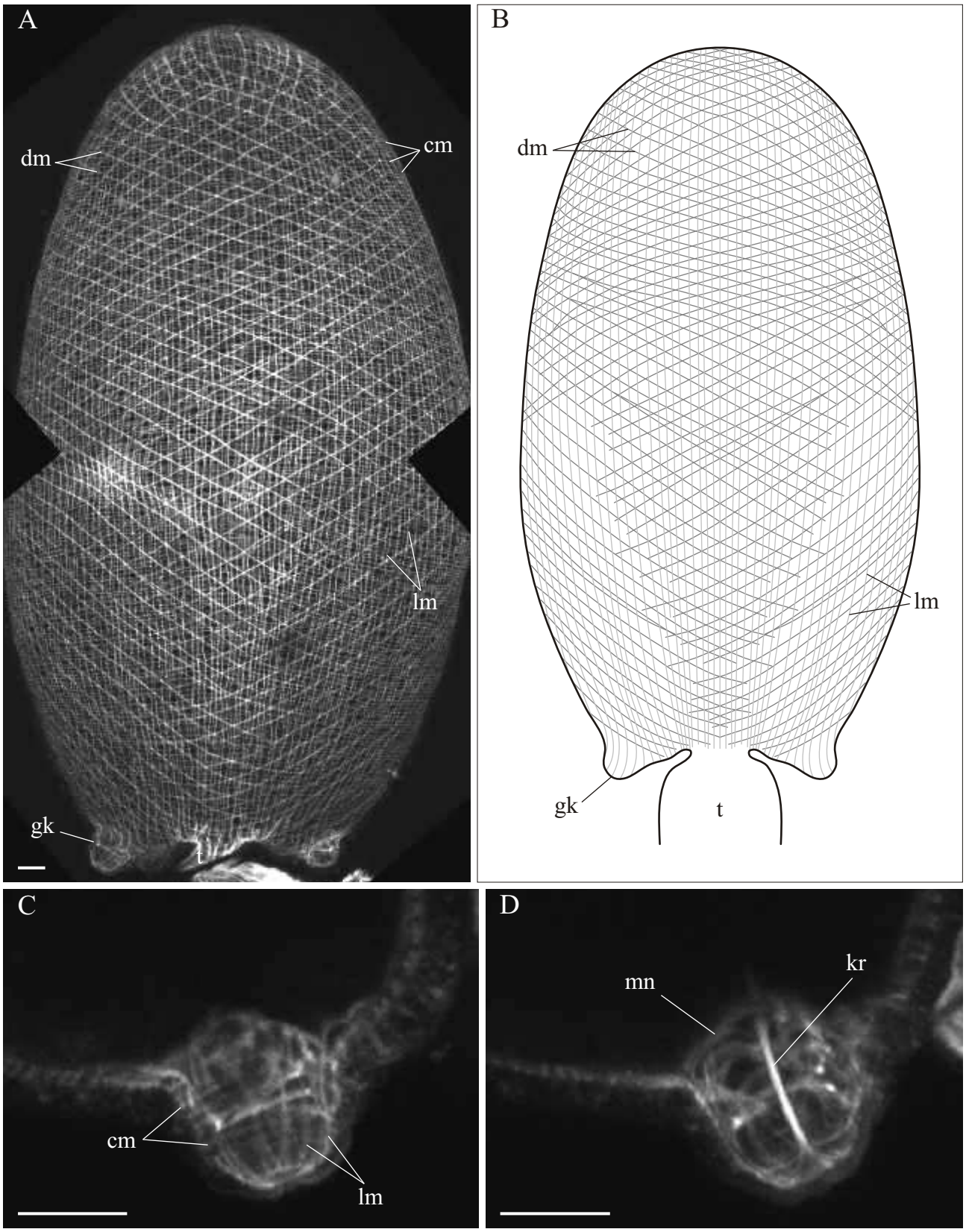
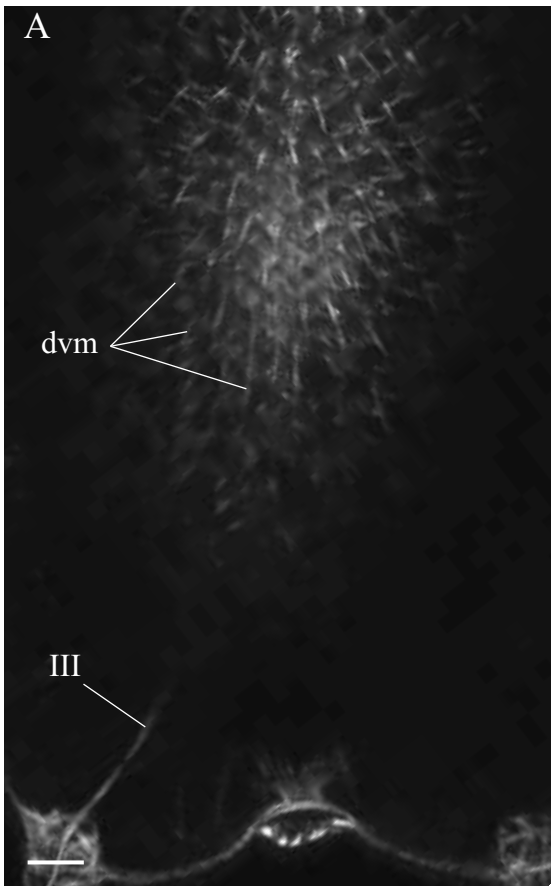
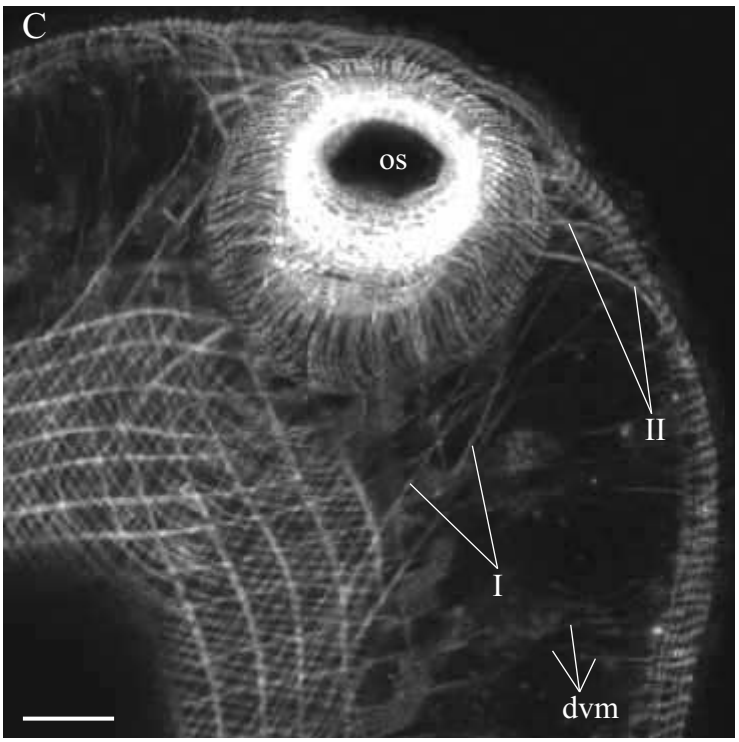
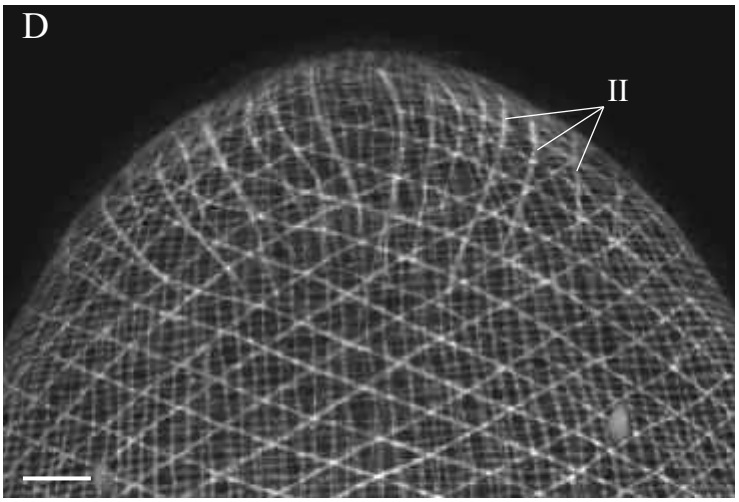

A
dm
cm
lm
gk
B
dm
lm
gk
t
C
cm
lm
D
mn
kr

Рис. 2. Кожно-мускульный мешок дорсальной стороны туловища. Железистые бугорки.
A. Общий вид туловища церкарии с дорсальной стороны.
B. Схема расположения продольных и диагональных мышечных волокон на дорсальной стороне туловища церкарии.
C. Поверхность железистого бугорка.
D. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через железистый бугорок.

cm — кольцевые мышечные волокна; dm — диагональные мышечные волокна; gk — железистый бугорок; kr — ретрактор железистого бугорка; lm — продольные мышечные волокна; mn — сеть мышечных волокон, отграничивающая железистый бугорок от паренхимы.


A
dvm
III


C
os
II
I
dvm


D
II

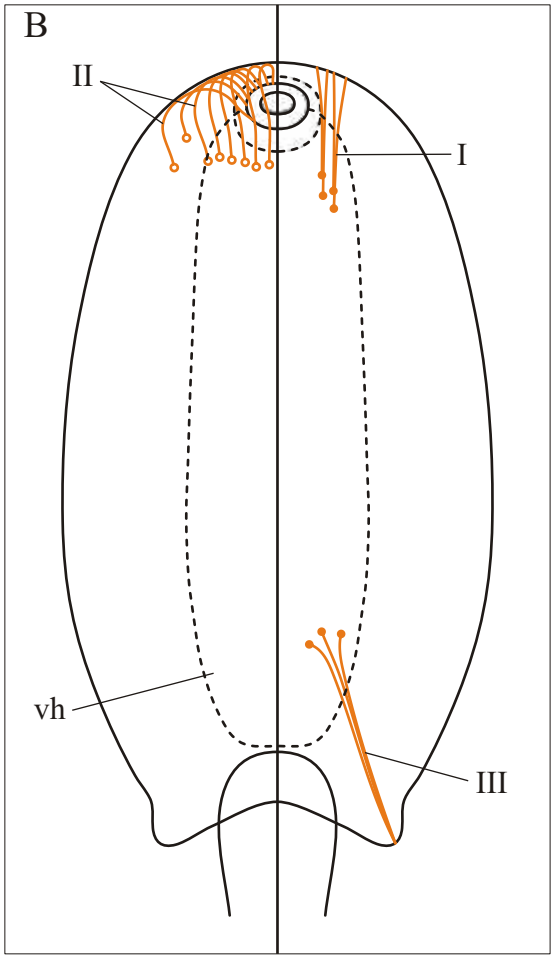

B
II
I
vh
III

Рис. 3. Паренхимная мускулатура.
A. Фронтальный оптический срез через заднюю половину туловища церкарии.
B. Схема расположения дополнительных групп паренхимных мышечных волокон. Кружки с заливкой показывают места крепления на вентральной стороне туловища, без заливки — на дорсальной. Концы мышечных волокон без метки крепятся к тем структурам, на фоне которых они изображены.
C. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через передний конец тела.
D. Вид с дорсальной поверхности на передний конец тела. Вторая группа дополнительных паренхимных волокон под кожно-мускульным мешком.

dvm — дорсо-вентральные мышечные волокна; os — ротовая присоска; vh — вентральная впадина (её граница показана пунктиром).
Римскими цифрами отмечены группы дополнительных паренхимных волокон (как в тексте).

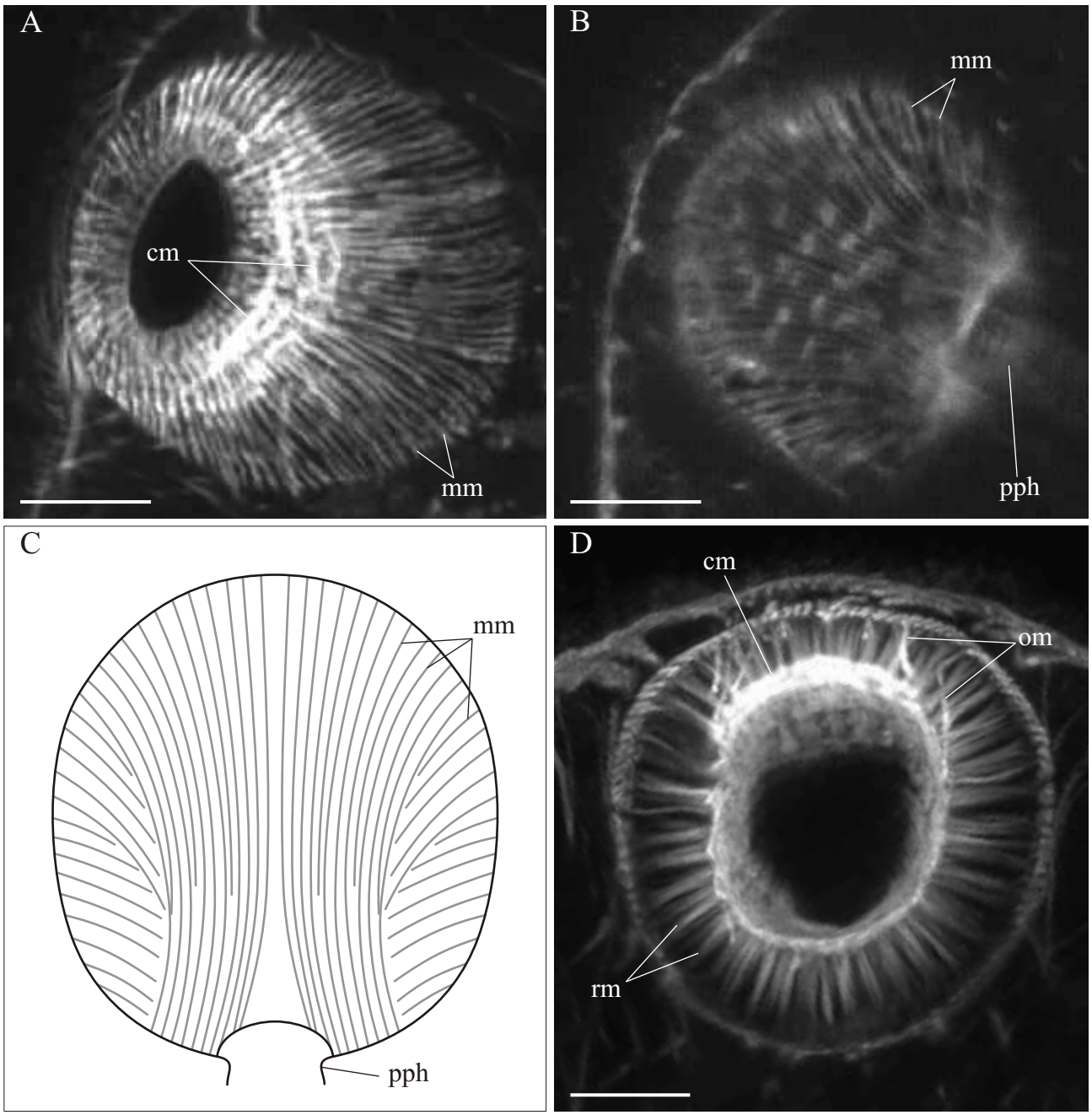


Рис. 4. Ротовая присоска.

A. Вентральная поверхность купола ротовой присоски.

B. Дорсальная поверхность купола ротовой присоски.

C. Схема расположения мышечных волокон на дорсальной поверхности купола ротовой присоски.

D. Фронтальный оптический срез через ротовую присоску.

cm — кольцевые мышечные волокна сфинктера; mm — «меридиональные» мышечные волокна купола присоски; om — косые мышечные волокна; pph — префаринкс; rm — радиальные мышечные волокна.

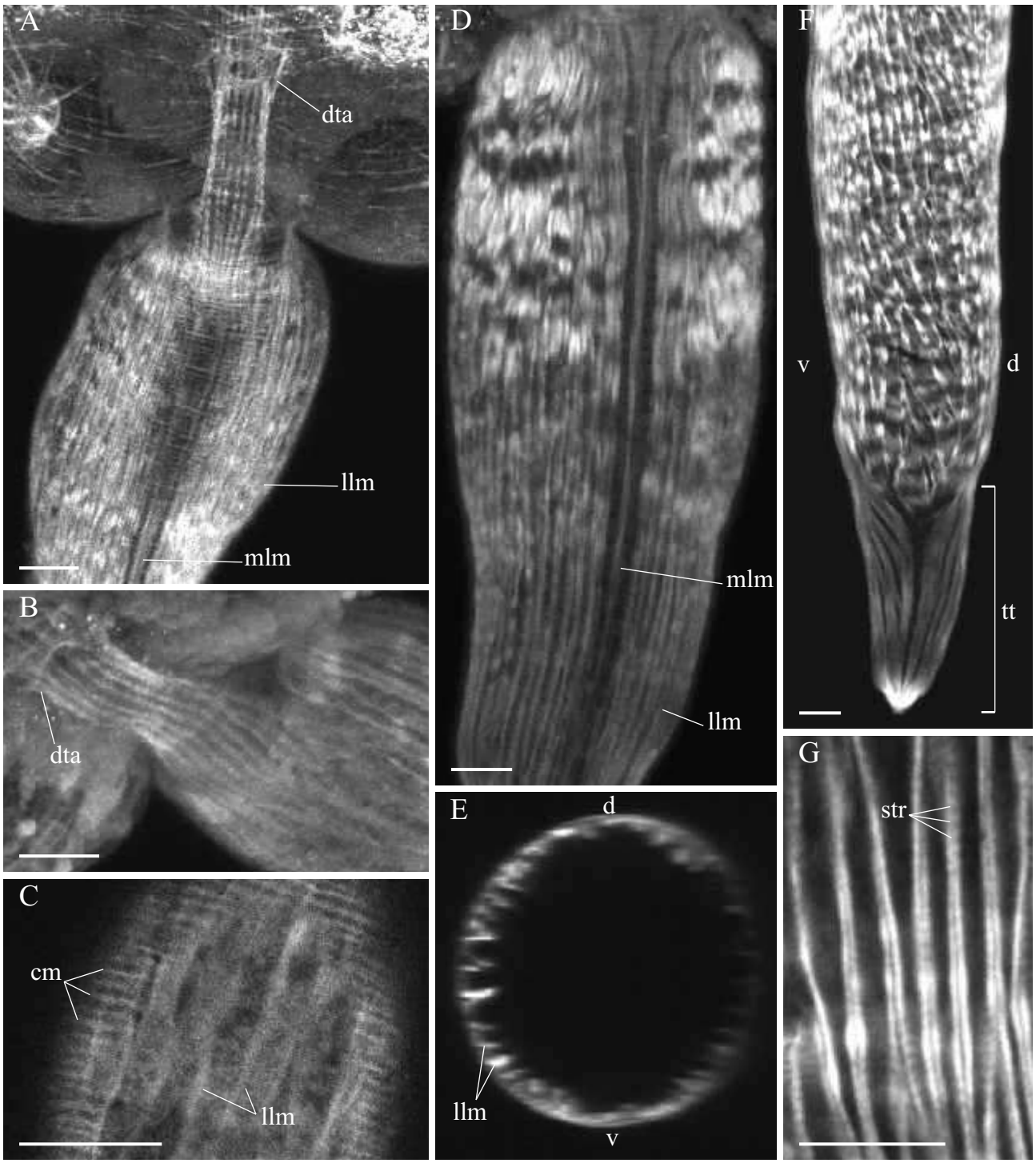

A
dta
llm
mlm
B
dta
C
cm
llm
D
mlm
llm
E
d
llm
v
F
v
d
tt
G
str

Рис. 5. Хвост.
A. Вид с дорсальной стороны на основание хвоста.
B. То же.
C. Тангентальный оптический срез через хвост.
D. Вид с дорсальной стороны на переднюю половину хвоста.
E. Реконструкция поперечного оптического среза через хвост.
F. Вид сбоку на заднюю половину хвоста.
G. Продольный оптический срез через латеральную продольную мышечную ленту хвоста.

cm — кольцевые мышечные волокна; d — дорсальная сторона; dta — место крепления хвоста на дорсальной стороне туловища; llm — латеральные продольные мышечные ленты; mlm — медианные продольные мышечные пучки; str — исчерченность; tt — кончик хвоста; v — вентральная сторона.

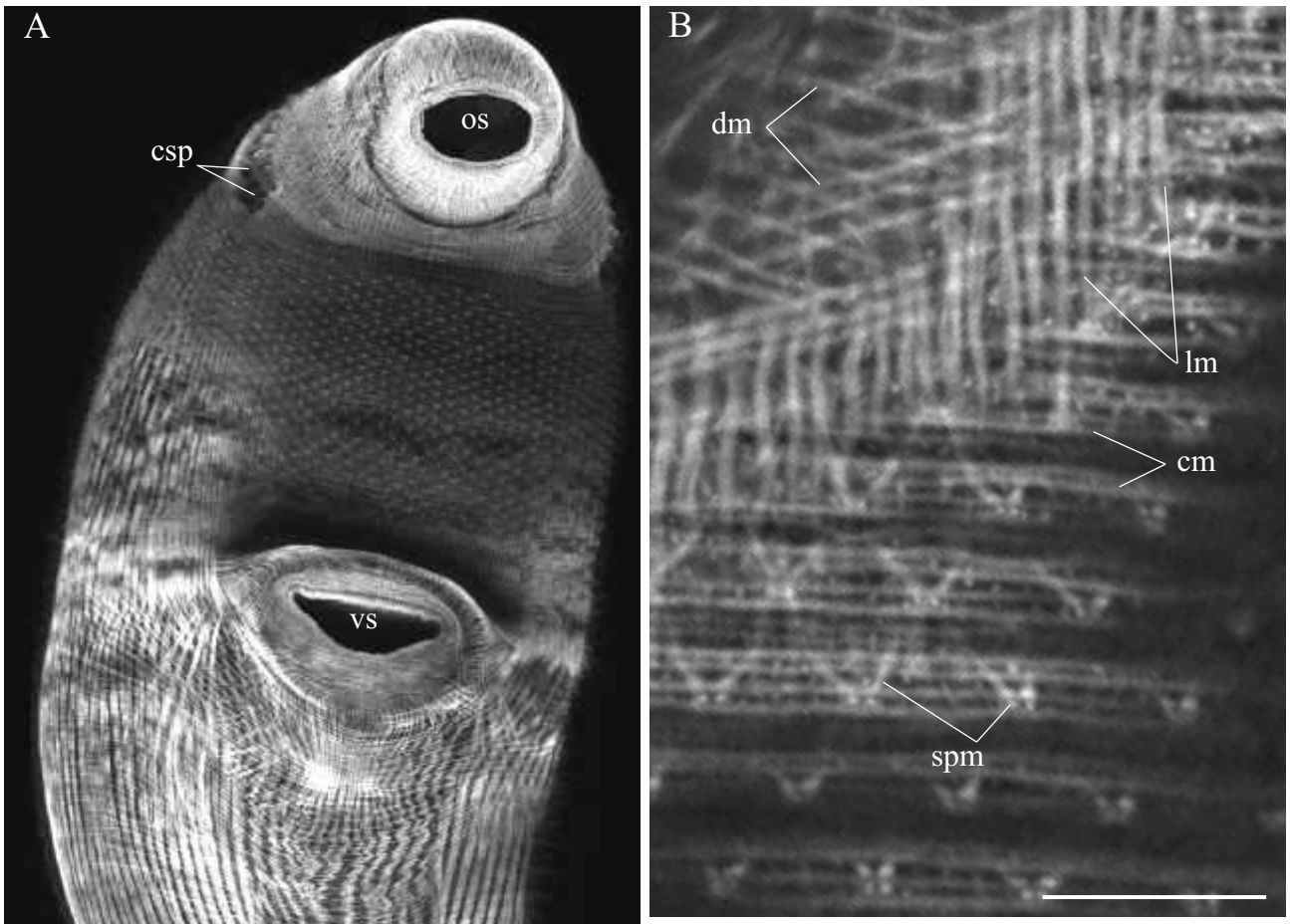


Рис. 1. Кожно-мускульный мешок.
A. Общий вид туловища церкарии с вентральной стороны.
B. Фрагмент тангентального оптического среза через кожно-мускульный мешок. Вентральная поверхность, преацетабулярный отдел.

cm — кольцевые мышечные волокна; csp — шипы воротничка; dm — диагональные мышечные волокна; lm — продольные мышечные волокна; os — ротовая присоска; spm — мышечные волокна актиновых шипиков тегумента; vs — брюшная присоска; t — хвост.

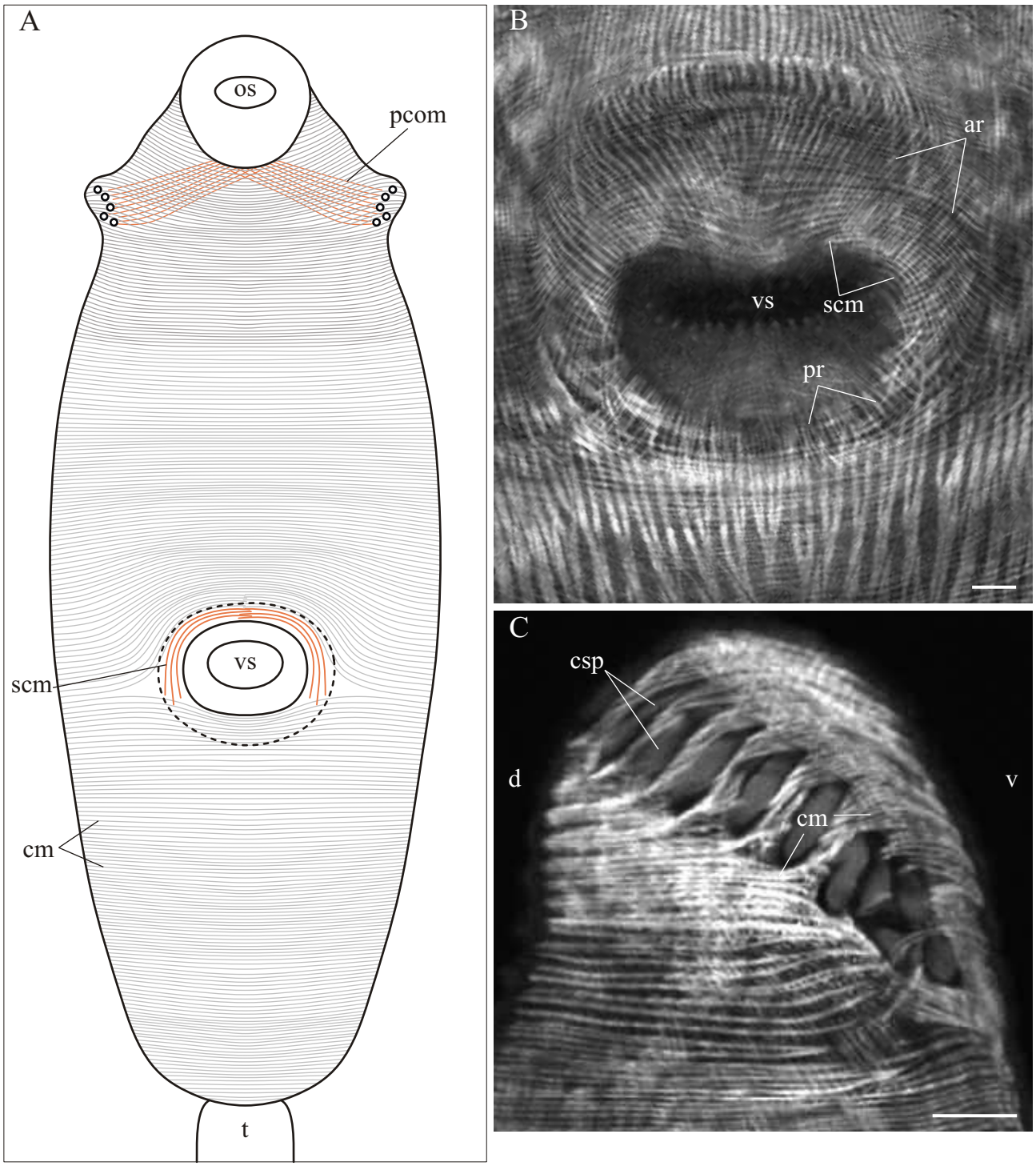


Рис. 2. Кожно-мускульный мешок.

A. Схема расположения косых волокон в преколярном отделе и кольцевых мышечных волокон на вентральной поверхности туловища.

B. Кожно-мускульный мешок в районе отверстия брюшной присоски.

C. Передний конец тела, вид сбоку.

ar — антериорадиальные мышечные волокна; cm — кольцевые мышечные волокна; csp — шипы воротничка; d — дорсальная сторона тела; os — ротовая присоска; pcom — косые мышечные волокна в преколярном отделе; pr — постериорадиальные мышечные волокна; scm — полукольцевые мышечные волокна; t — хвост; v — вентральная сторона тела; vs — брюшная присоска.

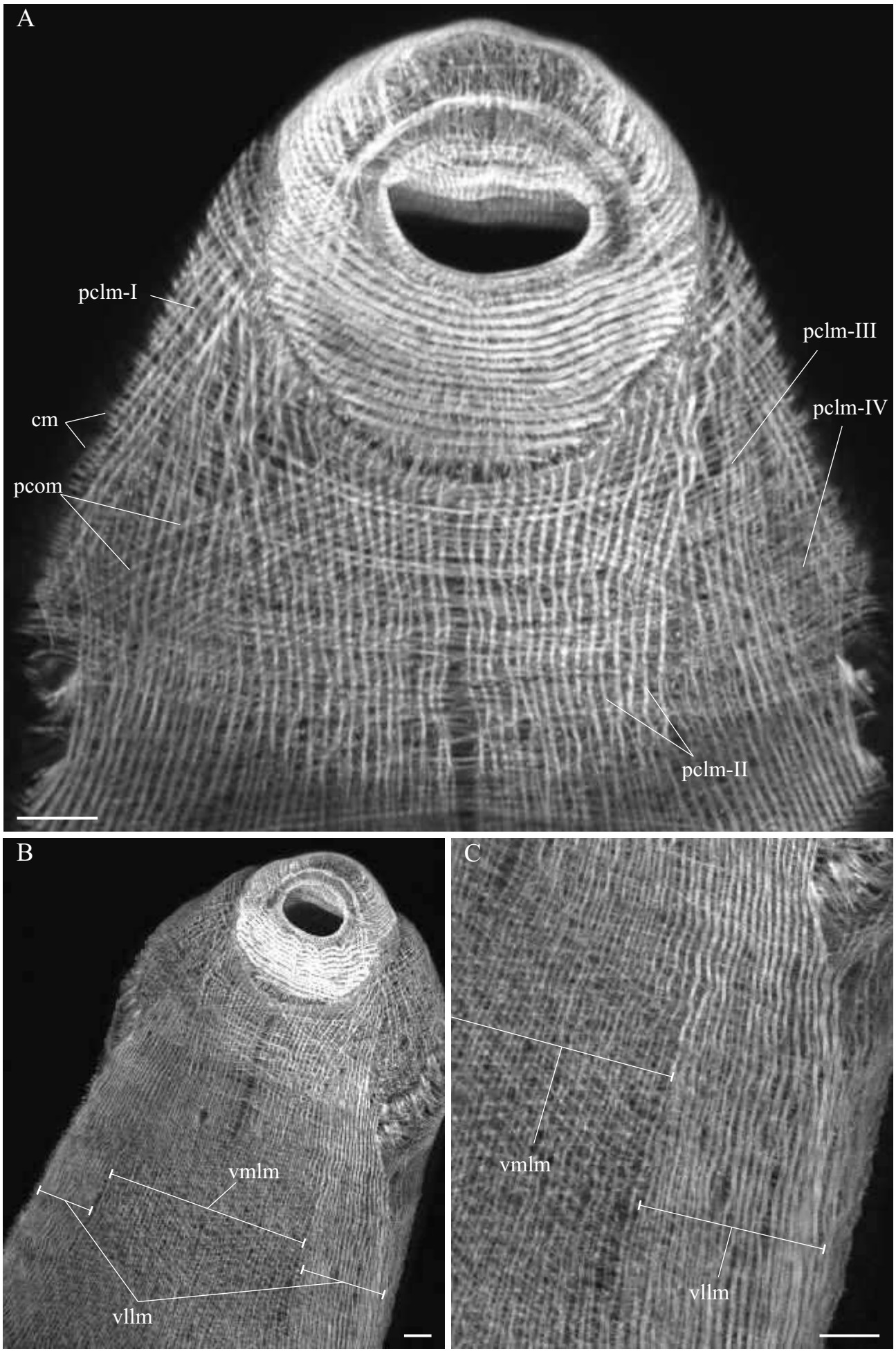

A
pclm-I
pclm-III
pclm-IV
cm
pcom
pclm-II
B
vmlm
vllm
C
vmlm
vllm

Рис. 3. Кожно-мускульный мешок.
A. Преколярный отдел, вид с вентральной стороны.
B. Передняя часть туловища, вид с вентральной стороны.
C. Фрагмент кожно-мускульного мешка в преацетабулярном отделе (вентральная поверхность).

cm — кольцевые мышечные волокна; pclm-I — продольные мышечные волокна дорсальной и латеральных поверхностей преколярного отдела; pclm-II — вентромедианная группа продольных мышечных волокон преколярного отдела; pclm-III — первая вентролатеральная группа продольных мышечных волокон преколярного отдела; pclm-IV — вторая вентролатеральная группа продольных мышечных волокон преколярного отдела; pcom — косые мышечные волокна преколярного отдела; vllm — вентролатеральные группы продольных мышечных волокон преацетабулярного отдела; vmlm — вентромедианная группа продольных мышечных волокон преацетабулярного отдела.

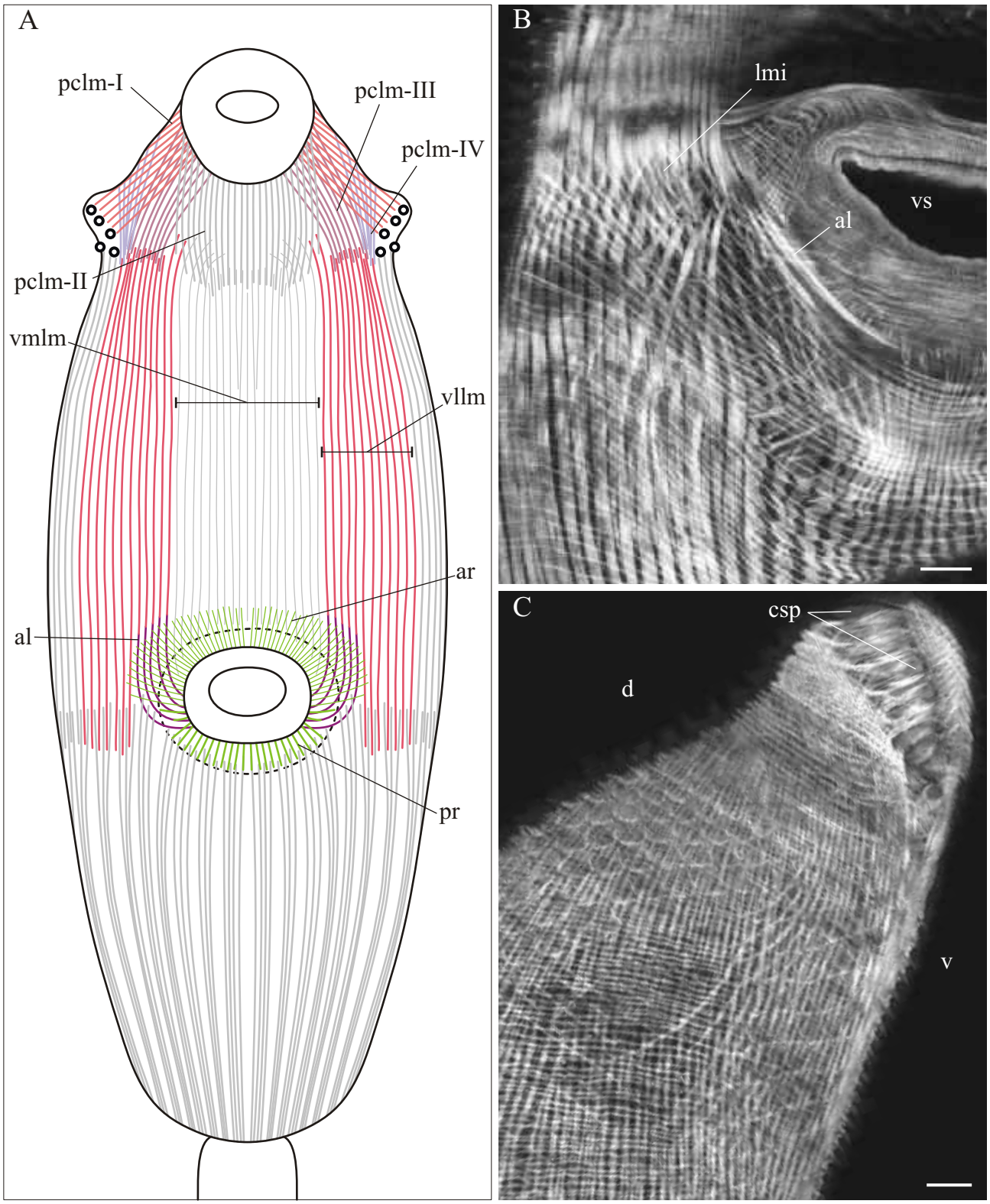

A
pclm-I
pclm-III
pclm-IV
pclm-II
vmlm
vllm
ar
al
pr
B
lmi
vs
al
C
csp
d
v

Рис. 4. Кожно-мускульный мешок.
A. Схема расположения продольных, антериолатеральных, антериорадиальных и постериорадиальных волокон кожно-мускульного мешка на вентральной стороне туловища.
B. Фрагмент кожно-мускульного мешка в районе брюшной присоски.
C. Передняя часть тела, вид сбоку (видны изгибы продольных мышечных волокон на латеральной поверхности).

al — антериолатеральные мышечные волокна; ar — антериорадиальные мышечные волокна; csp — шипы воротничка; d — дорсальная сторона; lmi — место интердигитации вентролатеральных продольных мышечных волокон преацетабулярного отдела с продольными мышечными волокнами постацетабулярного отдела тела; pclm-I — продольные мышечные волокна дорсальной и латеральных поверхностей преколярного отдела; pclm-II — вентромедианная группа продольных мышечных волокон преколярного отдела; pclm-III — первая вентролатеральная группа продольных мышечных волокон преколярного отдела; pclm-IV — вторая вентролатеральная группа продольных мышечных волокон преколярного отдела; pr — постериорадиальные мышечные волокна; v — вентральная сторона; vllm — вентролатеральные группы продольных мышечных волокон преацетабулярного отдела; vmlm — вентромедианная группа продольных мышечных волокон преацетабулярного отдела; vs — брюшная присоска.

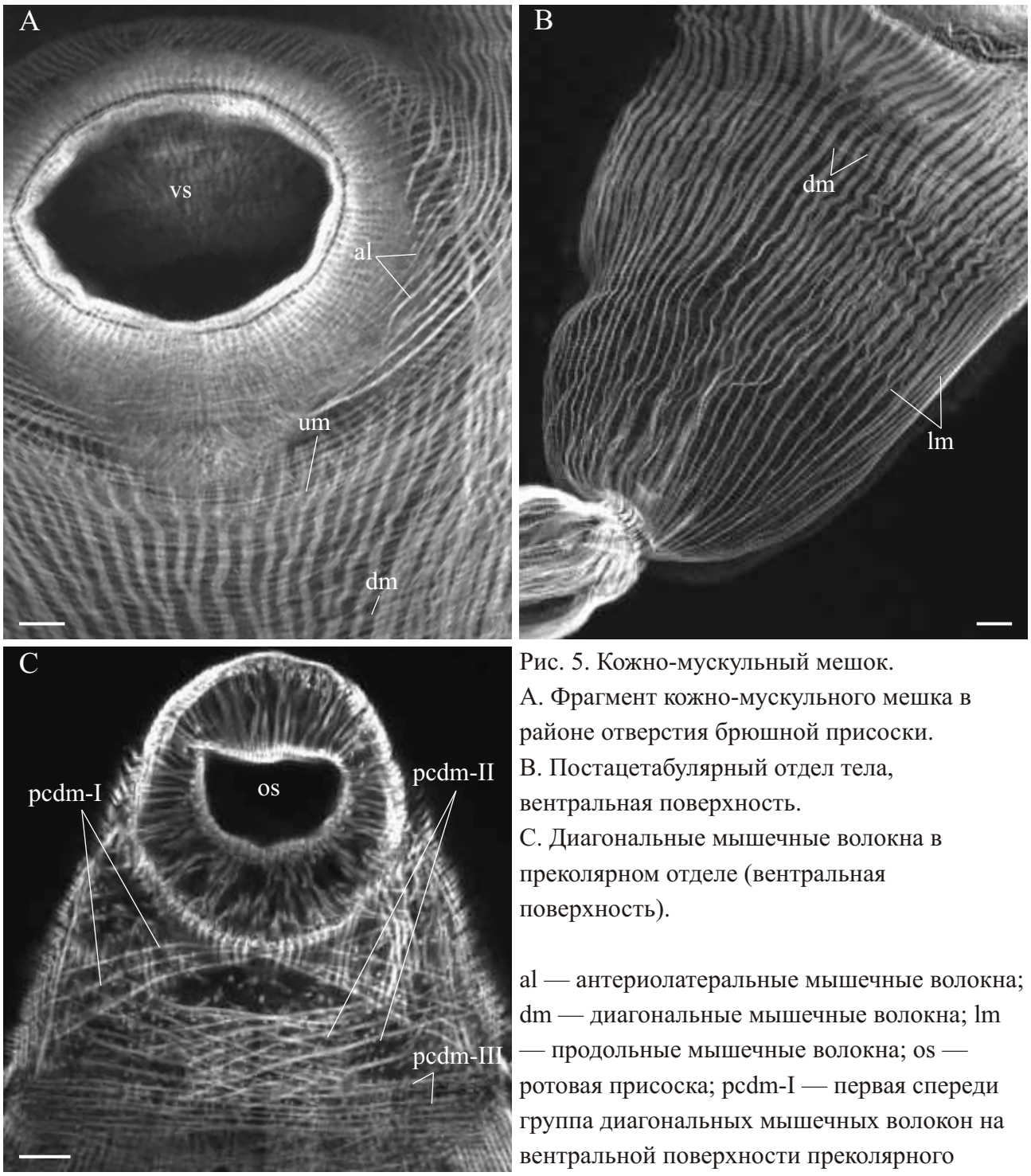


Рис. 5. Кожно-мускульный мешок.
A. Фрагмент кожно-мускульного мешка в районе отверстия брюшной присоски.
B. Постацетабулярный отдел тела, вентральная поверхность.
C. Диагональные мышечные волокна в преколярном отделе (вентральная поверхность).

al — антериолатеральные мышечные волокна; dm — диагональные мышечные волокна; lm — продольные мышечные волокна; os — ротовая присоска; pcdm-I — первая спереди группа диагональных мышечных волокон на вентральной поверхности преколярного отдела; pcdm-II — вторая спереди группа диагональных мышечных волокон на вентральной поверхности преколярного отдела; pcdm-III — третья спереди группа диагональных мышечных волокон на вентральной поверхности преколярного отдела; um — nU-образная система мышечных волокон; vs — брюшная присоска.

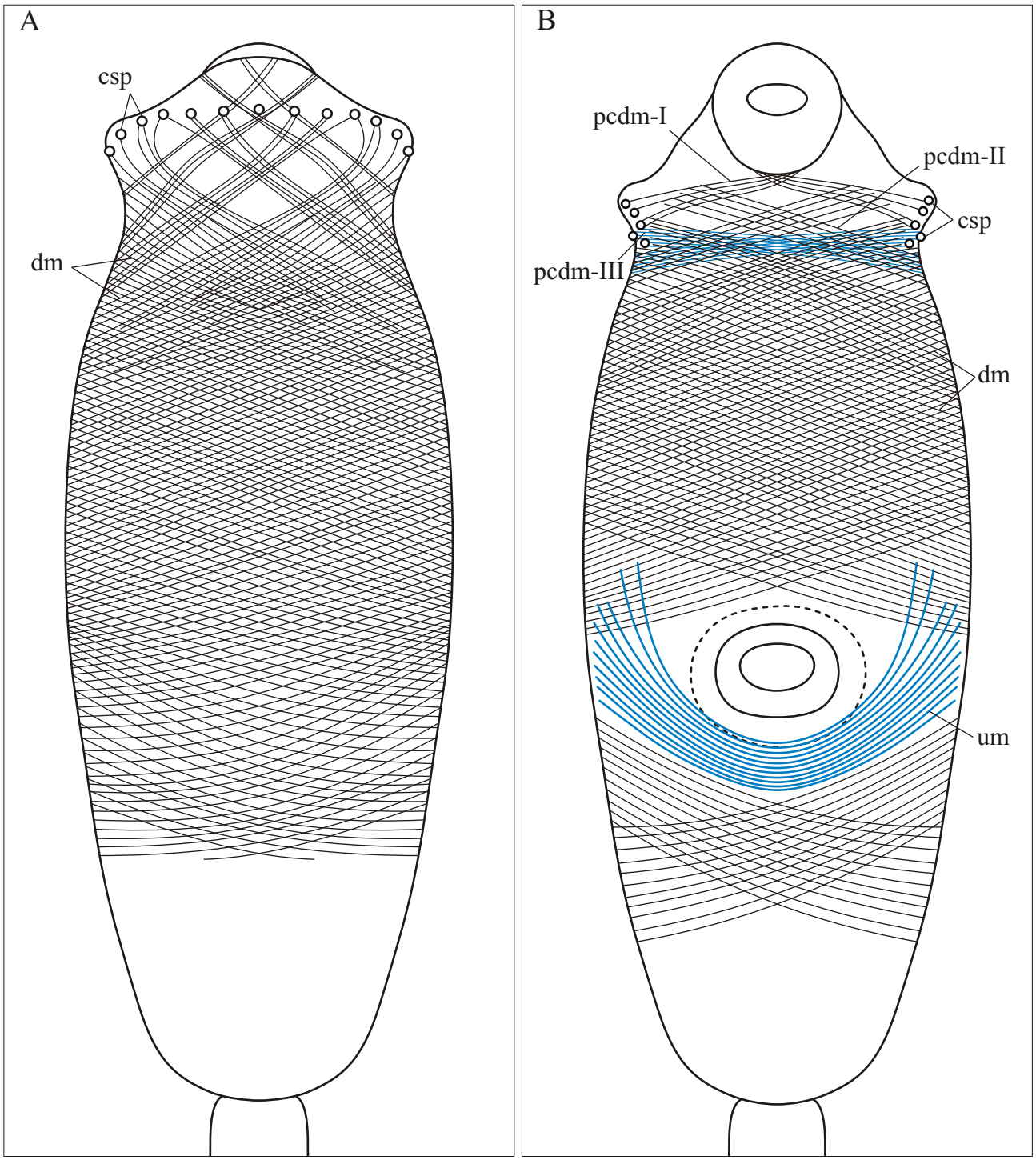


Рис. 6. Кожно-мускульный мешок.
A. Схема расположения диагональных мышечных волокон на дорсальной стороне туловища.
B. Схема расположения диагональных мышечных волокон и nU-образной системы на вентральной стороне туловища.

csp — основания шипов воротничка; dm — диагональные мышечные волокна; pcdm-I — первая спереди группа диагональных мышечных волокон на вентральной стороне преколярного отдела; pcdm-II — вторая спереди группа диагональных мышечных волокон на вентральной стороне преколярного отдела; pcdm-III — третья спереди группа диагональных мышечных волокон на вентральной стороне преколярного отдела; um — nU-образная система мышечных волокон.

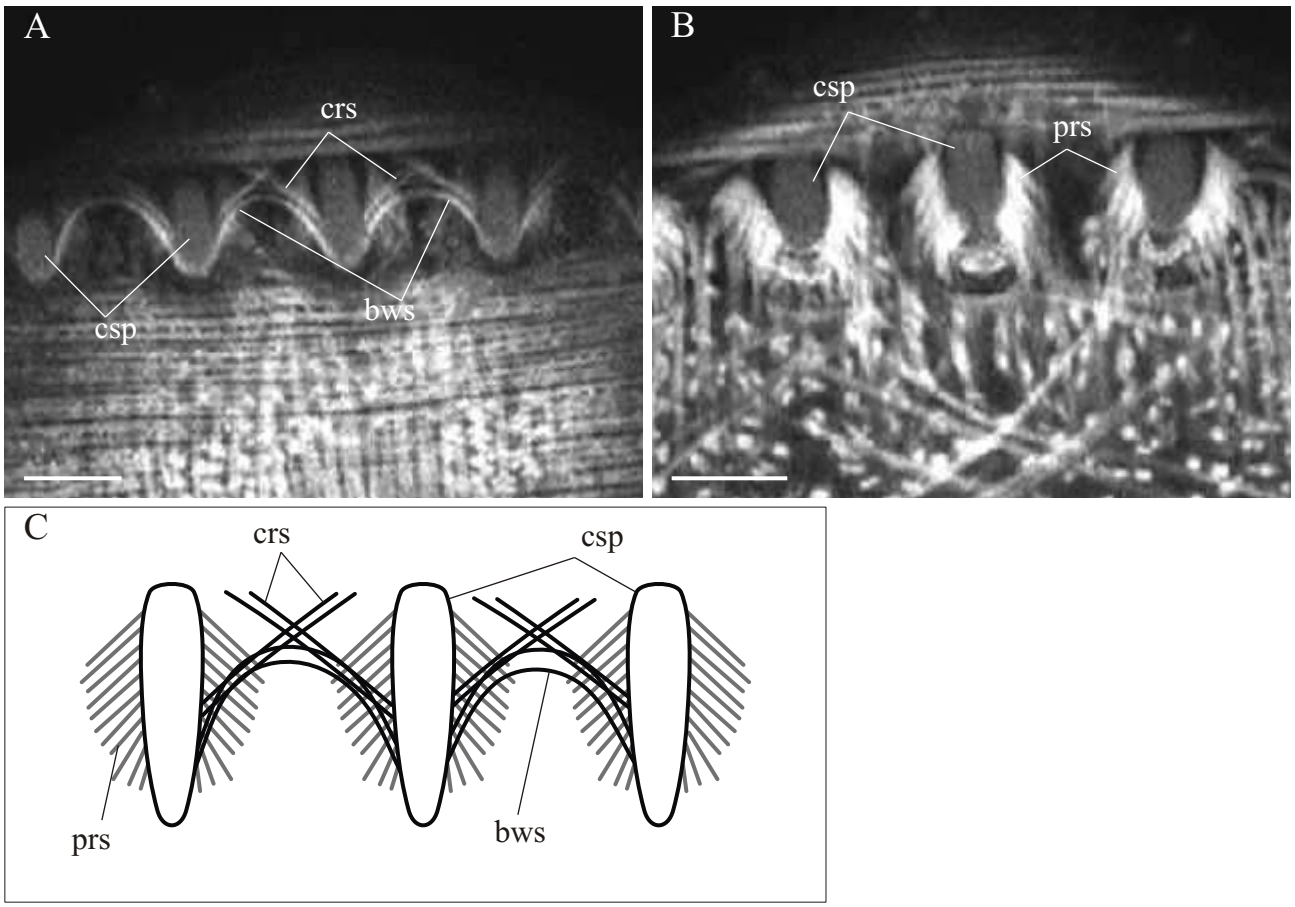


Рис. 7. Мышечные волокна, связанные с шипами воротничка.

A. Фронтальный оптический срез через дорсомедианную группу шипов воротничка.

B. То же, глубже.

C. Схема расположения мышечных волокон, связанных с дорсальными шипами воротничка.

bws — дугообразные мышечные волокна шипов; crs — косые мышечные волокна шипов; csp — шипы воротничка; prs — протракторы шипов.

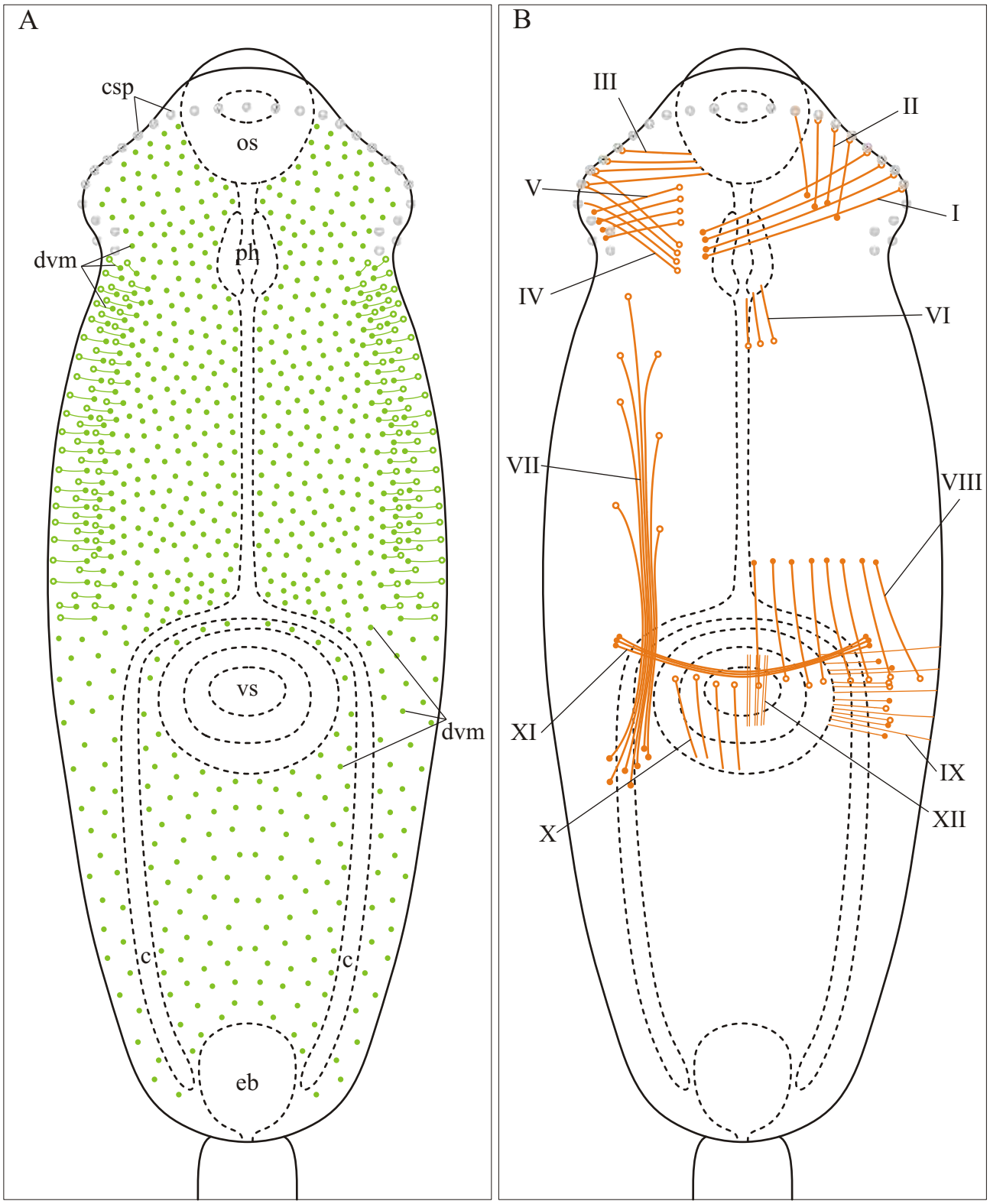

A
csp
os
dvm
ph
vs
dvm
c
c
eb
B
III
II
V
I
IV
VI
VII
VIII
XI
IX
X
XII

Рис. 8. Паренхимная мускулатура.
A. Схема расположения дорсо-вентральных мышечных волокон (точками показаны те волокна, которые идут, в целом, в соответствии с дорсо-вентральной осью тела; остальные изображены в соответствии с принципами, принятыми для схем расположения дополнительных паренхимных мышечных волокон).
B. Схема расположения дополнительных групп паренхимных мышечных волокон. В левой части показаны только группы III, IV, V, VII, X, XI; в правой — только группы I, II, VI, VIII, IX, XII.

c — ветви кишки; csp — основания шипов воротничка; dvm — дорсо-вентральные мышечные волокна; eb — мочевой пузырёк; os — ротовая присоска; ph — глотка; vs — брюшная присоска.
Римскими цифрами обозначены группы дополнительных паренхимных мышечных волокон (как в тексте).
Кружками без заливки показаны концы мышечных волокон, которые крепятся на дорсальной стороне туловища; с заливкой — на вентральной стороне. Концы мышечных волокон без метки крепятся к тем структурам, на фоне которых они изображены.

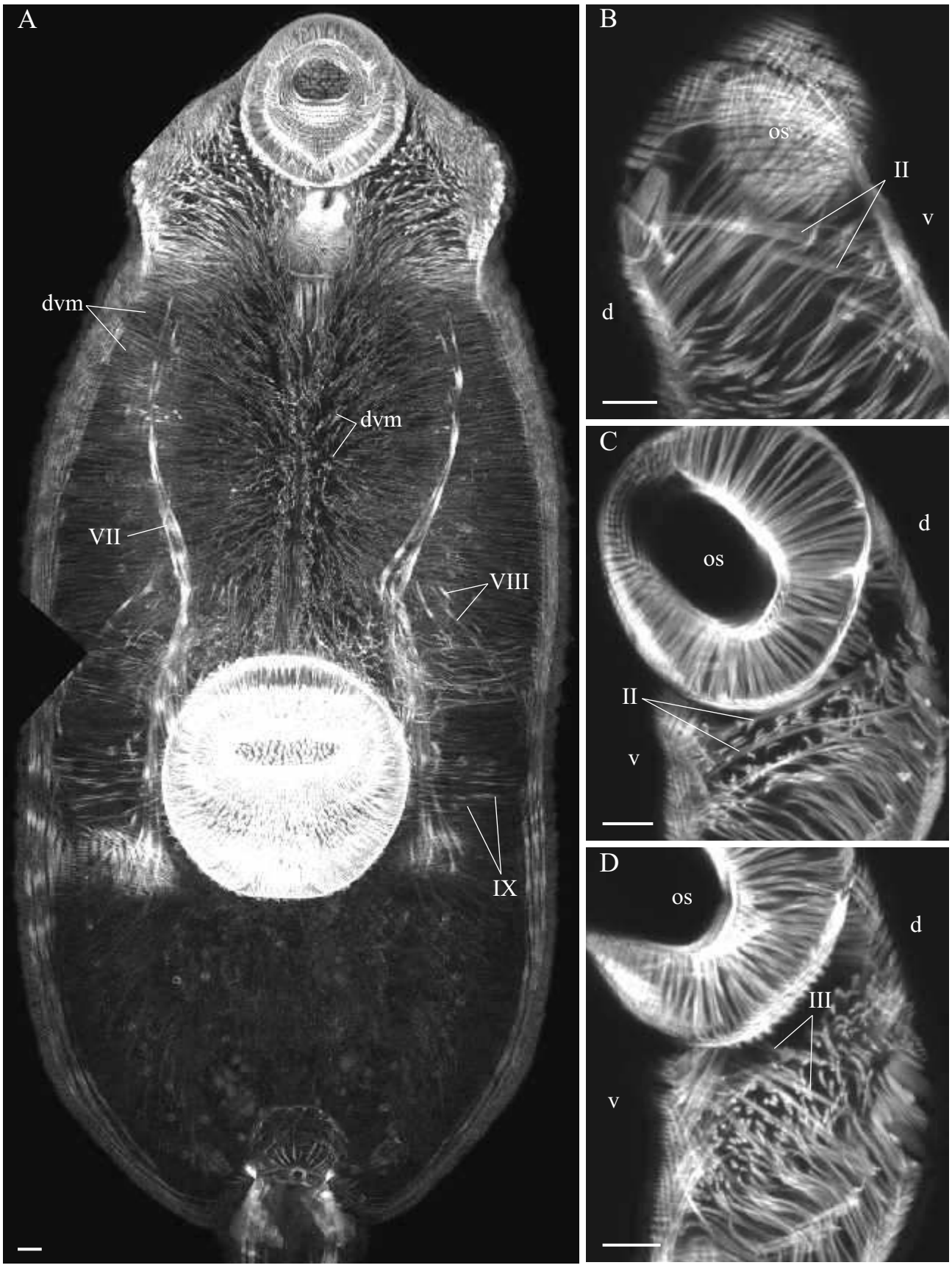

A
dvm
dvm
VII
VIII
IX
B
os
II
v
d
C
os
d
II
v
D
os
d
III
v

Рис. 9. Паренхимная мускулатура.
A. Сборка серии фронтальных оптических срезов через туловище.
B. Парасагиттальный оптический срез через передний конец тела.
C. Косой оптический срез через преколярный отдел.
D. Косой оптический срез через преколярный отдел.

d — дорсальная сторона; dvm — дорсо-вентральные мышечные волокна; os — ротовая присоска; v — вентральная сторона.
Римскими цифрами обозначены группы дополнительных паренхимных мышечных волокон (как в тексте).

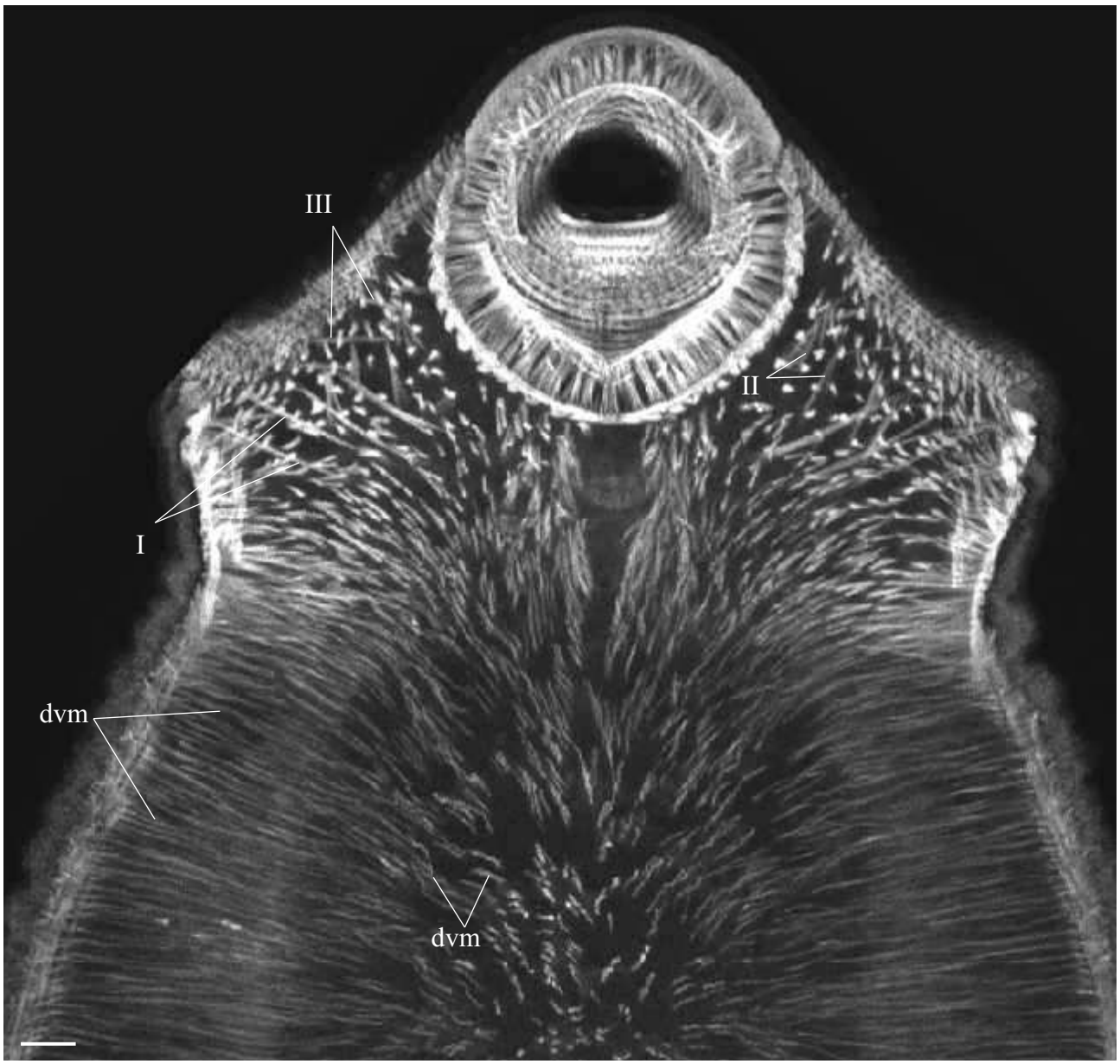


Рис. 10. Паренхимная мускулатура. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через передний конец тела.

dvm — дорсо-вентральные мышечные волокна.
Римскими цифрами обозначены группы дополнительных паренхимных мышечных волокон (как в тексте).

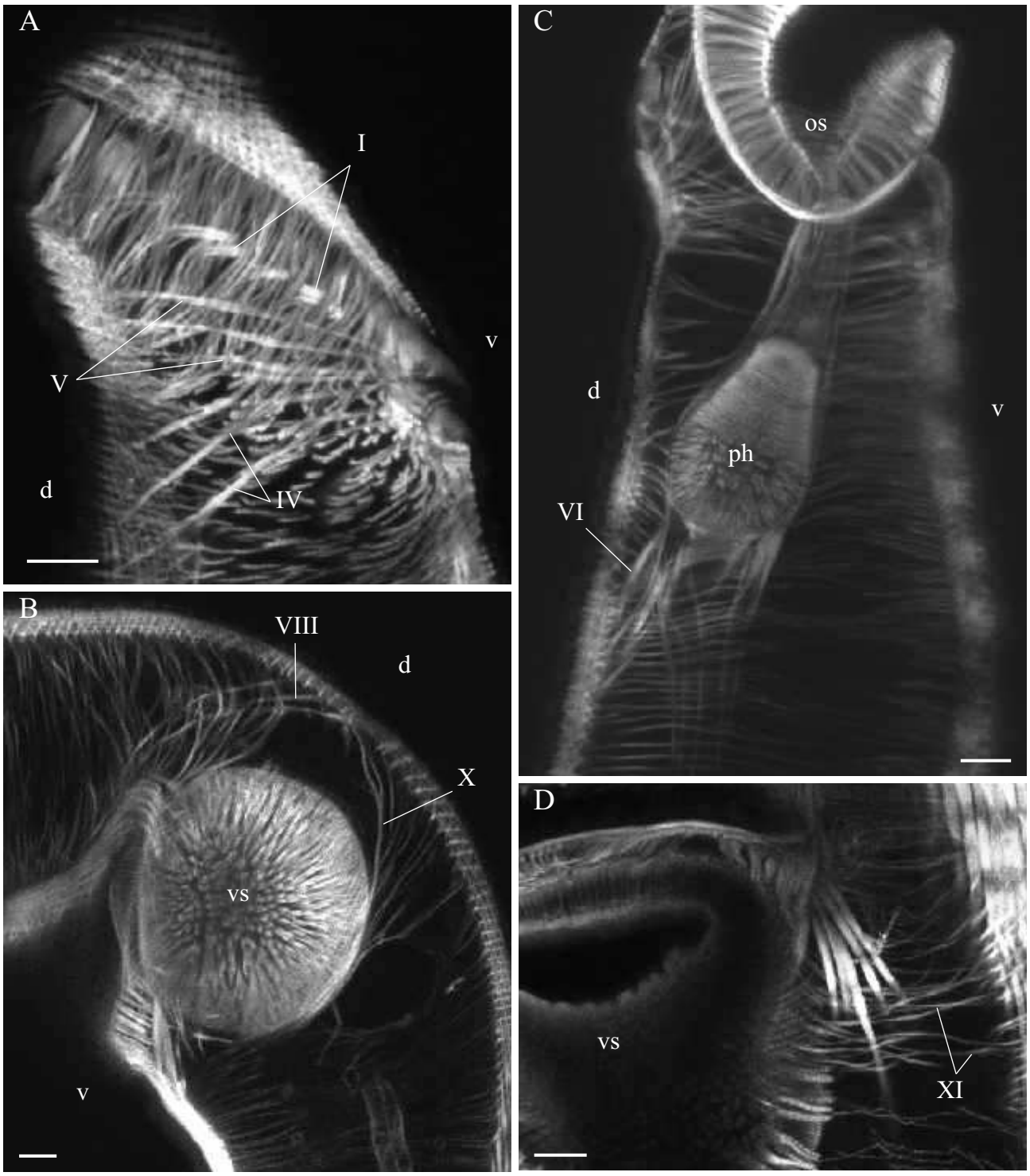


Рис. 11. Паренхимная мускулатура.

A. Парасагиттальный оптический срез через передний конец тела.

B. Сборка из серии парасагиттальных оптических срезов в районе брюшной присоски.

C. Мидсагиттальный оптический срез через преацетабулярный отдел тела.

D. Фрагмент фронтального оптического среза в районе брюшной присоски.

d — дорсальная сторона; os — ротовая присоска; ph — глотка; v — вентральная сторона; vs — брюшная присоска.

Римскими цифрами обозначены группы дополнительных паренхимных мышечных волокон (как в тексте).

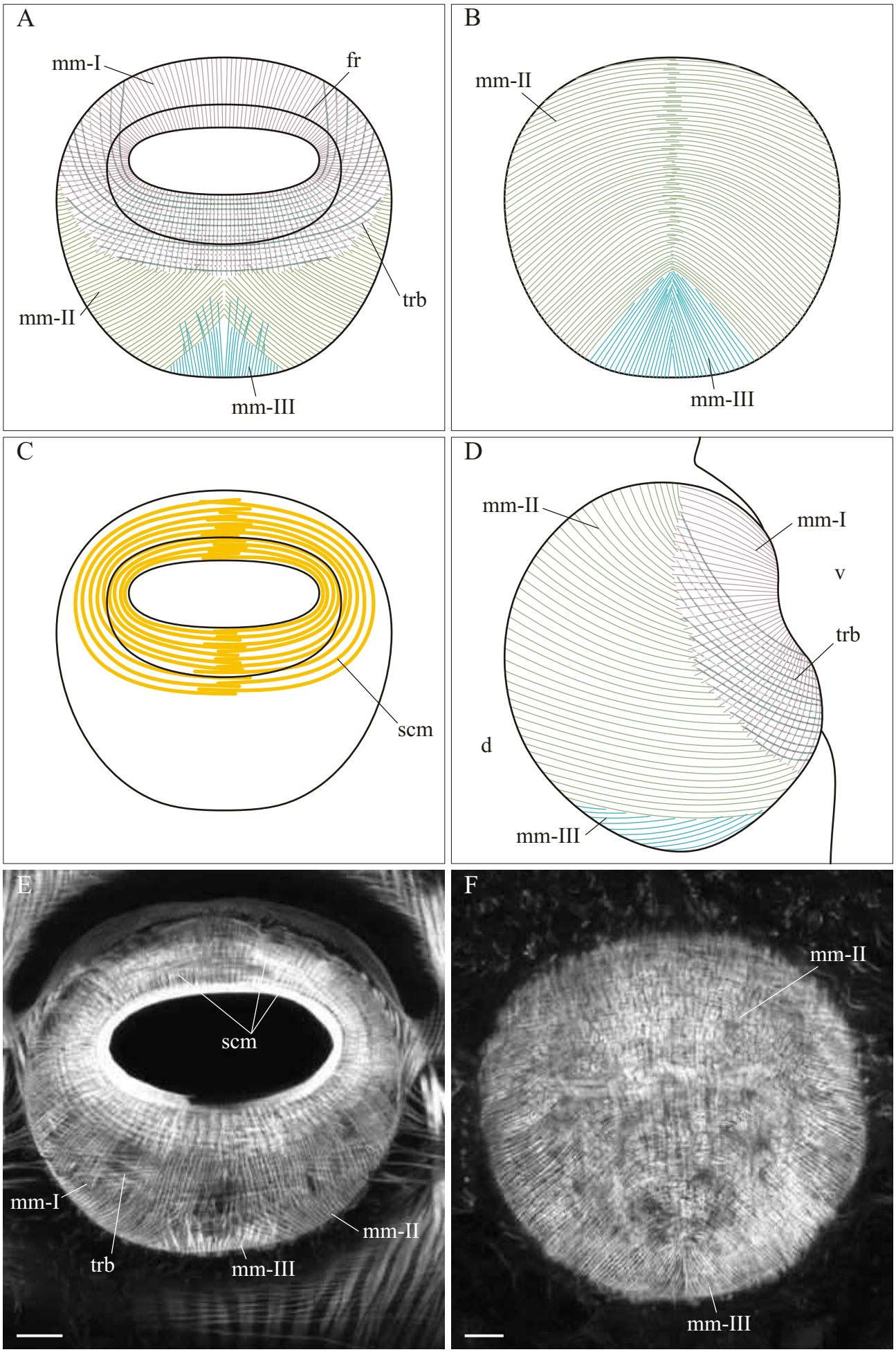
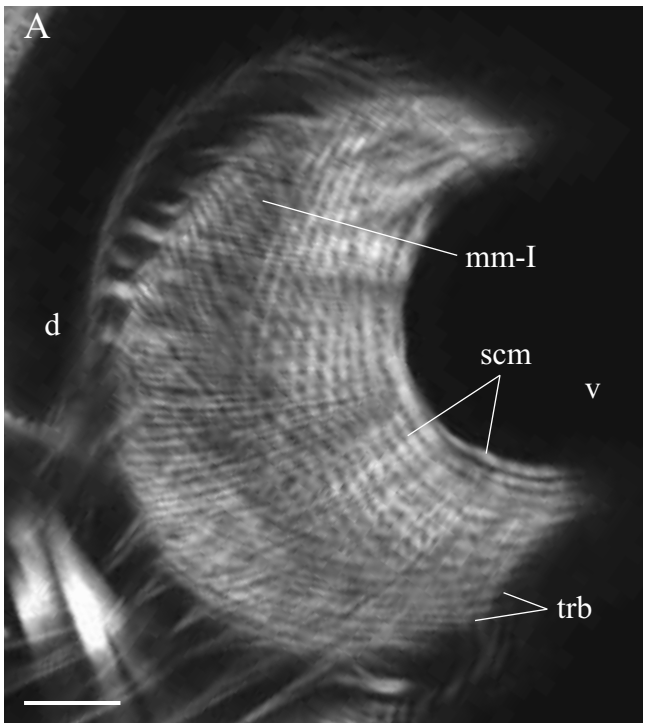
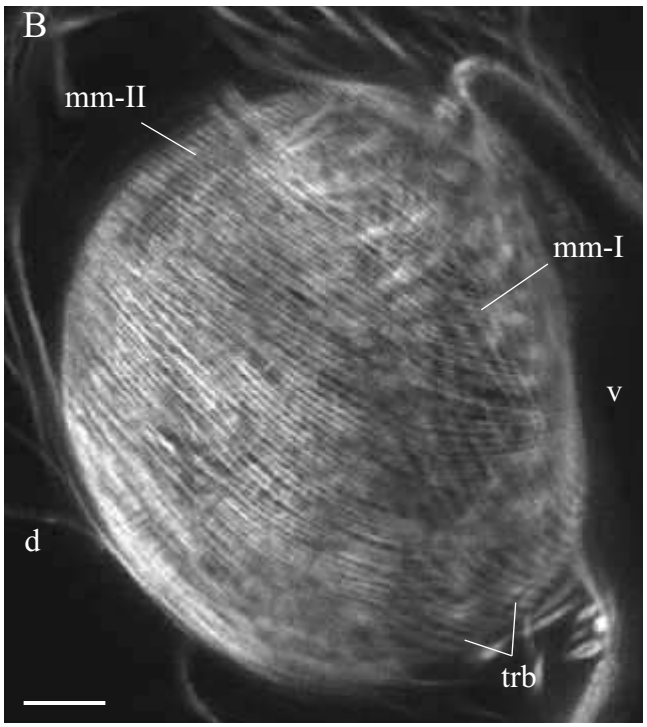
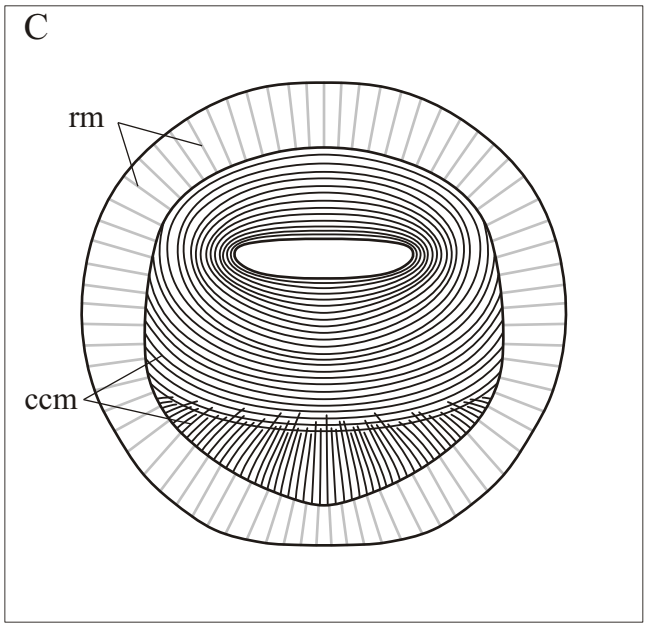

A
mm-I
fr
trb
mm-II
mm-III
B
mm-II
mm-III
C
scm
D
mm-II
mm-I
v
trb
d
mm-III
E
scm
mm-I
mm-II
trb
mm-III
F
mm-II
mm-III

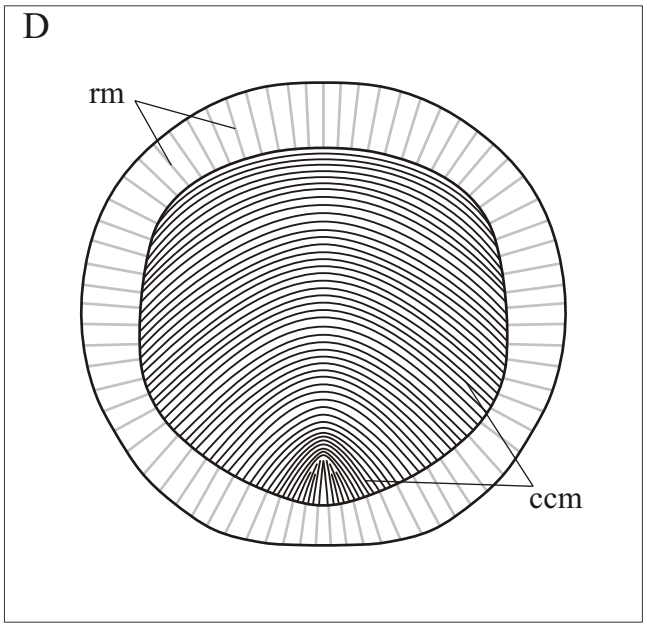
Рис. 12. Брюшная присоска.
A. Схема расположения «меридиональных» мышечных волокон и поперечной мышечной дуги на вентральной поверхности купола брюшной присоски.
B. Схема расположения «меридиональных» мышечных волокон на дорсальной поверхности купола брюшной присоски.
C. Схема расположения полукольцевых мышечных волокон на вентральной поверхности купола брюшной присоски.
D. Схема расположения «меридиональных» мышечных волокон и поперечной мышечной дуги на латеральной поверхности купола брюшной присоски.
E. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через брюшную присоску — её вентральная наружная поверхность.
F. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через брюшную присоску — её дорсальная наружная поверхность.

d — дорсальная сторона; fr — граница свободного края брюшной присоски; mm-I — вентральная группа «меридиональных» мышечных волокон купола; mm-II — дорсальная группа поперечных «меридиональных» мышечных волокон купола; mm-III — сектор «меридиональных» мышечных волокон на задней поверхности купола брюшной присоски; scm — полукольцевые мышечные волокна наружной поверхности брюшной присоски; trb — поперечная мышечная дуга на вентральной поверхности купола брюшной присоски; v — вентральная сторона.


A
mm-I
d
scm
v
trb


B
mm-II
mm-I
v
d
trb


C
rm
ccm


D
rm
ccm

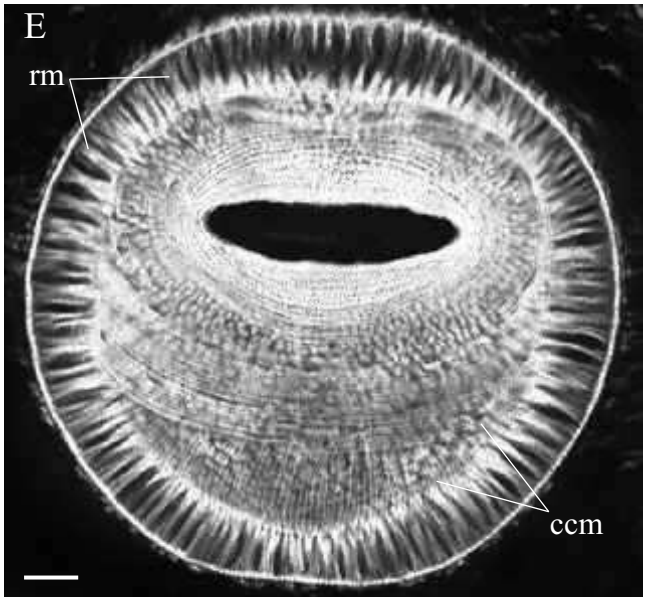
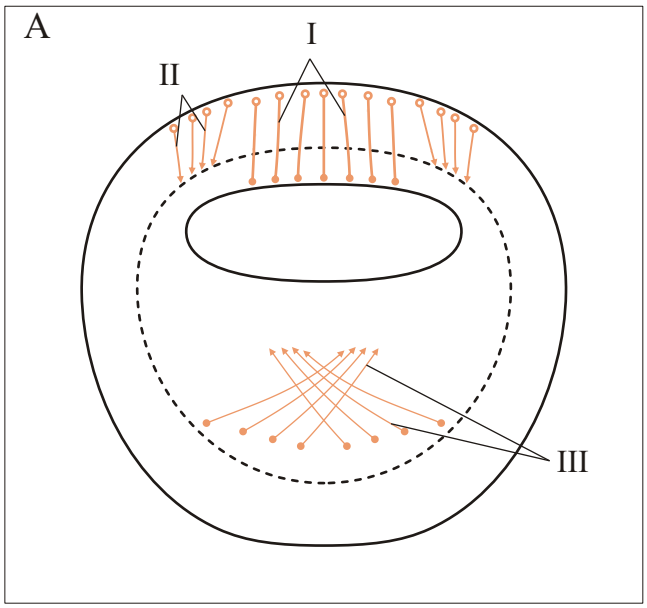
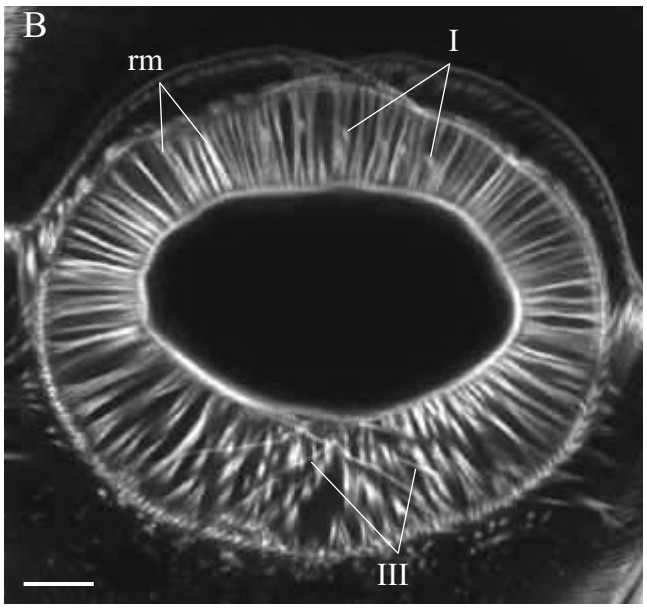

E
rm
ccm

Рис. 13. Брюшная присоска.
A. Сборка из серии продольных оптических срезов: вентролатеральная поверхность купола брюшной присоски.
B. Сборка из серии продольных оптических срезов: латеральная поверхность купола брюшной присоски.
C. Схема расположения кольцевых и полукольцевых мышечных волокон под тегументом полости брюшной присоски (вентральная поверхность).
D. Схема расположения кольцевых и полукольцевых мышечных волокон под тегументом полости брюшной присоски (дорсальная поверхность).
E. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через брюшную присоску: вентральная поверхность полости присоски.

ccm — кольцевые и полукольцевые мышечные волокна под тегументом полости присоски; d — дорсальная сторона; mm-I — вентральная группа «меридиональных» мышечных волокон купола; mm-II — дорсальная группа поперечных «меридиональных» мышечных волокон купола; rm — радиальные мышечные волокна; scm — полукольцевые мышечные волокна наружной поверхности брюшной присоски; trb — поперечная мышечная дуга на вентральной поверхности купола брюшной присоски; v — вентральная сторона.





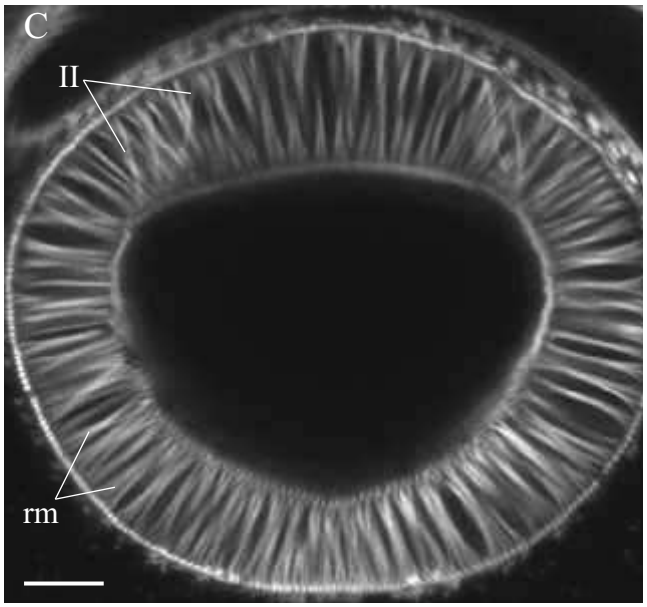


Рис. 14. Брюшная присоска.
A. Схема расположения групп косых мышечных волокон в толще стенки брюшной присоски. Кружками с заливкой обозначены места крепления на вентральной стороне купола присоски, без заливки — на дорсальной; стрелками — места креплений под тегументом полости присоски.
B. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через брюшную присоску.
C. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через брюшную присоску.

rm — радиальные мышечные волокна.
Римскими цифрами обозначены группы косых мышечных волокон в толще стенки брюшной присоски (как в тексте).

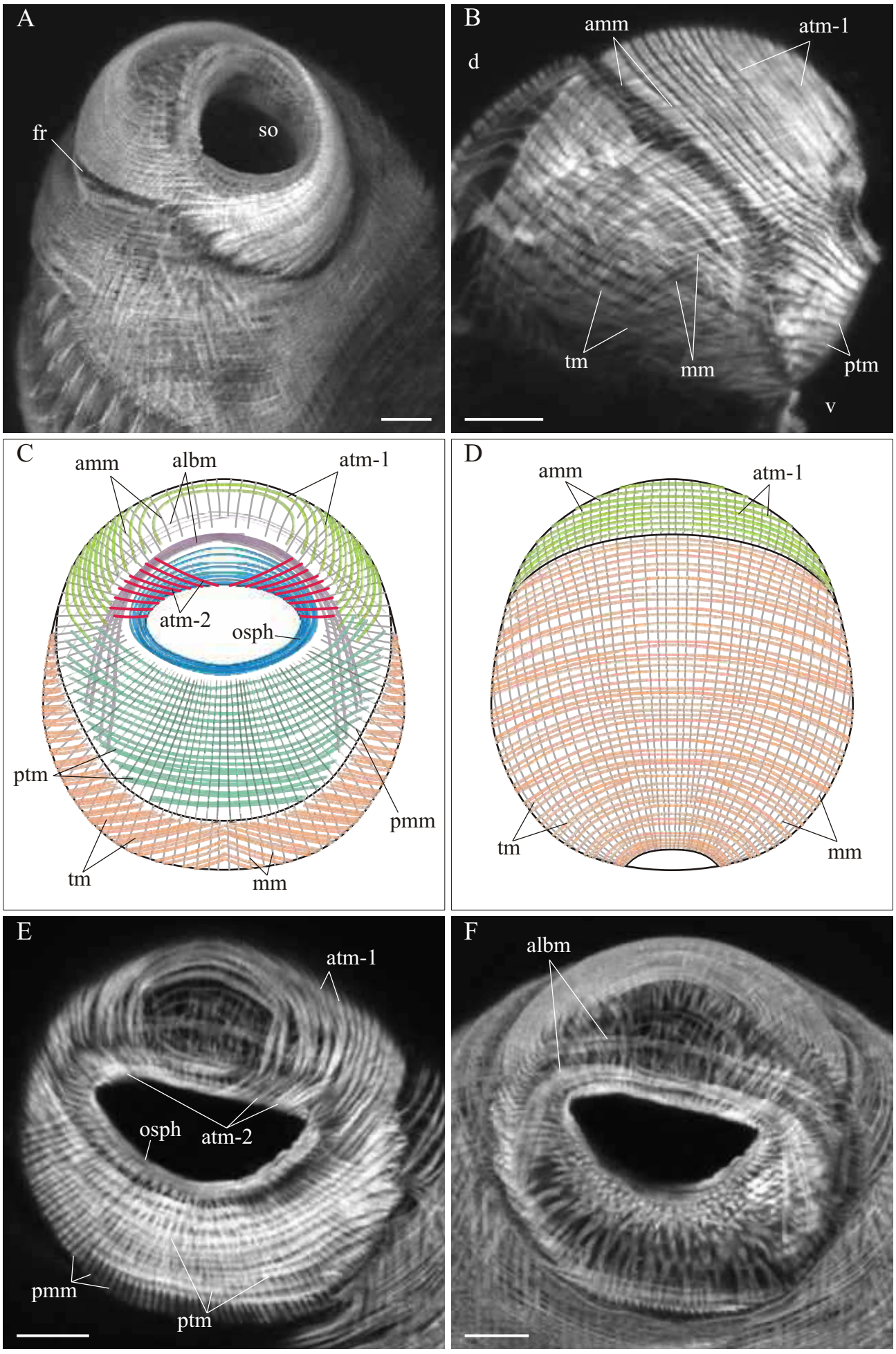

A
fr
so
B
d
amm
atm-1
tm
mm
ptm
v
C
amm
albm
atm-1
atm-2
osph
ptm
pmm
tm
mm
D
amm
atm-1
tm
mm
E
atm-1
osph
atm-2
pmm
ptm
F
albm

Рис. 15. Ротовая присоска.
A. Антеролатеральный вид на передний конец тела.
B. Сборка из серии парасагиттальных оптических срезов: вид сбоку на наружную поверхность ротовой присоски.
C. Схема расположения мышечных волокон на вентральной поверхности купола ротовой присоски.
D. Схема расположения мышечных волокон на дорсальной поверхности купола ротовой присоски.
E. Сборка из серии тангентальных оптических срезов через ротовую присоску: мышечные волокна свободного края.
F. Сборка из серии косых оптических срезов через ротовую присоску: антеролатеральные мышечные дуги.

albm — антеролатеральные мышечные дуги; amm — передняя группа меридиональных мышечных волокон свободного края; atm-1 — первая (дорсальная) передняя лента поперечных мышечных волокон свободного края; atm-2 — вторая (вентральная) передняя поперечная лента свободного края, заходящая под тегумент полости ротовой присоски; d — дорсальная сторона; fr — граница свободного края ротовой присоски; mm — меридиональные мышечные волокна погружённой части купола ротовой присоски; osph — сфинктер отверстия ротовой присоски; pmm — задняя группа меридиональных мышечных волокон свободного края ротовой присоски; ptm — задняя лента поперечных мышечных волокон свободного края ротовой присоски; so — отверстие ротовой присоски; tm — поперечные мышечные волокна погружённой части купола ротовой присоски; v — вентральная сторона.

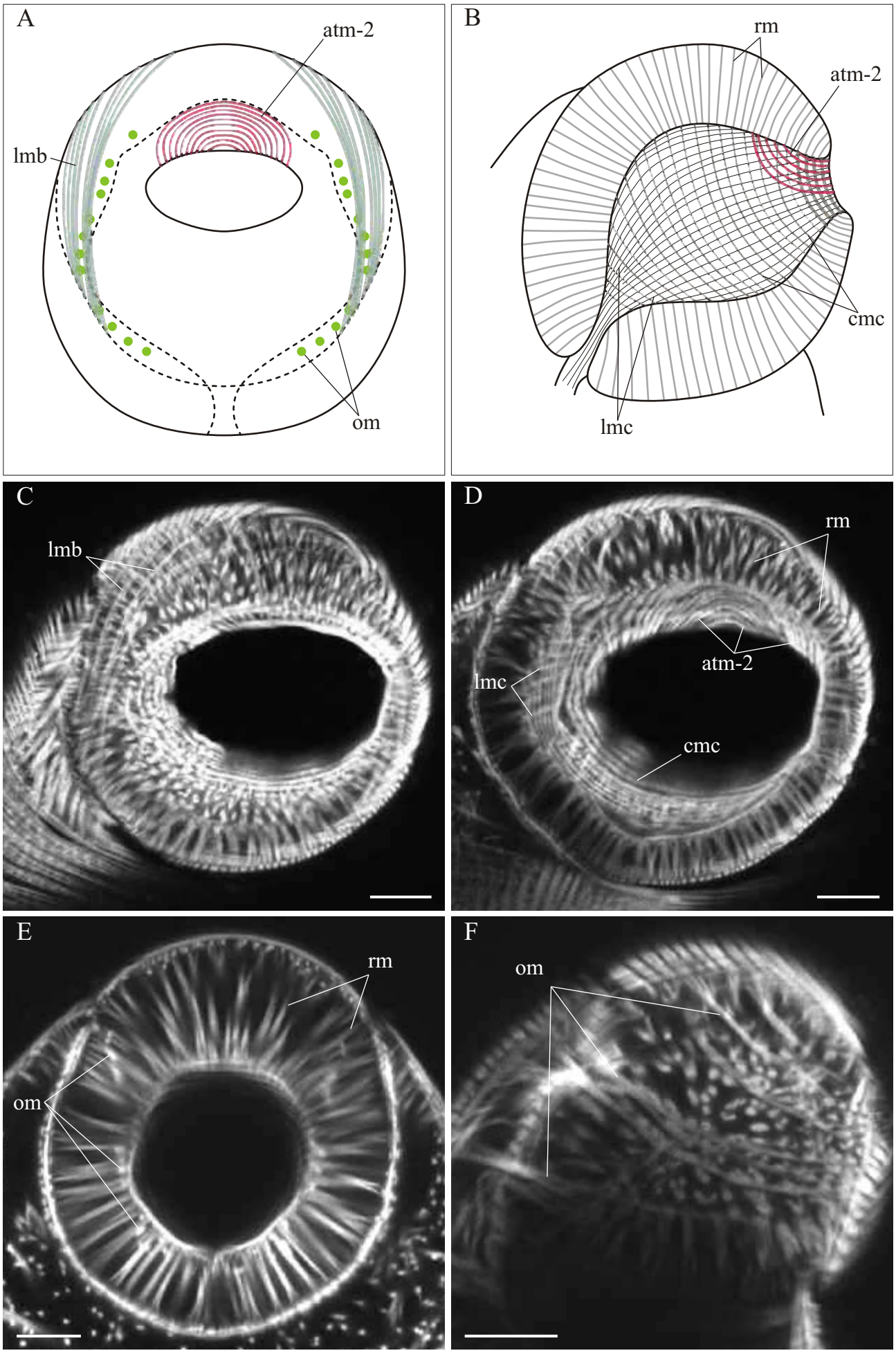

A
atm-2
lmb
om
B
rm
atm-2
cmc
lmc
C
lmb
D
rm
atm-2
lmc
cmc
E
rm
om
F
om

Рис. 16. Ротовая присоска.
A. Схема расположения специализированных групп мышечных волокон в толще стенки ротовой присоски; а также участок второй (вентральной) передней поперечной ленты свободного края, расположенный под тегументом вентральной поверхности полости присоски.
B. Схема расположения мышечных волокон под тегументом полости присоски (вид с боку) и радиальных мышечных волокон (на мидсагиттальном срезе).
C. Сборка из серии косых оптических срезов через ротовую присоску: латеральные мышечные ленты в толще стенки присоски.
D. Сборка из серии косых оптических срезов через ротовую присоску: мышечные волокна под тегументом полости присоски.
E. Фронтальный оптический срез через ротовую присоску.
F. Сборка из серии парасагиттальных оптических срезов через ротовую присоску.

atm-2 — участок второй передней поперечной ленты свободного края присоски, заходящий в полость ротовой присоски; cmc — кольцевые мышечные волокна полости ротовой присоски; lmb — латеральные дугообразные мышечные ленты в толще стенки ротовой присоски; lmc — продольные мышечные волокна полости ротовой присоски; om — косые мышечные волокна толщи стенки ротовой присоски; rm — радиальные мышечные волокна.

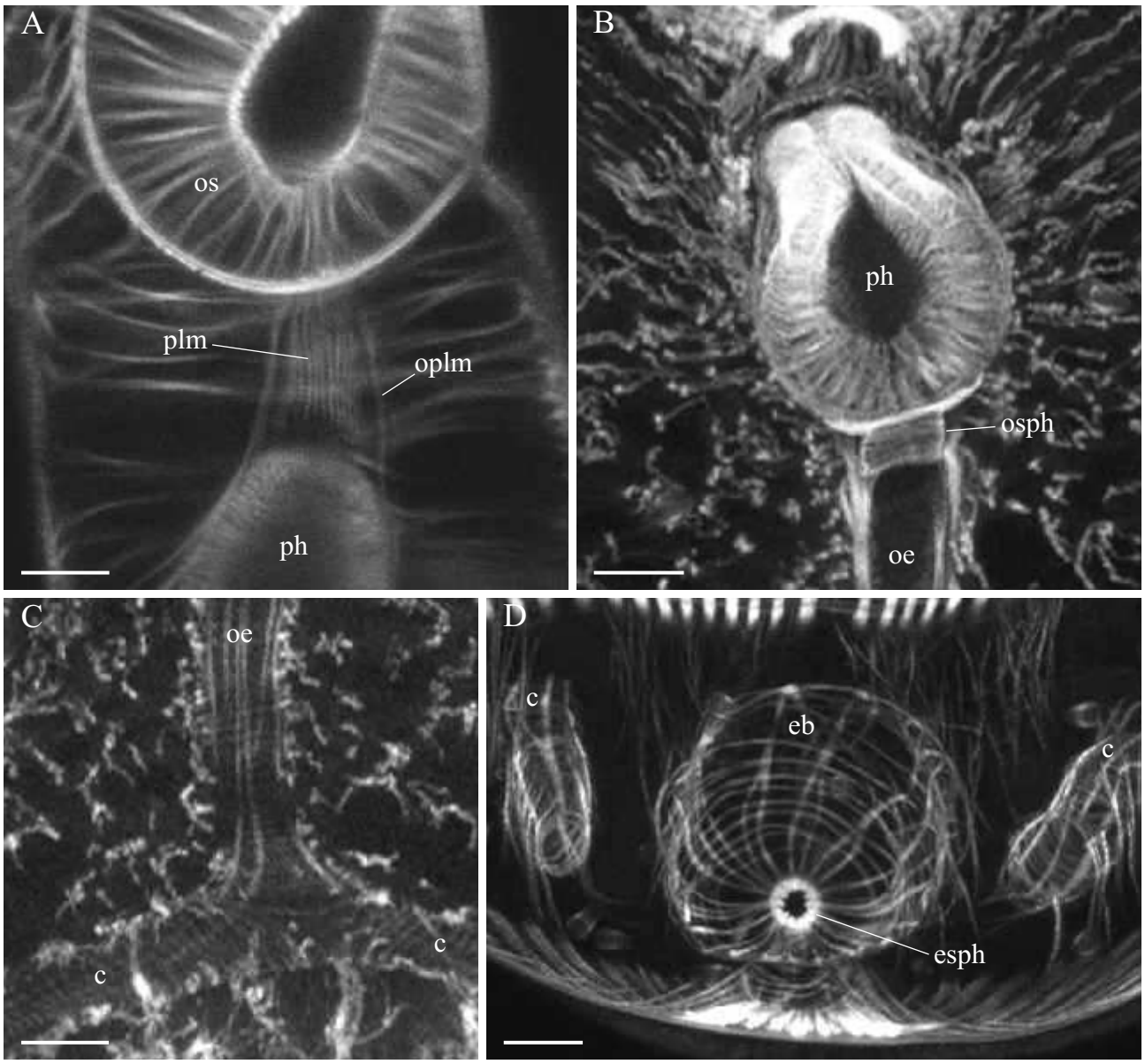


Рис. 17. Пищеварительный тракт и мочевой пузырёк.

A. Участок парасагиттального оптического среза в районе префаринкса.

B. Сборка из серии фронтальных оптических срезов в районе глотки.

C. Фронтальный оптический срез в районе бифуркации кишечника.

D. Сборка из серии поперечных оптических срезов через задний конец туловища.

c — ветви кишки; eb — мочевой пузырёк; esph — сфинктер экскреторной поры; oe — пищевод; oplm — продольные мышечные волокна, идущие вдоль префаринкса и глотки; os — ротовая присоска; osph — сфинктер между глоткой и пищеводом; ph — глотка; plm — продольные мышечные волокна префаринкса.

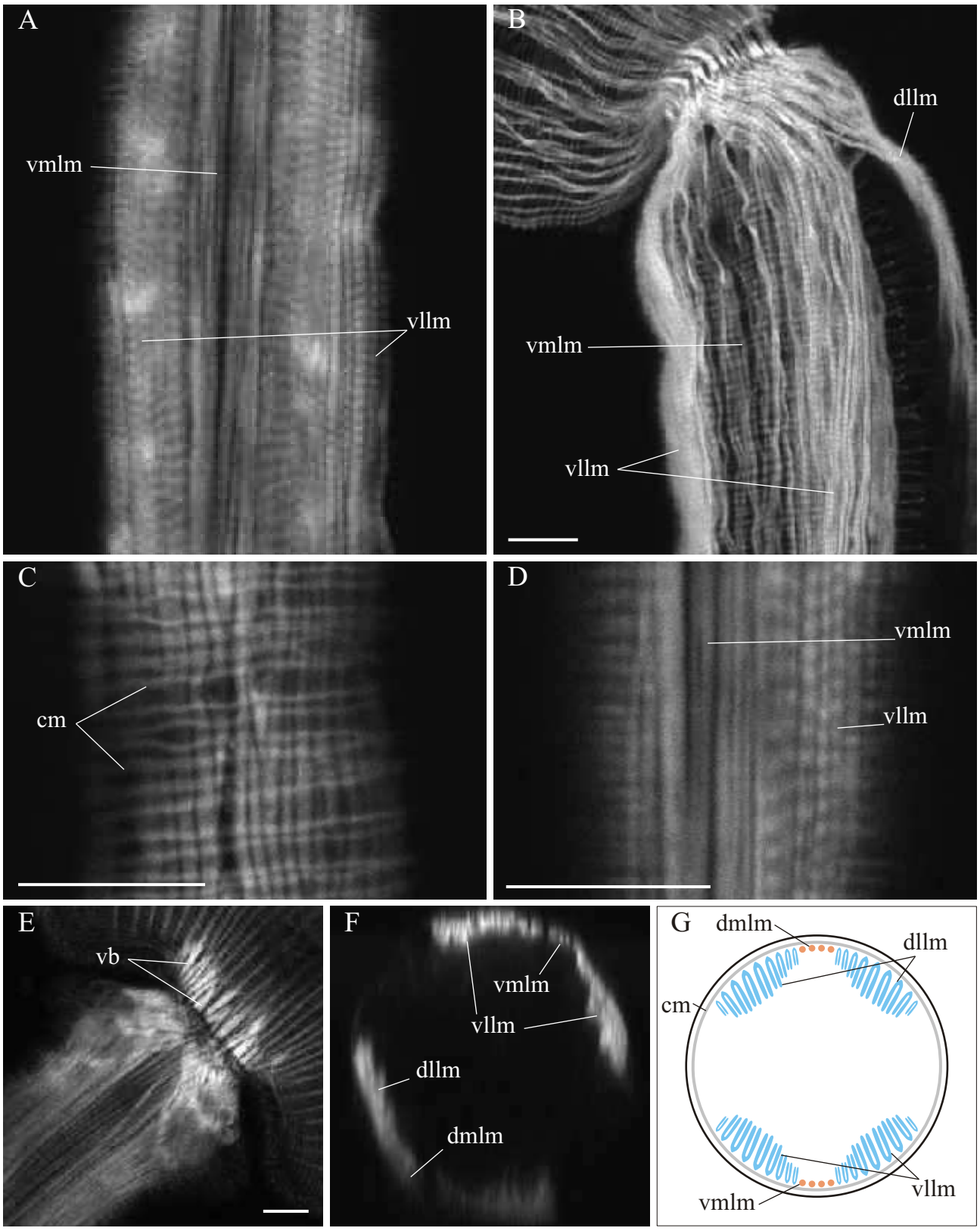

A
vmlm
vllm
B
dllm
vmlm
vllm
C
cm
D
vmlm
vllm
E
vb
F
vmlm
vllm
dllm
dmlm
G
dmlm
dllm
cm
vllm
vmlm

Рис. 18. Хвост.

A. Фрагмент хвоста, вид с вентральной стороны.

B. Вентролатеральный вид на основание хвоста.

C. Тангентальный оптический срез через хвост: кольцевые мышечные волокна.

D. Тангентальный оптический срез через хвост: продольные мышечные волокна.

E. Основание хвоста, вид с вентральной стороны.

F. Реконструкция поперечного оптического среза через среднюю часть хвоста.

G. Схема расположения мышечных волокон на поперечном срезе через хвост.

cm — кольцевые мышечные волокна; dllm — дорсолатеральные ленты продольных мышечных волокон; dmlm — дорсомедианная лента продольных мышечных волокон; vb — пучки продольных мышечных волокон кожно-мускульного мешка перед основанием хвоста на вентральной поверхности; vllm — вентролатеральные ленты продольных мышечных волокон; vmlm — вентромедианная лента продольных мышечных волокон.

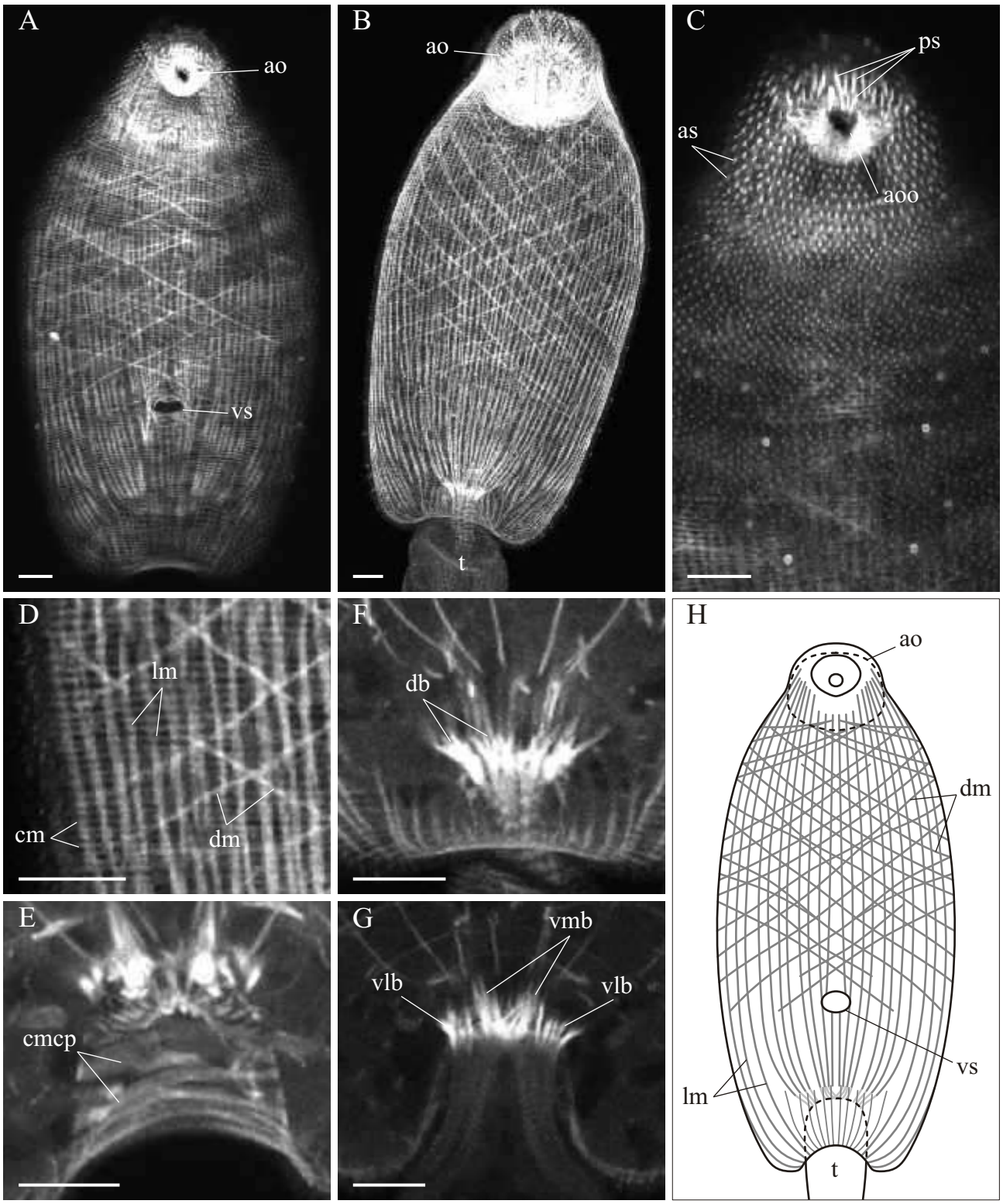

A
ao
vs
B
ao
t
C
ps
as
aoo
D
lm
cm
dm
F
db
H
ao
dm
vs
lm
t
E
cmcp
G
vmb
vlb
vlb

Рис. 1. Кожно-мускульный мешок церкарий *Cr. lingua*.
A. Общий вид туловища церкарии с вентральной стороны.
B. Общий вид туловища церкарии с дорсальной стороны.
C. Передний конец церкарии, вентральная поверхность.
D. Фрагмент кожно-мускульного мешка (дорсальная поверхность туловища).
E. Мускулатура в стенке каудального кармана.
F. Пучки продольных мышечных волокон у вершины каудального кармана на дорсальной стороне.
G. Пучки продольных мышечных волокон у вершины каудального кармана на вентральной стороне.
H. Схема расположения продольных и диагональных мышечных волокон кожно-мускульного мешка на вентральной стороне туловища церкарии.

ao — передний орган; aoo — отверстие переднего органа; as — актиновые шипики; cm — кольцевые мышечные волокна; cmcp — ленты кольцевых мышечных волокон в стенке каудального кармана; db — дорсальные продольные мышечные пучки у вершины каудального кармана; dm — диагональные мышечные волокна; lm — продольные мышечные волкна; ps — шипы проникновения; t — хвост; vlb — вентролатеральные продольные мышечные пучки у вершины каудального кармана; vmb — вентромедианные продольные мышечные пучки у вершины каудального кармана; vs — рудиментарная брюшная присоска.

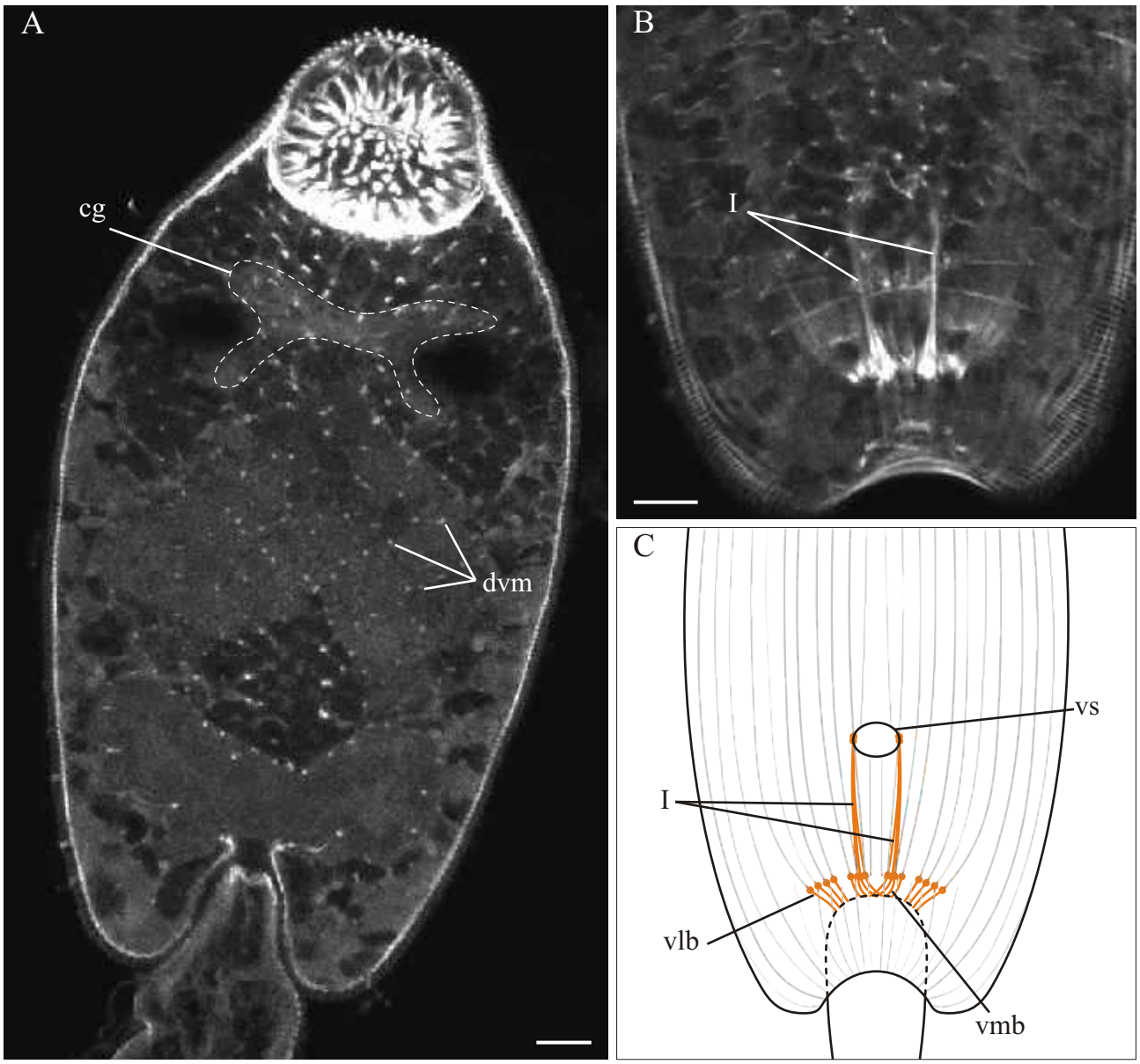


Рис. 2. Паренхимная мускулатура церкарий *Cr. lingua*.

A. Фронтальный оптический срез через туловище церкарии.

B. Сборка серии фронтальных оптических срезов через заднюю половину туловища.

C. Схема расположения связанных с основанием хвоста паренхимных продольных мышечных пучков (группа I), а также подходящих к основанию хвоста продольных пучков кожно-мускульного мешка с вентральной стороны. Кружками с заливкой показаны концы мышечных волокон, которые крепятся на вентральной стороне туловища. Концы мышечных волокон без метки крепятся к тем структурам, на фоне которых они изображены.

cg — церебральный ганглий; dvm — дорсо-вентральные мышечные волокна; vlb — вентролатеральные продольные мышечные пучки у вершины каудального кармана; vmb — вентромедианные продольные мышечные пучки у вершины каудального кармана; vs — рудиментарная брюшная присоска.

Римской цифрой I обозначена группа дополнительных паренхимных мышечных пучков (как в тексте).

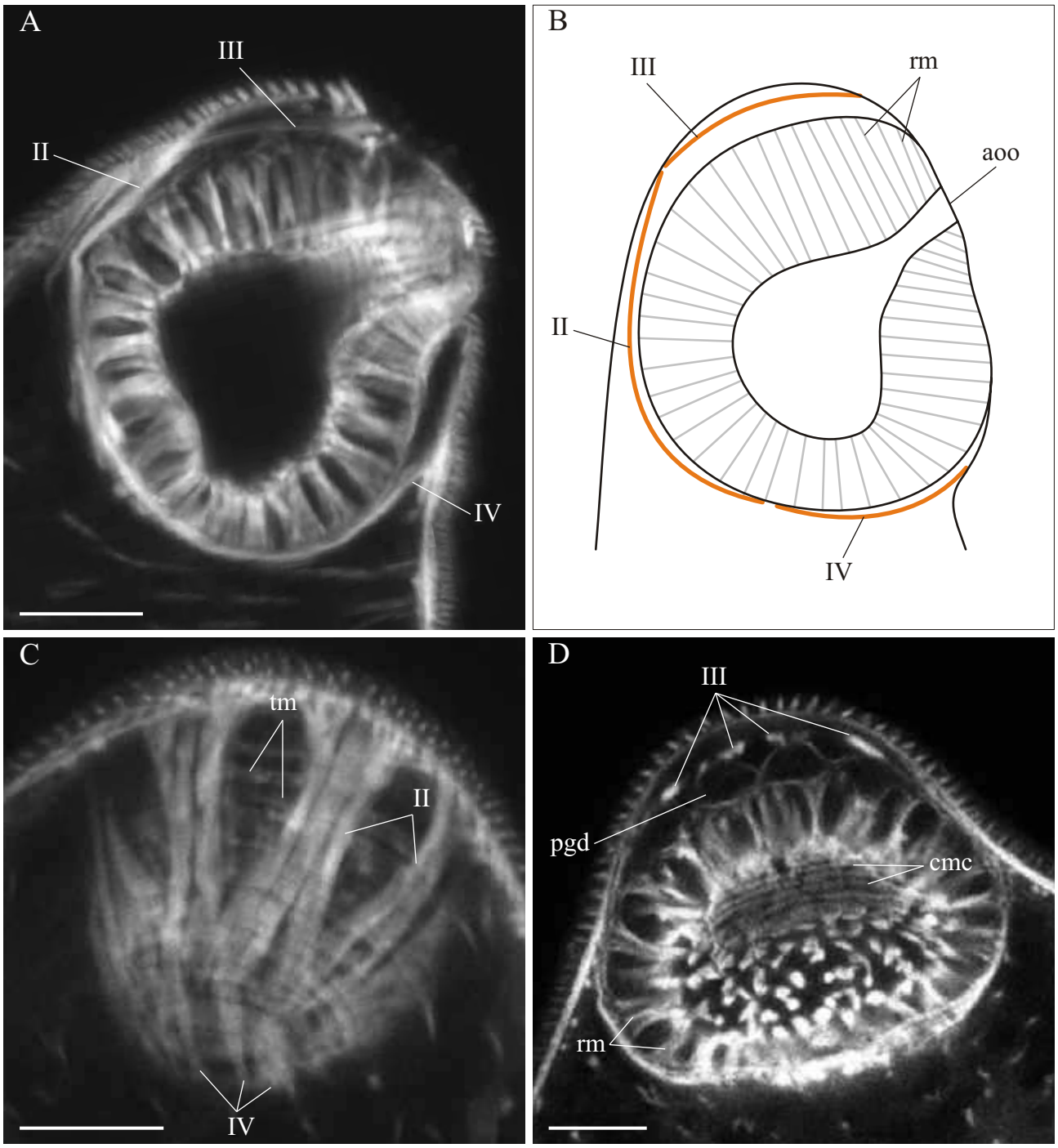

A
III
II
IV
B
III
rm
aoo
II
IV
C
tm
II
IV
D
III
pgd
cmc
rm

Рис. 3. Передний орган церкарий *Cr. lingua* и связанная с ним паренхимная мускулатура.
A. Парасагиттальный оптический срез через передний орган.
B. Схема расположения дополнительных паренхимных мышечных пучков в районе переднего органа на сагиттальном срезе.
C. Сборка из серии оптических срезов: дорсолатеральная наружная поверхность переднего органа.
D. Фронтальный оптический срез через передний орган (частично видна дорсальная поверхность его полости).

aoo — отверстие переднего органа; cmc — кольцевые мышечные волокна под тегументом полости переднего органа; pgd — протоки желёз проникновения; rm — радиальные мышечные волокна; tm — поперечные мышечные волокна наружной поверхности переднего органа.
Римскими цифрами обозначены группы дополнительных паренхимных мышечных пучков (как в тексте).

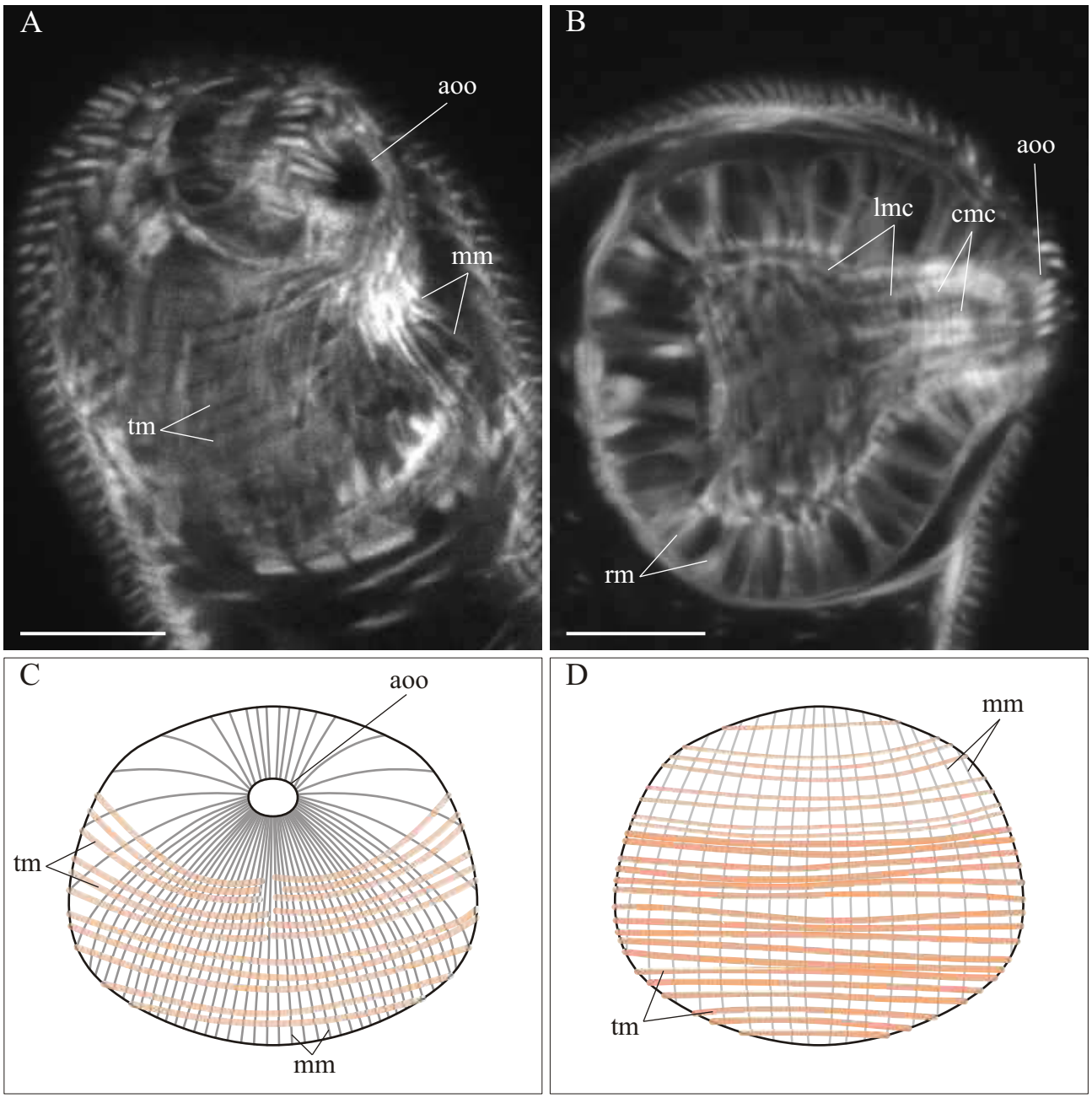


Рис. 4. Передний орган церкарий *Cr. lingua*.

A. Вентролатеральный вид на наружную поверхность переднего органа.

B. Сборка из серии парасагиттальных оптических срезов через передний орган: мышечные волокна под тегументом полости переднего органа.

C. Схема расположения мышечных волокон на вентральной наружной поверхности переднего органа.

D. Схема расположения мышечных волокон на дорсальной наружной поверхности переднего органа.

aoo — отверстие переднего органа; cmc — кольцевые мышечные волокна под тегументом полости переднего органа; lmc — продольные мышечные волокна под тегументом полости переднего органа; mm — меридиональные мышечные волокна наружной поверхности переднего органа; rm — радиальные мышечные волокна; tm — поперечные мышечные волокна наружной поверхности переднего органа.

A
lme
tme
B
vb
dllm
vllm
ttm
vmlm
C
dmlm
dllm
d
vllm
v
tlm
D
vmlm
tm
vllm
E
vb
db
v
d
F
vb
db
dllm
dmlm

Рис. 5. Мочевой пузырёк и хвост церкарий *Cr. lingua*.
A. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через задний конец туловища церкарии. Мышечные элементы в стенке мочевого пузырька.
B. Вентролатеральный вид на основание и переднюю четверть хвоста (сборка из серии оптических срезов).
C. Кончик хвоста (вид сбоку).
D. Реконструкция тангентального оптического среза через хвост (вентральная поверхность).
E. Парасагиттальный оптический срез через заднюю часть туловища и основание хвоста.
F. Дорсолатеральный вид на основание хвоста (сборка из серии оптических срезов)

d — дорсальная сторона; db — плотные продольные мышечные пучки кожно-мускульного мешка у вершины каудального кармана на дорсальной стороне; dllm — дорсолатеральные продольные мышечные ленты хвоста; dmlm — дорсомедианный продольный мышечный пучок хвоста; lme — продольные мышечные волокна мочевого пузырька; tlm — продольные мышечные волокна кончика хвоста; tm — поперечные мышечные волокна хвоста; tme — поперечные мышечные волокна мочевого пузырька; ttm — утолщённые поперечные мышечные волокна хвоста; v — вентральная сторона; vb — плотные продольные мышечные пучки кожно-мускульного мешка у вершины каудального кармана на вентральной стороне; vllm — вентролатеральные продольные мышечные ленты хвоста; vmlm — вентромедианный продольный мышечный пучок хвоста.

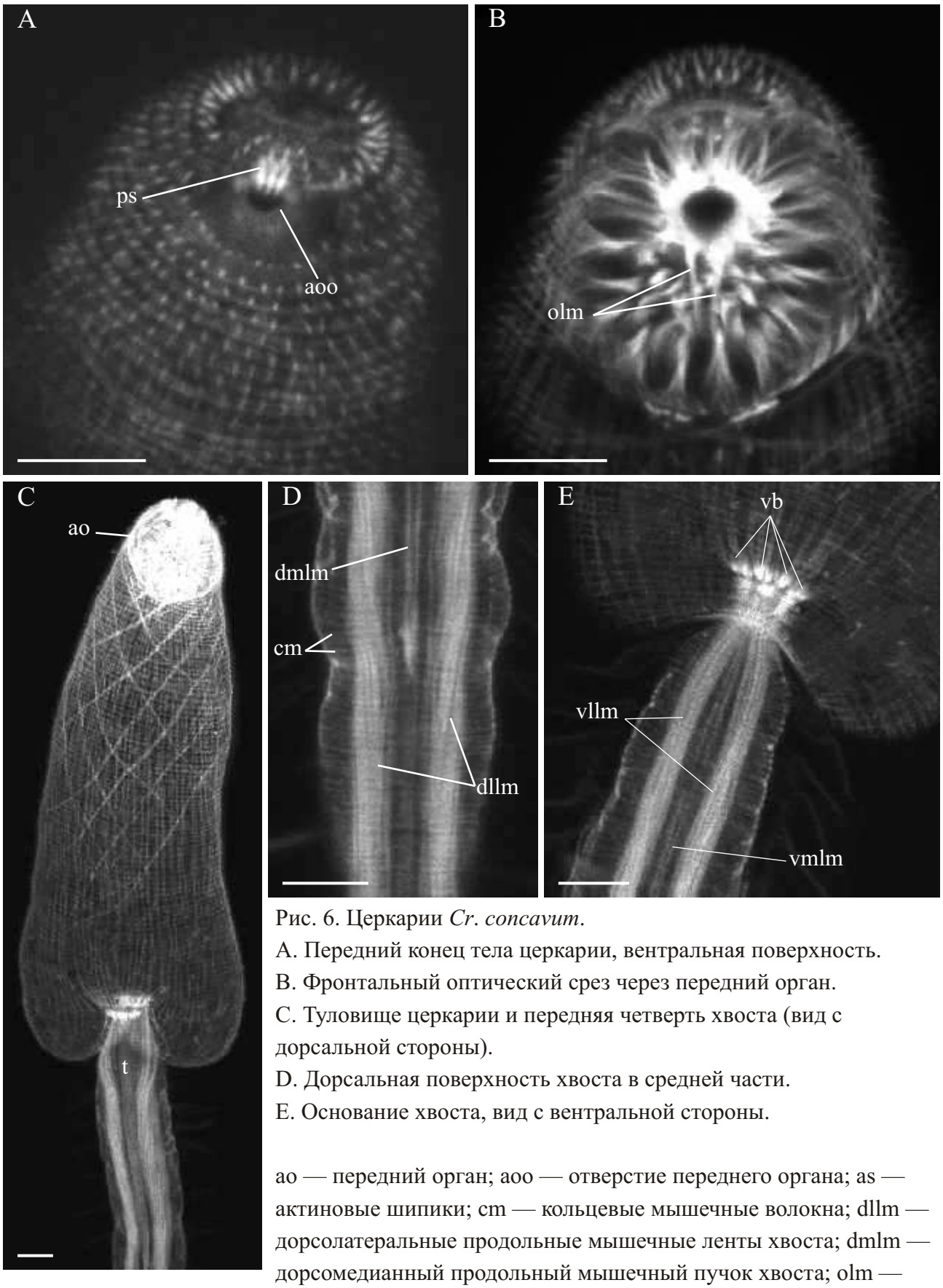


Рис. 6. Церкарии *Cr. concavum*.

A. Передний конец тела церкарии, вентральная поверхность.

B. Фронтальный оптический срез через передний орган.

C. Туловище церкарии и передняя четверть хвоста (вид с дорсальной стороны).

D. Дорсальная поверхность хвоста в средней части.

E. Основание хвоста, вид с вентральной стороны.

ao — передний орган; aoo — отверстие переднего органа; as — актиновые шипики; cm — кольцевые мышечные волокна; dllm — дорсолатеральные продольные мышечные ленты хвоста; dmlm — дорсомедианный продольный мышечный пучок хвоста; olm — пара косых мышечных пучков в толще переднего органа; ps — шипы проникновения; t — хвост; vb — вентральные продольные мышечные пучки кожно-мускульного мешка у вершины каудального кармана; vllm — вентролатеральные продольные мышечные ленты хвоста; vmlm — вентромедианный продольный мышечный пучок хвоста.

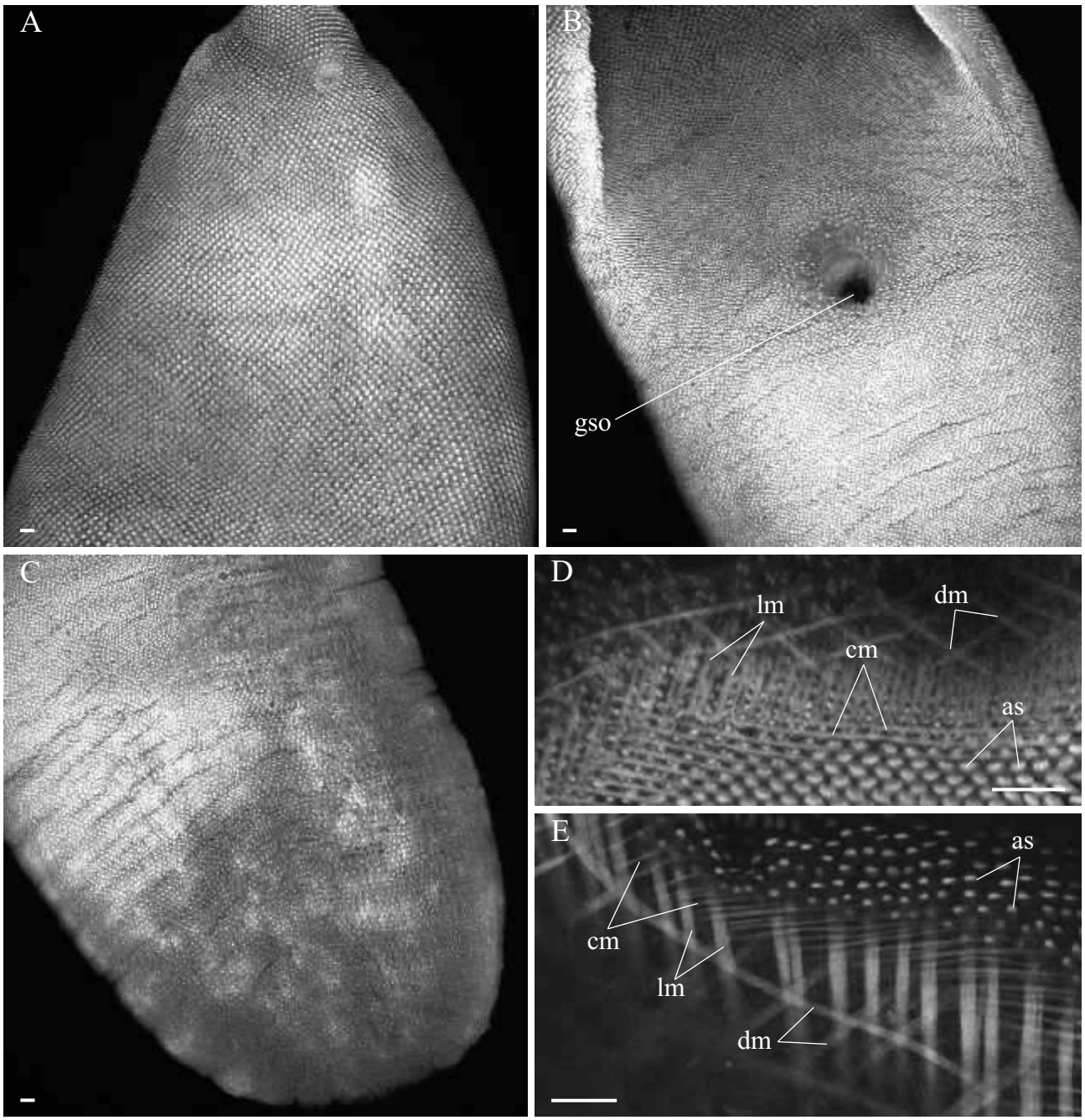


Рис. 1. Кожно-мускульный мешок.

A. Актиновые шипики тегумента в передней части преацетабулярного отдела на дорсальной поверхности.

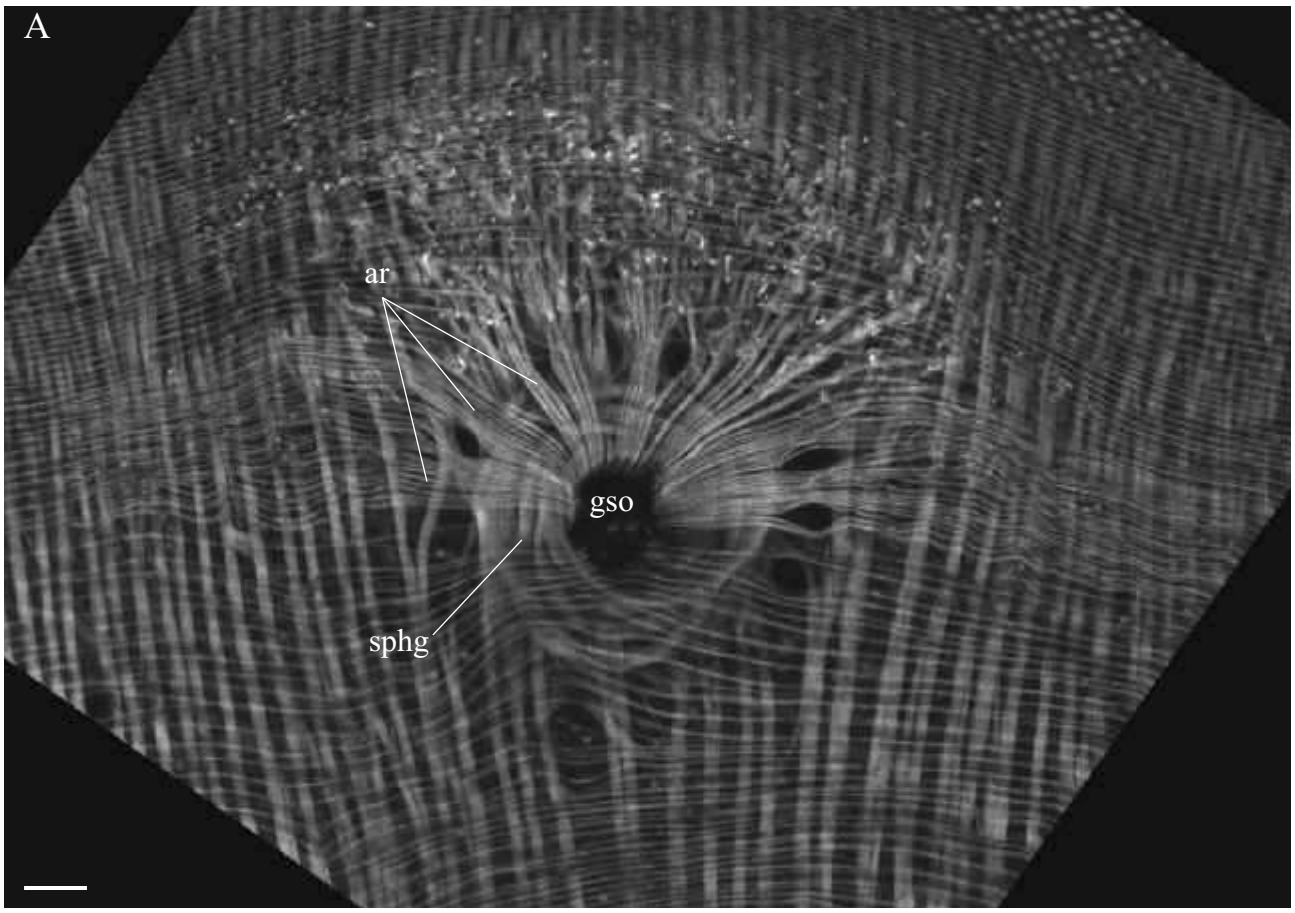
B. Актиновые шипики тегумента в районе отверстия генитального синуса.

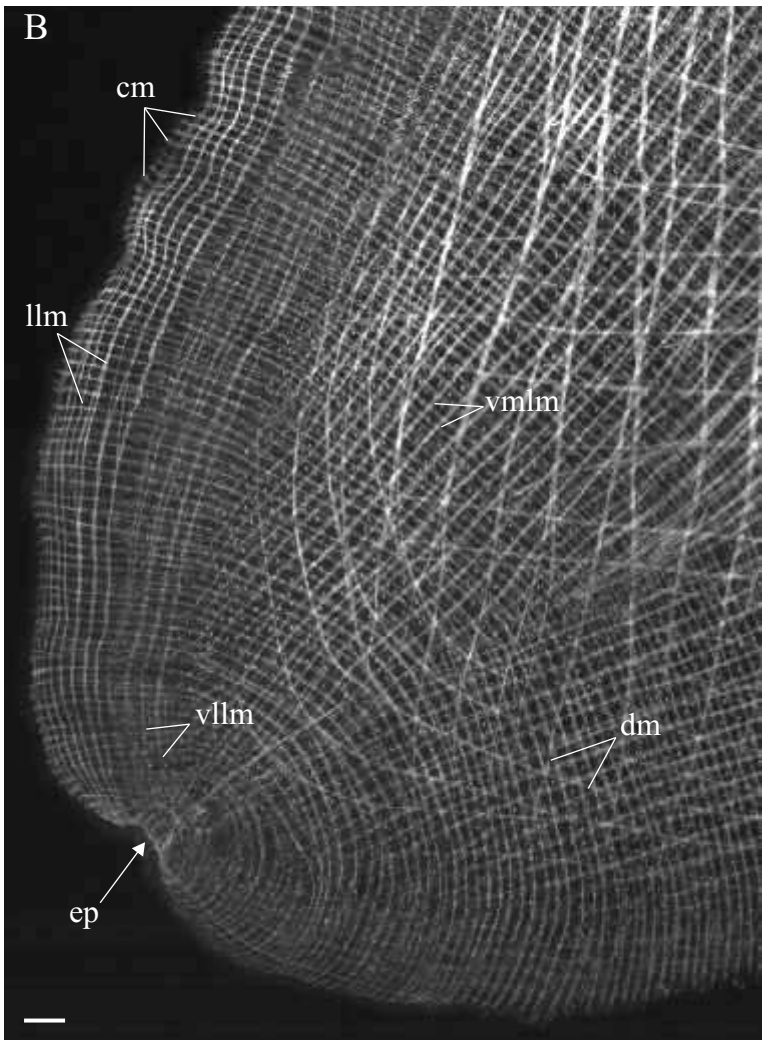
C. Актиновые шипики тегументе в задней части постацетабулярного отдела на вентральной поверхности.

D. Тангентальный оптический срез через кожно-мускульный мешок в преацетабулярном отделе (вентральная поверхность).

E. То же — в постацетабулярном отделе.

as — актиновые шипики тегумента; cm — кольцевые мышечные волокна; dm — диагональные мышечные волокна; gso — отверстие генитального синуса; lm — продольные мышечные волокна.


A
ar
gso
sphg


B
cm
llm
vmlm
vllm
dm
ep

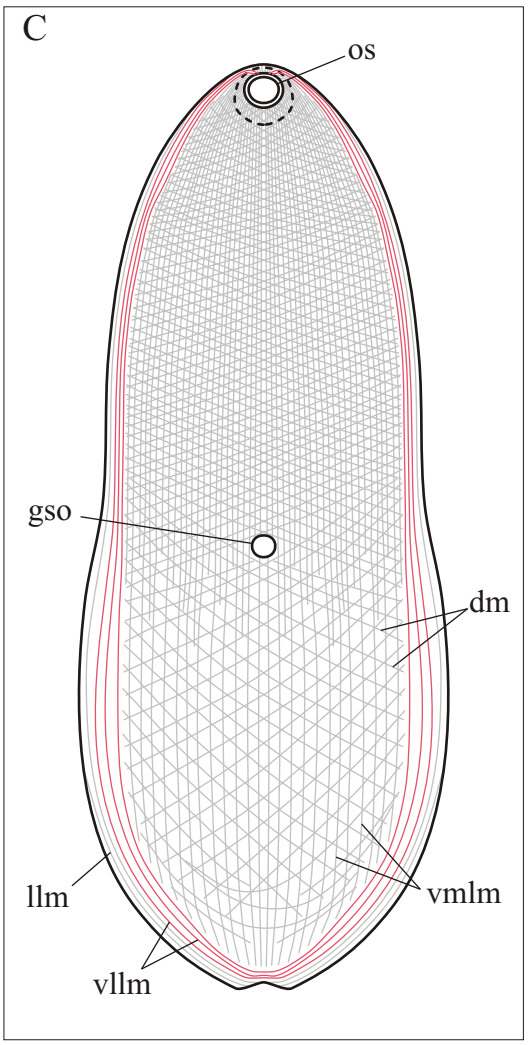

C
os
gso
dm
llm
vmlm
vllm

Рис. 2. Кожно-мускульный мешок.
A. Участок кожно-мускульного мешка в районе отверстия генитального синуса.
B. Задний конец тела (вентральная поверхность).
C. Схема расположения продольных и диагональных мышечных волокон на вентральной стороне.

ar — антериорадиальные мышечные волокна; cm — кольцевые мышечные волокна; dm — диагональные мышечные волокна; ep — экскреторная пора; gso — отверстие генитального синуса; llm — латеральная группа продольных мышечных волокон; os — ротовая присоска; sphg — сфинктер генитального синуса; vllm — вентролатеральная группа продольных мышечных волокон; vmlm — вентромедианная группа продольных мышечных волокон.

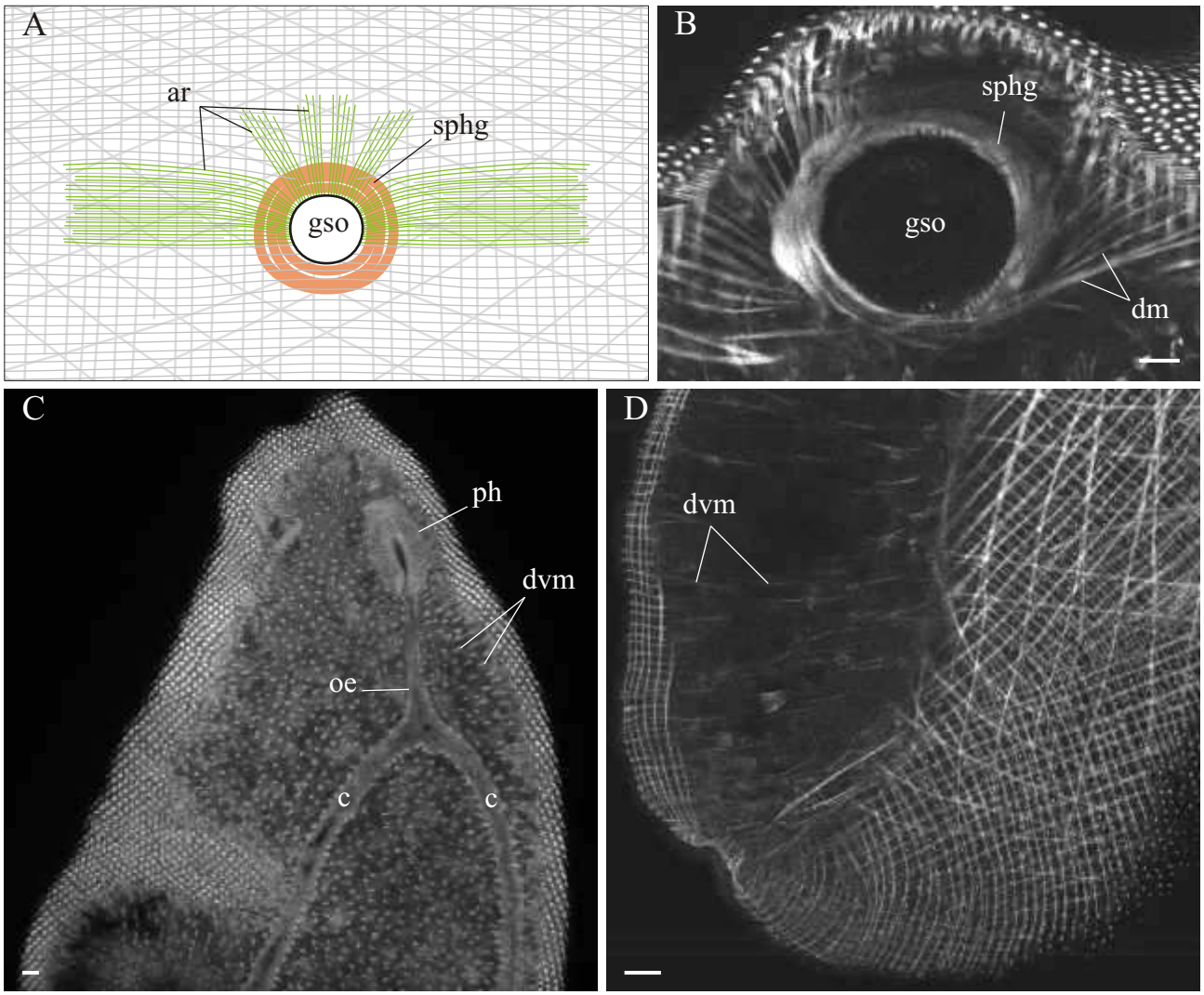


Рис. 3. Кожно-мускульный мешок и дорсо-вентральная мускулатура.

A. Схема расположения мышечных волокон на вентральной поверхности в районе отверстия генитального синуса.

B. Фронтальный оптический срез в районе генитального синуса.

C. Продольный оптический срез близ переднего конца туловища.

D. Косой оптический срез близ заднего конца туловища.

ar — антериорадиальные мышечные волокна; c — ветви кишки; dm — диагональные мышечные волокна; dvm — дорсо-вентральные мышечные волокна; gso — отверстие генитального синуса; oe — пищевод; ph — глотка; sphg — сфинктер генитального синуса

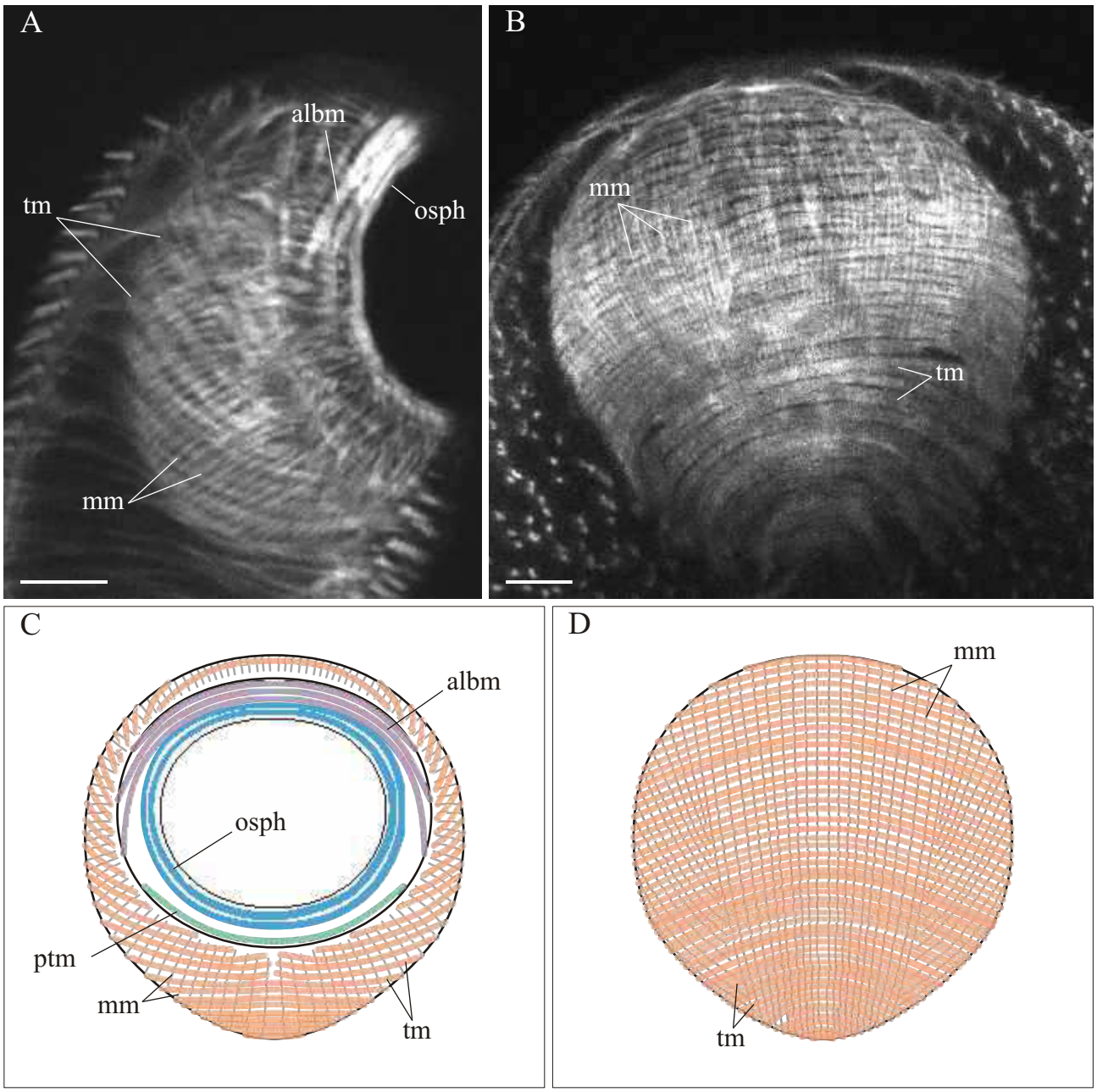


Рис. 4. Ротовая присоска.

A. Латеральная поверхность купола ротовой присоски.

B. Дорсальная поверхность купола ротовой присоски.

C. Схема расположения мышечных волокон на вентральной поверхности купола ротовой присоски.

D. Схема расположения мышечных волокон на дорсальной поверхности купола ротовой присоски.

albm — антериолатеральная мышечная дуга свободного края; mm — «меридиональные» мышечные волокна купола; osph — кольцевые мышечные волокна сфинктера отверстия ротовой присоски; ptm — задняя поперечная мышечная лента свободного края; tm — поперечные мышечные волокна купола.

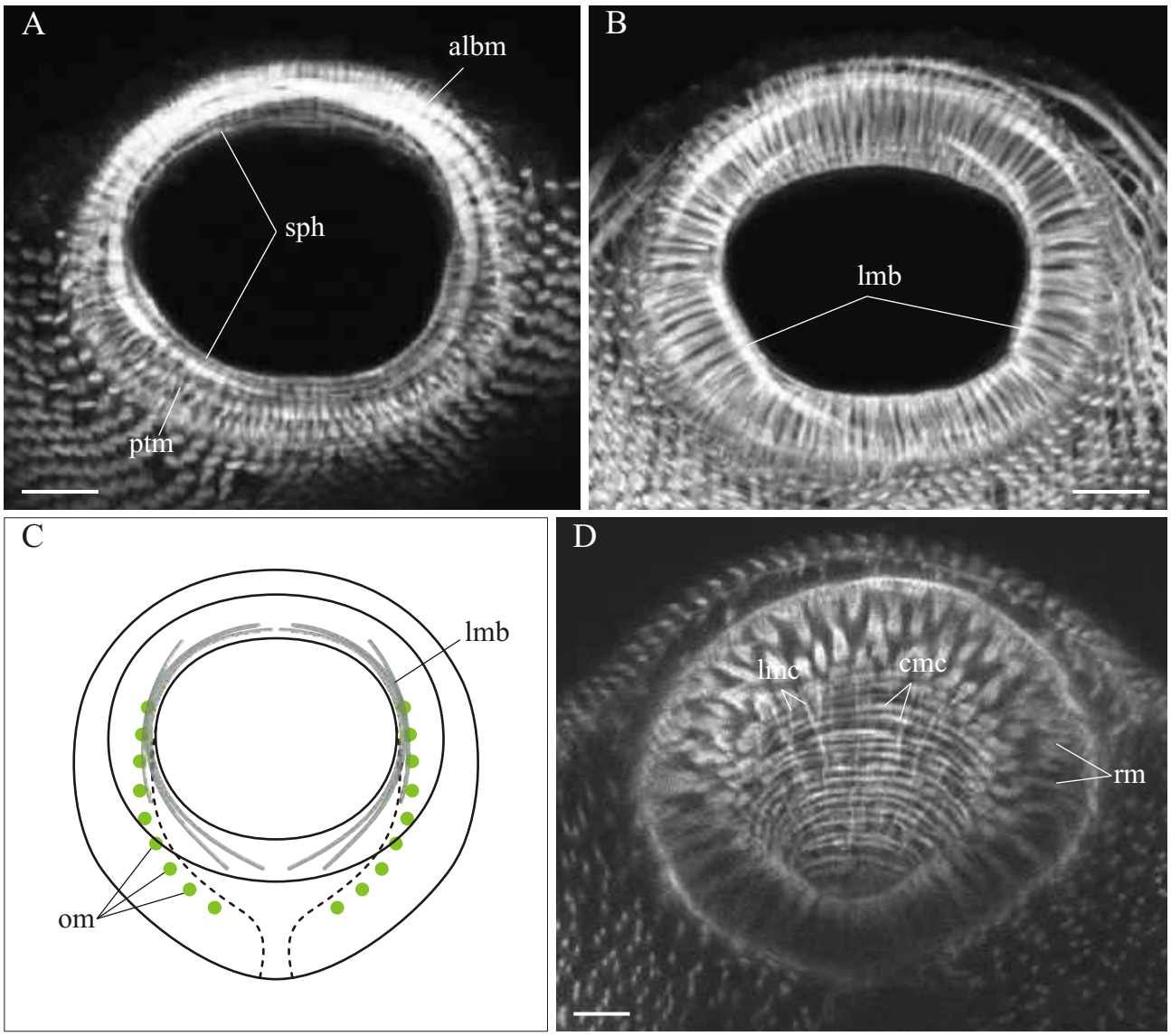


Рис. 5. Ротовая присоска.

A. Свободный край.

B. Фронтальный оптический срез через толщу ротовой присоски близ свободного края.

C. Схема расположения дополнительных мышечных пучков в толще ротовой присоски.

D. Фронтальный оптический срез через дорсальную стенку полости ротовой присоски.

albm — антериолатеральная мышечная дуга свободного края; cmc — кольцевые мышечные волокна под тегументом полости ротовой присоски; lmb — латеральные дугообразные мышечные ленты в толще стенки присоски; lmc — продольные мышечные волокна под тегументом полости ротовой присоски; om — косые мышечные волокна; ptm — задняя поперечная мышечная лента свободного края присоски; rm — радиальные мышечные волокна; sph — кольцевые мышечные волокна сфинктера отверстия ротовой присоски.

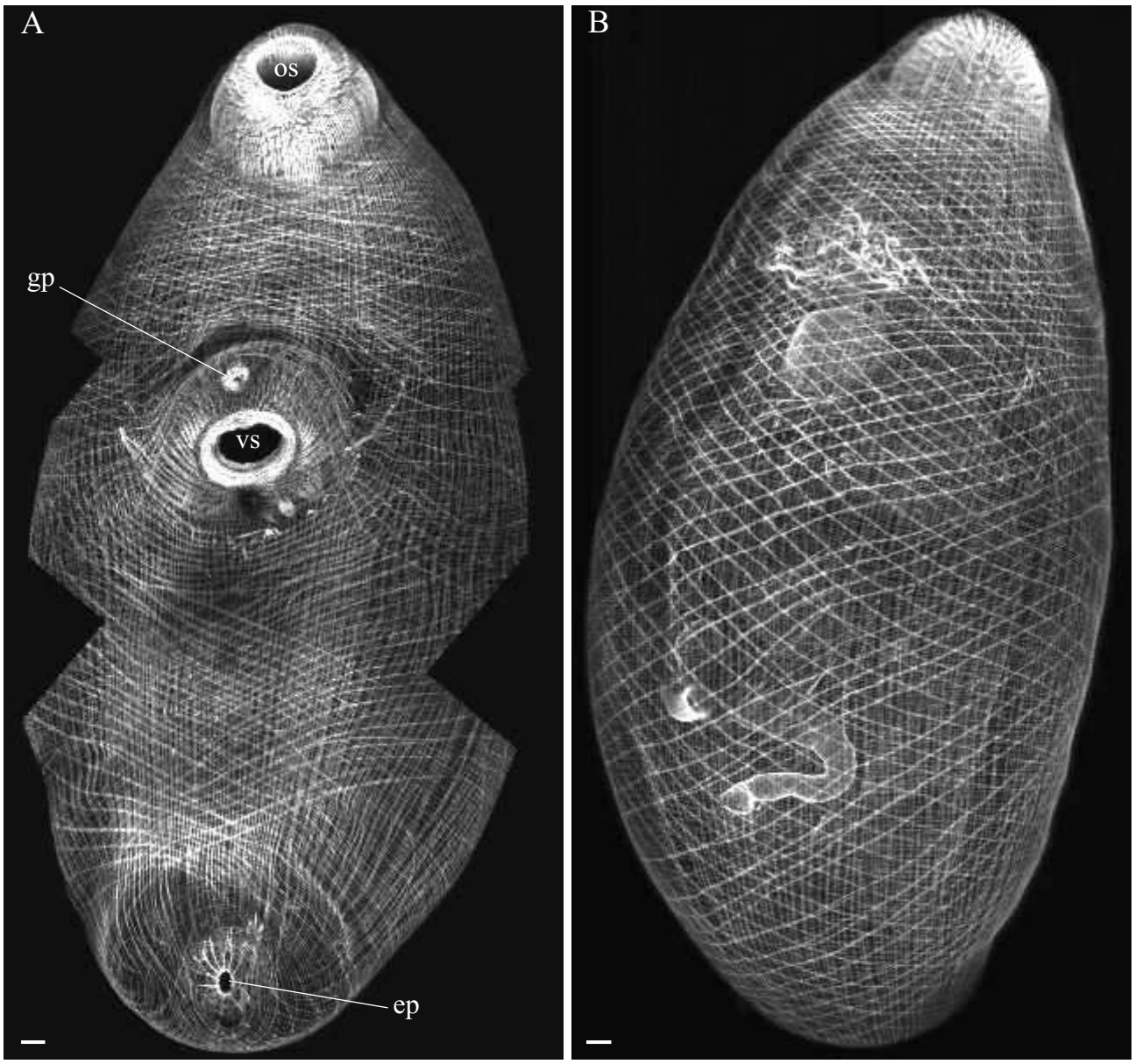
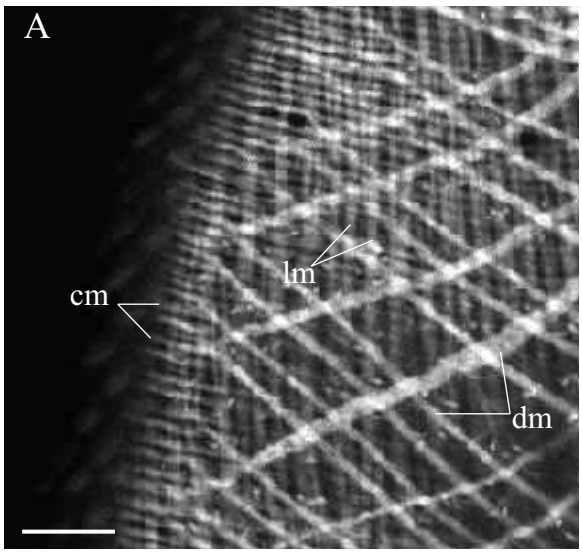


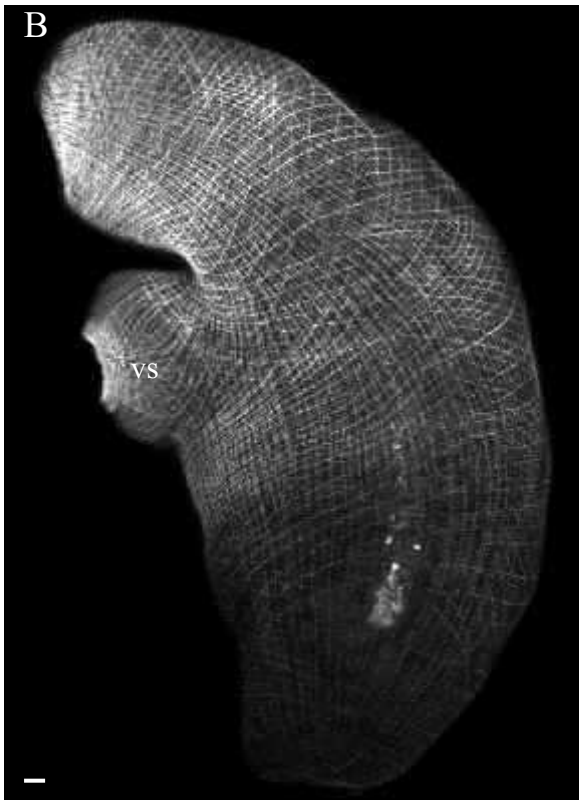
Рис. 1. Кожно-мускульный мешок.

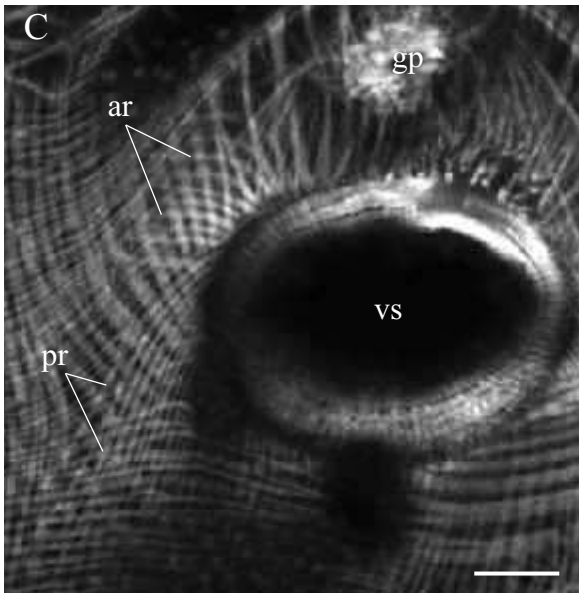
A. Общий вид мариты с вентральной стороны.

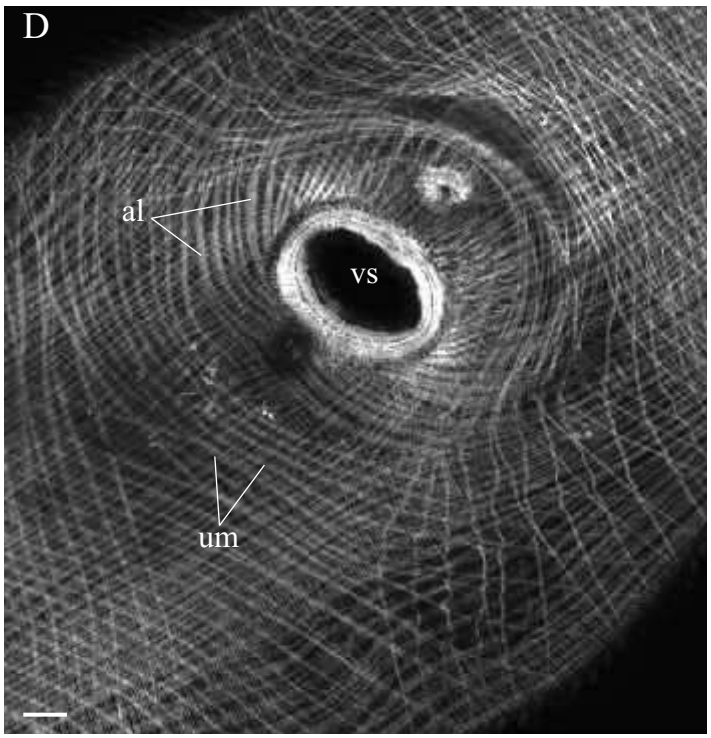
B. Общий вид мариты с дорсальной стороны.

ep — экскреторная пора; gp — общее половое отверстие; os — ротовая присоска; vs — брюшная присоска.


A
cm
lm
dm


B
vs


C
gp
ar
vs
pr


D
al
vs
um

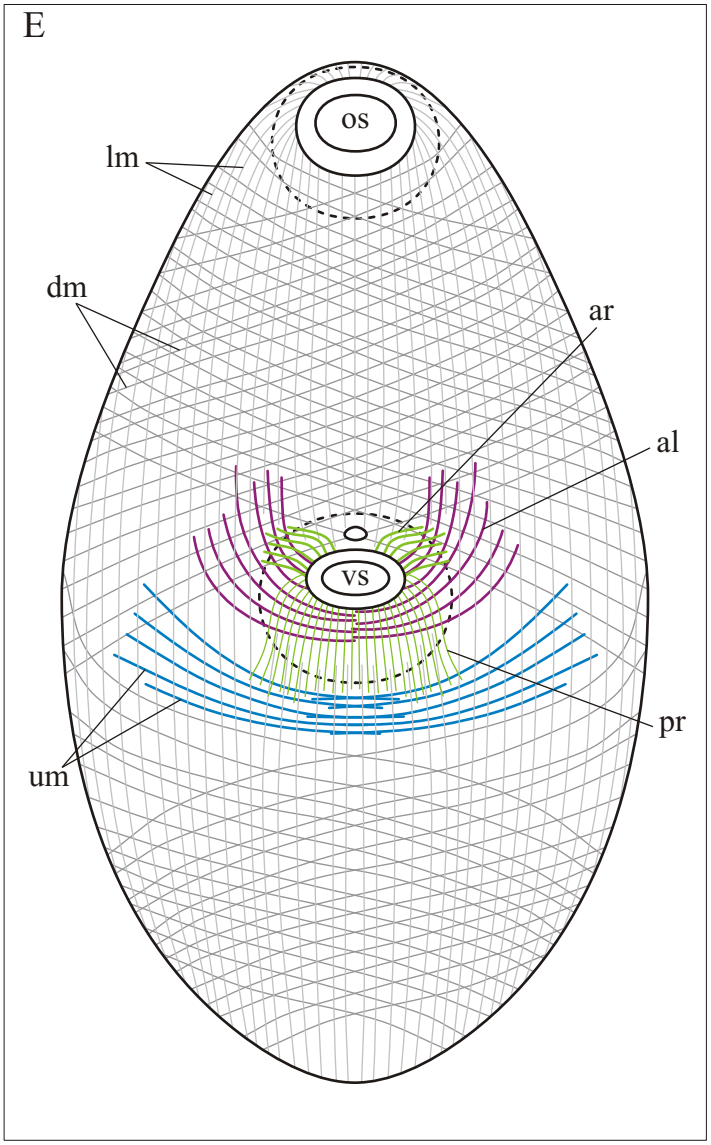

E
os
lm
dm
ar
al
vs
pr
um

Рис. 2. Кожно-мускульный мешок.
A. Фрагмент кожно-мускульного мешка в преацетабулярном отделе (дорсальная сторона).
B. Общий вид мариты сбоку.
C. Фрагмент кожно-мускульного мешка в районе брюшной присоски: антериорадиальные и постериорадиальные мышечные волокна.
D. Фрагмент кожно-мускульного мешка в районе брюшной присоски: U-образные системы мышечных волокон.
E. Схема расположения продольных, диагональных, nU-образных, антериорадиальных, постериорадиальных и антериолатеральных мышечных волокон на вентральной стороне тела.

al — антериолатеральные мышечные волокна; ar — антериорадиальные мышечные волокна; cm — кольцевые мышечные волокна; dm — диагональные мышечные волокна; gp — общее половое отверстие; lm — продольные мышечные волокна; os — ротовая присоска; pr — постериорадиальные мышечные волокна; vs — брюшная присоска; um — мышечные волокна nU-образной системы.

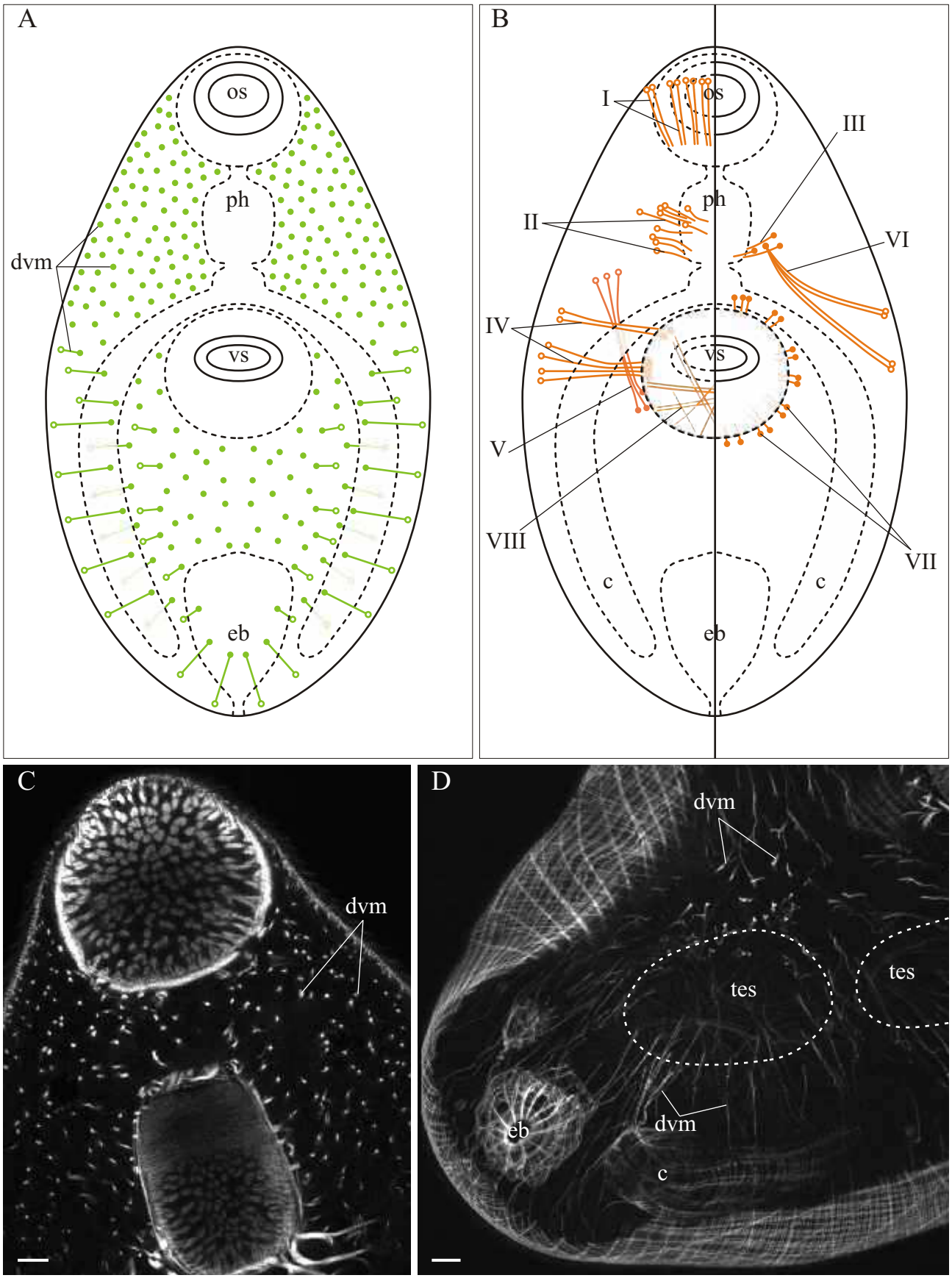

A
os
ph
dvm
vs
eb
B
I
os
III
ph
II
VI
IV
vs
V
VIII
VII
c
c
eb
C
dvm
D
dvm
tes
tes
eb
dvm
c

Рис. 3. Паренхимная мускулатура.
A. Схема расположения дорсо-вентральных мышечных волокон (точками показаны те волокна, которые идут, в целом, в соответствии с дорсо-вентральной осью тела; остальные изображены в соответствии с принципами, принятыми для схем расположения дополнительных паренхимных мышечных волокон).
B. Схема расположения дополнительных групп паренхимных мышечных волокон. На левой половине схемы изображены только I, II, IV, V и VIII группы, вид с дорсальной стороны. На правой половине схемы изображены только III, VI и VII группы, вид с вентральной стороны. Кружками без заливки показаны концы мышечных волокон, которые крепятся на дорсальной стороне туловища; с заливкой — на вентральной стороне. Концы мышечных волокон без метки крепятся к тем структурам, на фоне которых они изображены.
C. Фронтальный оптический срез через преацетабулярный отдел тела.
D. Сборка из серии продольных оптических срезов через постацетабулярный отдел тела.

c — ветвь кишки; dvm — дорсо-вентральные мышечные волокна; eb — мочевой пузырёк; os — ротовая присоска; ph — глотка; tes — семенники; vs — брюшная присоска.
Римскими цифрами обозначены группы дополнительных паренхимных мышечных пучков (как в тексте).

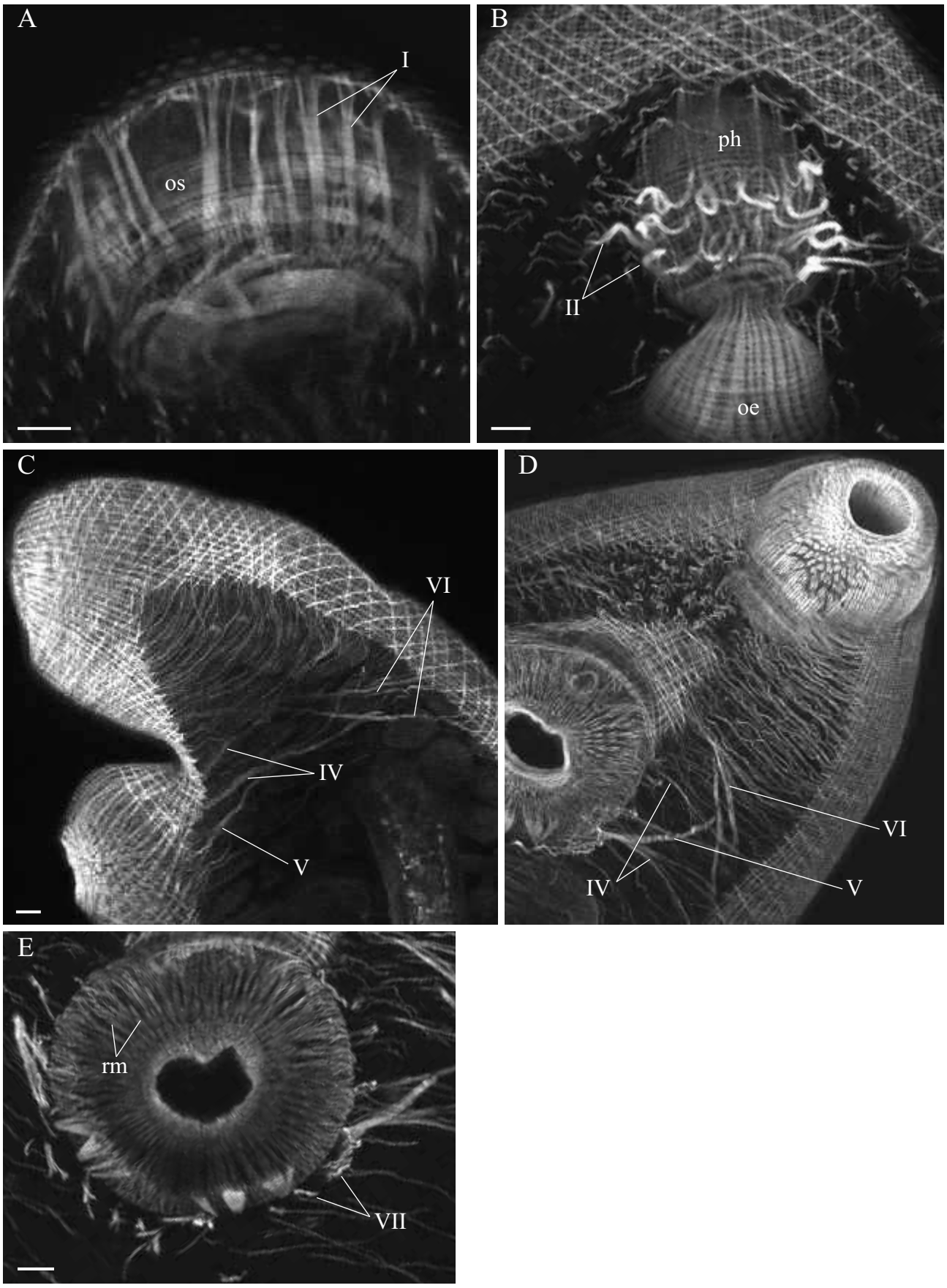

A
I
os
B
ph
II
oe
C
VI
IV
V
D
VI
IV
V
E
rm
VII

Рис. 4. Паренхимная мускулатура.
A. Постериодорсальный участок купола ротовой присоски.
B. Дорсальная поверхность глотки и пищевода.
C. Сборка из серии парасагиттальных оптических срезов через переднюю половину туловища мариты.
D. Сборка из серии продольных оптических срезов через преацетабулярный отдел.
E. Сборка из серии фронтальных оптических срезов в районе брюшной присоски.

oe — пищевод; os — ротовая присоска; ph — глотка; rm — радиальные мышечные волокна брюшной присоски.
Римскими цифрами отмечены группы дополнительных паренхимных мышечных пучков (как в тексте).

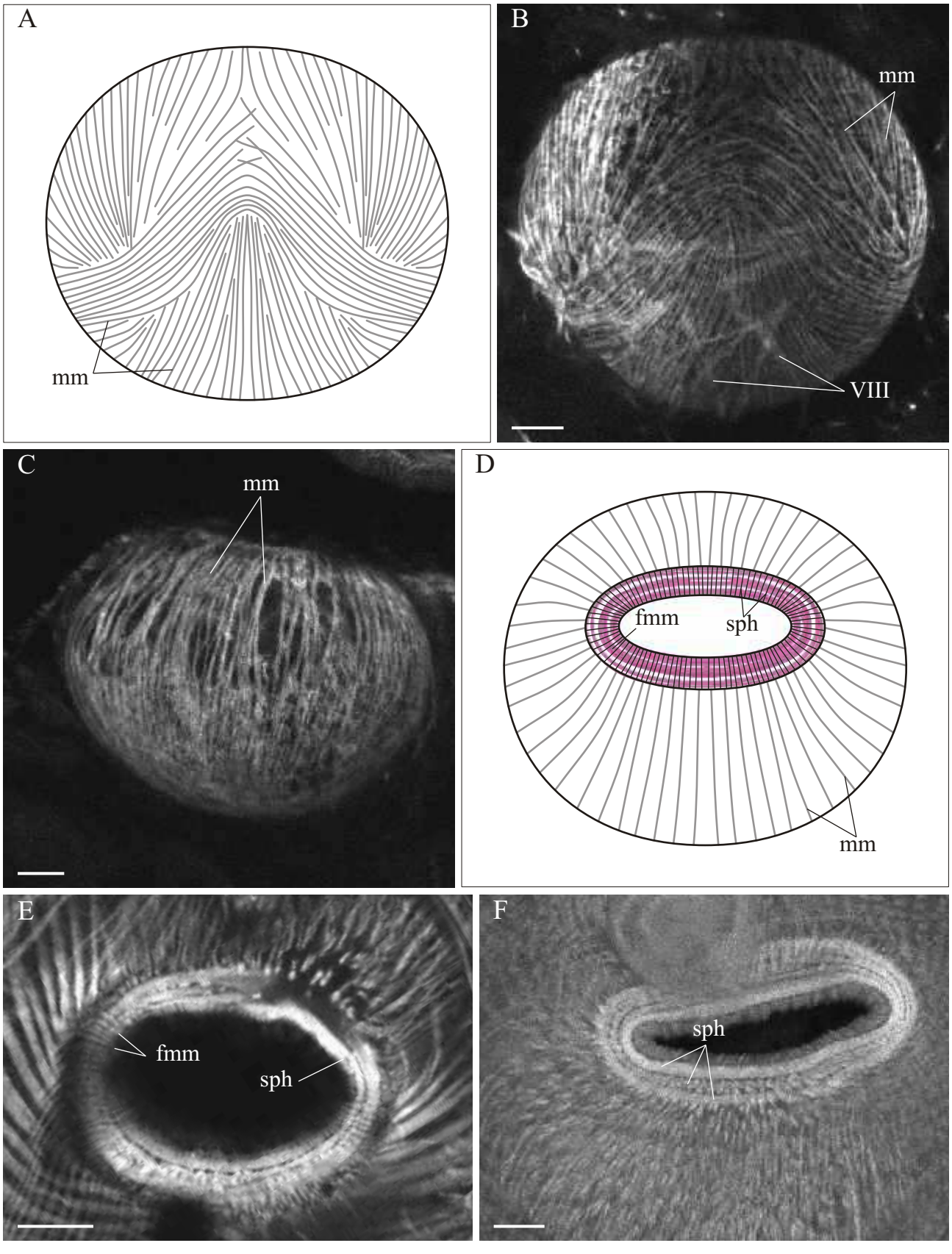

A
mm
B
mm
VIII
C
mm
D
fmm
sph
mm
E
fmm
sph
F
sph

Рис. 5. Брюшная присоска.
A. Схема расположения «меридиональных» мышечных волокон на дорсальной стороне купола брюшной присоски.
B. Дорсальная поверхность купола брюшной присоски.
C. Боковая поверхность купола присоски.
D. Схема расположения мышечных волокон на вентральной стороне купола присоски.
E. Свободный край.
F. Фронтальный оптический срез через отверстие присоски.

fmm — меридиональные мышечные волокна свободного края; mm — «меридиональные» мышечные волокна купола присоски; sph — сфинктер; VIII — сеть из мышечных лент над tunica propria дорсальной поверхности брюшной присоски.

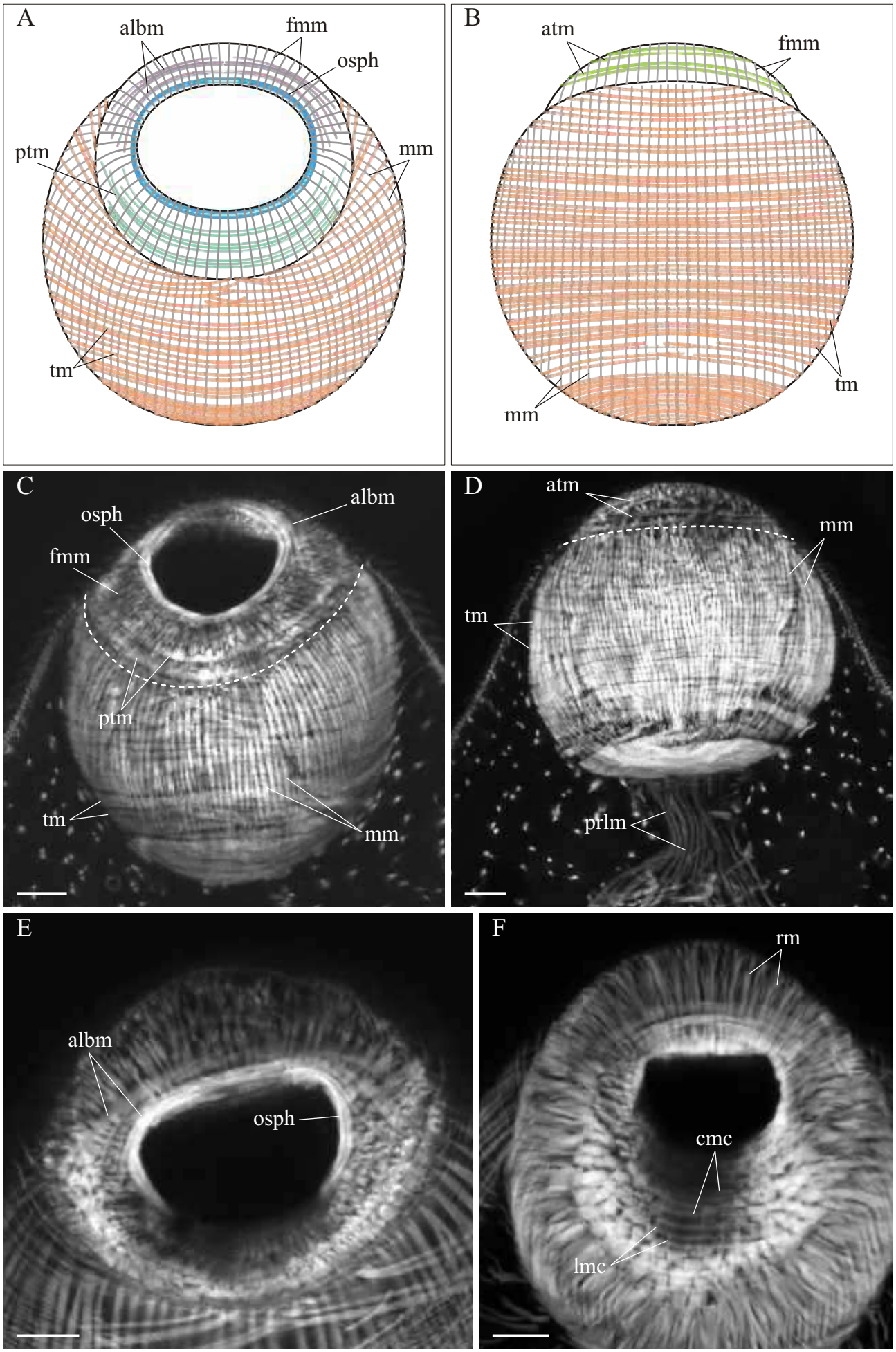

A
albm
fmm
osph
ptm
mm
tm
B
atm
fmm
tm
mm
C
albm
osph
fmm
ptm
tm
mm
D
atm
mm
tm
prlm
E
albm
osph
F
rm
cmc
lmc

Рис. 6. Ротовая присоска.
A. Схема расположения мышечных волокон на вентральной поверхности купола ротовой присоски.
B. Схема расположения мышечных волокон на дорсальной поверхности купола ротовой присоски.
C. Вентральная поверхность купола ротовой присоски и её свободный край (граница показана пунктиром).
D. Дорсальная поверхность купола ротовой присоски и её свободный край (граница показана пунктиром).
E. Тангентальный оптический срез через свободный край присоски.
F. Фронтальный оптический срез через дорсальную поверхность полости ротовой присоски.

albm — антериолатеральные мышечные дуги свободного края; atm — передняя (дорсальная) группа поперечных мышечных волокон свободного края; cmc — кольцевые мышечные волокна под тегументом полости присоски; fmm — меридиональные мышечные волокна свободного края присоски; lmc — продольные мышечные волокна под тегументом полости присоски; mm — меридиональные мышечные волокна под tunica propria присоски; osph — кольцевые мышечные волокна сфинктера отверстия присоски; prlm — продольные мышечные волокна префаринкса; ptm — задняя группа поперечных мышечных волокон свободного края; rm — радиальные мышечные волокна; tm — поперечные мышечные волокна под tunica propria присоски.

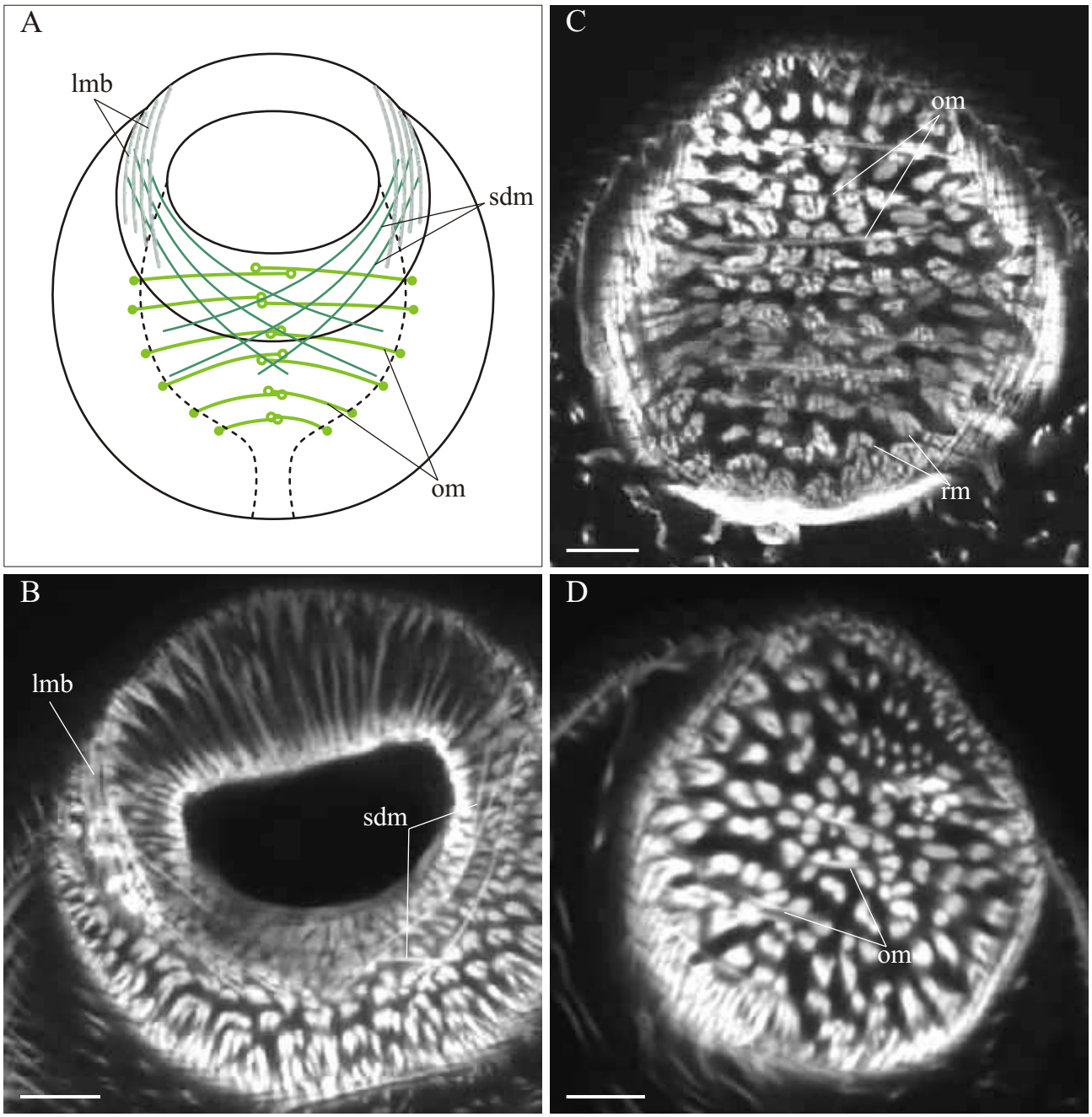


Рис. 7. Ротовая присоска.

A. Схема расположения дополнительных групп мышечных волокон в толще стенки присоски.

B. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через вентральную стенку брюшной присоски.

C. Фронтальный оптический срез через дорсальную стенку ротовой присоски.

D. Парасагиттальный оптический срез через боковую стенку присоски.

lmb — латеральные мышечные ленты толщи ротовой присоски; om — косые мышечные волокна толщи; rm — радиальные мышечные волокна; sdm — диагональные мышечные волокна толщи ротовой присоски.

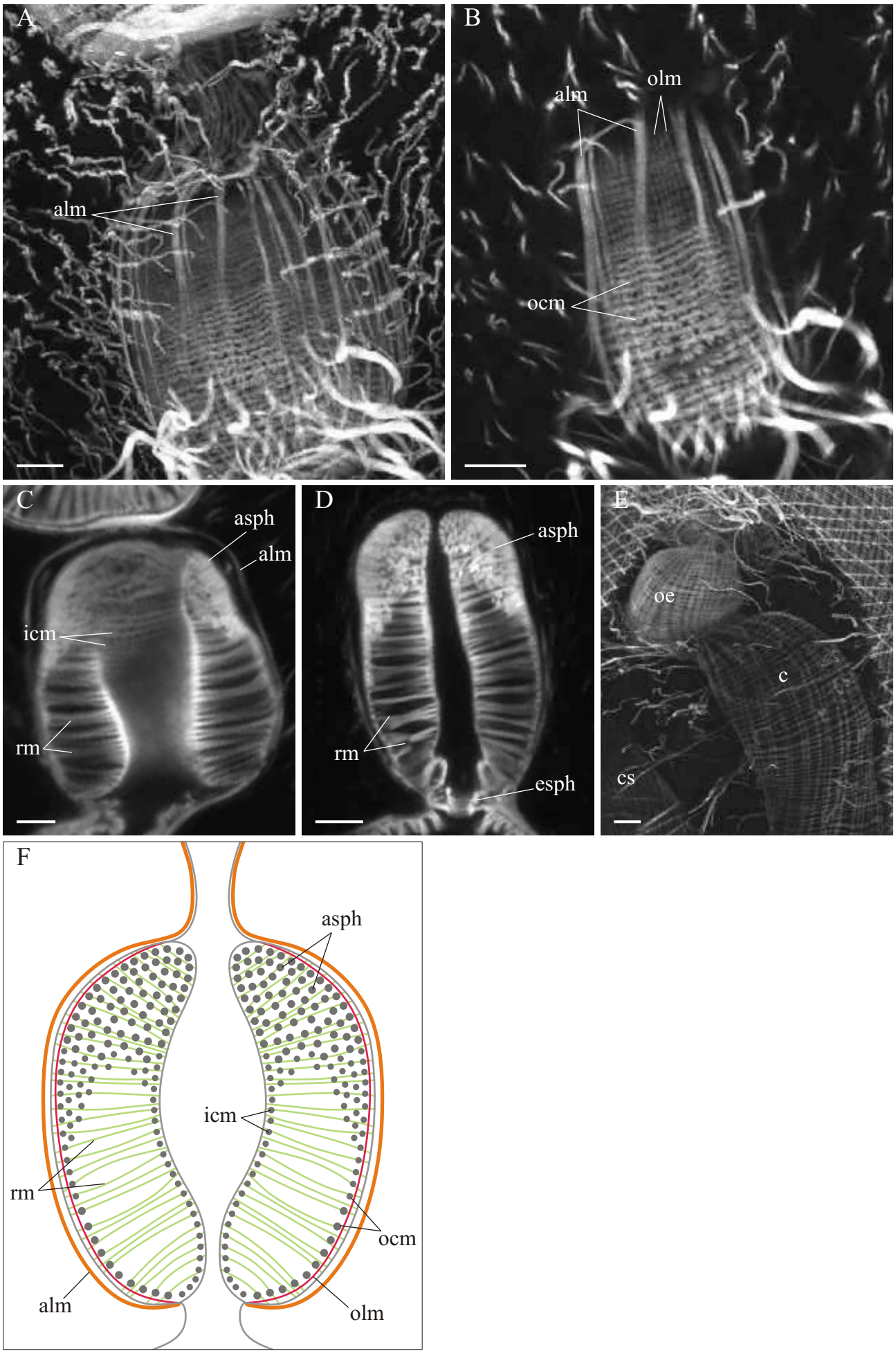

A
alm
B
alm
olm
ocm
C
asph
alm
icm
rm
D
asph
rm
esph
E
oe
c
cs
F
asph
icm
rm
ocm
alm
olm

Рис. 8. Пищеварительная система.
A. Вид на дорсальную поверхность глотки и префаринкса.
B. Вид на дорсальную поверхность глотки.
C. Мидсагиттальный оптический срез через глотку.
D. Фронтальный оптический срез через глотку.
E. Вид на дорсальную поверхность пищевода и одной из ветвей кишки.
F. Схема расположения мышечных волокон на фронтальном срезе через глотку.

alm — продольные мышечные волокна над наружной поверхностью глотки; asph — передний сфинктер глотки; c — ветвь кишки; cs — сумка цирруса; esph — передний сфинктер пищевода; icm — внутренние кольцевые мышечные волокна глотки; ocm — наружные кольцевые мышечные волокна глотки; oe — пищевод; olm — наружные продольные мышечные волокна глотки; rm — радиальные мышечные волокна.

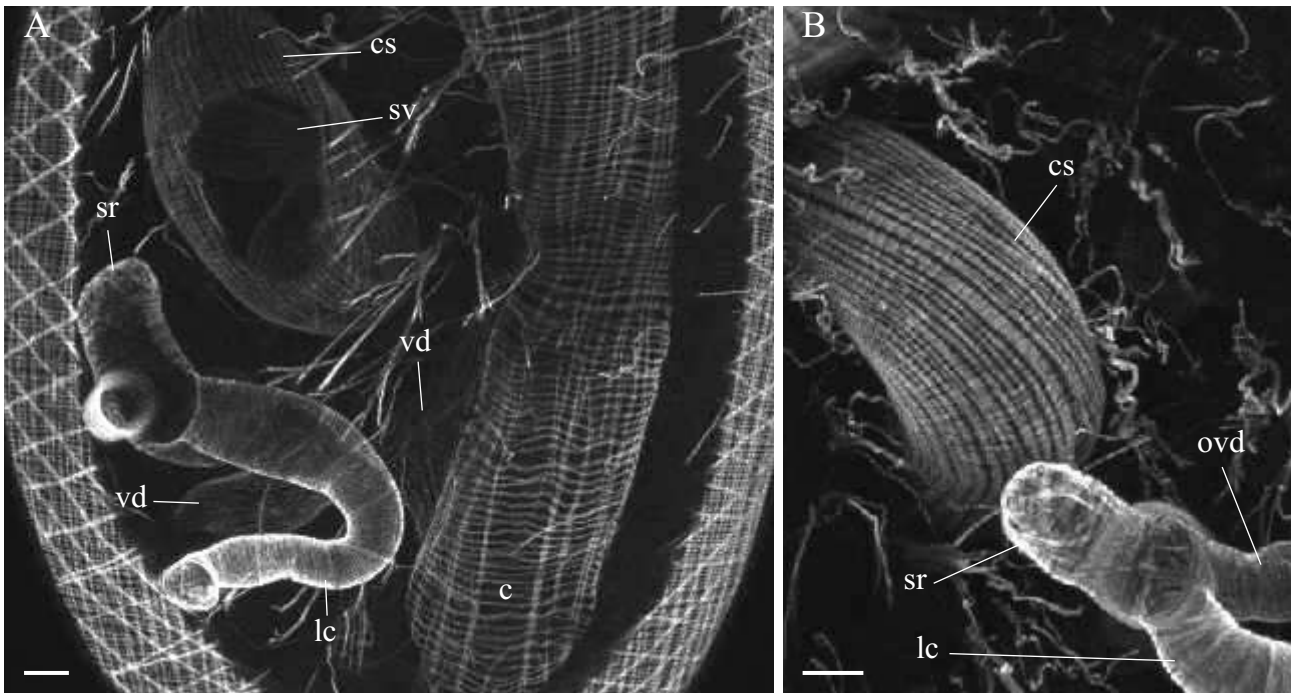
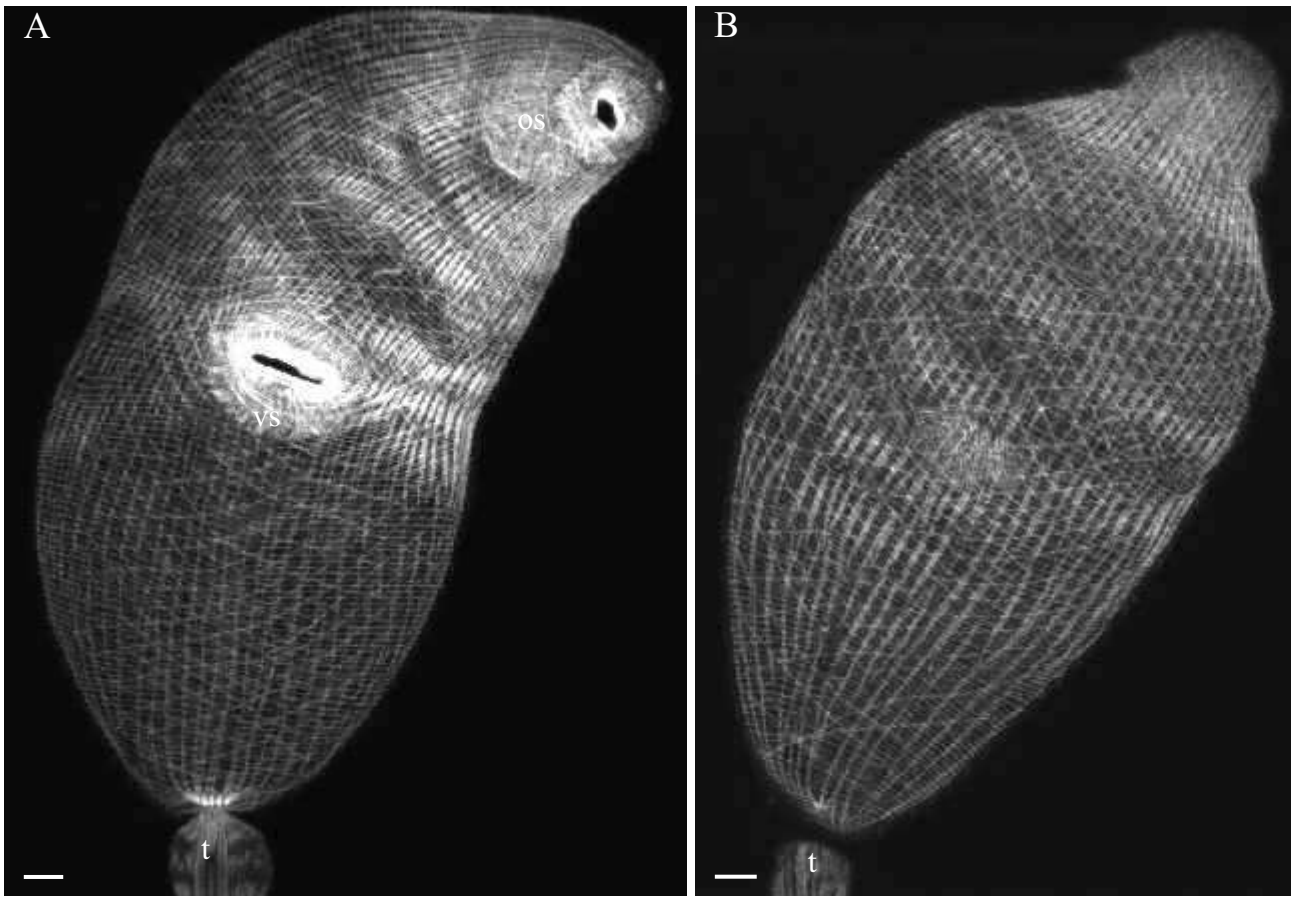


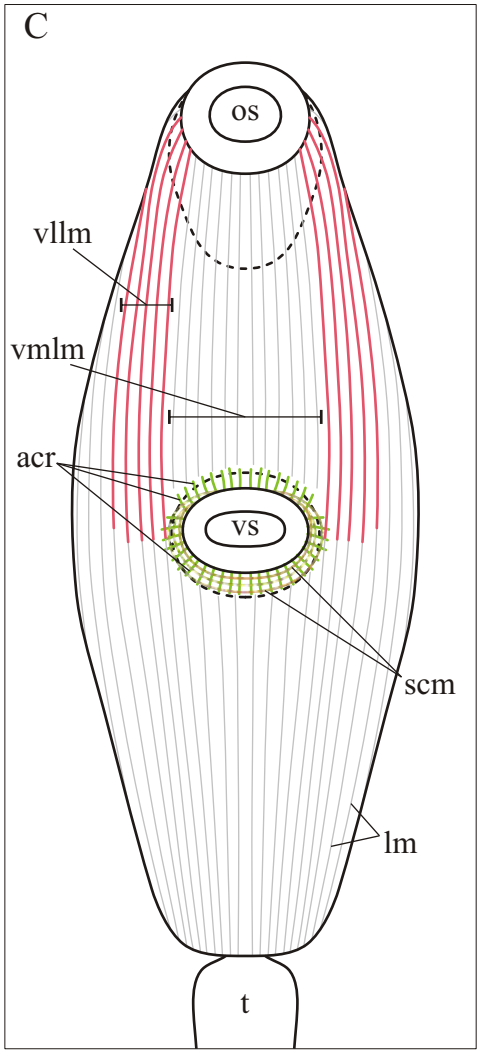
Рис. 9. Половая система.

A. Сборка из серии продольных оптических срезов через среднюю часть мариты близ дорсальной поверхности тела.

B. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через среднюю часть мариты близ дорсальной поверхности тела.

c — ветвь кишки; cs — сумка цирруса; lc — лауреров канал; ovd — яйцевод; sr — семяприемник; sv — семенной пузырёк; vd — протоки желточников.


A
os
vs
t
B
t


C
os
vllm
vmlm
acr
vs
scm
lm
t

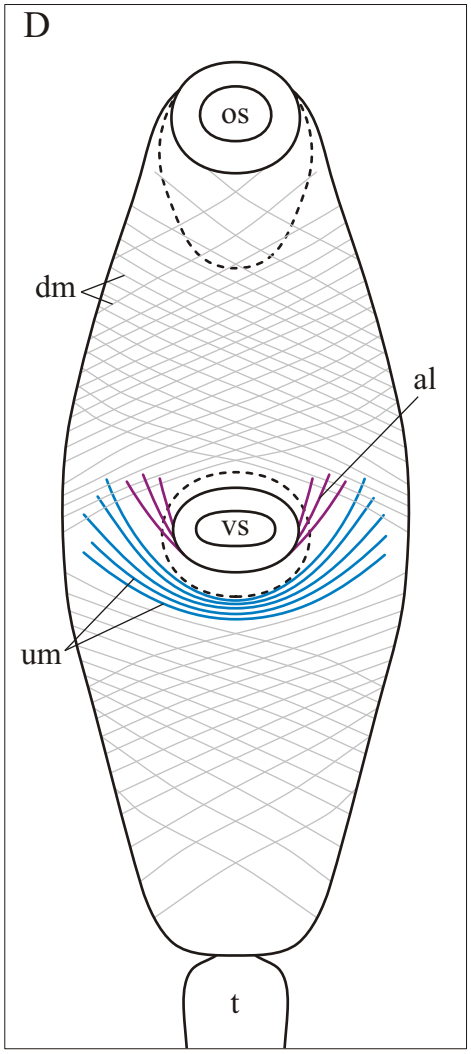

D
os
dm
al
vs
um
t

Рис. 1. Кожно-мускульный мешок.
A. Общий вид туловища церкарии с вентральной стороны.
B. Общий вид туловища церкарии с дорсальной стороны.
C. Схема расположения продольных, ацетабулорадиальных и полукольцевых мышечных волокон на вентральной стороне туловища.
D. Схема расположения диагональных, nU-образных и антериолатеральных мышечных волокон на вентральной стороне туловища.

acr — ацетабулорадиальные мышечные волокна; al — антериолатеральные мышечные волокна; dm — диагональные мышечные волокна; lm — продольные мышечные волокна; os — ротовая присоска; scm — полукольцевые мышечные волокна; t — хвост; um — nU-образные мышечные волокна; vllm — вентролатеральные ленты продольных мышечных волокон; vmlm — венромедианная группа продольных мышечных волокон; vs — брюшная присоска.

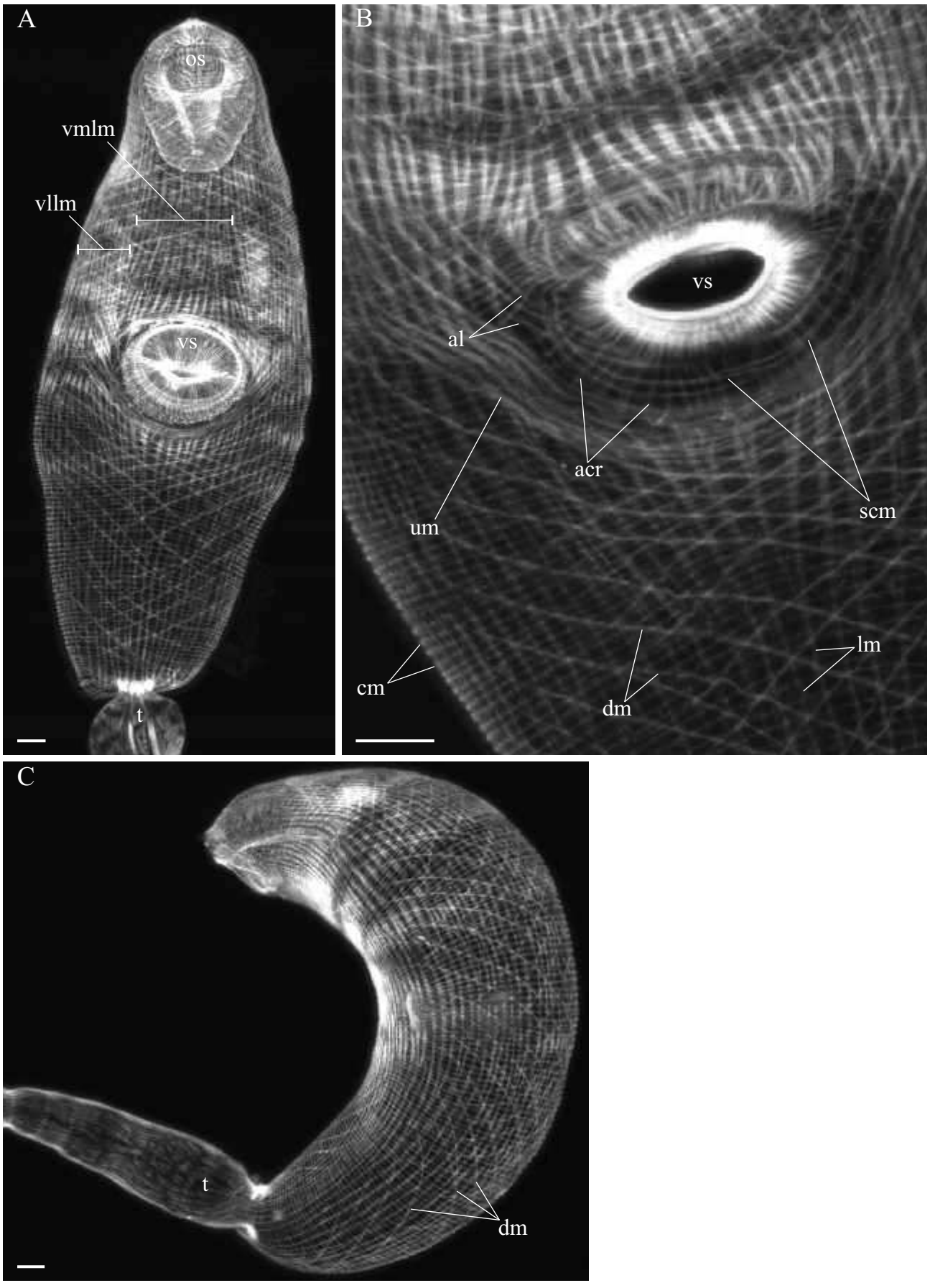

A
os
vmlm
vllm
vs
t
B
vs
al
acr
scm
um
lm
cm
dm
C
t
dm

Рис. 2. Кожно-мускульный мешок.
A. Общий вид туловища церкарии с вентральной стороны.
B. Фрагмент кожно-мускульного мешка в районе брюшной присоски.
C. Общий вид церкарии сбоку.

acr — ацетабулорадиальные мышечные волокна; al — антериолатеральные мышечные волокна; cm — кольцевые мышечные волокна; dm — диагональные мышечные волокна; lm — продольные мышечные волокна; os — ротовая присоска; t — хвост; um — мышечные волокна nU-образной системы; vllm — вентролатеральные группы продольных мышечных волокон; vmlm — вентромедианная группа продольных мышечных волокон; vs — брюшная присоска.

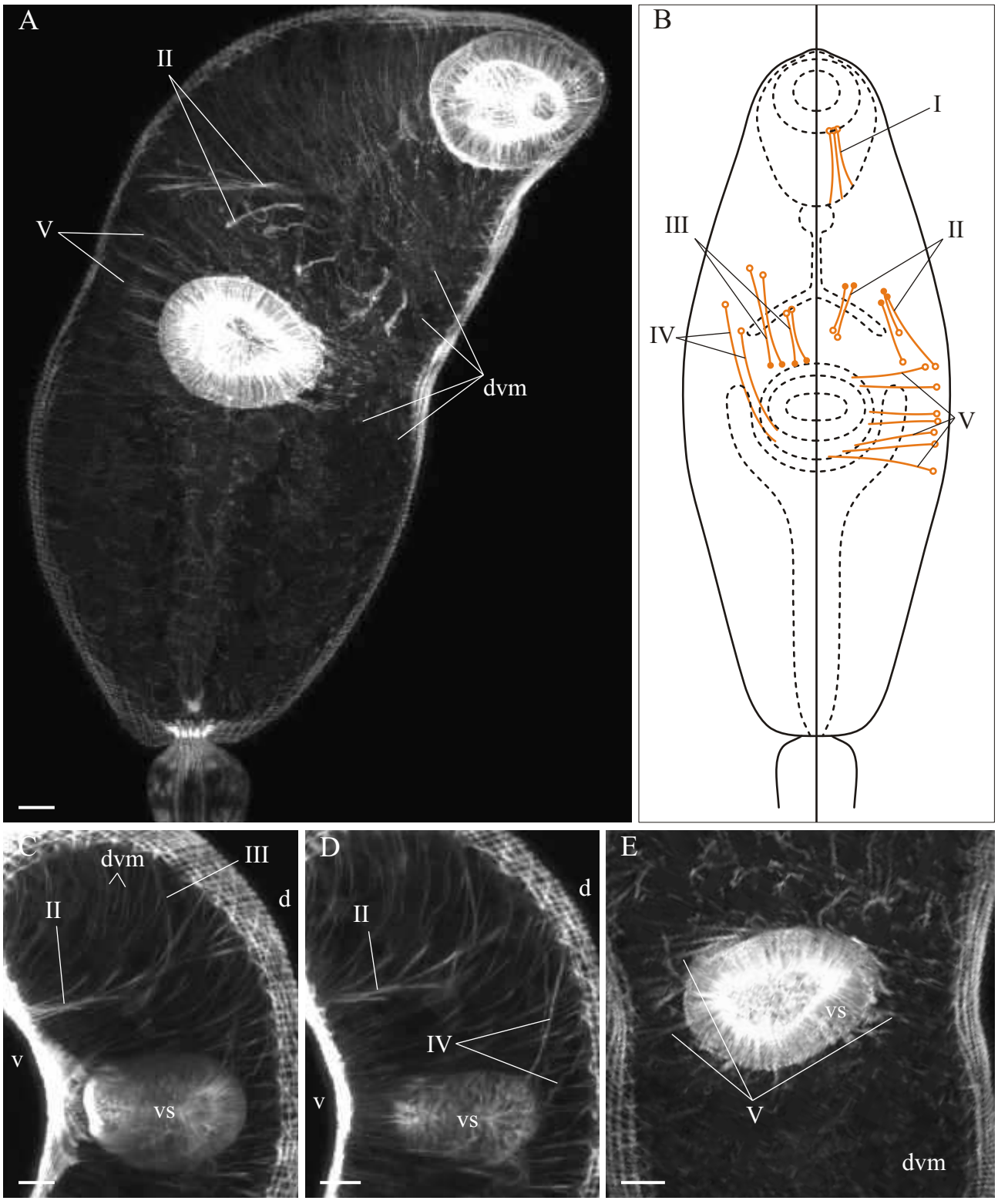

A
II
V
dvm
B
I
III
II
IV
V
C
dvm
III
II
d
v
vs
D
d
II
IV
v
vs
E
vs
V
dvm

Рис. 3. Паренхимная мускулатура.
A. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через туловище церкарии.
B. Схема расположения дополнительных групп паренхимных мышечных волокон (на левой половине церкарии изображены только III и IV группы, на правой — I, II и V). Кружками без заливки показаны места крепления на дорсальной стороне тела, с заливкой — на вентральной.
C. Сборка из серии парасагиттальных оптических срезов через середину туловища церкарии.
D. Сборка из серии парасагиттальных оптических срезов через середину туловища церкарии.
E. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через туловище церкарии в районе брюшной присоски.

d — дорсальная сторона; dvm — дорсо-вентральные мышечные волокна; v — вентральная сторона; vs — брюшная присоска.
Римскими цифрами отмечены группы дополнительных паренхимных мышечных волокон (как в тексте).

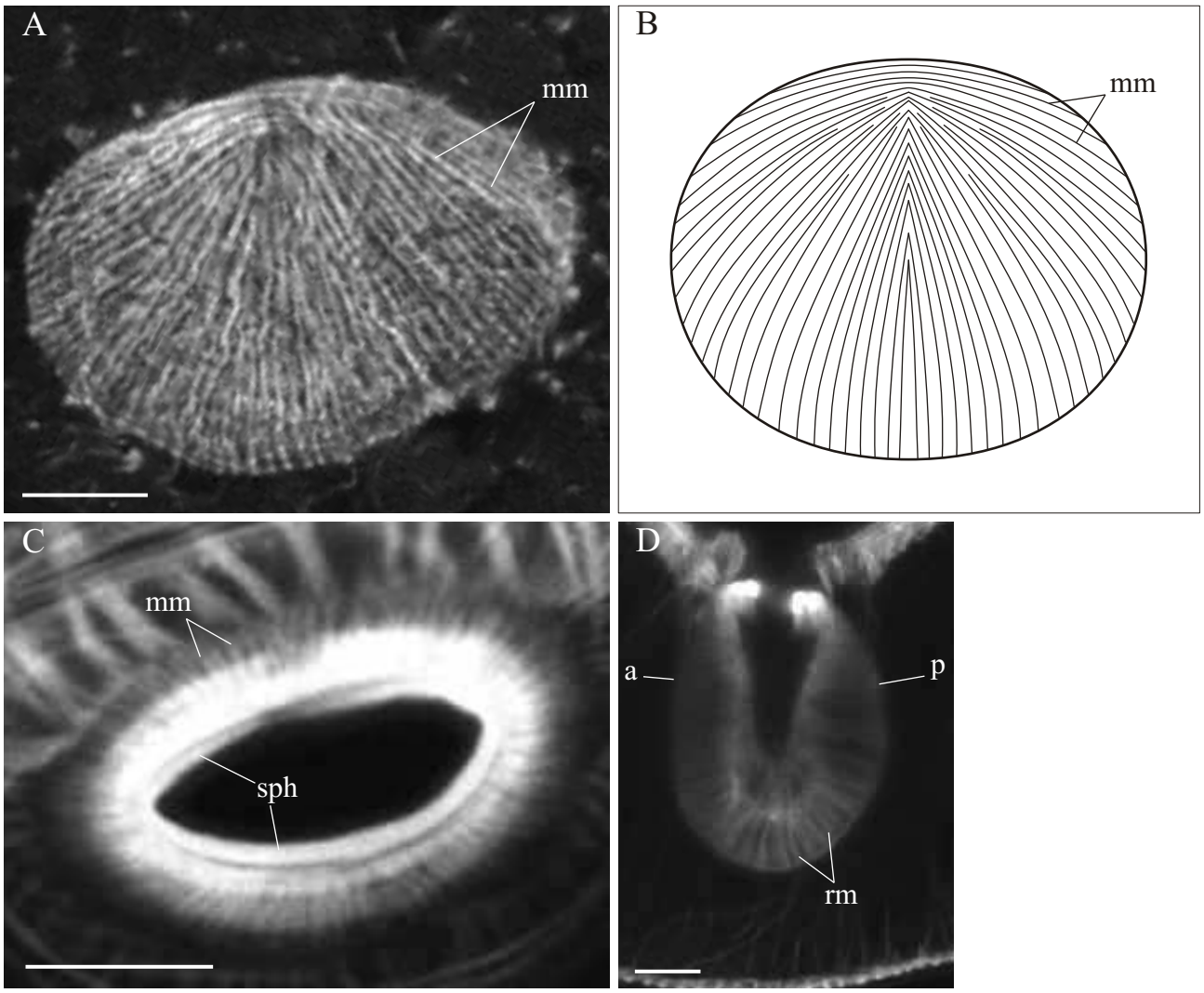


Рис. 4. Брюшная присоска.

A. Дорсальная поверхность купола брюшной присоски (сборка из серии фронтальных оптических срезов)

B. Схема расположения «меридиональных» мышечных волокон на дорсальной поверхности купола брюшной присоски.

C. Свободный край брюшной присоски.

D. Мидсагиттальный оптический срез через брюшную присоску.

a — передняя поверхность купола брюшной присоски; mm — «меридиональные» мышечные волокна; p — задняя поверхность купола брюшной присоски; rm — радиальные мышечные волокна; sph — кольцевые мышечные волокна сфинктера.

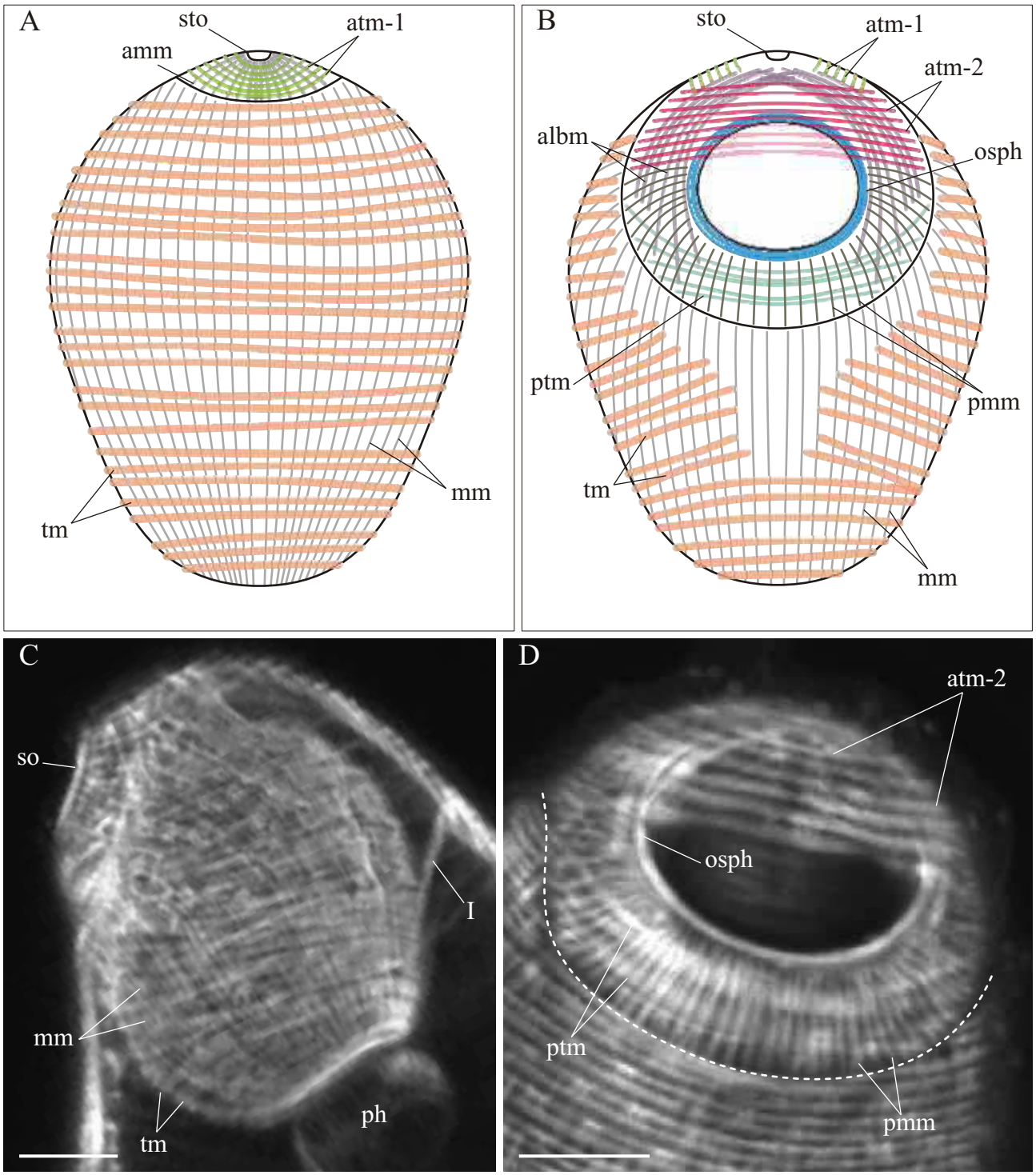

A
sto
atm-1
amm
mm
tm
B
sto
atm-1
atm-2
albm
osph
ptm
pmm
tm
mm
C
so
I
mm
ph
tm
D
atm-2
osph
ptm
pmm

Рис. 5. Ротовая присоска.
A. Схема расположения мышечных волокон на дорсальной поверхности купола ротовой присоски.
B. Схема расположения мышечных волокон на вентральной поверхности купола ротовой присоски.
C. Латеральная поверхность купола ротовой присоски (сборка из серии парасагиттальных оптических срезов). Также видна одна из групп дополнительных паренхимных мышечных волокон (I).
D. Свободный край ротовой присоски (вентральная поверхность). Пунктиром показана граница свободного края.

albm — антериолатеральные мышечные дуги свободного края; amm — передняя (дорсальная) группа меридиональных мышечных волокон свободного края; atm-1 — первая (дорсальная) передняя поперечная мышечная лента свободного края; atm-2 — вторая (вентральная) передняя поперечная мышечная лента свободного края; mm — меридиональные мышечные волокна купола присоски; osph — кольцевые мышечные волокна сфинктера отверстия присоски; ph — глотка; pmm — задняя группа меридиональных мышечных волокон свободного края; ptm — задняя поперечная мышечная лента свободного края; so — отверстие присоски; sto — отверстие стилетного влагалища; tm — поперечные мышечные волокна купола присоски.

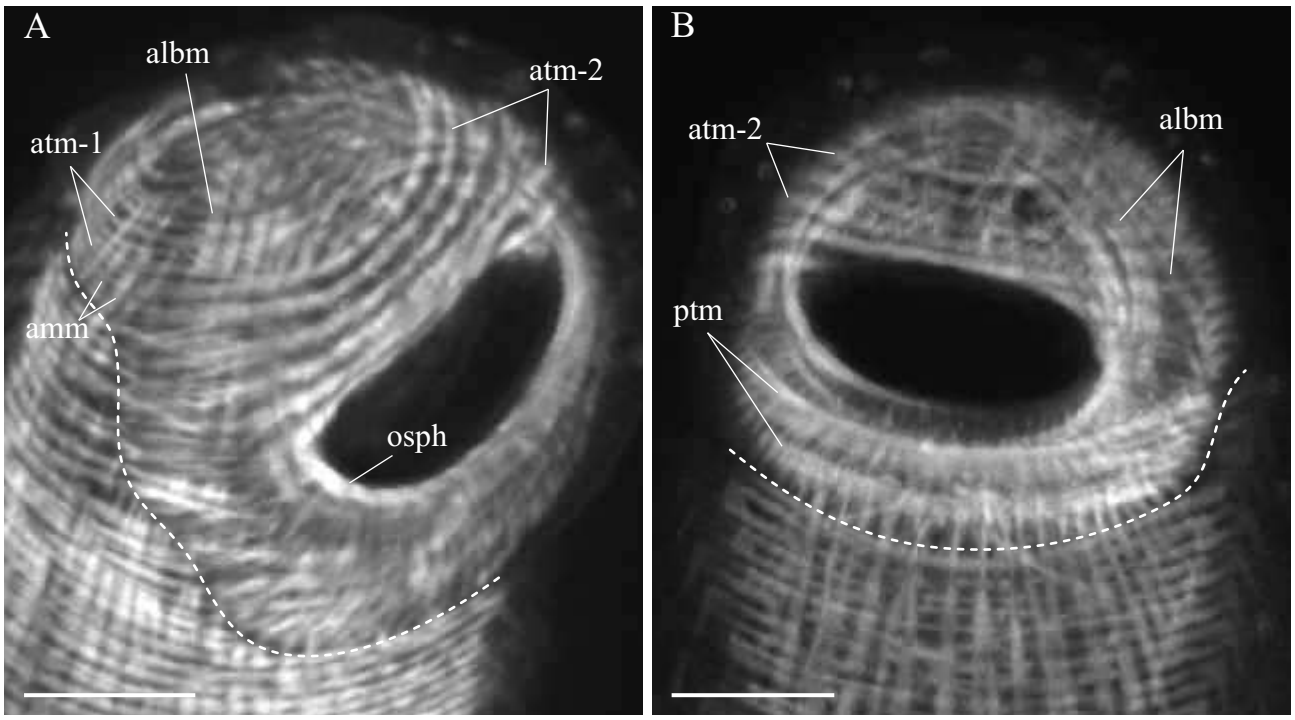


Рис. 6. Ротовая присоска.

A. Антериолатеральный вид на свободный край присоски (сборка из серии тангентальных оптических срезов). Пунктиром показана граница свободного края.

B. Вид с вентральной стороны на свободный край присоски (сборка из серии фронтальных оптических срезов). Пунктиром показана граница свободного края.

albm — антериолатеральные мышечные дуги свободного края; amm — передняя (дорсальная) группа меридиональных мышечных волокон свободного края; atm-1 — первая (дорсальная) передняя поперечная мышечная лента свободного края; atm-2 — вторая (вентральная) передняя поперечная мышечная лента свободного края; osph — кольцевые мышечные волокна сфинктера отверстия присоски; ptm — задняя поперечная мышечная лента свободного края.

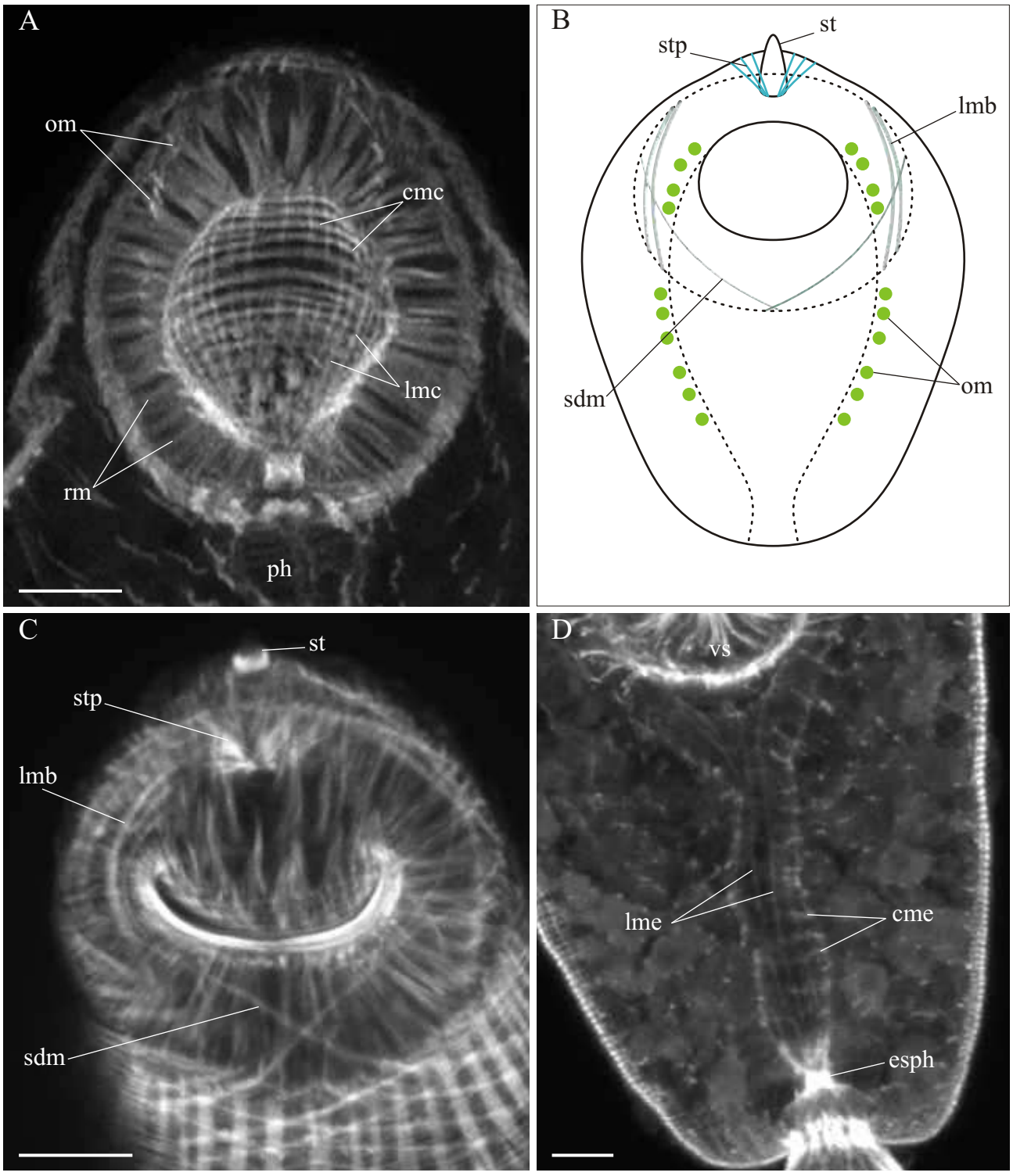
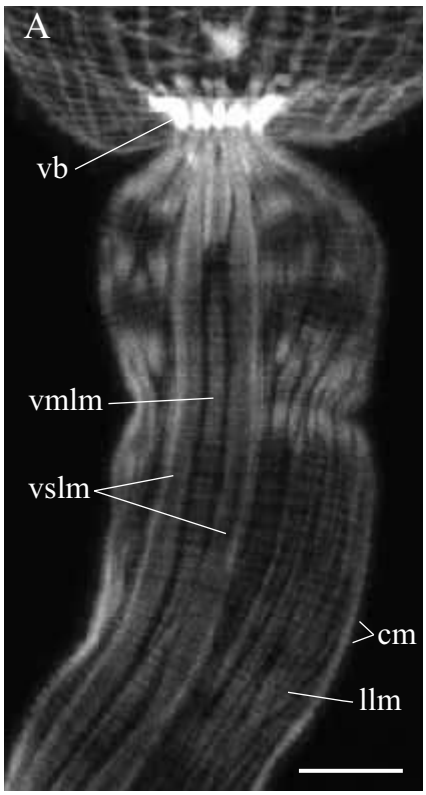
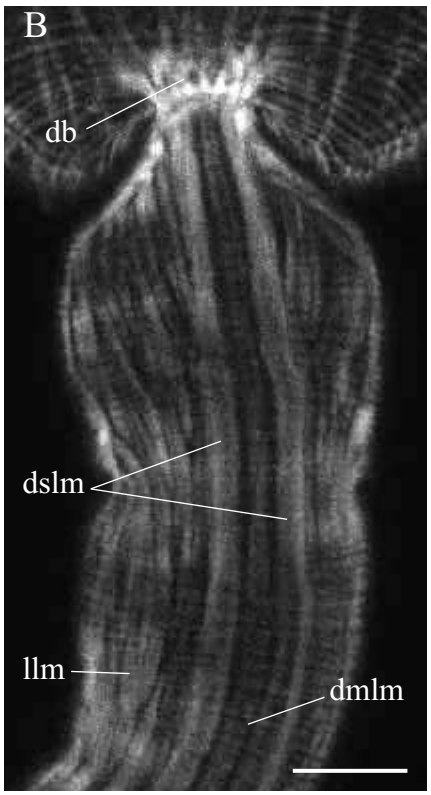
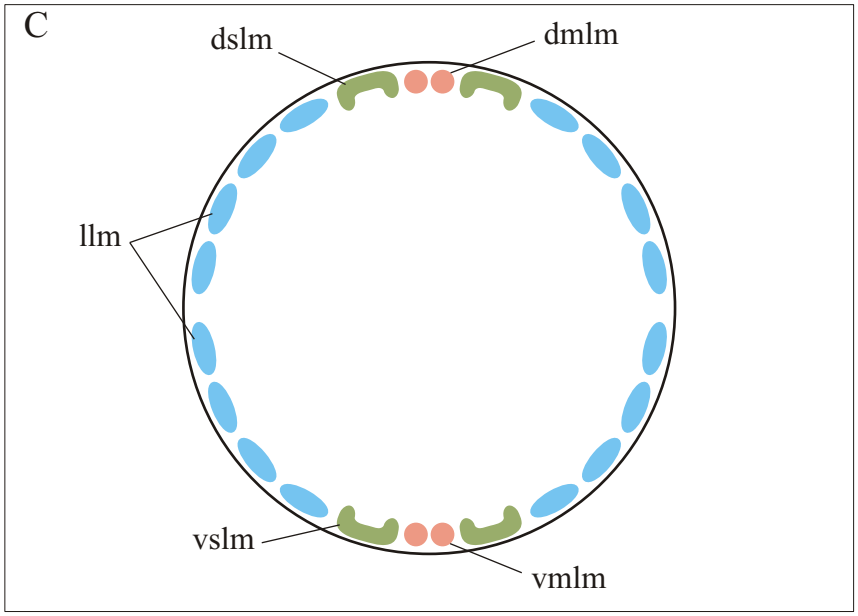

A
om
cmc
lmc
rm
ph
B
st
stp
lmb
sdm
om
C
st
stp
lmb
sdm
D
vs
lme
cme
esph

Рис. 7. Ротовая присоска и мочевой пузырёк.
A. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через ротовую присоску.
B. Схема расположения дополнительных мышечных пучков в толще стенки ротовой присоски.
C. Фронтальный оптический срез через свободный край ротовой присоски.
D. Мочевой пузырёк.

cmc — кольцевые мышечные волокна под тегументом полости ротовой присоски; cme — кольцевые мышечные волокна в стенке мочевого пузырька; esph — сфинктер экскреторной поры; lmb — латеральные дугообразные мышечные ленты в толще стенки присоски; lmc — продольные мышечные волокна под тегументом полости ротовой присоски; lme — продольные мышечные волокна в стенке мочевого пузырька; om — косые мышечные волокна; ph — глотка; rm — радиальные мышечные волокна; sdm — диагональные мышечные волокна в толще стенки присоски; st — стилет; stp — протракторы стилета; vs — брюшная присоска.


A
vb
vmlm
vslm
cm
llm


B
db
dslm
llm
dmlm


C
dslm
dmlm
llm
vslm
vmlm

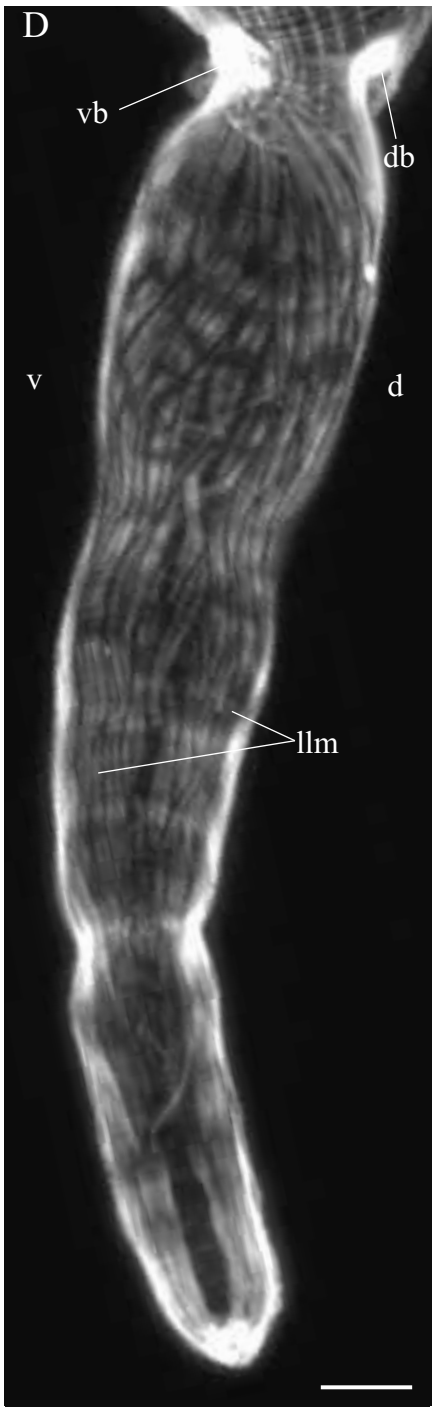

D
vb
db
v
d
llm

Рис. 8. Хвост.
A. Вид на основание хвоста с вентральной стороны.
B. Вид на основание хвоста с дорсальной стороны.
C. Схема расположения продольных мышечных волокон на поперечном срезе через хвост.
D. Общий вид хвоста сбоку.

cm — кольцевые мышечные волокна хвоста; d — дорсальная сторона; db — пучки продольных мышечных волокон у основания хвоста на дорсальной стороне туловища; dslm — дорсосубмедианные пучки продольных мышечных волокон хвоста; dmlm — дорсомедианный пучок продольных мышечных волокон хвоста; llm — латеральные ленты продольных мышечных волокон хвоста; v — вентральная сторона; vb — пучки продольных мышечных волокон у основания хвоста на вентральной стороне туловища; vmlm — вентромедианный пучок продольных мышечных волокон хвоста; vslm — вентросубмедианные пучки продольных мышечных волокон хвоста.

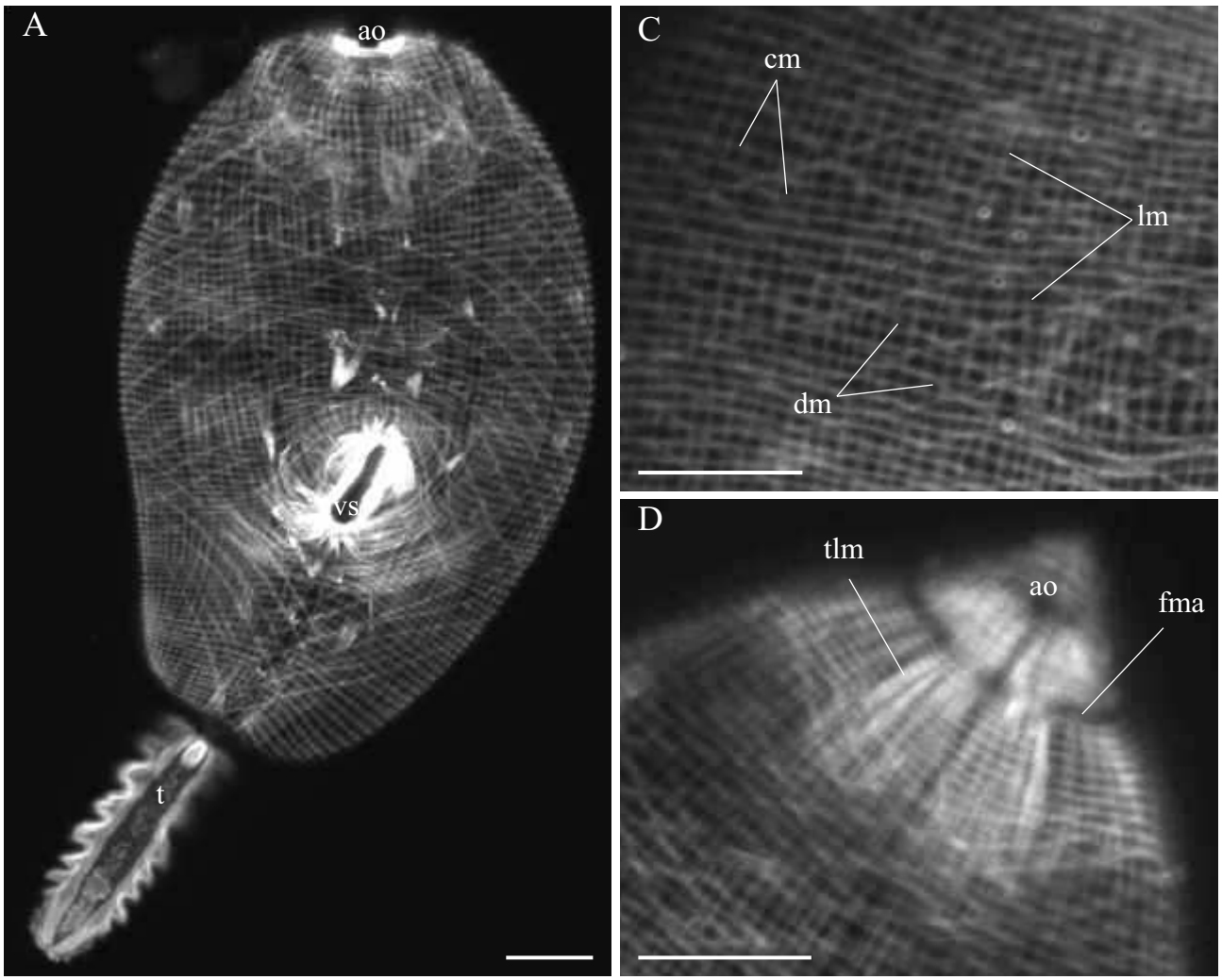


Рис. 1. Кожно-мускульный мешок.
A. Общий вид церкарии с вентральной стороны.
B. Общий вид церкарии с дорсальной стороны.
C. Фрагмент кожно-мускульного мешка.
D. Передний конец тела церкарии, вид с дорсальной стороны.

ao — передний орган; cm — кольцевые мышечные волокна; dm — диагональные мышечные волокна; fma — граница свободного края переднего органа; lm — продольные мышечные волокна; vs — брюшная присоска; t — хвост; tlm — утолщённые пучки продольных мышечных волокон на дорсальной стороне близ переднего органа.

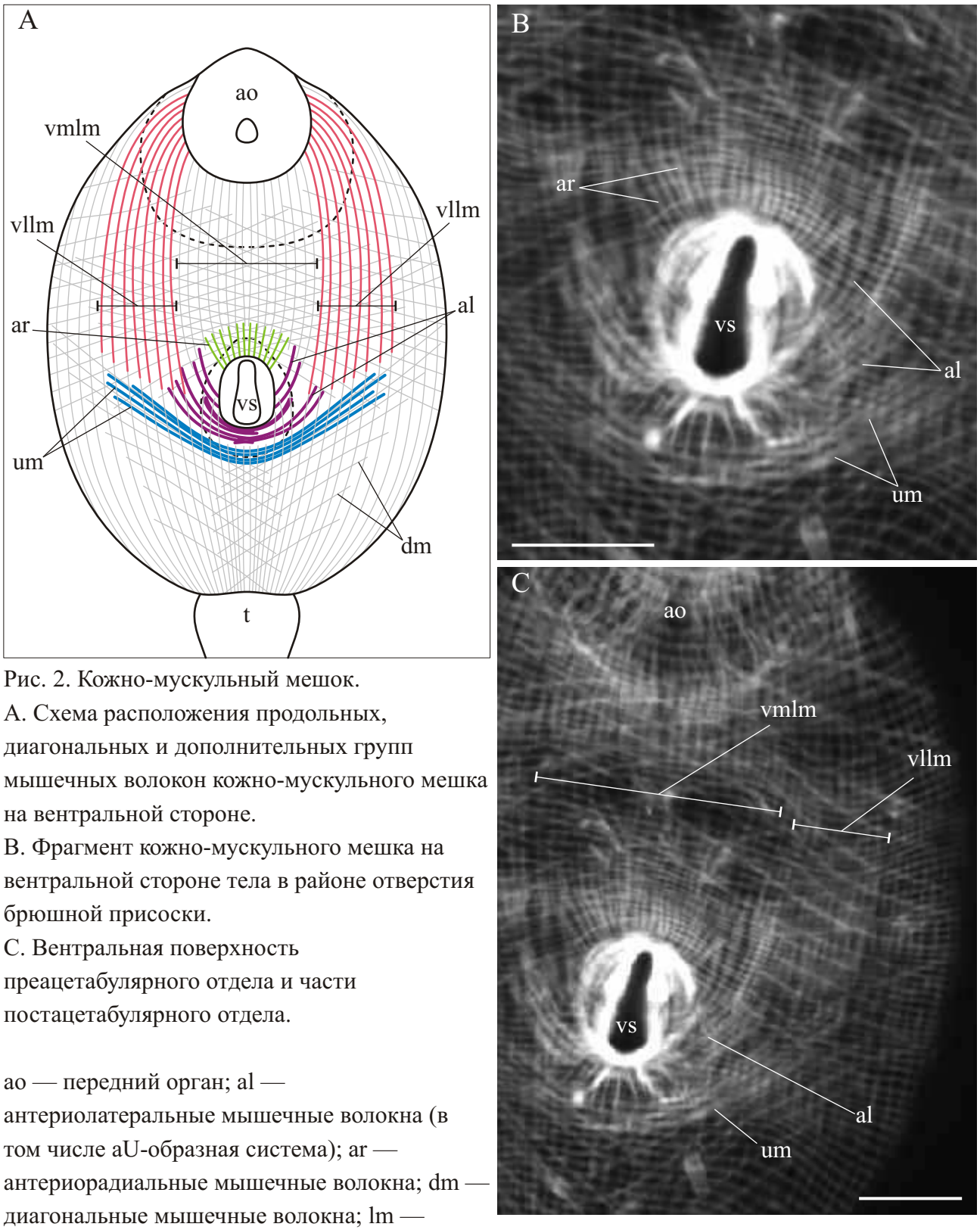


Рис. 2. Кожно-мускульный мешок.
A. Схема расположения продольных, диагональных и дополнительных групп мышечных волокон кожно-мускульного мешка на вентральной стороне.
B. Фрагмент кожно-мускульного мешка на вентральной стороне тела в районе отверстия брюшной присоски.
C. Вентральная поверхность преацетабулярного отдела и части постацетабулярного отдела.

ao — передний орган; al — антериолатеральные мышечные волокна (в том числе aU-образная система); ar — антериорадиальные мышечные волокна; dm — диагональные мышечные волокна; lm — продольные мышечные волокна; t — хвост; um — nU-образная система мышечных волокон; vllm — вентролатеральные ленты продольных мышечных волокон; vmlm — вентромедианная группа продольных мышечных волокон; vs — брюшная присоска.

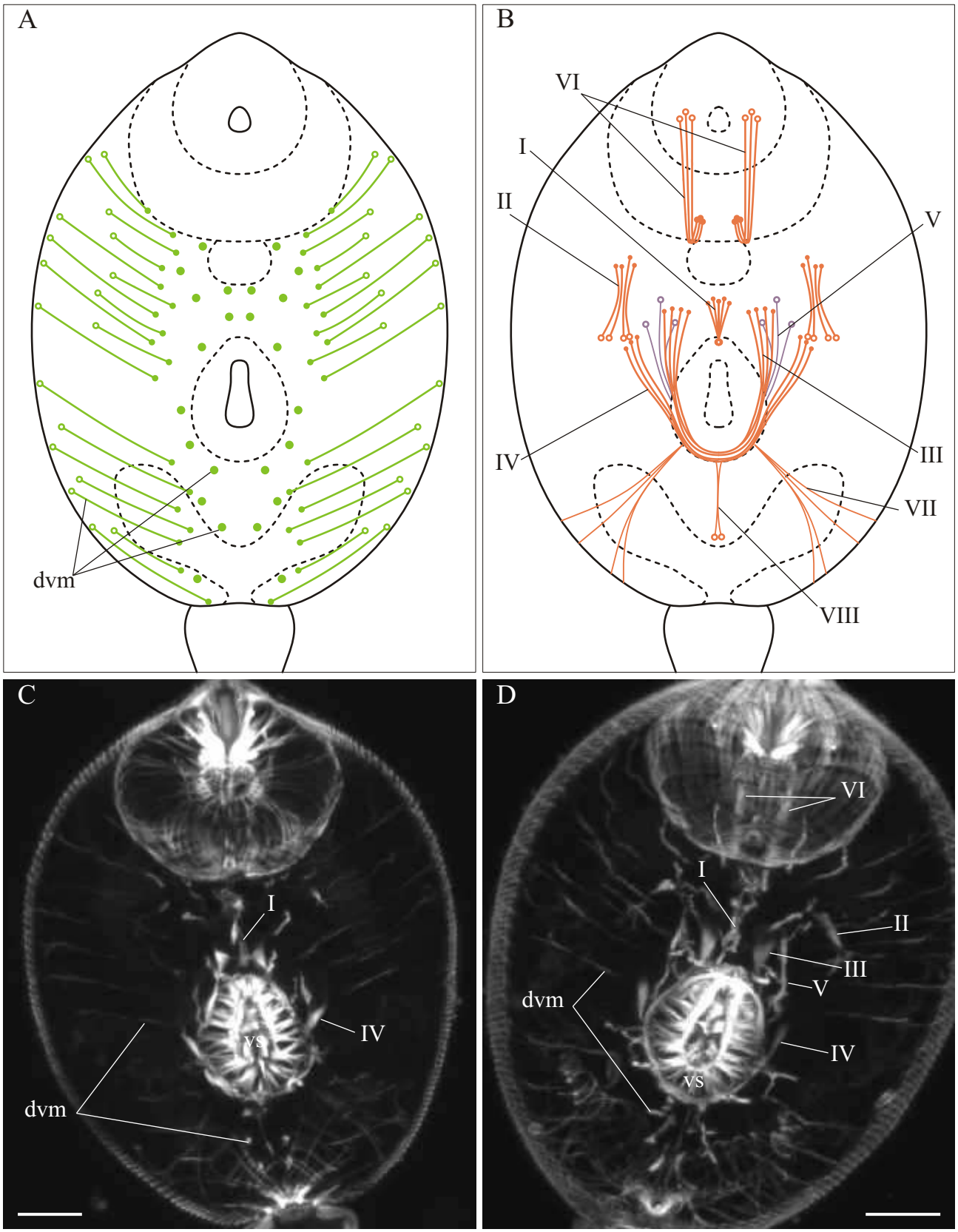

A
dvm
B
VI
I
II
V
IV
III
VII
VIII
C
I
IV
vs
dvm
D
VI
I
II
III
V
dvm
IV
vs

Рис. 3. Паренхимная мускулатура.
A. Схема расположения дорсо-вентральных мышечных волокон (точками показаны те волокна, которые идут, в целом, в соответствии с дорсо-вентральной осью тела; остальные изображены в соответствии с принципами, принятыми для схем расположения дополнительных паренхимных мышечных волокон).
B. Схема расположения дополнительных групп паренхимных мышечных волокон (все группы кроме V отмечены оранжевым, V — фиолетовым). Кружками без заливки показаны концы мышечных волокон, которые крепятся на дорсальной стороне туловища; с заливкой — на вентральной стороне. Концы мышечных волокон без метки крепятся к тем структурам, на фоне которых они изображены.
C. Фронтальный оптический срез через туловище церкарии.
D. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через туловище церкарии.

dvm — дорсо-вентральные мышечные волокна; vs — брюшная присоска.
Римскими цифрами отмечены группы дополнительных паренхимных мышечных волокон (как в тексте).

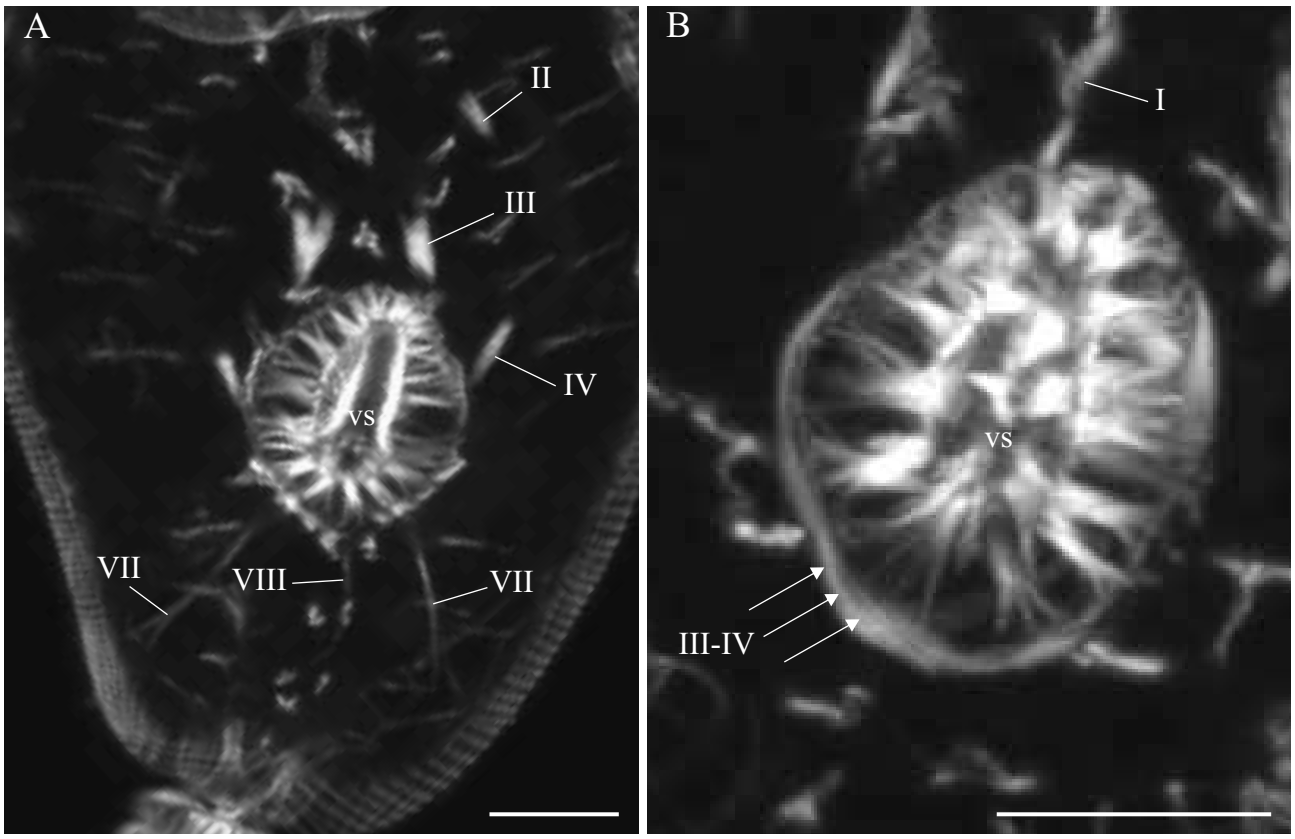


Рис. 4. Паренхимная мускулатура.

A. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через туловище церкарии.

B. Сборка из серии фронтальных оптических срезов в районе брюшной присоски.

vs — брюшная присоска.

Римскими цифрами отмечены группы дополнительных паренхимных мышечных волокон (как в тексте).

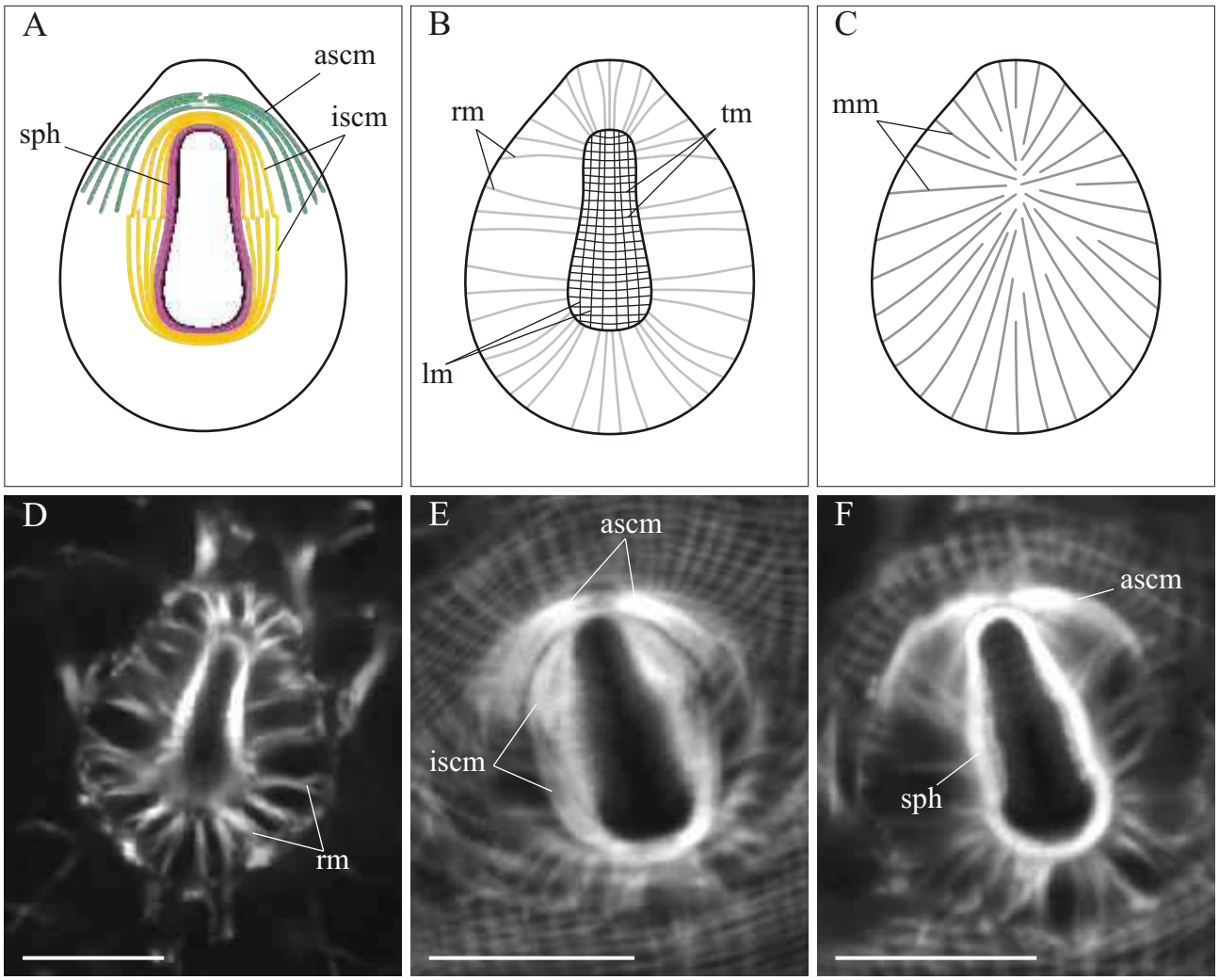


Рис. 5. Брюшная присоска.

A. Схема расположения мышечных волокон на вентральной поверхности купола брюшной присоски.

B. Схема расположения мышечных волокон в толще брюшной присоски и под тегументом дорсальной поверхности её полости.

C. Схема расположения мышечных волокон на дорсальной поверхности купола брюшной присоски.

D. Фронтальный оптический срез через брюшную присоску (радиальные мышечные волокна).

E. Фронтальный оптический срез через брюшную присоску (передняя лента полукольцевая мышечная лента и внутренние полукольцевые мышечные ленты).

G. Фронтальный оптический срез через брюшную присоску (кольцевые мышечные волокна сфинктера присоски).

ascm — передняя полукольцевая мышечная лента; cm — кольцевые мышечные волокна сфинктера; iscm — внутренние полукольцевые мышечные ленты; lm — продольные мышечные волокна под тегументом полости брюшной присоски; mm — меридиональные мышечные волокна купола; rm — радиальные мышечные волокна; sph — кольцевые мышечные волокна сфинктера брюшной присоски; tm — поперечные мышечные волокна под тегументом полости брюшной присоски.

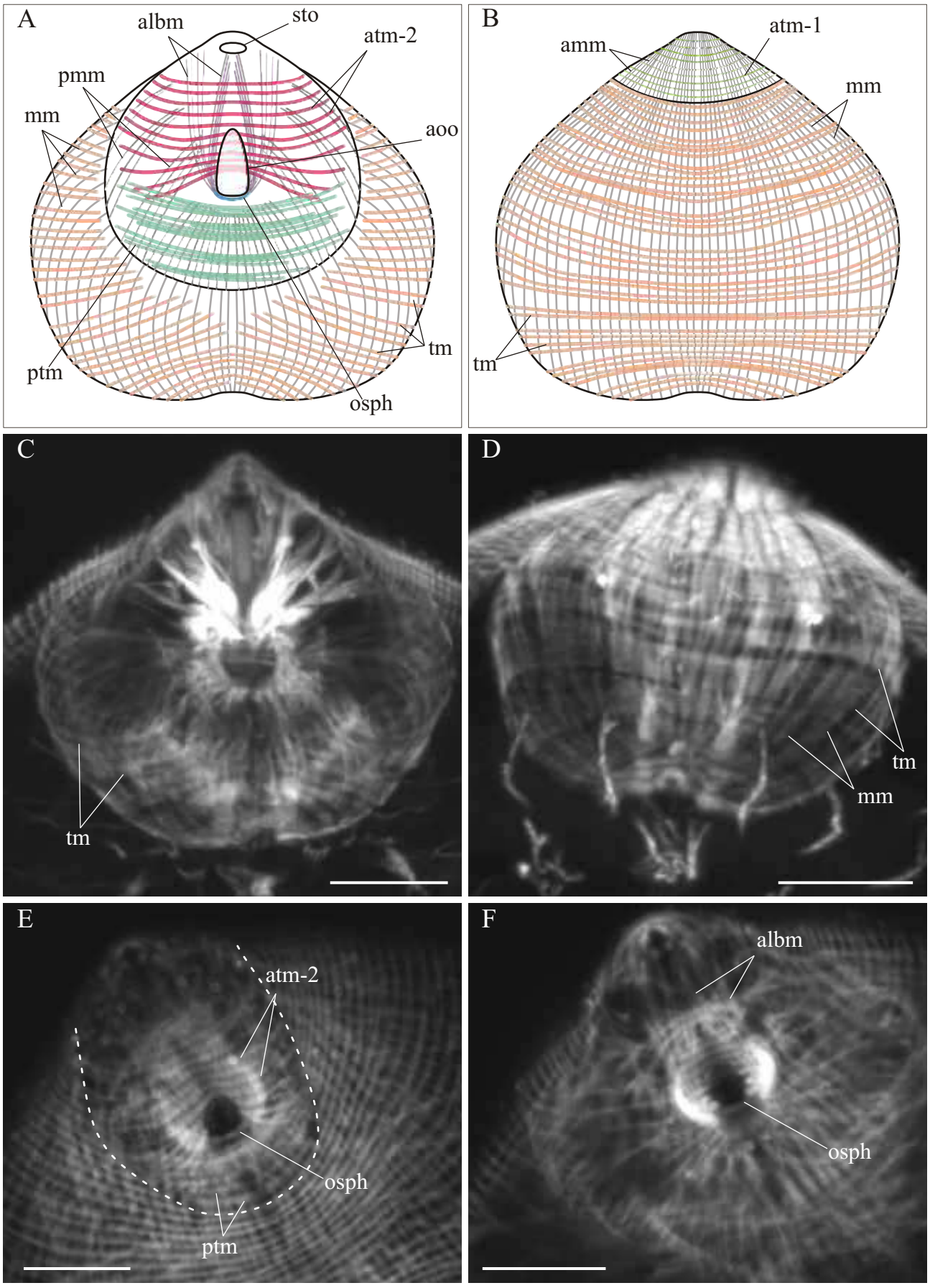

A
albm
sto
atm-2
pmm
mm
aoo
ptm
tm
osph
B
atm-1
amm
mm
tm
C
tm
D
tm
mm
E
atm-2
osph
ptm
F
albm
osph

Рис. 6. Передний орган.
A. Схема расположения мышечных волокон на вентральной поверхности переднего органа.
B. Схема расположения мышечных волокон на дорсальной поверхности переднего органа.
C. Вентральная поверхность переднего органа.
D. Дорсальная поверхность переднего органа.
E. Свободный край переднего органа (поперечные мышечные ленты). Граница свободного края показана пунктиром.
F. Свободный край переднего органа (продольные мышечные ленты).

albm — антериолатеральные продольные мышечные ленты на свободном крае переднего органа; aoo — отверстие переднего органа; amm — передняя (дорсальная) группа «меридиональных» мышечных волокон свободного края; atm-1 — первая (дорсальная) передняя поперечная мышечная лента свободного края; atm-2 — вторая (вентральная) передняя поперечная мышечная лента свободного края; mm — меридиональные мышечные волокна погружённой в паренхиму наружной поверхности переднего органа; osph — сфинктер отверстия переднего органа; ptm — задняя поперечная мышечная лента свободного края; sto — отверстие стилетного влагалища; tm — поперечные мышечные волокна погружённой в паренхиму наружной поверхности переднего органа; pmm — задняя (вентральная) группа «меридиональных» мышечных волокон свободного края.

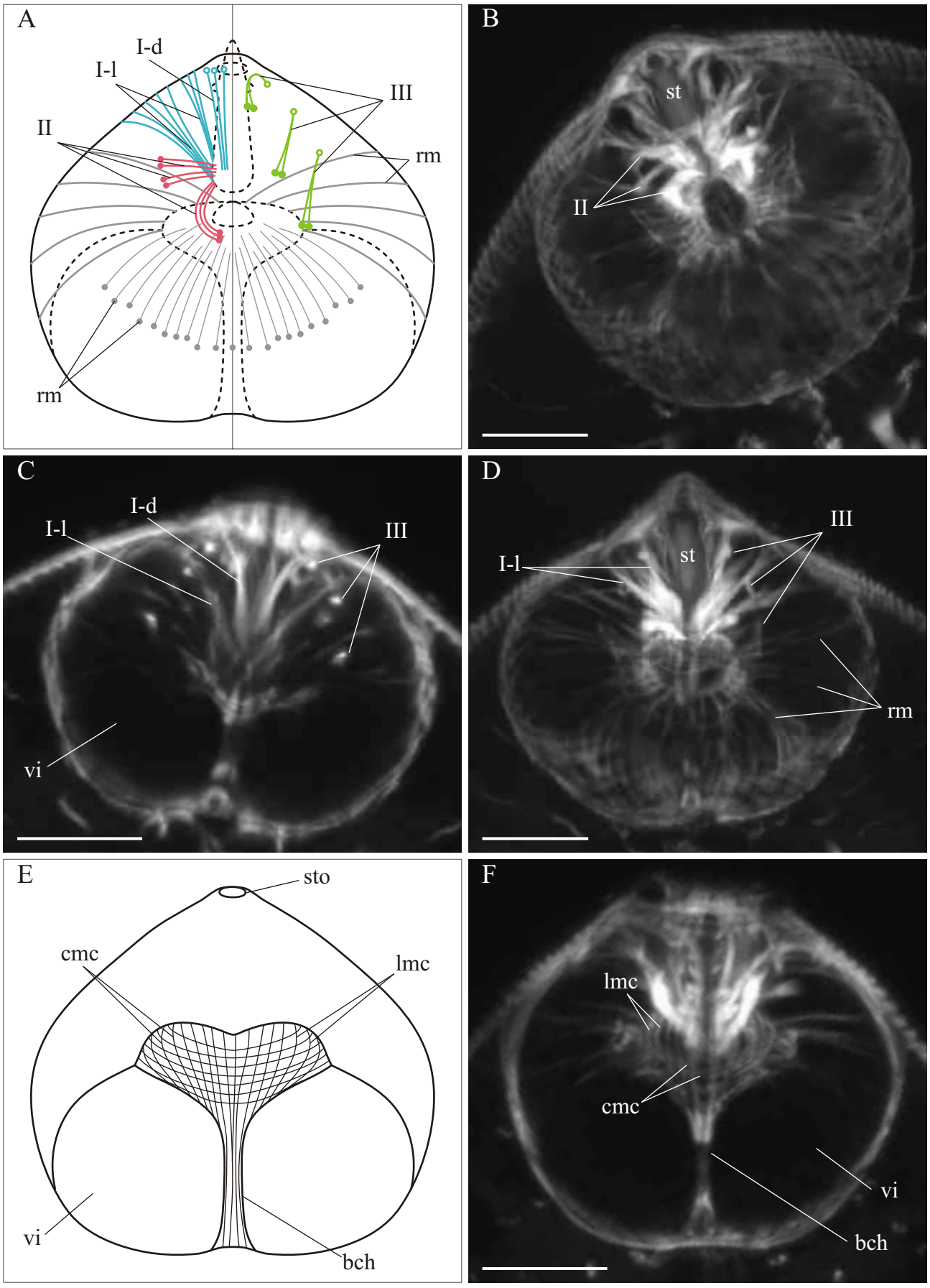

A
I-d
I-l
III
II
rm
rm
B
st
II
C
I-d
I-l
III
vi
D
III
st
I-l
rm
E
sto
cmc
lmc
vi
bch
F
lmc
cmc
vi
bch

Рис. 7. Передний орган.
A. Схема расположения мышечных волокон в толще переднего органа. I (кроме протракторов вентральной пары) и II группы специализированных мышечных пучков показаны только на левой половине схемы; III — только на правой. Кружками с заливкой показаны места крепления мышечных волокон на вентральной стороне наружной поверхности переднего органа; без заливки — на дорсальной. Концы волокон без этих меток крепятся к тем структурам, к границе которых они подходят на рисунке.
B. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через передний орган.
C. Фронтальный оптический срез через передний орган близ его дорсальной поверхности.
D. Фронтальный оптический срез через передний орган близ его вентральной поверхности.
E. Схема расположения мышечных волокон буккальной полости и буккального канала.
F. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через передний орган (дорсальная поверхность буккальной полости).

bch — буккальный канал; cmc — кольцевые мышечные волокна буккальной полости; lmc — продольные мышечные волокна буккальной полости; rm — радиальные мышечные волокна; sto — отверстие стилетного влагалища; vi — виргула.
Римскими цифрами (как в тексте) обозначены пучки специализированных мышечных волокон в толще переднего органа.

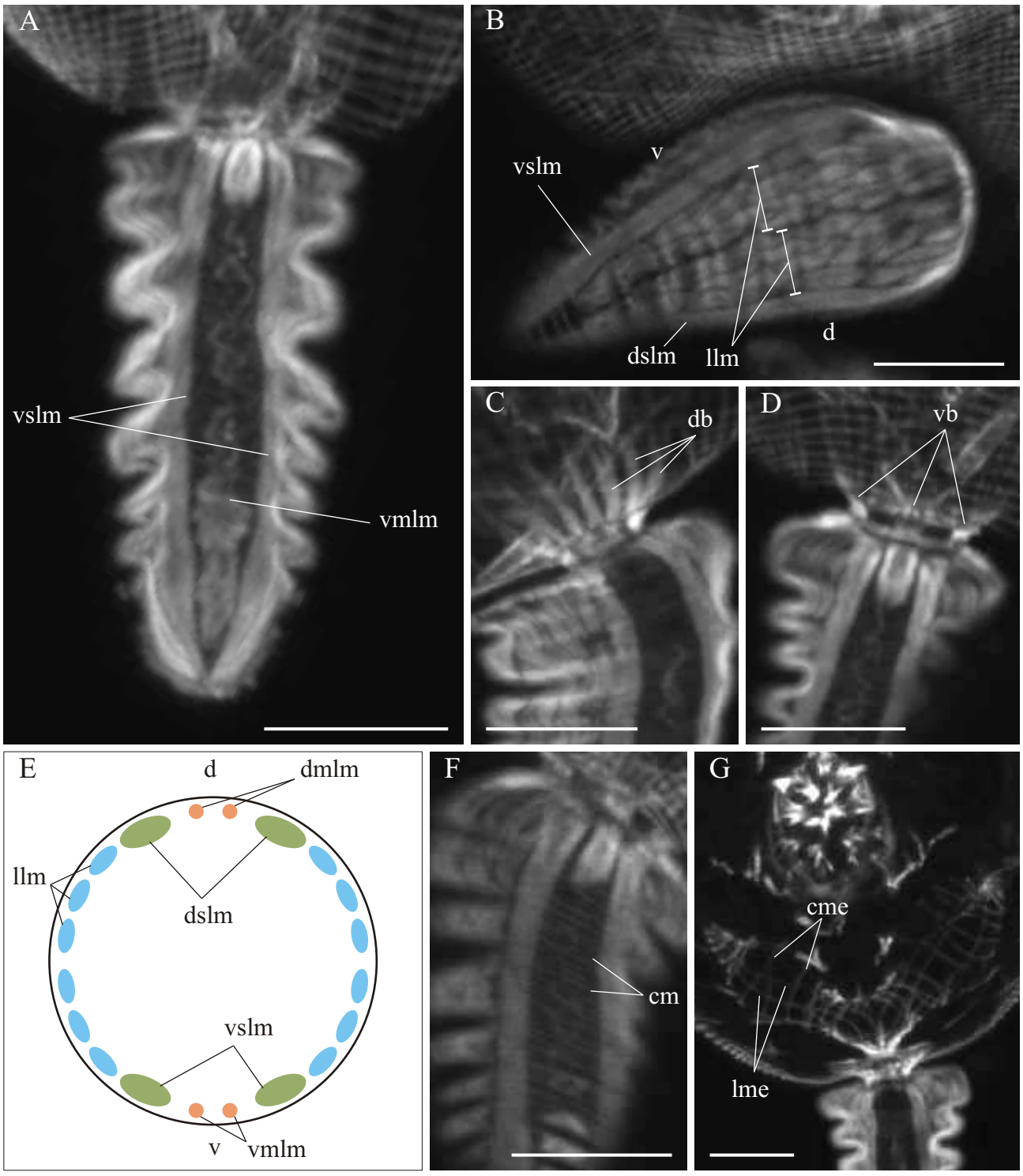
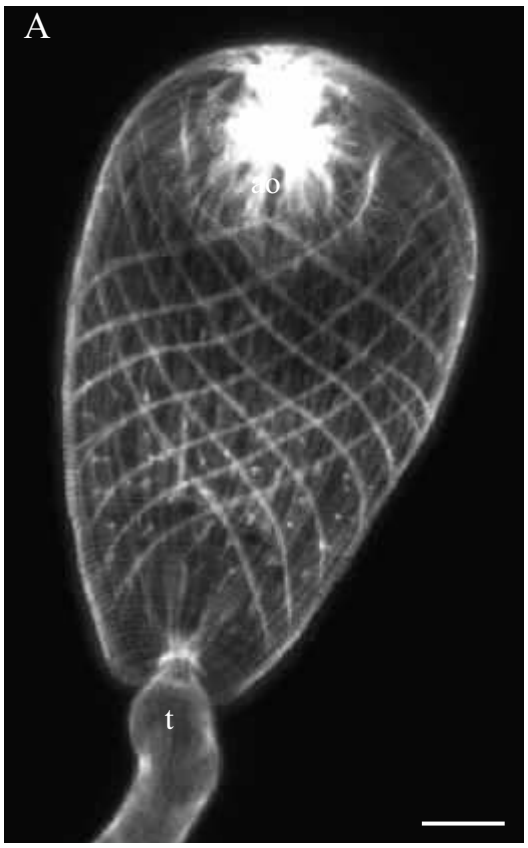
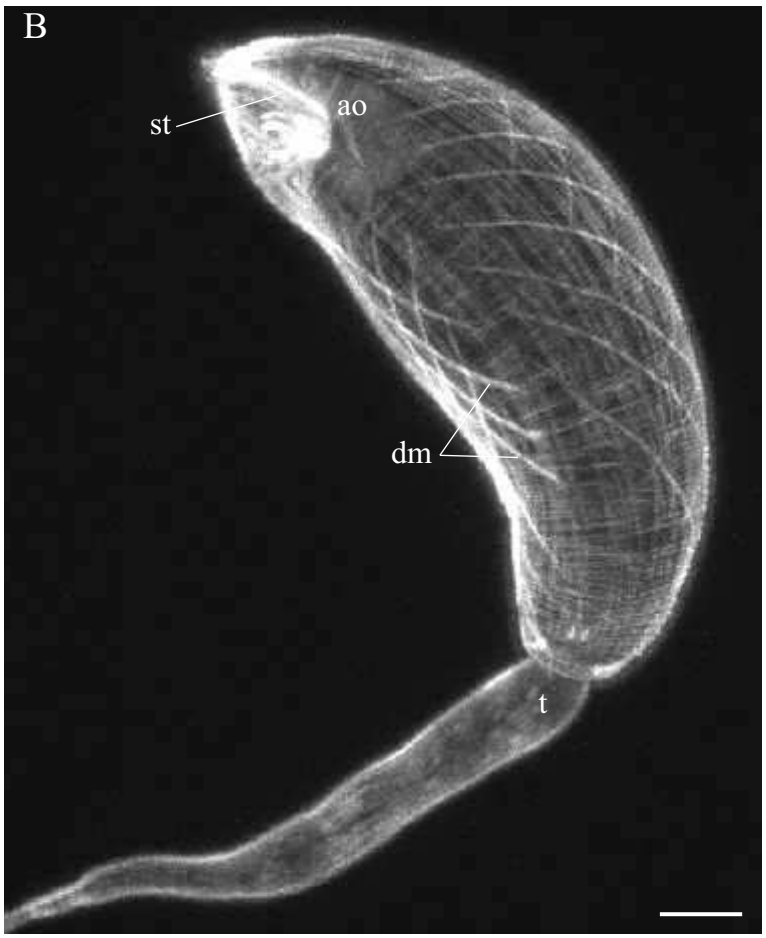
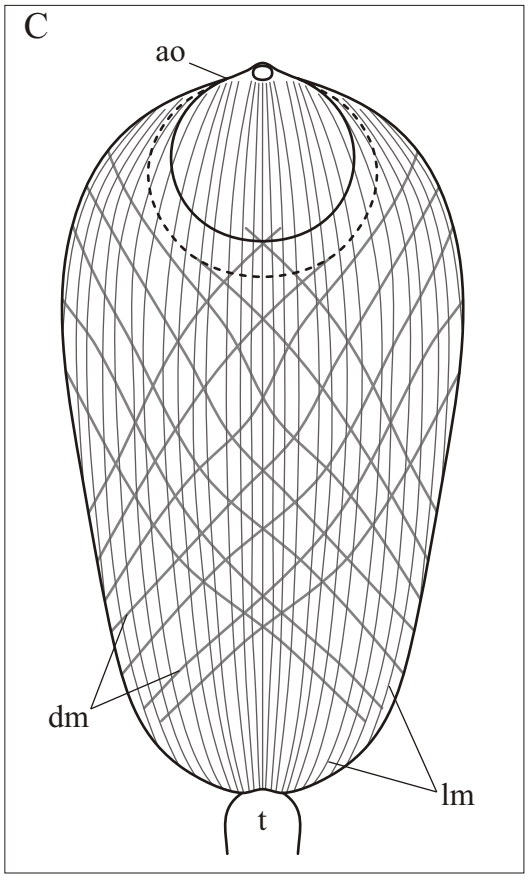

A
vslm
vmlm
B
vslm
v
dslm
llm
d
C
db
D
vb
E
d
dmlm
llm
dslm
vslm
v
vmlm
F
cm
G
cme
lme

Рис. 8. Хвост и мочевой пузырёк.
A. Вид на хвост с вентральной стороны.
B. Общий вид хвоста сбоку.
C. Вид на основание хвоста с дорсальной стороны.
D. Вид на основание хвоста с вентральной стороны.
E. Схема расположения продольных мышечных волокон на поперечном срезе через хвост.
F. Проксимальный участок хвоста, вид с вентральной стороны (кольцевые мышечные волокна).
G. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через заднюю часть туловища церкарии — мочевой пузырёк.

cm — кольцевые мышечные волокна хвоста; cme — кольцевые мышечные волокна мочевого пузырька; d — дорсальная сторона; db — пучки продольных мышечных волокон перед основанием хвоста на дорсальной стороне; dmlm — дорсомедианный пучок продольных мышечных волокон хвоста; dslm — дорсосубмедианные пучки продольных мышечных волокон хвоста; llm — латеральные ленты продольных мышечных волокон хвоста; lme — продольные мышечные волокна мочевого пузырька; v — вентральная сторона; vb — пучки продольных мышечных волокон перед основанием хвоста на вентральной стороне; vmlm — вентромедианный пучок продольных мышечных волокон хвоста; vslm — вентросубмедианные пучки продольных мышечных волокон хвоста.


A
ao
t


B
st
ao
dm
t


C
ao
dm
lm
t

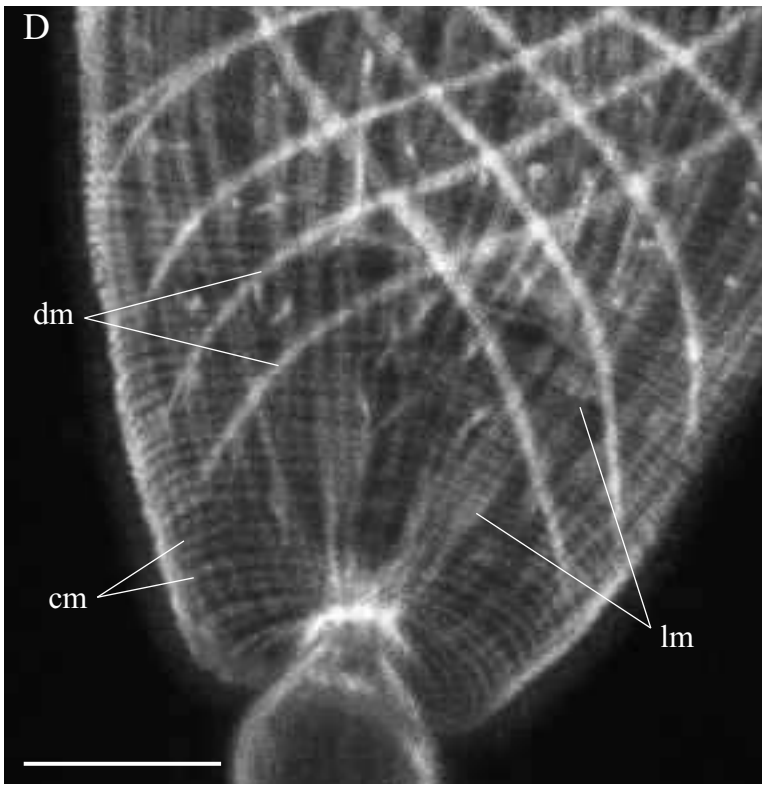

D
dm
cm
lm

Рис. 1. Кожно-мускульный мешок церкарий *M. claviformis*.

A. Общий вид туловища церкарии с вентральной стороны.

B. Общий вид церкарии сбоку.

C. Схема расположения продольных и диагональных мышечных волокон на вентральной стороне туловища церкарии.

D. Задняя часть туловища церкарии, вид с вентральной стороны.

ao — передний орган; cm — кольцевые мышечные волокна; dm — диагональные мышечные волокна; lm — продольные мышечные волокна; st — стилет; t — хвост.

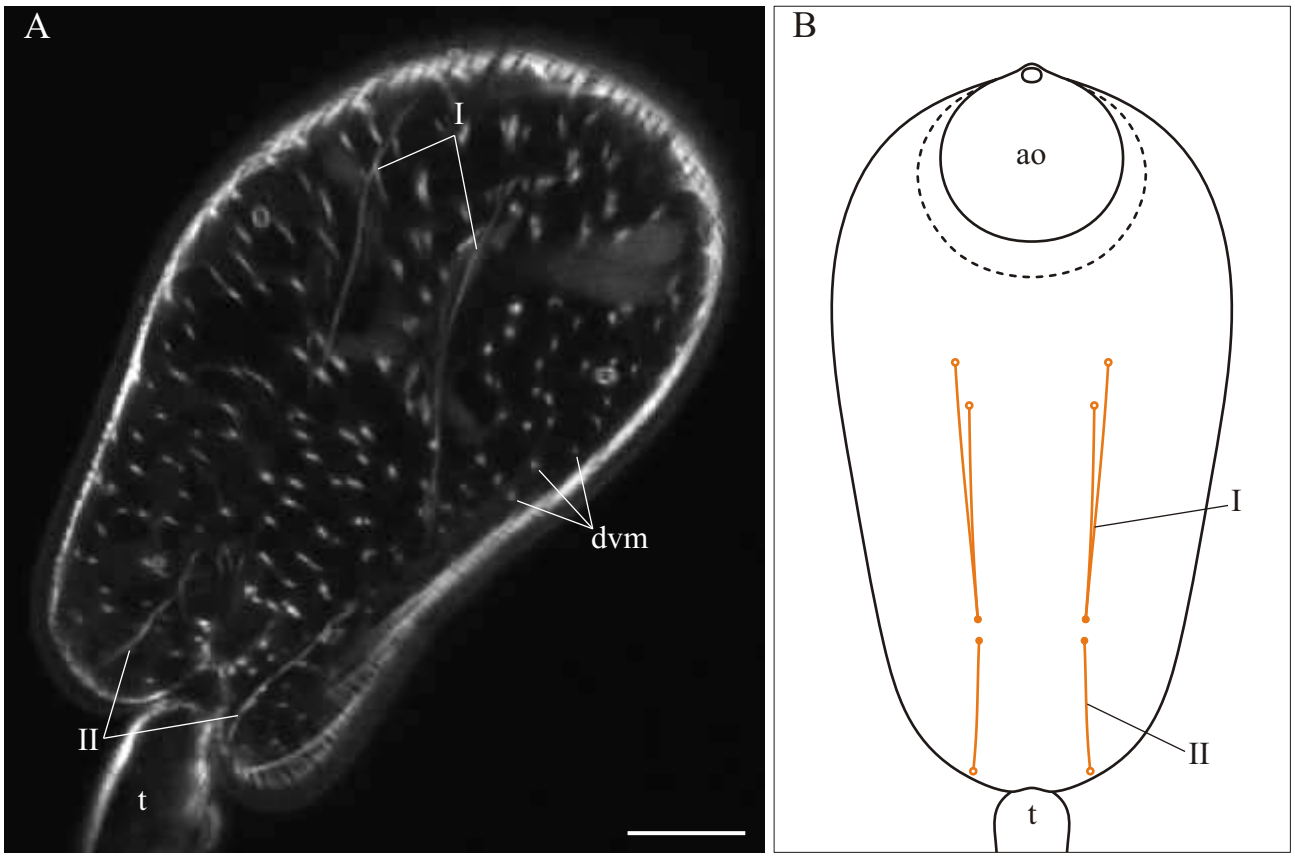


Рис. 2. Паренхимная мускулатура.
A. Сборка из серии продольных оптических срезов через туловище церкарии *M. subdolum*.
B. Схема расположения дополнительных паренхимных мышечных пучков. Кружками с заливкой показаны места крепления на вентральной стороне тела, без заливки — на дорсальной.
C. Поперечный оптический срез через туловище церкарии *M. subdolum*.

ao — передний орган; d — дорсальная сторона; dvm — дорсо-вентральные мышечные волокна; t — хвост; v — вентральная сторона.
Римскими цифрами обозначены пучки дополнительных паренхимных мышечных волокон (как в тексте).

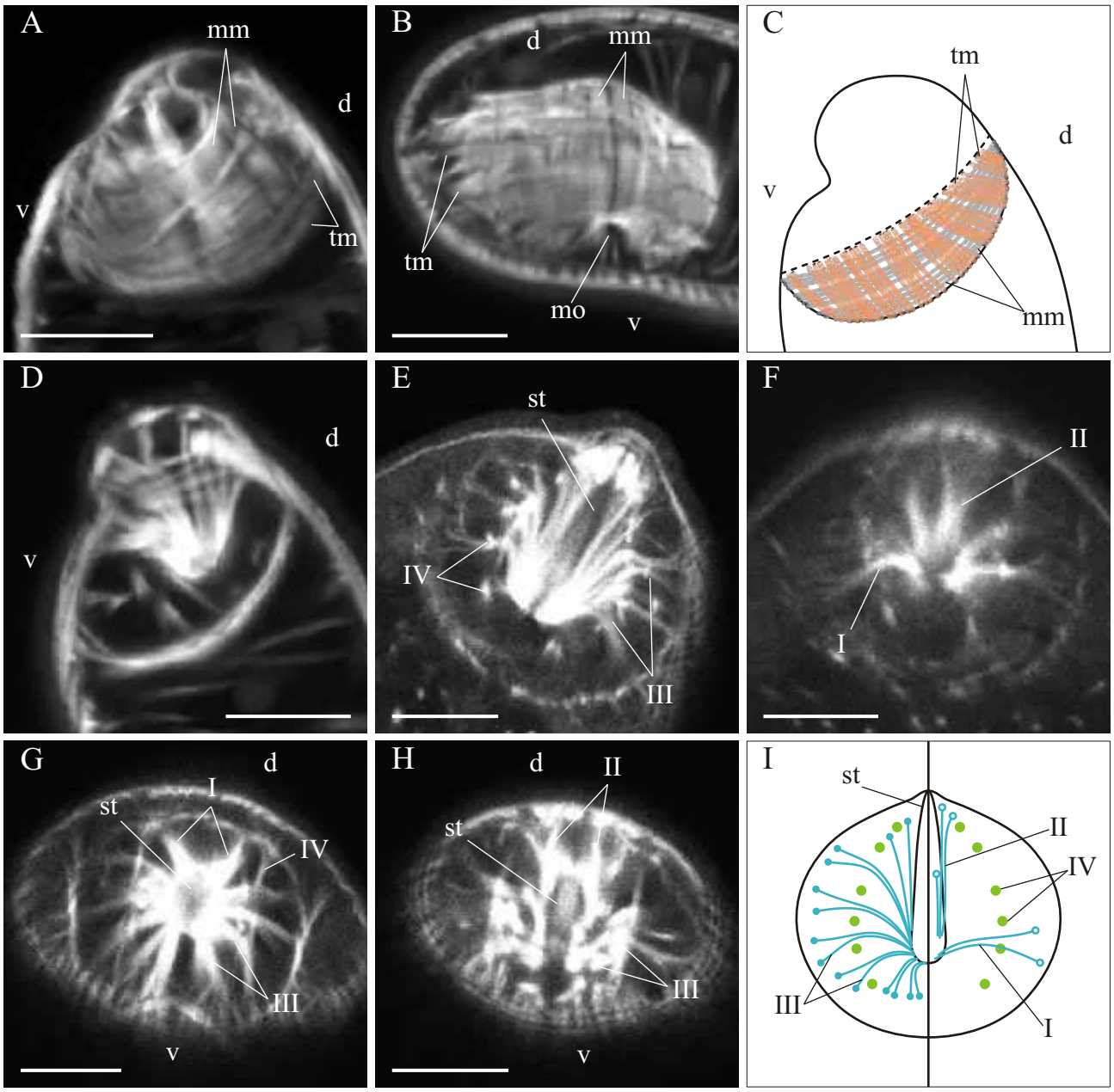

A
mm
d
v
tm
B
d
mm
tm
mo
v
C
tm
d
v
mm
D
d
v
E
st
IV
III
F
II
I
G
d
I
st
IV
III
v
H
d
II
st
III
v
I
st
II
IV
III
I

Рис. 3. Передний орган.
A. Сборка из серии парасагиттальных оптических срезов: боковая поверхность переднего органа *M. subdolum*.
B. Сборка из серии поперечных оптических срезов: задняя поверхность переднего органа *M. subdolum*.
C. Схема расположения мышечных волокон под tunica propria переднего органа (вид сбоку).
D. Мидсагиттальный оптический срез через передний орган *M. subdolum*.
E. Фронтальный оптический срез через передний орган *M. claviformis* (ближе к вентральной поверхности).
F. Фронтальный оптический срез через передний орган *M. claviformis* (ближе к дорсальной поверхности).
G. Поперечный оптический срез через передний орган *M. claviformis* (ближе к его задней поверхности).
H. Поперечный оптический срез через передний орган *M. claviformis* (ближе к его переднему концу).
I. Схема расположения специализированных пучков мышечных волокон в толще переднего органа. Слева показаны пучки мышц, лежащие вентрально по отношению к стилету; справа — дорсально. Кружками с заливкой показаны места крепления на вентральной стороне переднего органа, без заливки — на дорсальной. Дорсо-вентральные пучки мышечных волокон переднего органа (IV) показаны на обеих сторонах схемы (зелёными точками).

d — дорсальная сторона; mm — «меридиональные» мышечные волокна под tunica propria переднего органа; mo — место соединения переднего органа с зачатком префаринкса; tm — поперечные мышечные волокна под tunica propria переднего органац; st — стилет; v — вентральная сторона.
Римскими цифрами обозначены пучки специализированных мышечных волокон в толще переднего органа (как в тексте).

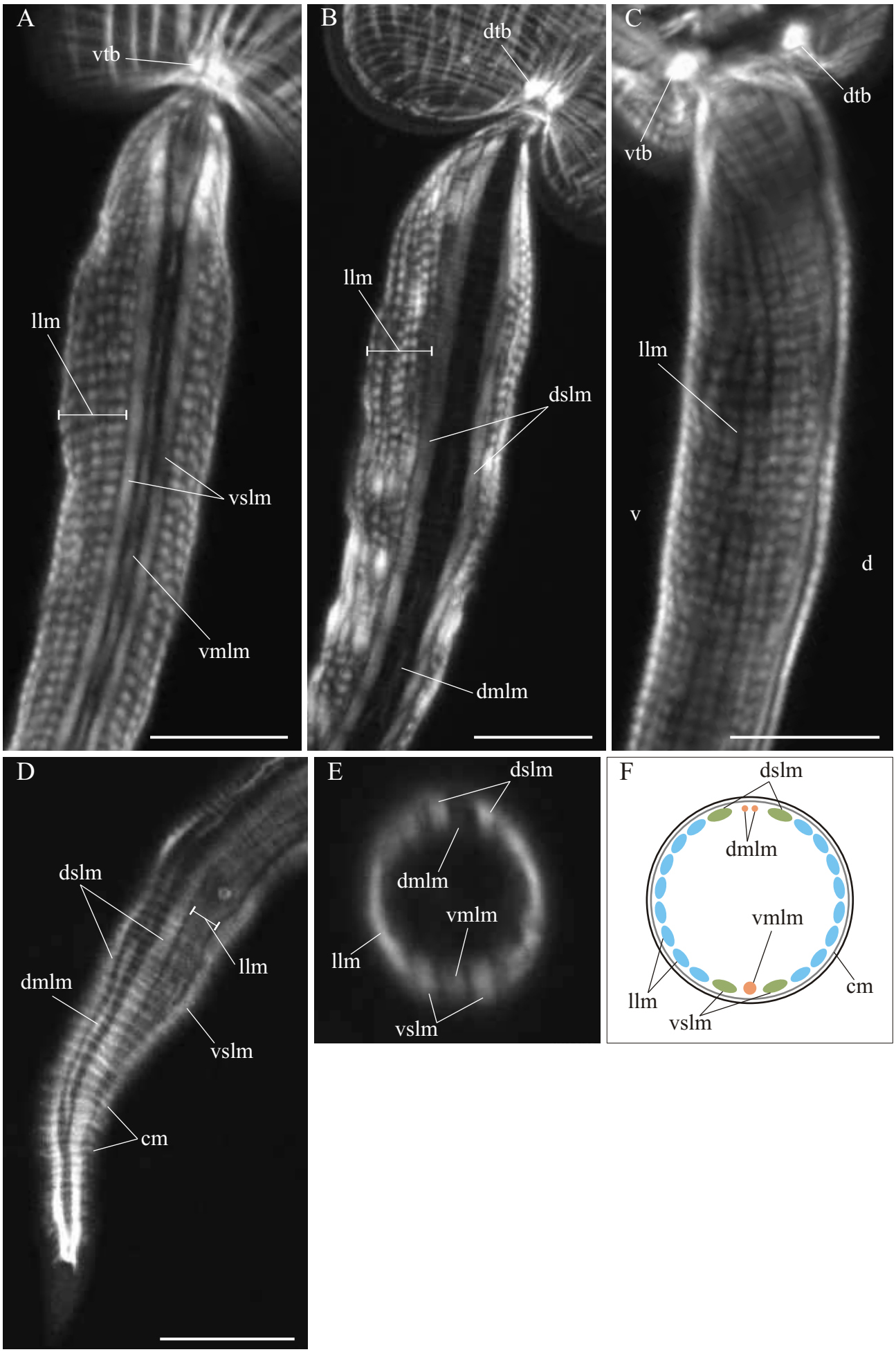

A
vtb
llm
vslm
vmlm
B
dtb
llm
dslm
dmlm
C
dtb
vtb
llm
v
d
D
dslm
llm
dmlm
vslm
cm
E
dslm
dmlm
vmlm
llm
vslm
F
dslm
dmlm
vmlm
cm
llm
vslm

Рис. 4. Хвост *M. subdolum*.
A. Вид на переднюю часть хвоста с вентральной стороны.
B. Вид на переднюю часть хвоста с дорсальной стороны.
C. Вид на переднюю часть хвоста сбоку.
D. Кончик хвоста (дорсолатеральный вид).
E. Реконструкция поперечного оптического среза через хвост.
F. Схема расположения мышечных волокон на поперечном срезе через хвост.

cm — кольцевые мышечные волокна; d — дорсальная сторона; dmlm — дорсомедианный продольный мышечный пучок хвоста; dslm — дорсосубмедианные продольные мышечные пучки хвоста; dtb — утолщённые пучки продольных мышечных волокон кожно-мускульного мешка перед основанием хвоста на дорсальной стороне; llm — латеральные продольные мышечные ленты хвоста; v — вентральная сторона; vslm — вентросубмедианные продольные мышечные пучки хвоста; vmlm — вентромедианный продольный мышечный пучок хвоста; vtb — утолщённые пучки продольных мышечных волокон кожно-мускульного мешка перед основанием хвоста на вентральной стороне.

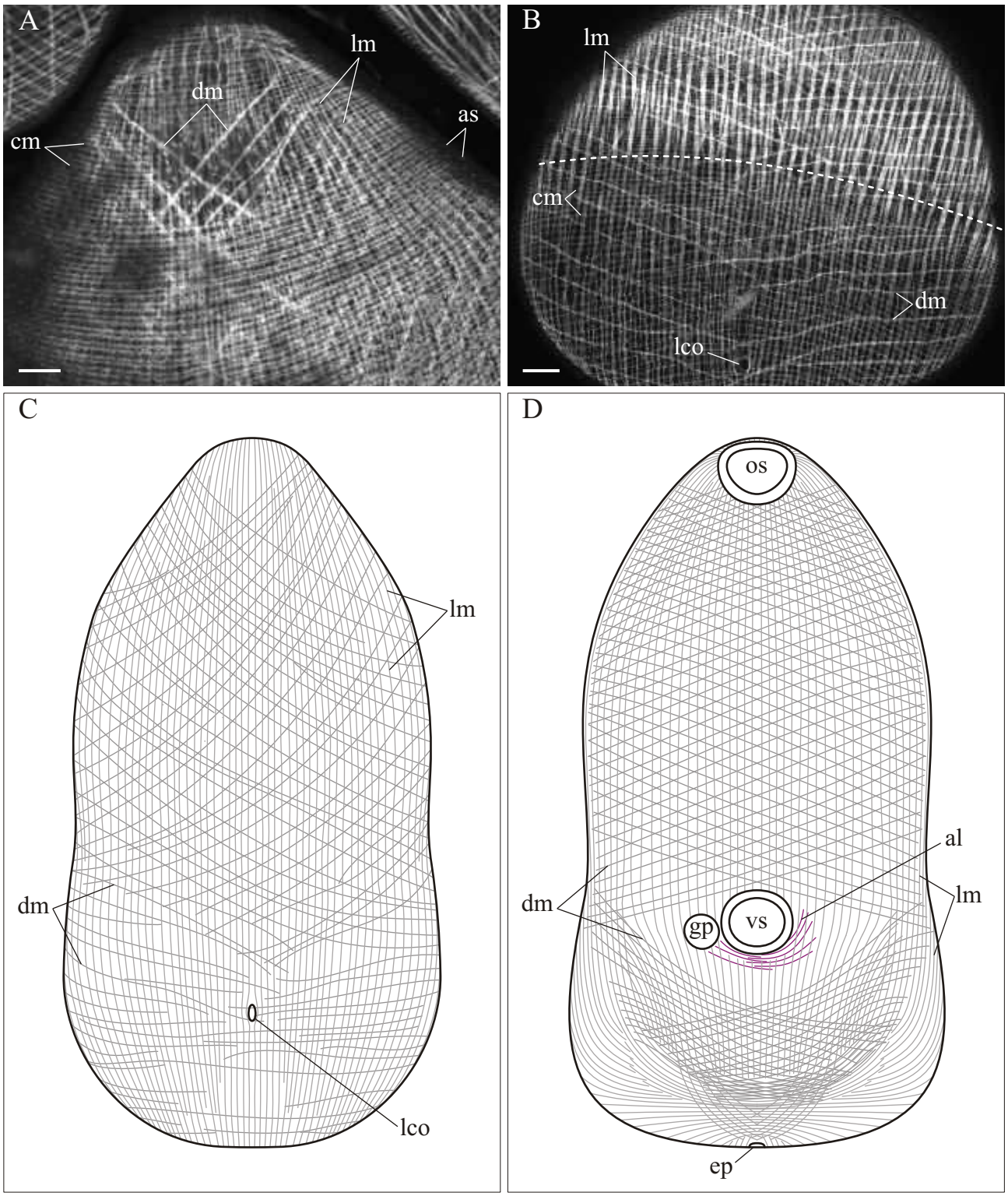
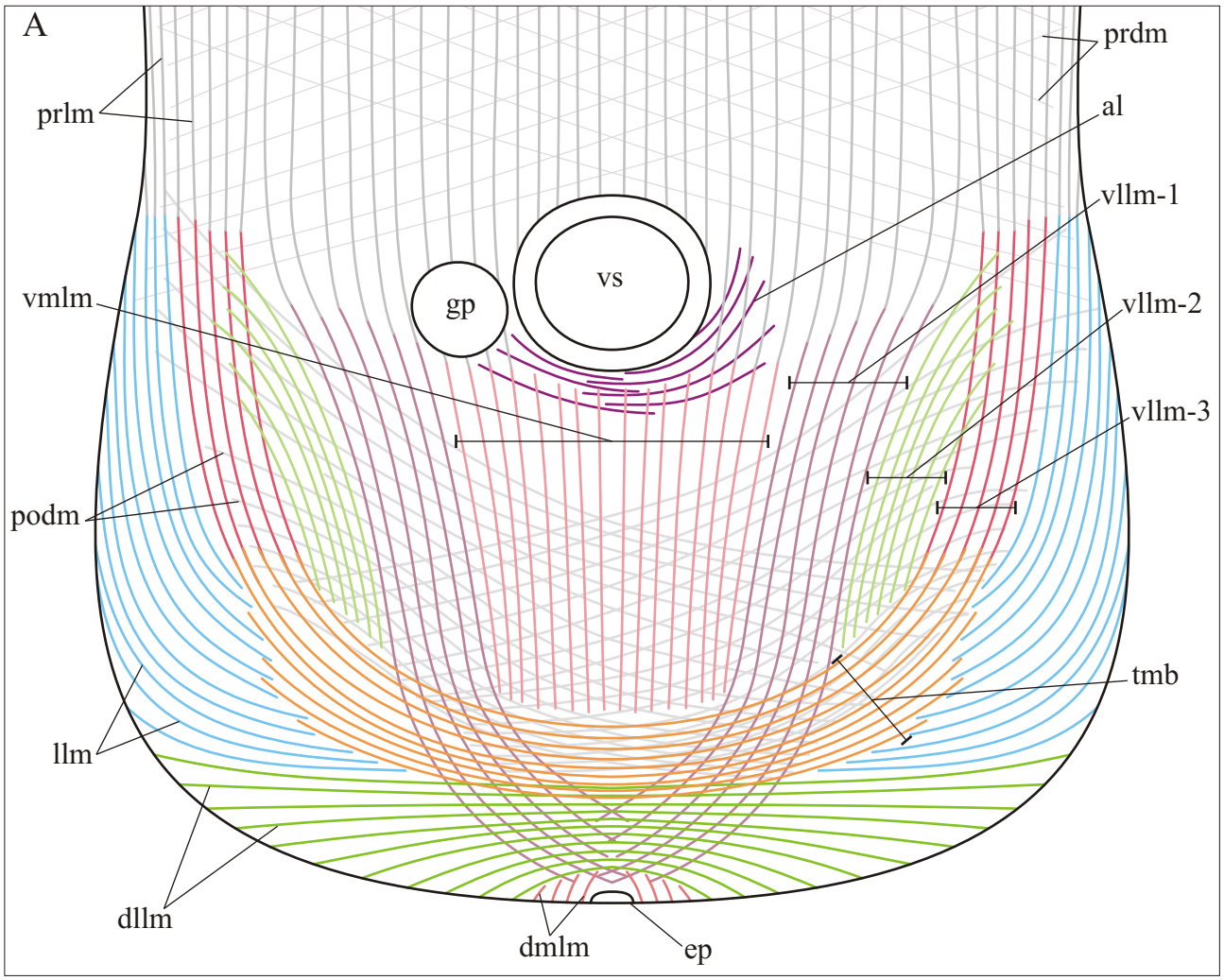

A
lm
dm
as
cm
B
lm
cm
dm
lco
C
lm
dm
0
lco
D
os
al
dm
lm
gp
vs
ep

Рис. 1. Кожно-мускульный мешок.
A. Передний конец тела *M. pygmaeus*, дорсальная поверхность.
B. Дорсальная поверхность *M. piriformes*, граница преацетабулярного и постацетабулярного отдела (отмечена пунктирной линией).
C. Схема расположения продольных и диагональных мышечных волокон на дорсальной стороне туловища.
D. Схема расположения продольных, диагональных и антериолатеральных мышечных волокон на вентральной стороне туловища.

al — антериолатеральные мышечные волокна; as — актиновые шипики тегумента; cm — кольцевые мышечные волокна; dm — диагональные мышечные волокна; ep — экскреторная пора; gp — половая папилла; lco — отверстие лаурерова канала; lm — продольные мышечные волокна; os — ротовая присоска; vs — брюшная присоска.


A
prdm
prlm
al
vllm-1
vs
gp
vmlm
vllm-2
vllm-3
podm
tmb
llm
dllm
dmlm
ep

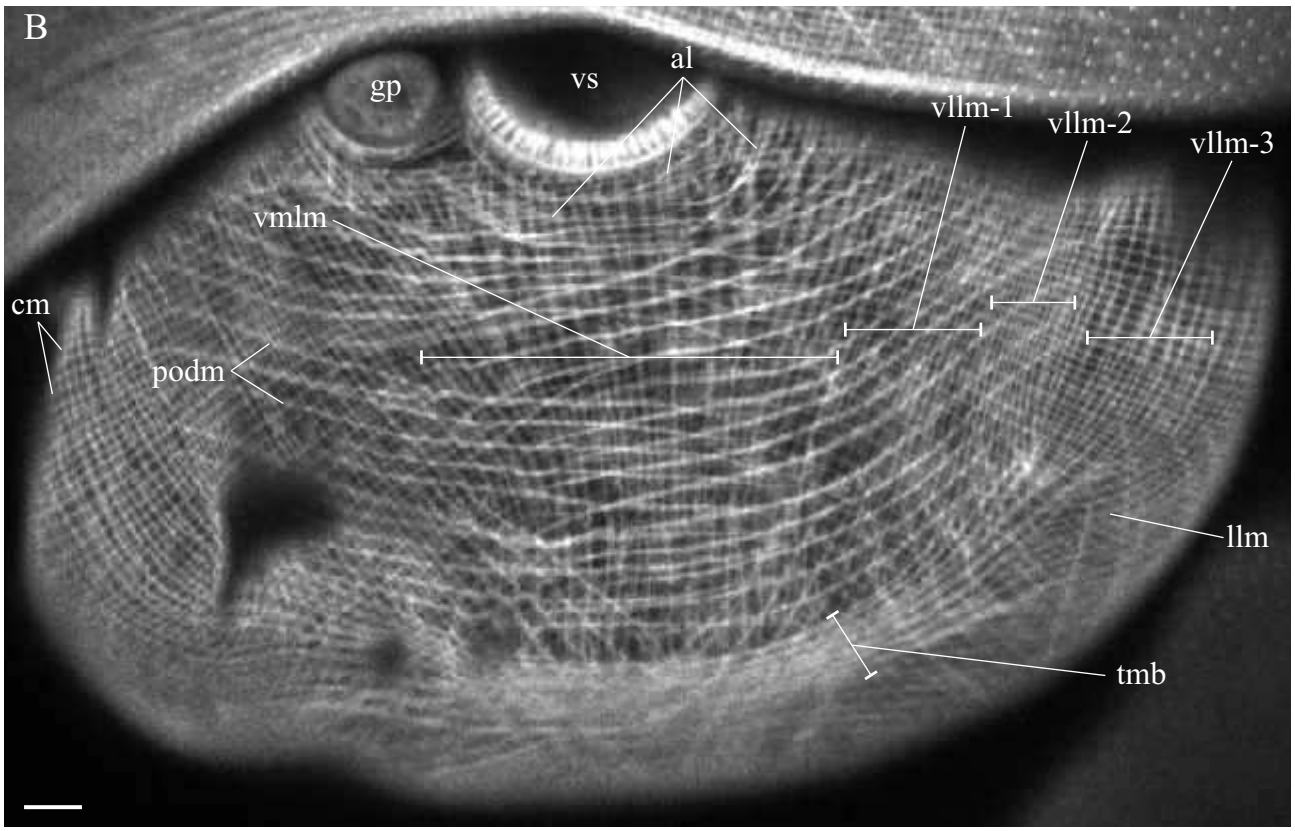

B
gp
vs
al
vllm-1
vllm-2
vllm-3
vmlm
cm
podm
llm
tmb

Рис. 2. Кожно-мускульный мешок.
A. Схема расположения продольных, диагональных и антериолатеральных мышечных волокон в постацетабулярном отделе на вентральной поверхности.
B. Постацетабулярный отдел *M. pygmaeus*, вентральная поверхность.

al — антериолатеральные мышечные волокна; cm — кольцевые мышечные волокна; dllm — дорсолатеральные продольные мышечные ленты; dmlm — дорсомедианная продольная мышечная лента; ep — экскреторная пора; gp — половая папилла; llm — латеральные продольные мышечные ленты; podm — диагональные мышечные волокна постацетабулярного отдела тела; prdm — диагональные мышечные волокна преацетабулярного отдела тела; prlm — продольные мышечные волокна преацетабулярного отдела тела; tmb — первая поперечная мышечная дуга; vllm-1 — первая пара вентролатеральных продольных мышечных лент; vllm-2 — вторая пара вентролатеральных продольных мышечных лент; vllm-3 — третья пара вентролатеральных продольных мышечных лент; vmlm — вентромедианная продольная мышечная лента; vs — брюшная присоска.

Приложение 17. Метацеркарии *Microphallus pygmaeus* и *M. piriformes*.

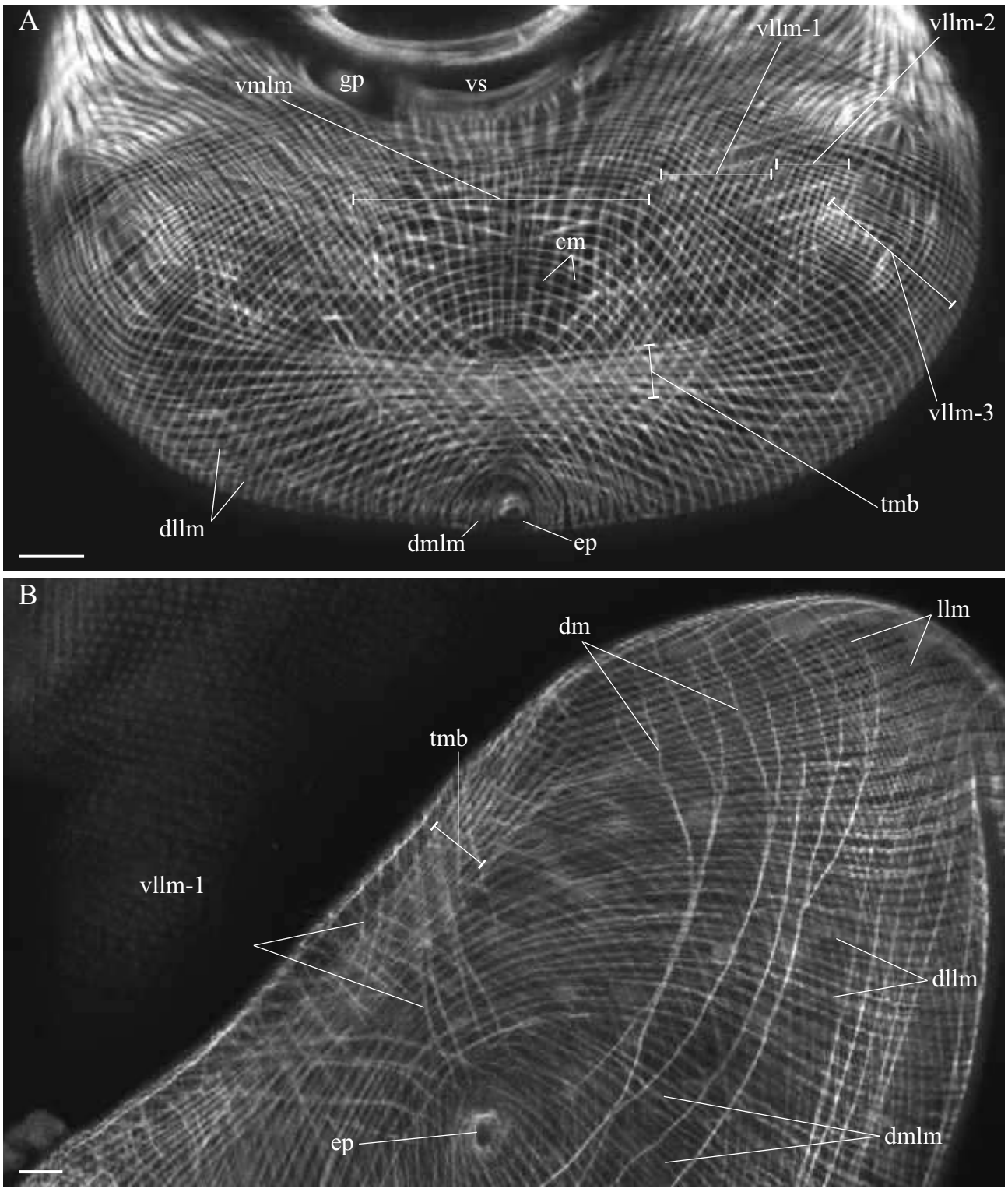


Рис. 3. Кожно-мускульный мешок.
A. Постацетабулярный отдел *M. piriformes*, вентральная поверхность.
B. Задняя поверхность туловища *M. pygmaeus*.

cm — кольцевые мышечные волокна; dllm — дорсолатеральные продольные мышечные ленты; dm — диагональные мышечные волокна; dmlm — дорсомедианная продольная мышечная лента; ep — экскреторная пора; gp — половая папилла; llm — латеральные продольные мышечные ленты; prlm — продольные мышечные волокна преацетабулярного отдела тела; tmb — первая поперечная мышечная дуга; vllm-1 — первая пара вентролатеральных продольных мышечных лент; vllm-2 — вторая пара вентролатеральных продольных мышечных лент; vllm-3 — третья пара вентролатеральных продольных мышечных лент; vmlm — вентромедианная продольная мышечная лента; vs — брюшная присоска.

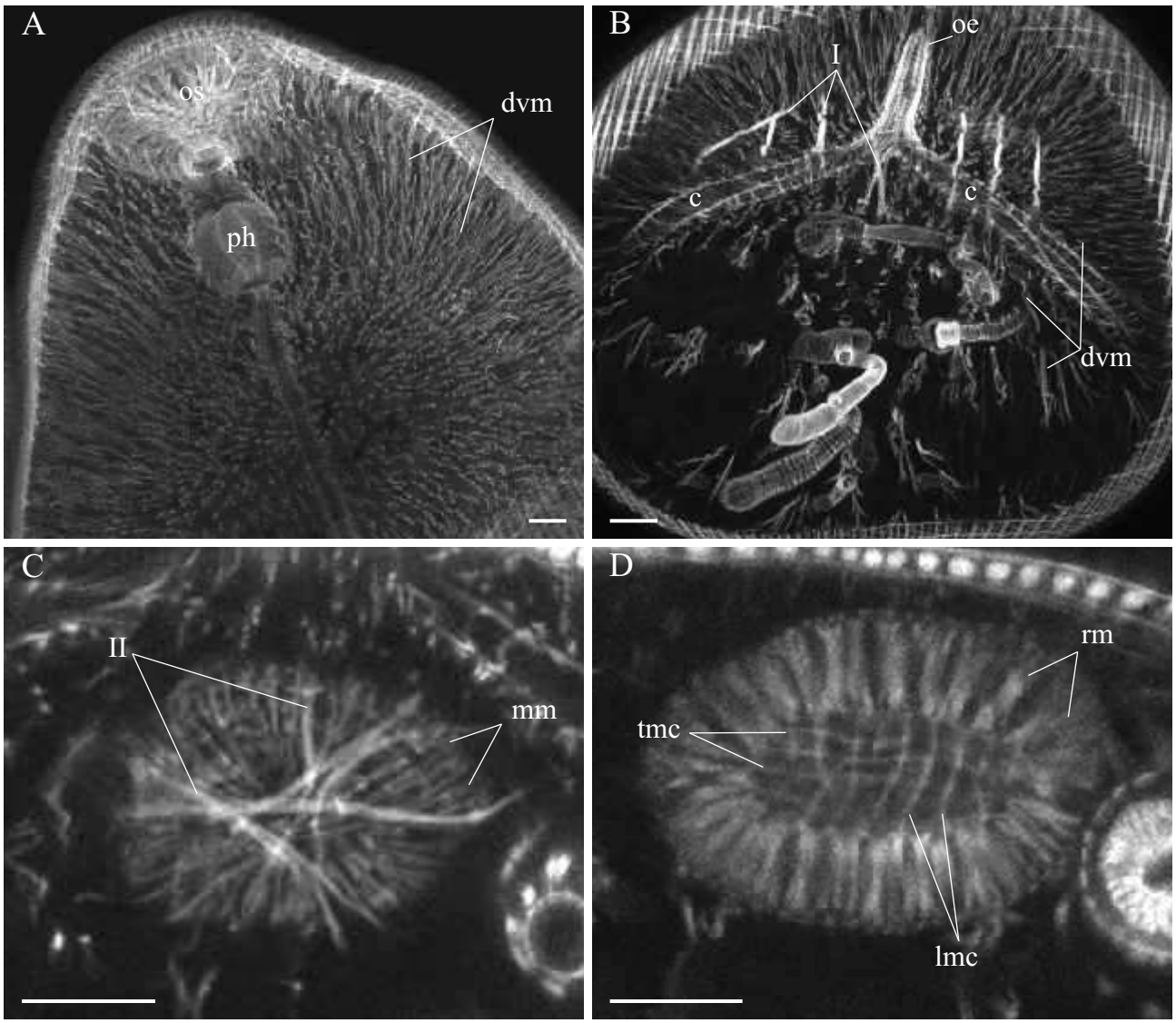


Рис. 4. Паренхимная мускулатура и брюшная присоска.

A. Фронтальный оптический срез через переднюю часть туловища *M. pygmaeus*.

B. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через среднюю часть туловища *M. piriformes*.

C. Сборка из серии оптических срезов через брюшную присоску *M. piriformes*: дорсальная поверхность купола присоски.

D. Сборка из серии оптических срезов через брюшную присоску *M. piriformes*: поверхность полости присоски.

c — ветви кишки; dvm — дорсо-вентральные мышечные волокна; lmc — продольные мышечные волокна под тегументом полости брюшной присоски; mm — меридиональные мышечные волокна наружной поверхности брюшной присоски; oe — пищевод; os — ротовая присоска; ph — глотка; rm — радиальные мышечные волокна; tmc — поперечные мышечные волокна под тегументом полости брюшной присоски.

Римскими цифрами обозначены группы дополнительных паренхимных мышечных пучков (как в тексте).

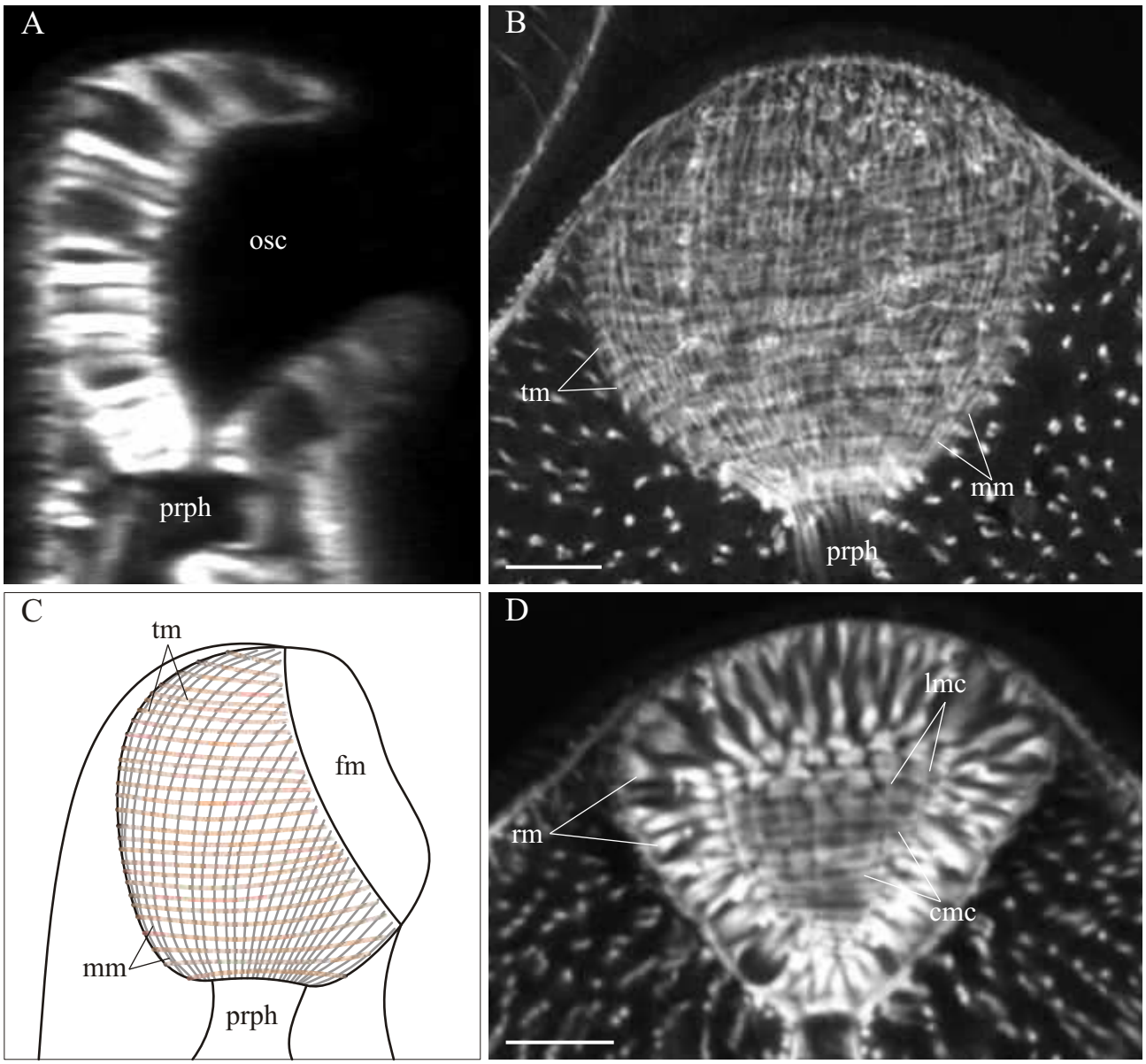


Рис. 5. Ротовая присоска.

A. Реконструкция мидсагиттального оптического среза через ротовую присоску *M. piriformes*.

B. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через ротовую присоску *M. pygmaeus*: дорсальная поверхность купола.

C. Схема расположения поперечных и меридиональных мышечных волокон под tunica propria ротовой присоски (вид сбоку).

D. Фронтальный оптический срез через ротовую присоску *M. piriformes*: дорсальная поверхность полости присоски.

cmc — кольцевые мышечные волокна под тегументом полости присоски; fm — свободный край ротовой присоски; lmc — продольные мышечные волокна под тегументом полости присоски; mm — меридиональные мышечные волокна купола ротовой присоски; osc — полость ротовой присоски; prph — префаринкс; rm — радиальные мышечные волокна; tm — поперечные мышечные волокна купола ротовой присоски.

Приложение 17. Метацеркарии *Microphallus pygmaeus* и *M. piriformes*.

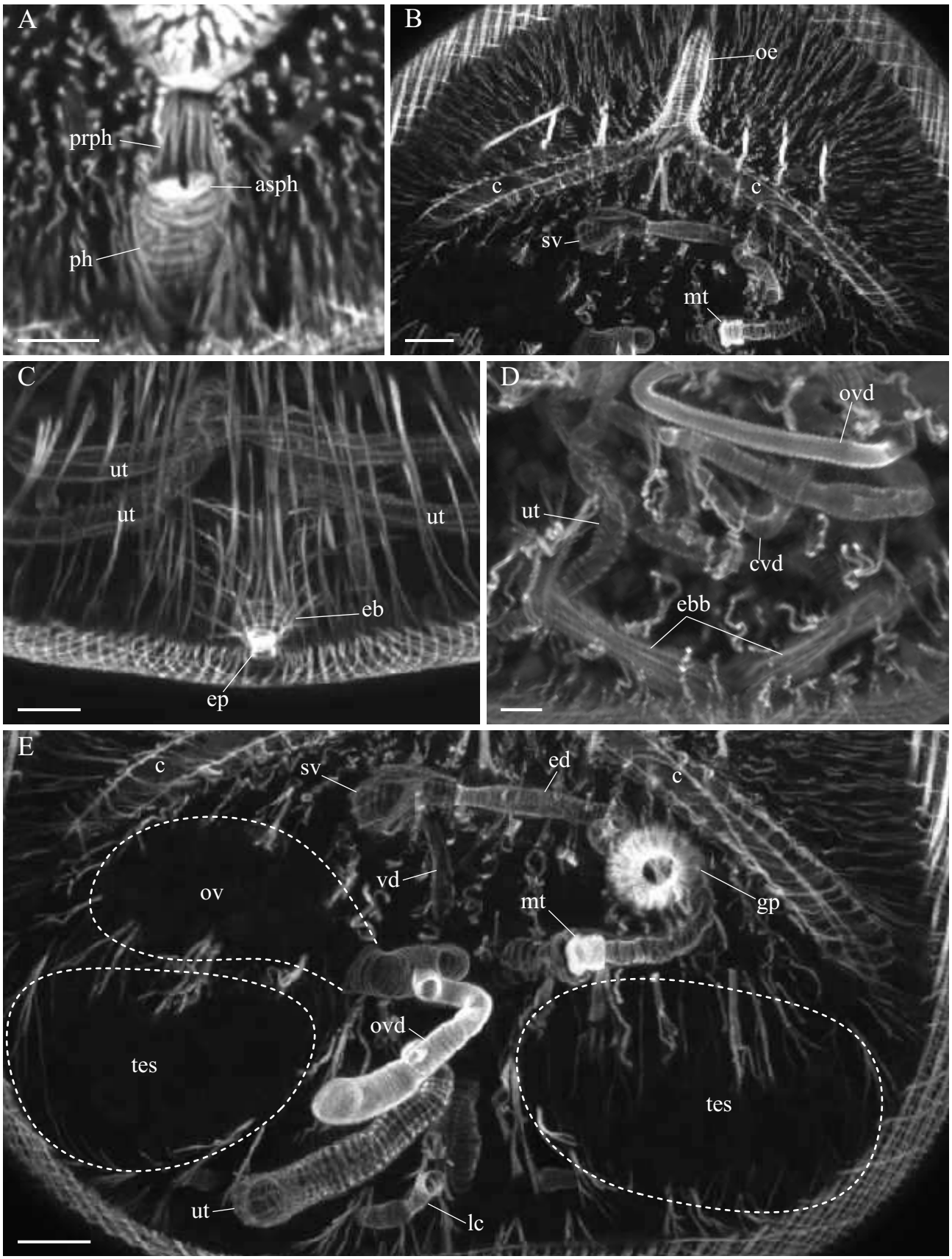


Рис. 6. Пищеварительная система, мочевой пузырёк и половая система.
A. Продольный оптический срез в районе префаринкса и глотки *M. piriformes*.
B. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через среднюю часть туловища *M. piriformes*: пищевод и ветви кишки.
C. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через заднюю часть туловища *M. piriformes*: основание мочевого пузырька.
D. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через заднюю часть туловища *M. pygmaeus*: ветви мочевого пузырька и некоторые участки протоков половой системы.
E. Сборка из серии фронтальных оптических срезов через заднюю часть туловища *M. piriformes*: некоторые участки половой системы.

asph — передний сфинктер глотки; c — ветви кишки; cvd — общий проток желточников; eb — мочевой пузырёк; ebb — ветви мочевого пузырька; ed — семяизвергательный канал; ep — экскреторная пора; gp — половая папилла; lc — лауреров канал; mt — метратерм; oe — пищевод; ov — яичник; ovd — яйцевод; ph — глотка; prph — префаринкс; sv — семенной пузырёк; tes — семенники; ut — матка; vd — семяпровод.

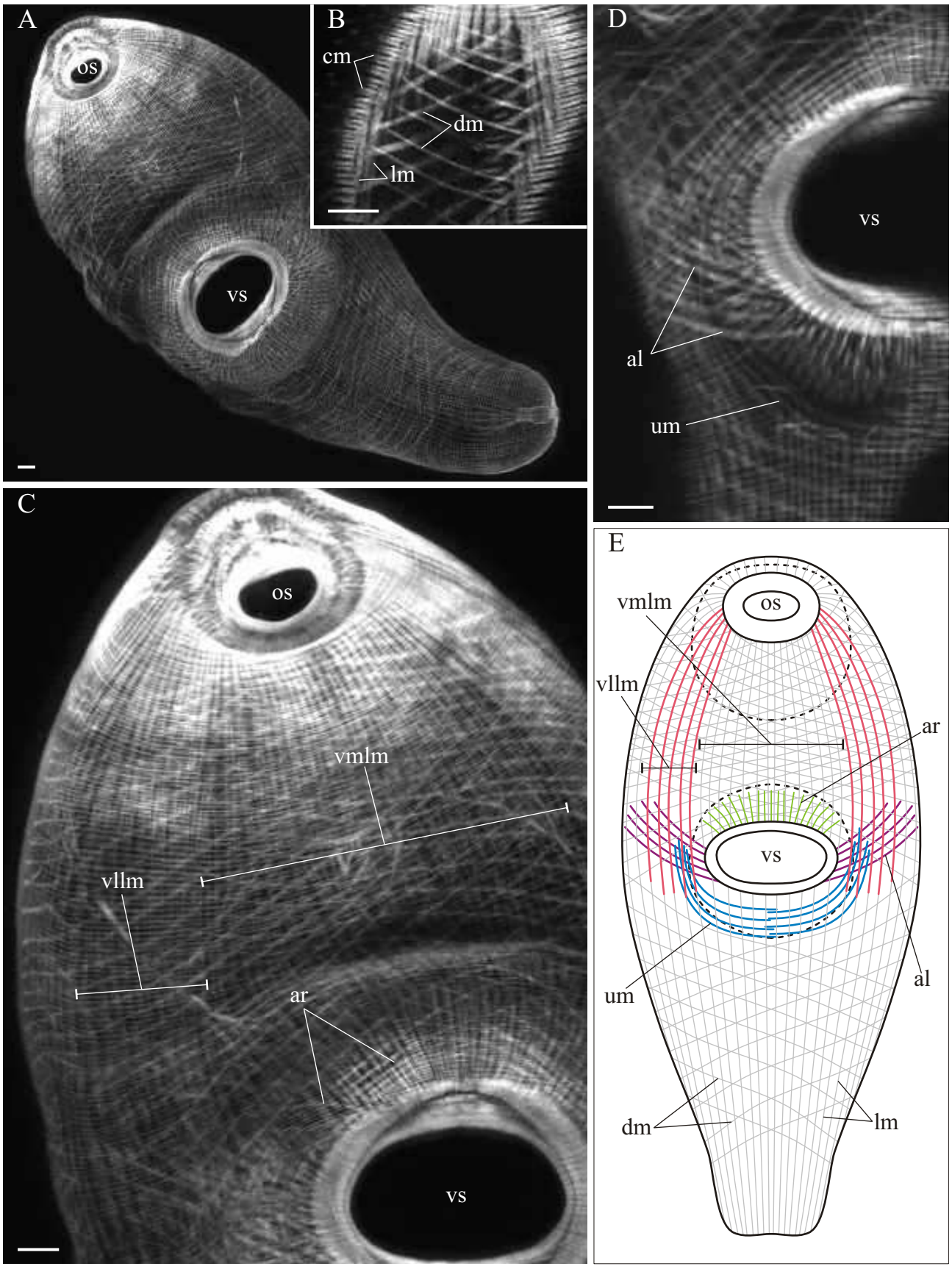

A
os
vs
B
cm
dm
lm
D
vs
al
um
C
os
vmlm
vllm
ar
vs
E
vmlm
os
vllm
ar
vs
um
al
dm
lm

Рис. 1. Кожно-мускульный мешок.

A. Общий вид метацеркарии с вентральной стороны.

B. Фрагмент кожно-мускульного мешка (вентролатеральная поверхность, преацетабулярный отдел).

C. Преацетабулярный отдел, вентральная поверхность.

D. Сборка из серии фронтальных оптических срезов в районе брюшной присоски.

E. Схема расположения продольных, диагональных и дополнительных групп мышечных волокон кожно-мускульного мешка на вентральной стороне туловища метацеркарии.

al — антериолатеральные мышечные волокна; ar — антериорадиальные мышечные волокна; cm — кольцевые мышечные волокна; dm — диагональные мышечные волокна; lm — продольные мышечные волокна; os — ротовая присоска; vllm — вентролатеральные группы продольных мышечных волокон; vmlm — вентромедианная группа продольных мышечных волокон; vs — брюшная присоска; um — мышечные волокна nU-образной системы.

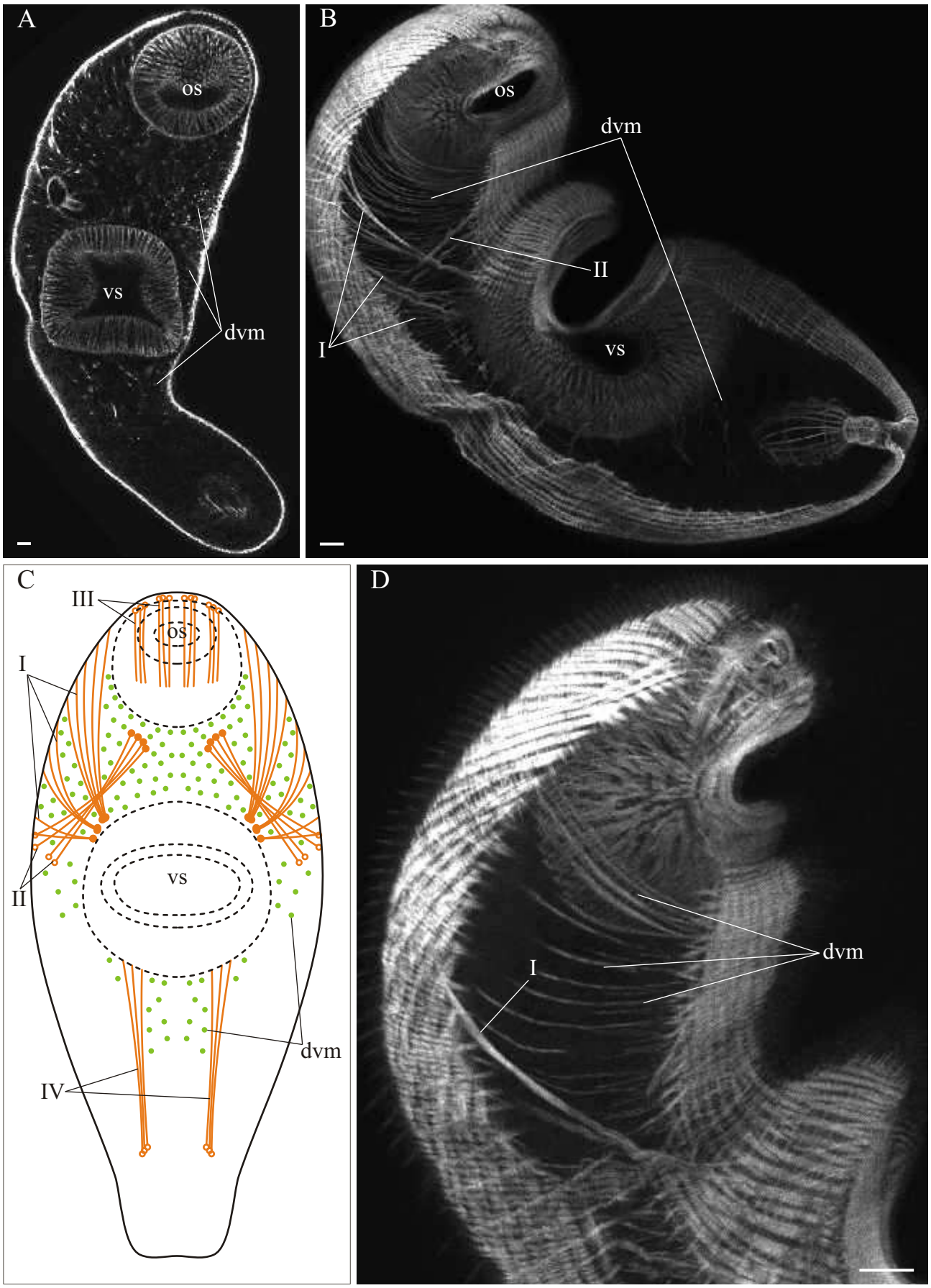

A
os
vs
dvm
B
os
dvm
II
I
vs
C
III
os
I
II
vs
dvm
IV
D
dvm
I

Рис. 2. Паренхимная мускулатура.
A. Фронтальный оптический срез через туловище метацеркарии.
B. Сборка из серии продольных оптических срезов.
C. Схема расположения мышечных волокон в паренхиме. Дорсо-вентральные мышечные волокна отмечены зелёными точками, дополнительные группы паренхимных мышечных волокон — оранжевые. Кружками без заливки отмечены места крепления на дорсальной стороне тела, с заливкой — на вентральной. Концы мышечных волокон без метки крепятся к тем структурам, на фоне которых они изображены.
D. Сборка из серии парасагиттальных оптических срезов через переднюю часть туловища.

dvm — дорсо-вентральные мышечные волокна; os — ротовая присоска; vs — брюшная присоска.
Римскими цифрами отмечены группы дополнительных паренхимных мышечных волокон (как в тексте).

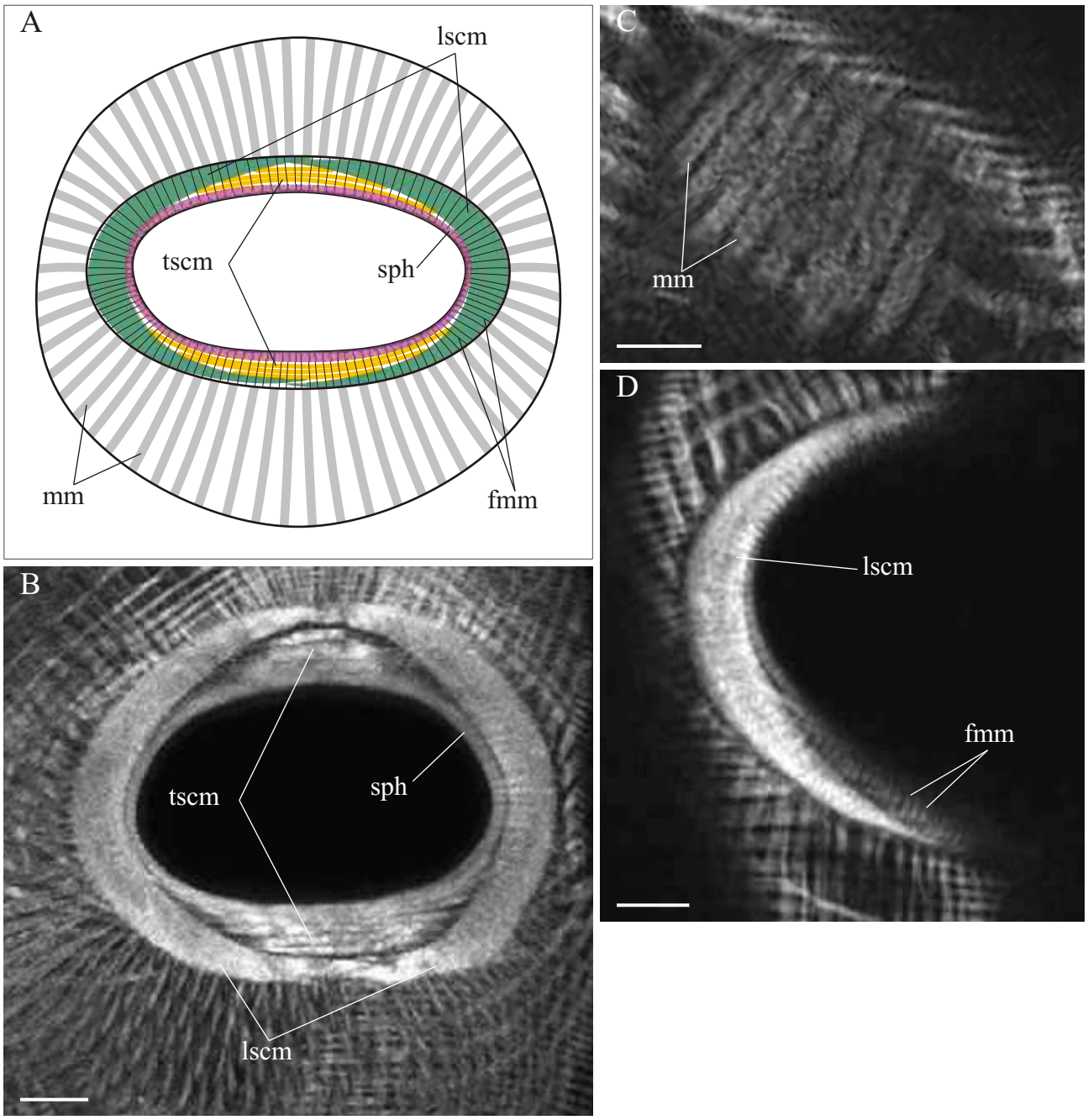


Рис. 3. Брюшная присоска.

A. Схема расположения мышечных волокон на вентральной поверхности купола брюшной присоски.

B. Сборка из серии фронтальных оптических срезов: сфинктер брюшной присоски.

C. Оптический срез через боковую поверхность купола присоски.

D. Тангентальный оптический срез через свободный край брюшной присоски.

fmm — меридиональные мышечные волокна свободного края присоски; lscm — латеральные полукольцевые мышечные волокна сфинктера; mm — меридиональные мышечные волокна купола присоски; sph — кольцевые мышечные волокна сфинктера; tscm — передняя и задняя группы поперечных полукольцевых мышечных волокон сфинктера.

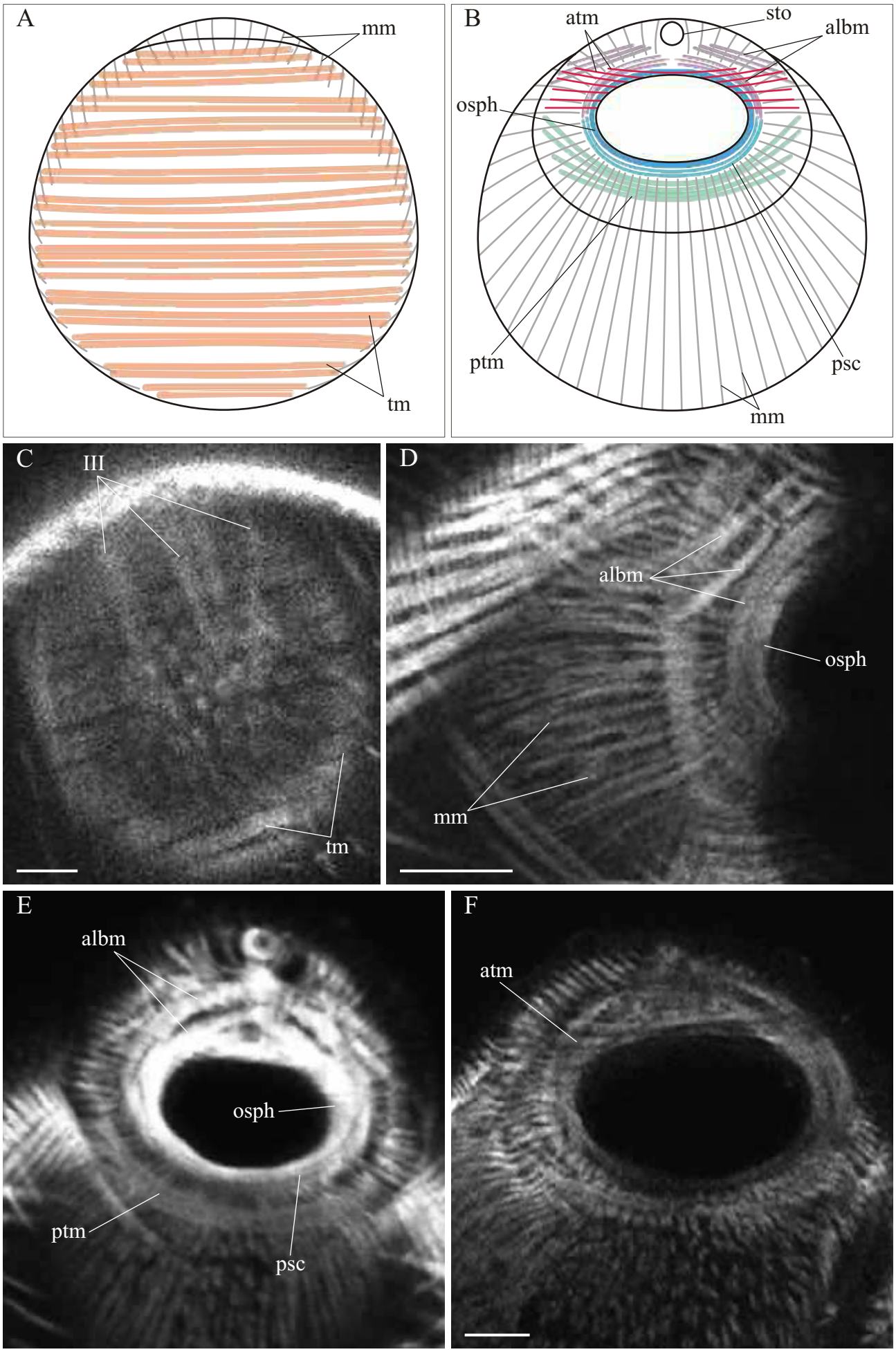
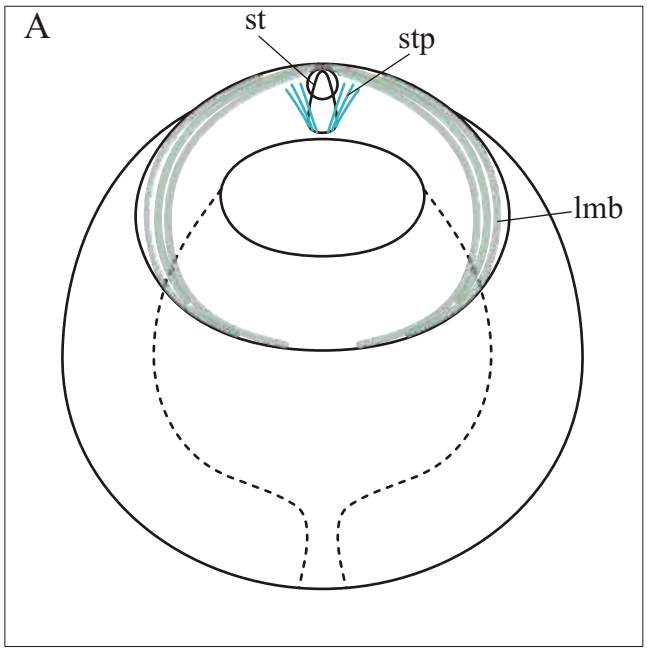
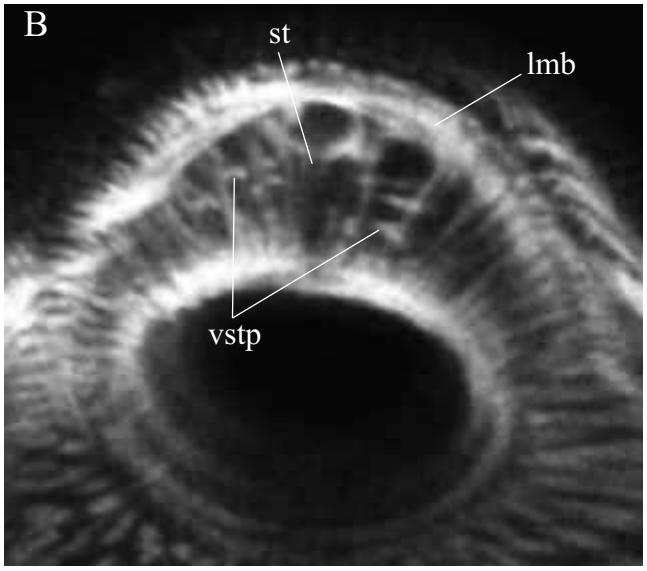
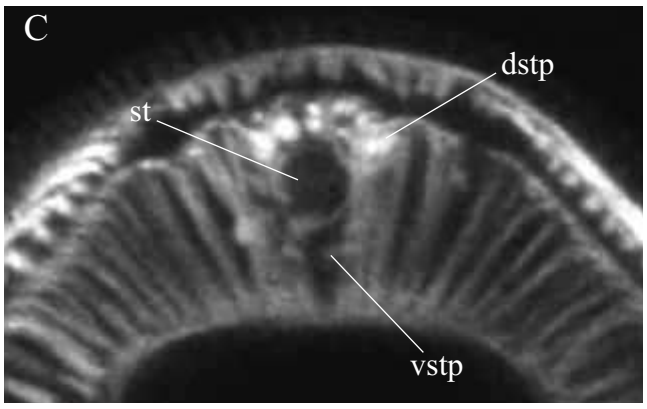

A
mm
tm
B
atm
sto
albm
osph
ptm
psc
mm
C
III
tm
D
albm
osph
mm
E
albm
osph
ptm
psc
F
atm

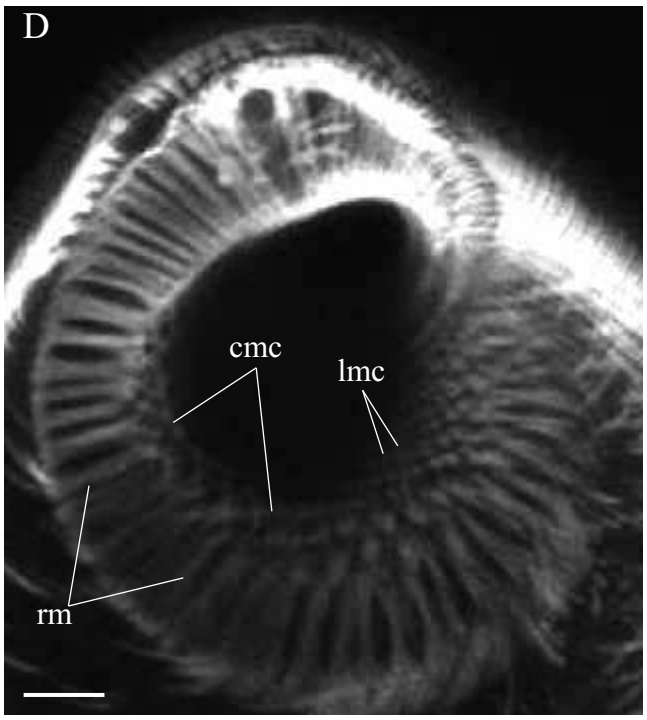
Рис. 4. Ротовая присоска.
A. Схема расположения мышечных волокон на дорсальной поверхности купола ротовой присоски.
B. Схема расположения мышечных волокон на вентральной поверхности купола ротовой присоски.
C. Дорсальная поверхность купола ротовой присоски. Также видна одна из групп дополнительных паренхимных мышечных волокон (III).
D. Вентролатеральная поверхность купола ротовой присоски.
E. Реконструкция фронтального оптического среза через свободный край ротовой присоски.
F. Тангентальный оптический срез через свободный край ротовой присоски.

albm — антериолатеральные мышечные дуги свободного края; atm — передняя поперечная мышечная лента свободного края; mm — меридиональные мышечные волокна купола присоски; osph — кольцевые мышечные волокна сфинктера отверстия присоски; psc — заднее полукольцо в составе сфинктера отверстия присоски; ptm — задняя поперечная мышечная лента свободного края; sto — отверстие стилетного влагалища; tm — поперечные мышечные волокна купола присоски.


A
st
stp
lmb


B
st
lmb
vstp


C
dstp
st
vstp


D
cmc
lmc
rm

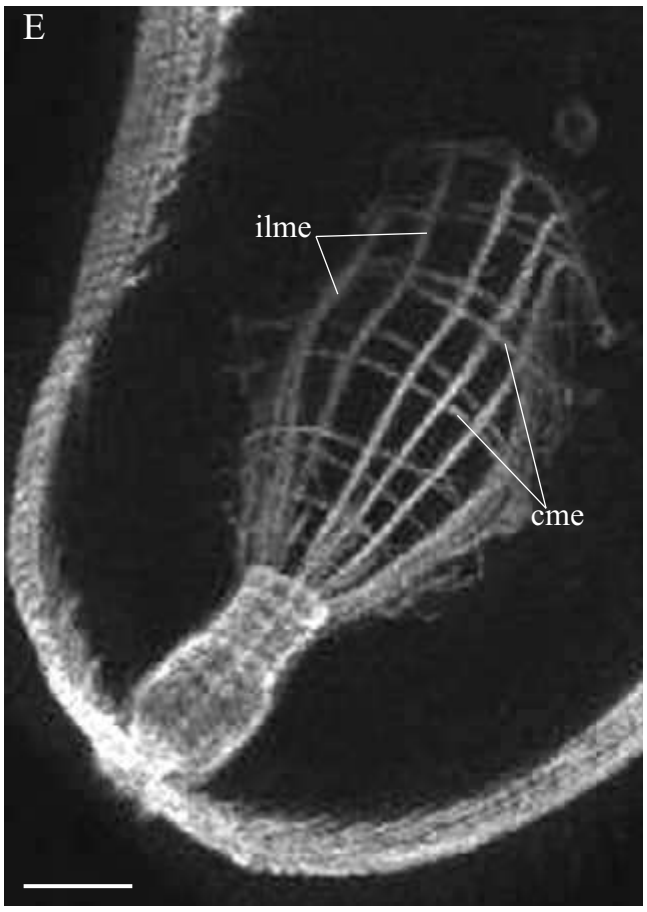

E
ilme
cme

Рис. 5. Ротовая присоска и мочевой пузырёк.
A. Схема расположения специализированных групп мышечных волокон в толще стенки ротовой присоски.
B. Реконструкция косого оптического среза через ротовую присоску.
C. Реконструкция поперечного оптического среза через переднюю часть ротовой присоски.
D. Продольный оптический срез через ротовую присоску.
E. Мочевой пузырек.

cmc — кольцевые мышечные волокна под тегументом полости ротовой присоски; cme — кольцевые мышечные волокна в стенке мочевого пузырька; dstp — дорсальные протракторы стилета; ilme — внутренние продольные мышечные волокна мочевого пузырька; lmb — латеральные мышечные ленты толщи ротовой присоски; lmc — продольные мышечные волокна под тегументом полости ротовой присоски; rm — радиальные мышечные волокна ротовой присоски; st — стилет; stp — протракторы стилета; vstp — вентральные протракторы стилета.

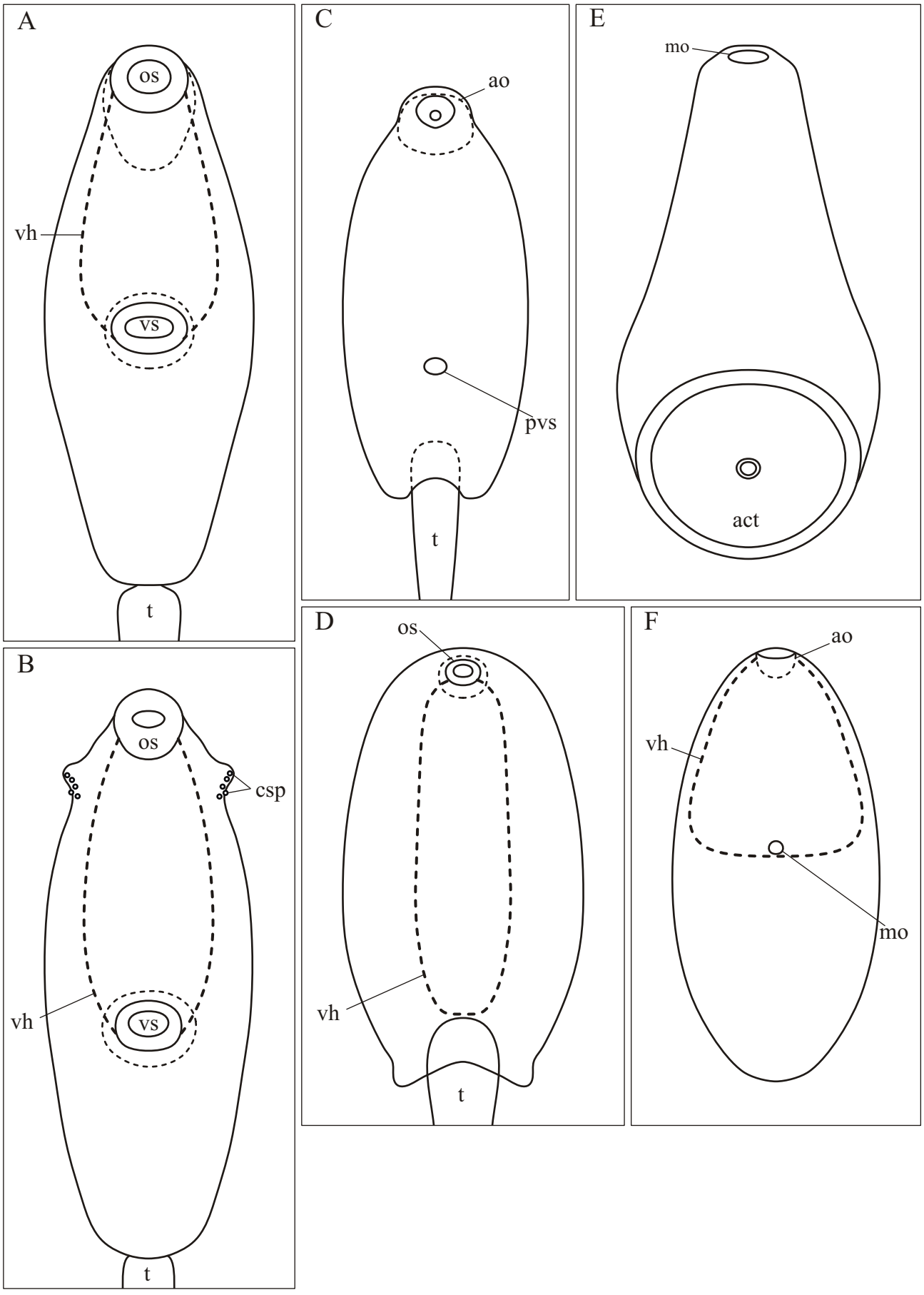

A
os
vh
vs
t
B
os
csp
vh
vs
t
C
ao
pvs
t
D
os
vh
t
E
mo
act
F
ao
vh
mo

Рис. 1. Конструктивные типы организации туловища, которые соотносятся с морфо-функциональными типами организации соматической мускулатуры.
A. Первично дифференцированное — Тип №1 (церкария *Cercaria parvicaudata*).
B. Первично дифференцированное — Тип №1 (церкария *Himasthla elongata*).
C. Первично недифференцированное — Тип №2 (церкария *Cryptocotyle lingua*).
D. Вторично недифференцированное — Тип №3 (церкария Notocotylidae gen. sp.).
E. Вторично недифференцированное — Тип №4 (марита *Diplodiscus subclavatus*).
F. Вторично дифференцированное — Тип №5 (метацеркария *Prosorhynchus squamatus*).

act — ацетабулюм; ao — передний орган; csp — шипы воротничка; mo — ротовое отверстие; os — ротовая присоска; pvs — зачаток брюшной присоски; t — хвост; vh — вентральная впадина; vs — брюшная присоска.