

УДК 595.122

**РАЗВИТИЕ МЫШЕЧНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ
КОЖНО-МУСКУЛЬНОГО МЕШКА МЕТАЦЕРКАРИЙ
DIPLOSTOMUM CHROMATOPHORUM (TREMATODA: DIPLOSTOMIDAE)**

© И. М. Подвязная, А. А. Добровольский

Методом просвечивающей электронной микроскопии изучены мышцы кожно-мускульного мешка (КММ) инвазионных церкарий и развивающихся метацеркарий *Diplostomum chromatophorum*. Показано, что в ходе морфогенеза метацеркарий дефинитивная мускулатура формируется у них заново, замещая собой дегенерирующие мышечные волокна церкарий. Необходимость замещения личиночной мускулатуры на дефинитивную, по-видимому, обусловлена глубокой специализацией последней и связана с особенностями функционирования мышечных элементов кожно-мускульного мешка свободноплавающей личинки (церкарии) и взрослых паразитов (марит), обитающих в кишечнике позвоночного животного.

В ранее опубликованной статье, посвященной преобразованиям покровов в ходе развития метацеркарий *Diplostomum chromatophorum* (Подвязная, 1999), основное внимание было уделено строению тегумента и связанных с ним субтегументальных железистых клеток. Изменения в структуре мышечных элементов КММ были отмечены лишь для заключительного этапа развития метацеркарий, что и нашло отражение в общей схеме (Подвязная, 1999). Дополнительные электронно-микроскопические исследования мышц стенки тела у метацеркарий ранних сроков развития и более детальный анализ уже полученных результатов легли в основу настоящей работы.

Изучение мышц проводилось по сериям тонких поперечных срезов из разных участков тела разновозрастных метацеркарий и церкарий *D. chromatophorum*. Материал и методы его обработки подробно описаны нами ранее (Подвязная, 1999).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Стартовой точкой в развитии подкожной мускулатуры метацеркарий являются мышцы КММ зрелых церкарий. У *D. chromatophorum* (= *D. pseudospathaceum*) они представлены тремя слоями — кольцевые, продольные и диагональные мускульные волокна, точная топография которых и тонкая организация подробно описаны в работе Кжубая и Невьядомской (Czubaj, Niewiadomska, 1997). Пользуясь этим обстоятельством, мы ограничимся лишь анализом отдельных морфологических особенностей подкожных мышц церкарий *D. chromatophorum*, имеющих, на наш взгляд, важное значение для понимания хода последующих преобразований мышечной системы в процессе метаморфоза метацеркарии.

В схематичном виде мышцы стенки тела церкарий *D. chromatophorum* изображены на рис. 1, а. Саркоплазматическая ядродержащая часть мышечных клеток расположена у свободноплавающих личинок в непосредственной близости от сократимых отростков (рис. 1, а; 2, а). Она представлена некрупным ядром, характеризующимся высоким содержанием гетерохроматина, и небольшим количеством окружающей ядро

саркоплазмы. В тонком электроплотном слое последней обнаруживаются свободные рибосомы, отдельные цистерны шероховатого ЭПР и несколько довольно крупных митохондрий (рис. 1, а; 2, а). Одна мышечная клетка образует несколько однонаправленных сократимых отростков. Их поперечное сечение имеет неправильную округлую или овальную форму (рис. 1, а; 2, б). Толстые (миозиновые) и тонкие (актиновые) миофиламенты, заполняющие тонкозернистую саркоплазму сократимых отростков, распределены в ней равномерно. В сократимой части мускульных клеток локализуется значительное количество крупных митохондрий с многочисленными кристами. Расположены они непосредственно под сарколеммой, часто в небольших выростах на поверхности мышечных волокон (рис. 1, а; 2, б).

В первые несколько дней после заражения (в условиях нашего опыта это составило около 6 суток) мускулатура стенки тела молодых метацеркарий сохраняет макроструктурную организацию, свойственную церкариям. Вместе с тем в ее тонком строении уже к концу первого дня нахождения во втором промежуточном хозяине становятся заметны изменения. В первую очередь они затрагивают мышечные отростки мускульных клеток. Чаще под сарколеммой мышечных отростков или в их центральной части между миофиламентами появляются участки электронно-прозрачной саркоплазмы, иногда довольно значительных размеров (рис. 2, в). Вместе с этим нарушается упорядоченное равномерное расположение миофиламентов в толще сократимых отростков. У 3—5-дневных метацеркарий форма их сечения становится стабильно сплюсненной, исчезают локальные утолщения в местах расположения митохондрий (рис. 1, б). На 5—6-й день развития начинают меняться и перикарионы (рис. 1, б; 2, г, д). Количество саркоплазмы в них заметно увеличивается, вместе с тем она становится отчетливо гетерогенной. Ядра окружает слой плотной гранулярной саркоплазмы, содержащей шероховатый ЭПР, свободные рибосомы и митохондрии. Периферическая саркоплазма выглядит рыхлой, местами почти прозрачной (рис. 1, б; 2, г, д). Нередко в ней обнаруживаются остаточные (?) тельца и мелкие липидные гранулы (рис. 1, б; 2, г). Нуклеоплазма ядер мышечных клеток становится более электронно-прозрачной, в ней отчетливо выявляется небольшое ядрышко (рис. 1, б).

Видоизмененные элементы мускулатуры стенки тела церкарий в значительной степени сохраняются и у семидневных метацеркарий (рис. 1, в). Наряду с ними, однако, под тегументом на уровне мышечных слоев уже можно обнаружить и другие клеточные образования. Во-первых, это пикнотические тельца, чрезвычайно плотные ядра которых окружены тончайшим слоем такой же плотной цитоплазмы (рис. 1, в). Учитывая дегенеративный характер наблюдаемых ультраструктурных изменений мышечных клеток, а также расположение пикнотических телец, можно предположить, что они являются конечным продуктом дегенерации перикарионов миоцитов КММ церкарий. Помимо этого, под покровным эпителием появляются молодые миобласты, находящиеся на самых ранних стадиях клеточной дифференцировки (рис. 1, в). Эти клетки имеют чашевидную, часто сильно уплощенную форму. Для них характерно очень небольшое количество саркоплазмы. Последняя тонким слоем растянута под пограничной пластинкой (рис. 1, в; 2, е). Саркоплазма молодых миобластов имеет повышенную электронную плотность, в ней отчетливо выявляются цистерны шероховатого ЭПР, свободные рибосомы и небольшое количество митохондрий (рис. 1, в; 2, е). На участке, прилегающем к пограничной пластинке, в саркоплазме различимы немногочисленные продольно или поперечно ориентированные миофиламенты, иногда образующие небольшие слабовыраженные скопления (рис. 1, в; 2, е). Разделение клеток на сократимую и саркоплазматическую части в таких миобластах еще практически не выражено. Ядра клеток, часто имеющие уплощенную форму, содержат значительное количество гетерохроматина, концентрирующегося в основном под ядерной оболочкой, а также хорошо выраженные ядрышки (рис. 1, в; 2, е).

В ходе последующего развития метацеркарий количество миобластов быстро увеличивается, и они практически полностью вытесняют элементы подкожной мускулатуры, унаследованной от церкарий. К 10-му дню развития личинок от нее остаются лишь отдельные фрагменты мышечных волокон. Эти образования отличаются элект-

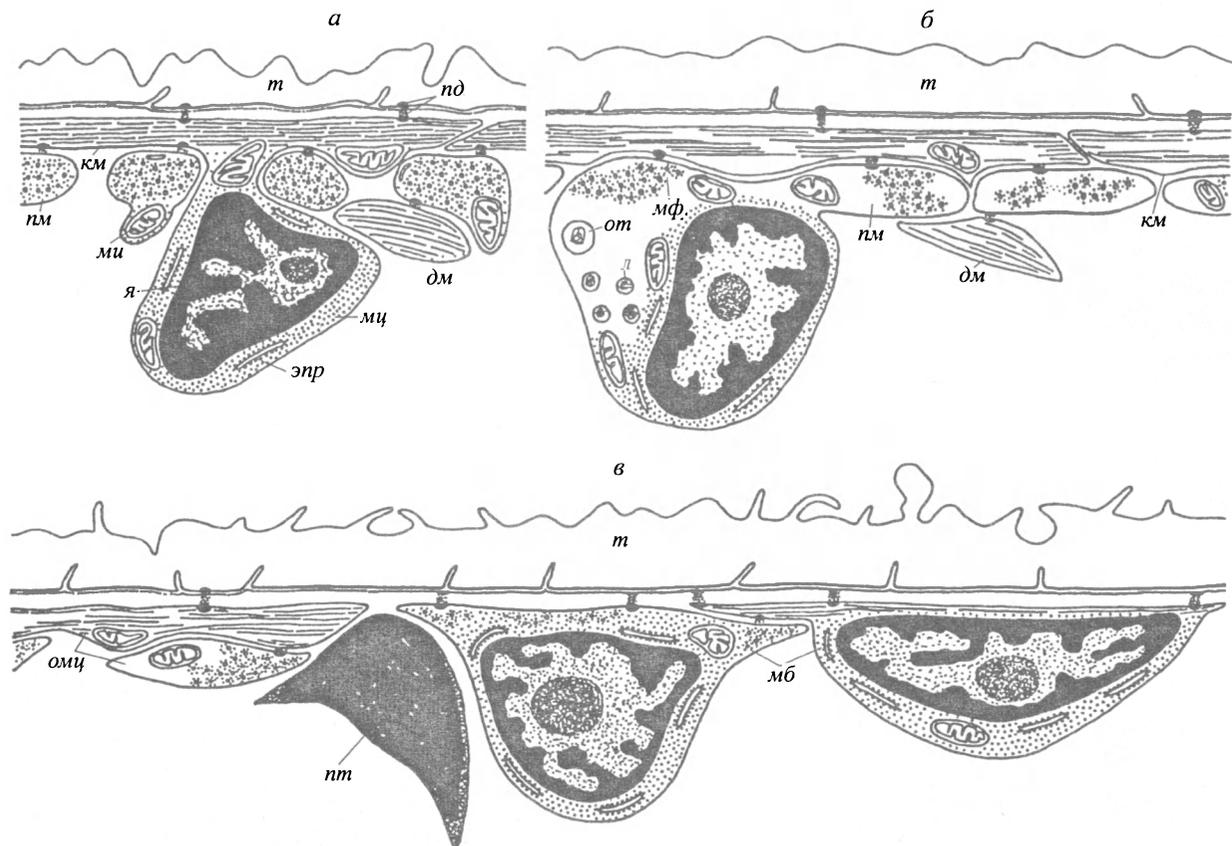


Рис. 1. Схема строения мускулатуры стенки тела зрелых церкарий и развивающихся метациркарий *Diplostomum chromatophorum*.
 а — зрелая церкария; б — 5–6-й день развития (д. р.) метациркарий; в — 7-й д. р.; г — 10-й д. р., передний конец тела; д — 10-й д. р., область вблизи ацетабулюма; е — 20-й д. р., передний конец тела; ж — 40-й д. р.; дм — диагональные мышцы; км — кольцевые мышцы; л — липидные капли; мб — миобласты; ми — митохондрии; мт — микротрубочки; МФ — миофиламенты; мц — миоциты; омц — остатки мышечных волокон церкарий; от — остаточные тельца; лм — продольные мышцы; нд — полудесмосомы; нт — пикнотические тельца; т — тегумент; цм — цитоплазматические мостики; эпр — шероховатый эндоплазматический ретикулум; я — ядра мышечных клеток.

Fig. 1. Diagram of the body-wall musculature of mature cercariae and developing metacercariae of *Diplostomum chromatophorum*.

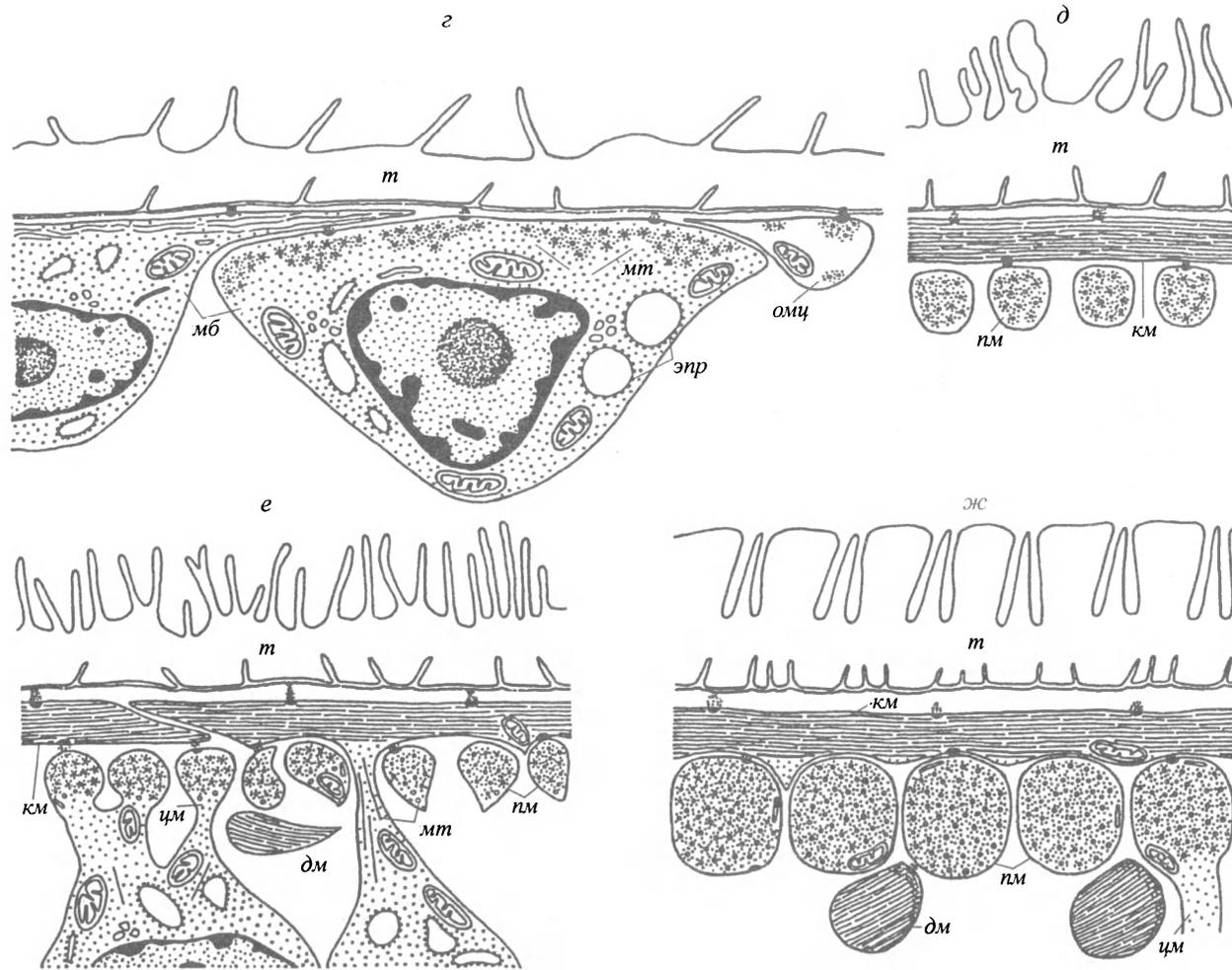


Рис. 1 (продолжение).

ронно-прозрачной саркоплазмой, в которой беспорядочно разбросаны малочисленные миофиламенты (рис. 1, г; 3, в). Формирование новых мышц протекает асинхронно, однако при этом наблюдается определенная закономерность. Особенно наглядно она прослеживается у 10-дневных метацеркарий, у которых практически вся мускулатура стенки тела образована молодыми миообластами, находящимися на разных стадиях дифференцировки. Последняя слабее всего выражена в мышечных клетках переднего и заднего концов тела (рис. 1, г; 3, а, б). Расположенные в этих участках тела миообласты еще очень близки по своему строению к аналогичным клеткам 7-дневных метацеркарий и вместе с тем уже отличаются от них по ряду признаков. Прежде всего они увеличиваются в размерах в основном за счет разрастающейся саркоплазмы (рис. 1, г; 3, б). Последняя становится менее плотной, значительного развития в ней достигает шероховатый ЭПР. Часть его цистерн приобретает вид крупных полостей, заполненных тонковолокнистым материалом (рис. 1, г; 3, б). Увеличивается и число митохондрий, хорошо развитые кристы и электронно-светлый матрикс которых свидетельствует о высокой физиологической активности. В саркоплазме становятся различимыми отдельные цистерны гладкого ЭПР и небольшие скопления пузырьков, видимо, представляющие комплекс Гольджи. В участках саркоплазмы, прилегающих к базальной пластинке, резко возрастает количество миофиламентов (рис. 1, г; 3, б), вблизи которых выявляются отдельные микротрубочки (рис. 1, г; 3, г). Ядра молодых миообластов тоже несколько увеличиваются, в них уменьшается количество гетерохроматина, нуклеоплазма становится более электронно-светлой (рис. 1, г; 3, а). На последних стадиях развития миообластов в них начинается обособление сократимой части. Миофиламенты в таких клетках группируются и образуют несколько четко выраженных скоплений; сарколемма над ними приобретает сложный рельеф, огибая будущие сократимые отростки. Окончательное формирование последних происходит в процессе погружения перикарионов вглубь кортикальной паренхимы. Миообласты, имеющие наиболее «продвинутое» строение (у них более или менее отчетливо выражено разделение на сократимую и саркоплазматическую части), у 10-дневных метацеркарий обнаруживаются в основном на брюшной стороне тела в его средней части. При этом только на небольшом участке вентральной стенки вблизи ацетабулюма сократимые отростки мышечных клеток организованы в два хорошо развитых слоя кольцевых и продольных мускульных волокон (рис. 1, д; 3, д). Практически под всей остальной поверхностью тела упорядоченная структура подкожной мускулатуры еще отсутствует.

У 12-дневных метацеркарий ранние стадии развития миообластов в кожно-мышечном мешке не наблюдаются. Вместе с тем интенсивно идет процесс формирования сократимых отростков, которые уже в большей части стенки тела образуют два ясно прослеживающихся слоя — кольцевые и продольные мышцы. На вентральной стороне к ним изнутри добавляются еще диагональные мышечные волокна.

К 20-му дню развития закладка новой мускулатуры стенки тела метацеркарий в целом заканчивается. Все составляющие ее мышечные клетки имеют вполне типичное строение (рис. 1, е). Их саркоплазматическая часть погружена иногда довольно глубоко в периферическую паренхиму. С сократимыми отростками ее связывают цитоплазматические мостики, в которых часто можно наблюдать довольно значительное количество микротрубочек (рис. 1, е). Саркоплазма перикарионов имеет практически такое же строение, как у молодых миообластов. Крупные, довольно многочисленные митохондрии, развитая система шероховатого ЭПР с расширенными цистернами и т. д. свидетельствуют о сохранении высокой метаболической активности мышечными клетками. Сократимые отростки миоцитов в большей части стенки тела довольно тонкие (рис. 1, е; 3, е), форма их поперечного сечения варьирует в зависимости от местоположения мышц от сильно сплющенной до овальной и веретеновидной. Вся саркоплазма отростков занята актиновыми и миозиновыми филаментами, среди которых выявляются отдельные электроплотные тельца и единичные микротрубочки. Последние ориентированы вдоль продольной оси волокон (рис. 1, е). Сократимая часть мышечных клеток метацеркарий в отличие от их собственных перикарионов и

мышечных волокон церкарий содержит очень небольшое количество митохондрий, причем они довольно мелкие и имеют электроноплотный матрикс (рис. 1, е). Как и у свободноплавающих личинок, КММ 20-дневных метацеркарий имеет в своем составе три слоя мышц — кольцевые, продольные и диагональные (рис. 1, е). Вместе с тем их тонкое строение (см. выше), степень развития и расположение заметно различаются. В частности, у метацеркарий второй стадии развития (Шигин, 1986) подкожные мышцы развиты неодинаково на дорсальной и вентральной сторонах тела, на его концах и в средней части. При этом наибольшую толщину сократимые отростки мышечных клеток, образующих кольцевую и продольную мускулатуру, имеют на брюшной стороне тела вблизи ацетабулюма. Здесь же они образуют и наиболее густую сеть. Диагональные мышцы также в большей степени оказываются приуроченными к вентральной поверхности тела. Напомним, что у церкарий подобной неравномерности в развитии кольцевых и продольных мышц не наблюдалось. Диагональные же мышечные волокна у них развиты в передней части тела одинаково по всему периметру его поперечного сечения. Более подробную картину различий анатомического строения подкожной мускулатуры могут дать только исследования тотальных препаратов метацеркарий, окрашенных по специальной методике фаллоидин-родамином для флюоресцентного микроскопа. Однако данными такого рода мы пока не располагаем.

Отмеченные различия в степени развития подкожной мускулатуры на разных участках тела метацеркарий в значительной степени сглаживаются к началу периода их окончательного созревания. В условиях нашего опыта он наступает примерно после 34 дня развития во втором промежуточном хозяине и заканчивается у 40-дневных метацеркарий. В это время наблюдается скачкообразный рост сократимых отростков мышечных клеток, особенно ярко выраженный в продольных и диагональных волокнах подкожной мускулатуры (рис. 1, ж).

ОБСУЖДЕНИЕ

Процесс развития мускулатуры КММ в онтогенезе гермафродитного поколения трематод никто до сих пор специально не исследовал. Данные такого рода имеются только для свободноживущих турбеллярий (Baguna, Romero, 1981; Rieger e. a., 1994; Rieger e. a., 1995). Так, у *Macrostomum* и *Dugesia* по мере роста червей в ходе их постэмбрионального развития зарегистрировано увеличение количества мышечных клеток, в том числе в стенке тела (Rieger e. a., 1994; Baguna, Romero, 1981), у *Macrostomum* также отмечен рост мышечных волокон (Rieger e. a., 1994). Полученные нами данные свидетельствуют о том, что сходные процессы имеют место и при развитии метацеркарий *D. chromatophorum*. Вместе с тем ими далеко не исчерпывается сложная динамика развития подкожной мускулатуры исследованных паразитов.

Сравнение с ранее полученными результатами (Подвязная, 1999) показывает, что развитие мышц стенки тела у метацеркарий *D. chromatophorum* тесно связано с преобразованиями их покровного эпителия. Так, в начальный период развития метацеркарий, пока их тегумент сохраняет основные черты церкарной организации, сохраняется и система мышц КММ свободноплавающей личинки. При этом на ультраструктурном уровне прослеживаются очевидные признаки дегенерации составляющих ее мышечных клеток, наиболее ярко выраженные в сократимых отростках. В ходе дальнейшего развития паразитов, когда начинается период их бурного роста и морфогенеза, покровный эпителий претерпевает кардинальную морфофункциональную перестройку, связанную с резким усилением его адсорбционной трофической функции. На этой стадии развития происходит закладка дефинитивной мускулатуры стенки тела, которая довольно быстро замещает систему «церкарных» мышечных волокон. В этот процесс в течение короткого времени (7—10 дни развития) включается большое количество дифференцирующихся мышечных клеток, число которых впоследствии если и увеличивается, то незначительно и постепенно. По расположению миообластов

вблизи нервных стволов, где у молодых метацеркарий наблюдаются скопления недифференцированных клеток, можно предположить, что последние являются их основным источником. На начальном этапе закладки новой мускулатуры далеко не все составляющие ее клетки обладают хорошо выраженными сократимыми отростками, в связи с чем в большей части тела 2—3-слойная система подкожных мышечных волокон формируется не сразу и на первых порах развита довольно слабо. Это хорошо согласуется с наблюдениями Шигина (1986), отметившего у 10—25-суточных метацеркарий *D. chromatophorum* снижение двигательной активности и отсутствие симметричности формы как проявления функциональной ослабленности их соматических мышц.

Интересно отметить, что описанные нами морфофункциональные различия в строении тегумента на дорсальной и вентральной поверхностях тела метацеркарий второго этапа развития (Подвязная, 1999) сопровождаются и существенной разницей в скорости и степени развития подкожной мускулатуры. На брюшной стороне средней части тела, там где тегумент функционально наиболее активен, мышечные волокна развиваются быстрее (10-й день развития) и в течение практически всего периода роста метацеркарий остаются более крупными в поперечном сечении. С исчезновением дорсо-вентральных различий в строении тегумента (к 30—34-му дню развития) сглаживаются и различия в толщине подлежащих мышечных волокон. Таким образом, в процессе развития дефинитивной мускулатуры особей гермафродитного поколения *D. chromatophorum* формируется своего рода промежуточный тип ее организации, соответствующий второй стадии развития их покровов (Подвязная, 1999). Наконец, в период окончательного созревания метацеркарий, когда у них формируется тегумент дефинитивного типа, происходит скачкообразный рост сократимой части мышечных клеток, в результате чего и мускулатура стенки тела приобретает черты организации, присущие маритам.

Подводя итог сказанному, закономерно поставить вопрос, с чем связано возникновение столь сложного и, на первый взгляд, неэкономичного способа развития, когда дефинитивная подкожная мускулатура формируется не на основе личиночной, а фактически возникает заново. Причины, по-видимому, кроются в следующих обстоятельствах. Мариты диплостоматид, как и других стригеидидных трематод, по сравнению с другими сосальщиками имеют довольно специализированную мускулатуру стенки тела, усложненную разделением тела на «сегменты» и наличием фиксаторно-железистых образований типа псевдоприсосок и органа Брандеса. Функциональная нагрузка этих мышц в основном связана с прочной фиксацией паразитов на ворсинках кишечника окончательного хозяина. В свою очередь особенности биологии этих трематод таковы, что их свободноплавающие личинки, активно проникающие во второго промежуточного хозяина и активно мигрирующие в нем, также должны иметь хорошо развитую мускулатуру стенки тела, адаптированную к активному движению и преодолению механического сопротивления. Исследования Кжубая и Невьядомской показали, что церкарии *D. pseudospathaceum* (= *D. chromatophorum*) обладают именно такой системой подкожных мышц, состоящей из 3 слоев относительно крупных по сравнению с размерами самой личинки мускульных волокон (Czubaj, Niewiadomska, 1997). Напомним, что при описании тегумента этих церкарий нами отмечались связь упомянутых мышц с ценогенетическими шипами, а также характерное зеркальное расположение полудесмосом, соединяющих покровный эпителий и мышцы с разделяющим их слоем межклеточного вещества. Упомянутая особенность трактовалась нами именно как микроадаптация к активному внедрению личинок во второго промежуточного хозяина и последующей миграции (Подвязная, 1999). Очевидно, путем «достроенного» развития достаточно специализированная мускулатура стенки тела церкарий не может преобразоваться в еще более сложно дифференцированные мышцы взрослых форм, предназначенные, как уже упоминалось, для выполнения совершенно иных функций. Поэтому она дегенерирует, как все элементы сложного пенетрационного комплекса, частью которого она фактически является. Таким образом, мускулатура стенки тела церкарий, как и их шипики, имеет ценогенетическую природу.

Подробное описание всех деталей ультраструктуры мышечных клеток *D. chromatophorum* не входило в задачу настоящей работы. Вместе с тем отметим, что полученные нами данные по тонкому строению миоцитов стенки тела церкарий и метацеркарий на завершающей стадии их развития в целом согласуются с ультраструктурными описаниями гладкой мускулатуры КММ других видов трематод (Burton, 1966; Lumsden, Foor, 1968; Silk, Spence, 1969; Kjøie, 1971; Rees, 1974, и др.). Наибольший интерес в этом отношении представляют развивающиеся мышечные клетки, до сих пор у сосальщиков практически не изученные. В связи с этим хотелось бы отметить некоторые присущие им особенности. В миобластах, находящихся на ранних стадиях клеточной дифференцировки, когда у них не выражено разделение клетки на сократимую часть и перикарион, по числу скоплений миофиламентов хорошо заметно, что каждая мышечная клетка образует несколько (иногда довольно значительное количество) сократимых отростков. В миобластах стенки тела *D. chromatophorum* обнаруживаются микротрубочки, сначала вблизи скоплений миофиламентов, затем в сократимых отростках и цитоплазматических мостиках, соединяющих их с перикарионами. В настоящее время оценить их функциональное значение не представляется возможным. Вместе с тем данное наблюдение подтверждает предположение Ламсдена и Бирама, согласно которому появление в мышечных клетках микротрубочек приурочено к определенному периоду их развития (Lumsden, Byram, 1967).

Полученные электронно-микроскопические данные отражают суть происходящих процессов, однако с их помощью не удастся достоверно проследить преобразования мускулатуры КММ на уровне ее анатомического строения. Безусловно, для полноты картины развития мышц стенки тела *D. chromatophorum* необходимы дальнейшие исследования развивающихся и зрелых метацеркарий методом флюоресцентной микроскопии на тотальных препаратах (Rieger, Salvenmoser, 1991), подобно тому как это было сделано на церкариях (Czubaj, Niewiadomska, 1997).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 01-04-49646).

Список литературы

- Подвизная И. М. Тонкое строение покровов церкарий и развивающихся метацеркарий *Diplostomum chromatophorum* (Trematoda: Diplostomidae) // Паразитология. 1999. Т. 33, вып. 6. С. 507—519.
- Шигин А. А. Трематоды фауны СССР: Род *Diplostomum*. Метацеркарии. М.: Наука, 1986. 253 с.
- Вагана J., Ромеро R. Quantitative analysis of cell types during growth, degrowth and regeneration in the planarians *Dugesia mediterranea* and *Dugesia tigrina* // *Hydrobiologia*. 1981. Vol. 84. P. 181—194.
- Burton P. R. The ultrastructure of the integument of the frog bladder fluke, *Gorgoderina* sp. // *Journ. Parasitol.* 1966. Vol. 52. P. 926—934.
- Czubaj A., Niewiadomska K. The muscular system of the cercaria of *Diplostomum pseudopathaceum* Niew., 1984 (Digenea): A phalloidin-rhodamine fluorescence and TEM study // *Acta Parasitol.* 1997. Vol. 42. P. 199—218.
- Kjøie M. On the histochemistry and ultrastructure of the tegument and associated structures of the cercaria of *Zoogonoides viviparus* in the first intermediate host // *Ophelia*. 1971. Vol. 9. P. 165—207.
- Lumsden R. D., Byram J. The ultrastructure of cestode muscle // *Journ. Parasitol.* 1967. Vol. 53. P. 326—342.
- Lumsden R. D., Foor W. E. Electron Microscopy of Schistosome Cercarial Muscle // *Journ. Parasitol.* 1968. Vol. 54. P. 780—794.
- Rees G. The ultrastructure of the body wall and associated structures of the cercaria of *Cryptocotyle lingua* (Creplin) (Digenea: Heterophyidae) from *Littorina littorea* (L.) // *Zeit. Parasitenk.* 1974. Bd 44. S. 239—265.
- Rieger R. M., Salvenmoser W., Legniti A., Tyler S. Phalloidin-rhodamine preparations of *Macrostomum hystricinum marinum* (Platyhelminthes): morphology and postembryonic development of the musculature // *Zoomorphology*. 1994. Vol. 114. P. 133—147.
- Rieger R. M., Salvenmoser W., Reiter D., Boyer B. C. Differentiation of the body wall musculature in *Macrostomum* and *Hoploplana* (Turbellaria, Platyhelminthes) // *Hydrobiologia*. 1995. Vol. 305. P. 225.

Rieger R. M., Salvenmoser W. Demonstration of the muscle system in whole mounts of *Macrostomum hystricinum* (Turbellaria, Macrostomida) // Am. Zool. 1991. Vol. 31, 25A.
Silk M. H., Spence I. M. Ultrastructure studies of the blood fluke — *Schistosoma mansoni*. II. The musculature // South African Journ. Med. Sci. 1969. Vol. 34. P. 11—20.

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург,
и Санкт-Петербургский государственный университет

Поступила 23 IV 2001

ON THE DEVELOPMENT OF BODY-WALL
MUSCULATURE *DIPLOSTOMUM CHROMATOPHORUM* METACERCARIAE
(TREMATODA: DIPLOSTOMIDAE)

Podvyznaya I. M., Dobrovolsky A. A.

Key words: musculature, development, metacercaria, *Diplostomum chromatophorum*, *pseudospathaceum*.

SUMMARY

The body-wall musculature of invasive cercariae and metacercariae of *Diplostomum chromatophorum* at different intervals after the penetration into the experimental intermediate host *Cyprinus carpio* (1, 3, 5, 6, 7, 10, 12, 20, 34, 40 days) has been investigated with the help of TEM technique. During the first 10 days after the invasion (in conditions of our experiment), the cercarial subtegumental muscle fibres degenerate. These muscles are replaced by newly formed ones. Mass differentiation of myoblasts beneath the tegument was observed in 7—10-day-old metacercariae. Obtained data indicate the metamorphosis of body-wall musculature during the morphogenesis in *Diplostomum chromatophorum* metacercariae.

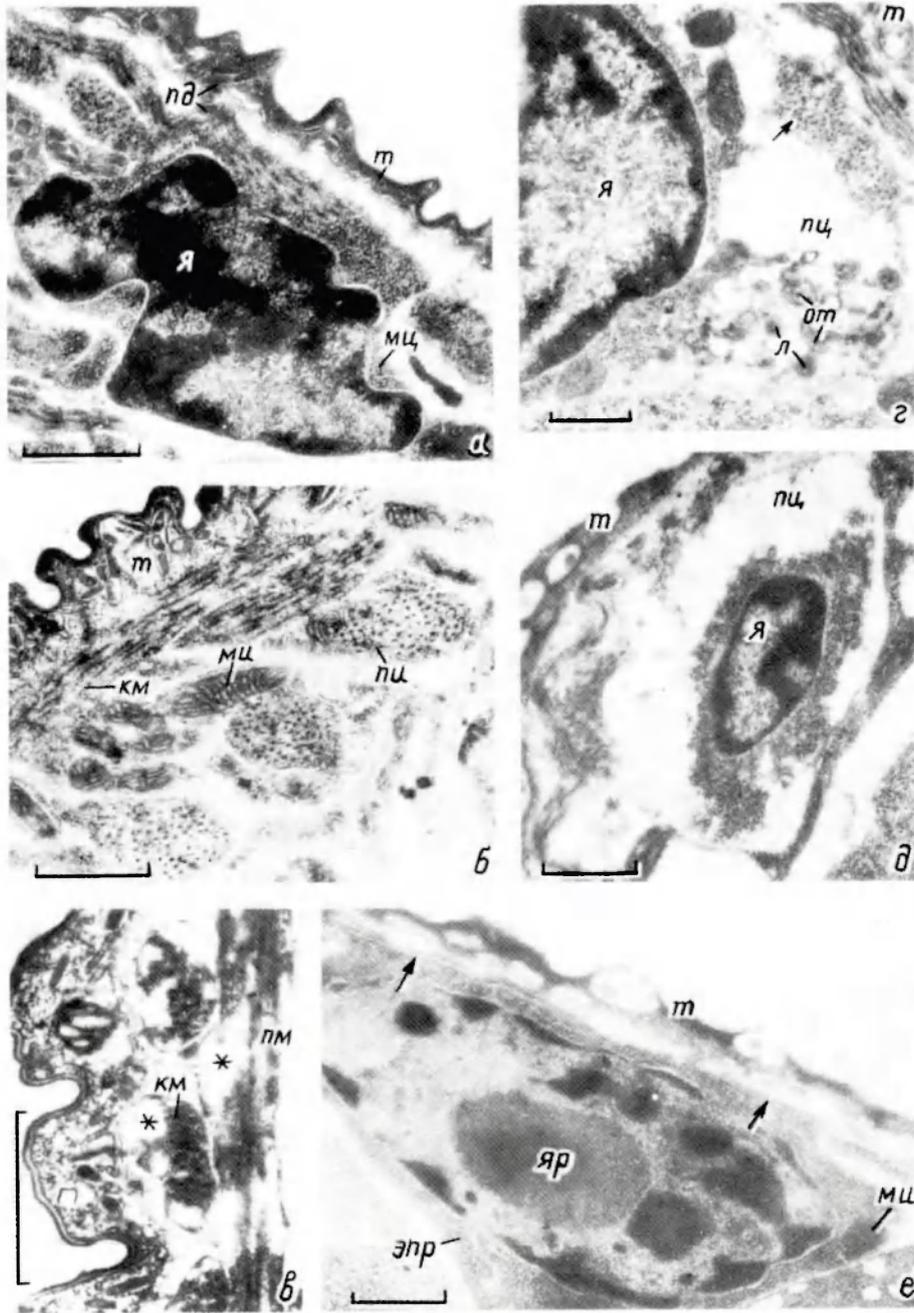


Рис. 2. Мышцы стенки тела церкарий и метацеркарий 1—7 дней развития *D. chromatophorum*. а, б — мышцы стенки тела (СТ) церкарий; в — продольный срез СТ однодневных метацеркарий (МЦ); г — миоцит СТ 5-дневных МЦ; д — миоцит СТ 6-дневных МЦ; е — миобласт в СТ 7-дневных МЦ; пц — электронно-прозрачная периферическая саркоплазма перикариона миоцита; яр — ядрышко; стрелка — миофиламенты; звездочка — электронно-прозрачные участки саркоплазмы сократимых отростков.

Масштаб — 0.5 мкм. Остальные обозначения, как на рис. 1.

Fig. 2. Body-wall muscles of cercariae and 1—7-day-old metacercariae of *D. chromatophorum*.

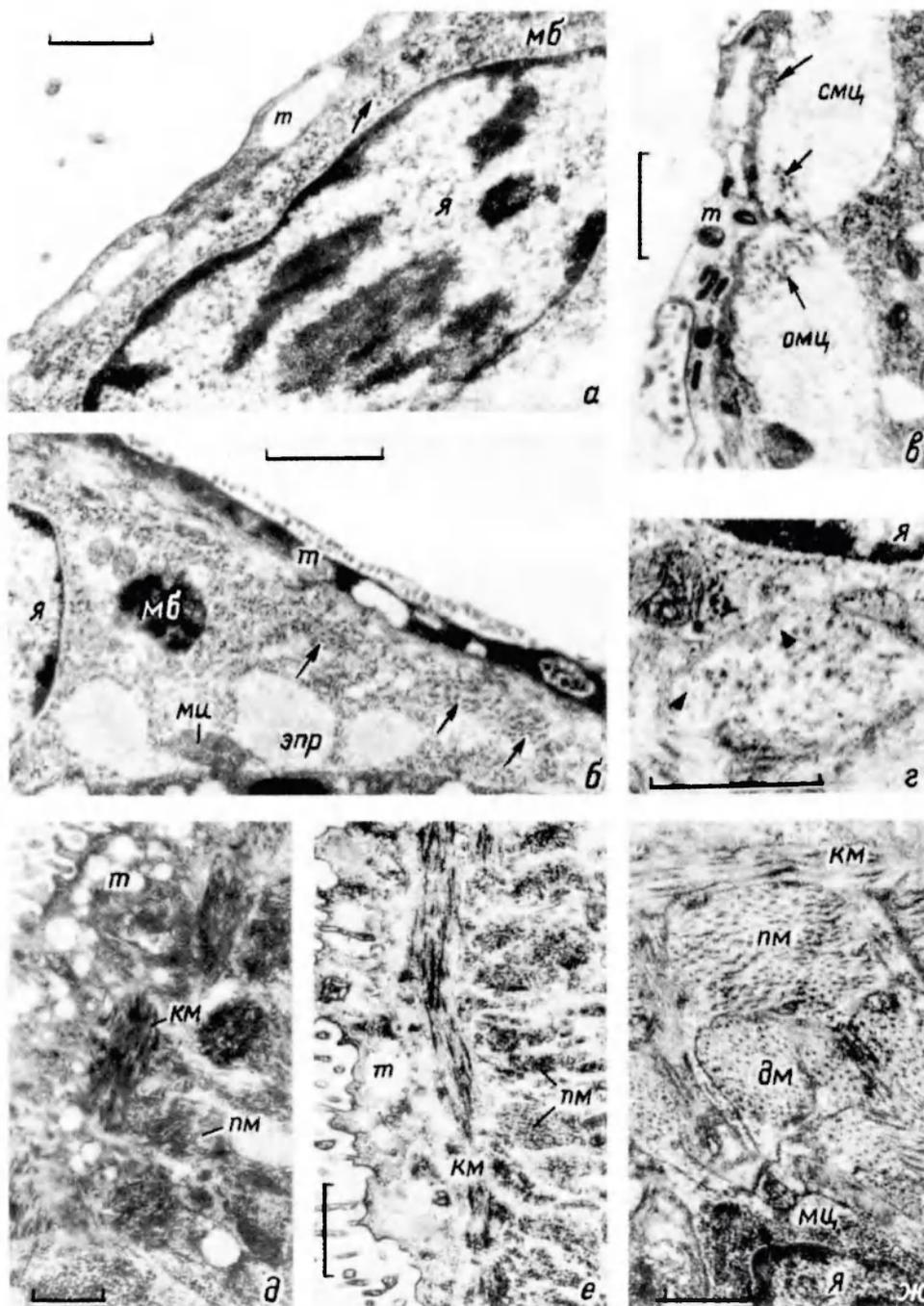


Рис. 3. Мышцы стенки тела метациркаррий 10—40 дней развития *D. chromatophorum*.
a, б — миобласты СТ 10-дневных МЦ; *в* — остатки мышечных волокон церкарий у 10-дневных МЦ; *г* — микротрубочки (*большая стрелка*) в формирующемся отростке миобласта 10-дневных МЦ; *д* — подкожные мышцы МЦ 10 д. р. вблизи ацетабулюма; *е* — мышцы переднего конца тела МЦ 20 д. р.; *ж* — мышцы переднего конца тела МЦ 40 д. р.; *маленькая стрелка* — миофиламенты.
 Масштаб — 0.5 мкм. Остальные обозначения, как на рис. 1.

Fig. 3. Body-wall muscles of 10—40-day-old metacercariae of *D. chromatophorum*.