



УДК 595.18:591.4

МУСКУЛАТУРА ДВУХ ВИДОВ КОЛОВРАТОК СЕМЕЙСТВА BRACHIONIDAE

Е.А. Котикова^{1*} и О.И. Райкова^{1,2}

¹Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: kotikova.elena@gmail.com

² Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская наб. 7/9, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: oraikova@gmail.com

РЕЗЮМЕ

Методом флуоресцентно меченого фаллоидина в конфокальном лазерном сканирующем микроскопе (CLSM) на тотальных препаратах исследована мускулатура двух видов панцирных плавающе-ползающих коловраток семейства Brachionidae: *Platytias quadricornis* и *Brachionus diversicornis* с маллеатным типом мастакса. Выявлены элементы соматической, висцеральной и сомато-висцеральной мускулатуры. В области туловища у обоих видов расположены основные ретракторы различной мощности: передние дорсальные и вентральные у *P. quadricornis* и медиальные и вентро-латеральные у *B. diversicornis*. На уровне основания ноги лежат задние дорсальные ретракторы. Существенных отличий в расположении и строении мускулатуры мастакса не выявлено. Впервые описана продольная дорсальная мышца стенки маллеатного мастакса. Все отличия в расположении и мощности мускульных элементов напрямую связаны со степенью сплюснутости пластин панциря, с формой и размерами тела, со строением и расположением ноги.

Ключевые слова: коловратки, мускулатура, окраска меченым фаллоидином

MUSCULATURE OF TWO SPECIES OF ROTIFERS OF THE FAMILY BRACHIONIDAE

Е.А. Kotikova^{1*} and O.I. Raikova^{1,2}

¹Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: kotikova.elena@gmail.com

²Saint-Petersburg State University, Universitetskaya Emb. 7/9, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: oraikova@gmail.com

ABSTRACT

The musculature patterns in two species of loricate swimming-crawling rotifers from the family Brachionidae: *Platytias quadricornis* and *Brachionus diversicornis* (with malleate type mastax) have been investigated on whole mount preparations by methods of phalloidin fluorescence and confocal laser scanning microscopy (CLSM). Elements of somatic, visceral, and somato-visceral musculature have been detected. In both investigated species, the main retractors of different strength are located in the mastax area: anterior dorsal and ventral retractors in *P. quadricornis*, and medial and ventro-lateral ones in *B. diversicornis*. The posterior dorsal retractors lie at the level of the base of the foot. No noticeable difference between the two species in position and strength of mastax muscles has been detected. A longitudinal dorsal muscle of the wall of the malleate mastax has been described for the first time. All the differences detected in the position and strength of the corresponding muscular elements seem to be connected with the degree of flatness of the lorica, with the shape and size of the body, and with the structure and position of the foot.

Key words: rotifers, musculature, phalloidin labelling

* Автор-корреспондент / Corresponding author

ВВЕДЕНИЕ

Коловратки – обширная группа микроскопических (в среднем 0.1–0.5 мм в длину) псевдоцеломатных беспозвоночных, широко распространенных в пресноводных водоемах. Долгое время сведения по мускулатуре коловраток были неполными и отрывочными, что объясняется их мелкими размерами и несовершенством классических гистологических методов. Существенный прорыв в изучении мускулатуры коловраток связан с применением конфокальной микроскопии и окраски меченым фаллоидином. Первая статья по изучению мускулатуры бделлоидной беспанцирной коловратки *Philodina* sp. новыми методами вышла в конце 2000 года (Hochberg and Litvaitis 2000), а вторая с результатами аналогичных исследований уже двух видов панцирных коловраток сем. Brachionidae: *Euchlanis dilatata* и *Brachionus quadridentatus* двумя месяцами позже (Kotikova et al. 2001). Эти работы послужили толчком для расширения круга изучаемых форм. Работы последнего десятилетия несомненно обогатили наши знания по строению мускульной системы коловраток различного систематического положения (Sørensen et al. 2003; Kotikova et al. 2004; Sørensen 2005a, b; Котикова и др. 2006; Hochberg and Gurbuz 2007; Riemann et al. 2008, 2009; Hochberg et al. 2010; Hochberg and Lilley 2010; Leasi et al. 2010).

По вопросам систематики коловраток нет единого мнения. В классической системе, разработанной еще в XIX веке, коловратки делились на Digononta и Monogononta по строению половой системы. В позднейших классификациях коловратки вошли в группу Syndermata, включающую Seisonida (часть бывших Digononta), Acanthocephala и Rotifera с двумя подгруппами: Bdelloida и Monogononta (Westheide and Rieger 1996; Barnes et al. 2001). Исследованные нами виды входят в Monogononta. Однако мы считаем наиболее объективной другую систему, разработанную отечественными специалистами (Кутикова 1970; Маркевич 1991) по результатам морфо-функционального исследования ключевых структур коловраток: короны и мастакса. Появление оригинальной методики подготовки мастаксов коловраток для растровой электронной микроскопии (Маркевич и Коренева 1981) позволили одному из ее авторов выделить все

известные к тому времени морфофункциональные типы мастаксов (Маркевич 1991). Строгий морфологический анализ представителей сем. Brachionidae показал, что главная ось мастакса (рамусов) перпендикулярна буккальной трубке; это послужило аргументом для выделения отряда Transversiramida.

Основная цель данной работы – применение современного метода исследования мускулатуры в сочетании с конфокальным лазерным сканирующим микроскопом (CLSM) для уточнения систематического положения коловраток. До сих пор не очевидно, какие признаки мускульной системы имеют филогенетическое значение, а какие обусловлены размерами и формой тела или типом движения. Непонятны и пределы вариаций строения мускулатуры среди близких видов. Наша задача – исследование мускулатуры коловраток, обладающих мастаксом одного типа, принадлежащих одному семейству, одному типу движения, но различающихся по форме и размеру тела, заключенного в панцирь.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования были выбраны панцирные коловратки из отряда Transversiramida, сем. Brachionidae – *Platytias quadricornis* (Ehrenberg, 1832), и два подвида *Brachionus diversicornis*: *Brachionus diversicornis homoceros* (Wierzejski, 1891) и *B. diversicornis diversicornis* (Daday, 1883), обитающие среди макрофитов в прибрежных зонах водоемов и в планктоне прудов повышенной эвтрофности. По типу движения это – плавающе-ползающие формы (Кутикова 1970). Первый вид – *Platytias quadricornis* – имеет округлый панцирь, скульптура панциря крупнозернистая с многоугольными фасетками на спинной пластинке. Длина панциря – 112 мкм, ширина – 150 мкм. Передние спинные шипы загнуты вершинами на брюшную сторону. Передний брюшной край вогнутый. Сзади панцирь с двумя одинаковыми, идущими параллельно друг другу шипами. Отверстие ноги смещено на брюшную сторону. Нога – двухчлениковая втяжная с двумя пальцами. Панцирь сильно сплюснен в дорсовентральном направлении, а его пластинки плотно прижаты краями друг к другу. Два других подвида *Brachionus diversicornis* имеют крупный гладкий панцирь. Их передний брюшной край – прямой с

небольшим срединным углублением. Задние углы панциря вытянуты в длинные шипы; у первого подвида шипы одинаковой длины, панцирь имеет длину 262 мкм и ширину 180 мкм, у второго – задний левый шип короче правого и длина панциря составляет 183 мкм при ширине 140 мкм. У всех трех видов мастакс маллеатного типа, коловращательный аппарат типа *Euchlanis*.

Материал был собран в водоемах Ярославской области (пос. Борок, ФГБУН ИБВВ РАН) летом 2002 и 2011 гг. и зафиксирован раствором Стефанини (2%-ный параформальдегид с 15%-ной пикриновой кислотой в 0,1М Na-фосфатном буфере, рН 7,6). Чтобы избежать втягивания головы и ноги в туловище до состояния «бочки» (Wallas and Snell 1991), коловраток держали в 2%-ном растворе сернистой магнезии, но помогало это не всегда. Фиксированных коловраток хранили несколько недель в фиксаторе, потом отмывали до двух суток в фосфатно-солевом буфере (PBS) с 20%-ной сахарозой. Для выявления в мышечной системе фибриллярного актина (Ф-актина) материал перед инкубацией промывали 3 раза по 5 мин в PBS с 0.2%-ным Triton X-100 (PBS-T). Затем животных инкубировали в течение 2 ч при комнатной температуре в темноте с фаллоидином, меченым TRITC (phalloidin-TRITC, Sigma, 1:200) (Wahlberg 1998). После промывки в PBS материал помещали под покровные стекла в раствор глицерина в PBS 2:1 и исследовали на конфокальном микроскопе Leica TCS SP5. Серии оптических срезов использовались для получения проекций максимальной интенсивности и трехмерных реконструкций.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Platytias quadricornis. Мышечные волокна, содержащие Ф-актин, выявлены в соматической, висцеральной и сомато-висцеральной мускулатуре.

Соматическая мускулатура P. quadricornis состоит из сфинктера короны и нескольких пар ретракторов: короны, туловища (вилочкообразных передних дорсальных, вентральных, задних дорсальных и двух пар продольных, идущих от мастакса к ноге); двух пар ретракторов ноги; 6 пар дорсовентральных мышц, трех поперечных мышц впереди и позади мастакса и перед ногой, ряда продольных и поперечных туловищных мышц, кольцевой мышцы в основании ноги и пары продольных мышц пальцев ноги (Рис. 1, 2А).

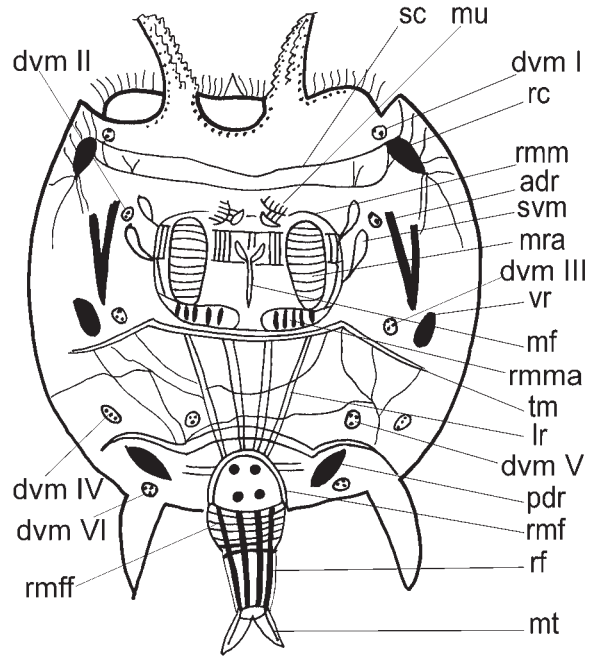


Рис. 1. Схема строения мускулатуры *Platytias quadricornis*. *Сокращения:* adr – передний дорсальный ретрактор; dmm – дорсальная мышца стенки мастакса; dr – дорсальный ретрактор; dtt – мышца спинного щупальца; dvm – дорсовентральная мышца; evr – наружный вентральный ретрактор; idrf – внутренний дорсальный ретрактор ноги; lm – продольная мышца; lr – продольный ретрактор; mc – мышца клоаки; mf – мышца фулькрума; mr – медиальный ретрактор; mra – мышца рамуса; mt – мышца пальца ноги; mu – мышца ункуса; pdr – задний дорсальный ретрактор; rc – ретрактор короны; rf – ретрактор ноги; rmf – кольцевая мышца у основания ноги; rmm – кольцевые мышцы ноги; rmm – кольцевая мышца мастакса; rmma – кольцевая мышца манубрия; rmmo – кольцевая мышца ротового отверстия; sc – сфинктер короны; svm – сомато-висцеральная мышца; tf – тонкое мышечное волокно; tm – поперечная мышца; vlr – вентро-латеральный ретрактор; vr – вентральный ретрактор.

Fig. 1. Schematic drawing of the body wall musculature of *Platytias quadricornis*. *Abbreviations:* adr – anterior dorsal retractor; dmm – dorsal muscle of the mastax; dr – dorsal retractor; dtt – dorsal tubular tentacle muscle; dvm – dorso-ventral muscle; evr – external ventral retractor; idrf – inner dorsal retractor of the foot; lm – longitudinal muscle; lr – longitudinal retractor; mc – muscle of the cloaca; mf – muscle of the fulcrum; mr – medial retractor; mra – muscle of the ramus; mt – muscle of the toe; mu – muscles of the uncus; pdr – posterior dorsal retractor; rc – retractor of the corona; rf – retractor of the foot; rmf – ring muscle at the base of the foot; rmm – ring muscles of the foot; rmm – ring muscle of the mastax; rmma – ring muscle of the manubrium; rmmo – ring muscle of the mouth opening; sc – sphincter of the corona; svm – somato-visceral muscle; tf – thin muscle fibre; tm – transverse muscle; vlr – ventro-lateral retractor; vr – ventral retractor.

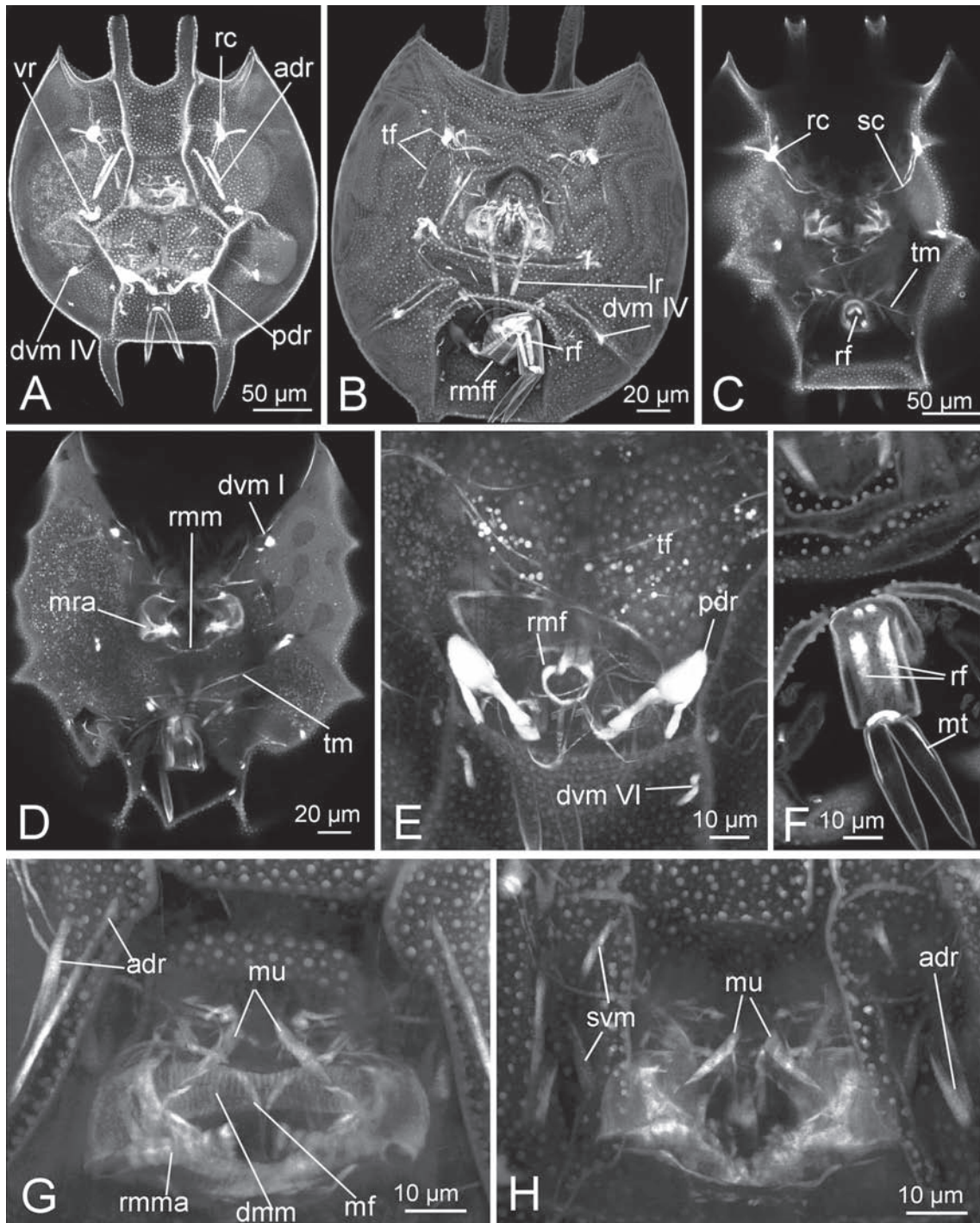


Рис. 2. *Platytias quadricornis*, окраска мускулатуры фаллоидином. А–В – проекция оптических срезов; С, D, F – оптические срезы: С – на уровне ретракторов короны; D – на уровне рамусов; F – на уровне ноги; Е, G, H – проекция оптических срезов: Е – заднего конца тела; G и H – мастакса. Сокращения см. Рис. 1.

Fig. 2. *Platytias quadricornis*, phalloidin staining of muscles. A–B – projection of a whole-mount preparation; C, D, F – optical sections: C – optical section at the level of the corona; D – at the level of the rami; F – at the level of the foot; E, G, H – projection of a whole-mount preparation: E – posterior end of the body, G and H – mastax. For abbreviations see Fig. 1.

В латеральных областях короны обнаружена пара ретракторов длиной 30 мкм и толщиной 10 мкм (Рис. 2А, С, gc). Лежат эти ретракторы в основании короны над ее сфинктером толщиной 1 мкм (Рис. 2С, sc). От ретракторов латерально и вперед отходит ряд тонких мышц, вплоть до самого переднего конца короны. Отмечено и несколько коротких мышц, идущих от сфинктера короны к переднему концу тела коловратки. По бокам от мастакса располагаются передние дорсальные ретракторы вилочкообразной формы (Рис. 2А, adf). Раздвоение на наружную и внутреннюю ветви начинается в дистальной области, образуя между проксимальными участками обеих ветвей угол в 20°. Внутренние ветви толщиной 3.3 мкм достигают в длину 50 мкм, тогда как наружные при толщине 3 мкм несколько короче – 46 мкм. Своим дистальным концом эти ретракторы прикрепляются к стенке тела туловища коловратки позади этой точки прикрепления; ближе к боковым участкам туловища лежат вентральные ретракторы длиной 16 мкм при ширине 3.3 мкм (Рис. 2А, vt). И, наконец, третья пара туловищных ретракторов представлена задними дорсальными ретракторами (Рис. 2А, E, pdr), которые располагаются на уровне основания ноги. Эти ретракторы имеют эллипсоидную форму и достигают в длину 33 мкм при максимальной ширине 13 мкм в средней части (Рис. 2Е).

Две поперечные мышцы появляются позади мастакса и перед ногой, их ширина составляет 1.3 мкм (Рис. 2С, D, tm). В центральном участке туловища выявлены две пары продольных ретракторов, которые начинаются от первой поперечной мышцы, лежащей позади мастакса, и доходят до основания ноги (Рис. 2В, lr). Из них центральная пара немного толще, имеет ширину 3.3 мкм при длине 58 мкм, а более тонкая боковая имеет соответственно ширину 2.6 мкм и длину 60 мкм.

Шесть пар дорсовентральных мышц имеют в поперечном сечении округлую или слегка удлиненную форму; их толщина составляет от 5 до 8 мкм (Рис. 1, dvm I–VI). В направлении от переднего к заднему концу дорсовентральные мышцы располагаются следующим образом: первая пара лежит в латеральных участках короны (Рис. 2D), вторая в области проксимальных участков передних дорсальных ретракторов, третья на уровне первой, но позади мастакса, четвертая и пятая над второй поперечной мышцей: четвертая в лате-

ральной области тела (Рис. 2А, В), а пятая сдвинута ближе к центру тела. Самая последняя шестая пара лежит под задним дорсальным ретрактором, практически в самом заднем участке туловища (Рис. 2Е). Здесь же выявлено густое переплетение тонких продольно и поперечно ориентированных мышечных волокон.

Основание двухчлениковой ноги окружено кольцевой мышцей толщиной 1.3 мкм (Рис. 2Е, gmf), к которой примыкает две пары ретракторов ноги толщиной 5 мкм при длине до 50 мкм (Рис. 2F, gf). Наружная, более мощная пара вентральных ретракторов ноги крепится к боковым участкам стенки тела в области мастакса, проходит в ногу и следует до пальцев, а более короткая внутренняя дорсальная пара идет только в самой ноге. Оба членика ноги имеют одинаковую длину 33 мкм, при этом длина их пальцев достигает 50 мкм. В первом членике ноги четко выделяется до 5 тонких кольцевых мускульных волокон, лежащих снаружи от внутренних ретракторов ноги (Рис. 2В, gmff). От ноги, по направлению к боковым поверхностям туловища, практически перпендикулярно к латеральным краям панциря отходит пара коротких мускульных волокон толщиной 1.5 мкм. У основания пальцев ноги лежит полукруглая мышца, от которой по внешней стороне пальцев следует пара билатерально симметричных тонких волокон толщиной до 1 мкм (Рис. 2F, mt).

Висцеральная мускулатура выявлена в мастаксе (глотке). Она представлена тонкой кольцевой мышцей, окружающей мастакс и имеющей толщину 2.5 мкм (Рис. 2D, gmm). Длина самого мастакса у самого крупного из исследованных экземпляров достигает 50 мкм при ширине 33 мкм. В стенке мастакса по всей длине располагается мощная поперечно-полосатая дорсальная мышца, которая служит для его расширения и последующего сокращения во время приема и переработки пищи (Рис. 2G, dmm). Эта прямая мышца имеет длину 50 мкм, ширину в центре – 6 мкм, а по бокам – 10 мкм. Имеют свою мускулатуру и ригидные части челюстного аппарата, расположенные в полости мастакса (Рис. 2G, H). Это – непарный фулькрум и парные ункусы, рамусы и манубрии. В центре мастакса лежит короткий в виде пластинки фулькрум, перпендикулярный к продольной оси тела, поэтому его мышцу мы видим в профиль и она имеет толщину чуть более 1 мкм (Рис. 2G, mf). Мощные и массивные раму-

сы – впереди заостренные, на их внутреннем крае вместо зубов бугорки и ямки. Мышца рамусов имеет длину 28 мкм при ширине 25 мкм (Рис. 2D, *tra*). Мышцы ункусов представлены тонкими пластинками треугольной формы, основание треугольника – 2.5 мкм, высота – 12.5 мкм (Рис. 2H, *mu*); они проходят под углом 45° к продольной оси тела. Мышцы, расположенные на пластинках редких зубов, направленных к центру мастакса, очень тонкие и поэтому определить их размеры не удалось. Массивные передние участки манубриев закрыты рамусами, но видны короткие рукоятки, направленные с боков навстречу друг другу. Длина каждой рукоятки – 25 мкм, ширина – 6 мкм. В ее составе – 5 плотно упакованных кольцевых мышц толщиной 2.5 мкм (Рис. 2G, *gma*).

Сомато-висцеральная мускулатура представлена двумя парами мышц, связывающих мастакс с поверхностью тела (Рис. 2H, *svm*). Первая пара идет от проксимальных участков мастакса и ориентирована вперед. Вторая несколько крупнее, лежит под первой и начинается в срединной области мастакса. Обе эти мышцы имеют форму треугольника высотой 15 мкм. Дистальный конец этих мышц образует основание треугольника шириной 2.5 мкм, а заостренный проксимальный участок – вершину треугольника шириной менее 1 мкм.

Два подвида *Brachionus diversicornis*: *B. diversicornis homoceros* и *B. diversicornis diversicornis* имеют сходный план строения мускулатуры.

Соматическая мускулатура представлена сфинктером короны, ретракторами короны и туловища: парой мощных передних медиальных и более слабых вентро-латеральных, парой дорсальных, а также двумя парами ретракторов ноги, поперечной мышцей, лежащей под коловращательным аппаратом, продольной мышцей в области медиальных ретракторов, несколькими более мелкими продольными мышцами и четырьмя парами дорсовентральных мышц (Рис. 3).

Brachionus diversicornis. В области короны располагается сфинктер толщиной 1.5 мкм (Рис. 3, *sc*). Под короной в верхних латеральных участках туловища лежит пара ретракторов короны длиной 26 и шириной 23 мкм (Рис. 4A, *rc*). Между собой ретракторы связаны тонкой поперечной мышцей (*tm*). Кроме этого они посылают редкие волокна в корону и в тело коловратки. От срединного участка поперечной мышцы к переднему спинному щупальцу навстречу друг другу следу-

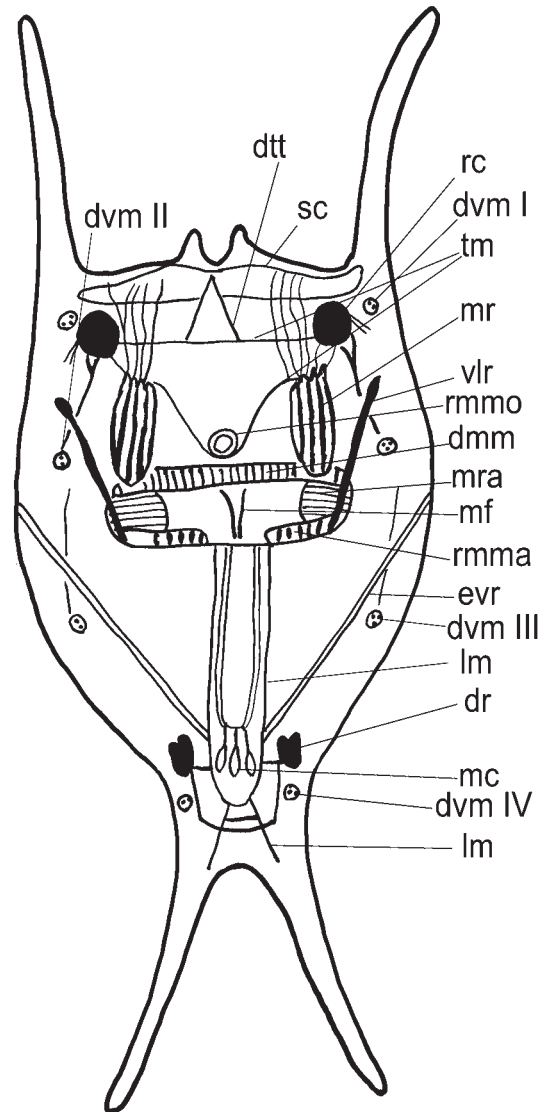


Рис. 3. Схема строения мускулатуры *Brachionus diversicornis*. Сокращения см. Рис. 1.

Fig. 3. Schematic drawing of the body wall musculature of *Brachionus diversicornis*. For abbreviations see Fig. 1.

ет пара тонких мускулов (Рис. 2A, *dt*) длиной 14 мкм при толщине 1.3 мкм, которые соединяются своими проксимальными концами у основания щупальца. Вторая поперечная мышца такой же конфигурации проходит в области ротового отверстия (Рис. 3, *tm*).

Самый мощный туловищный медиальный ретрактор лежит ближе всего к вентральной поверх-

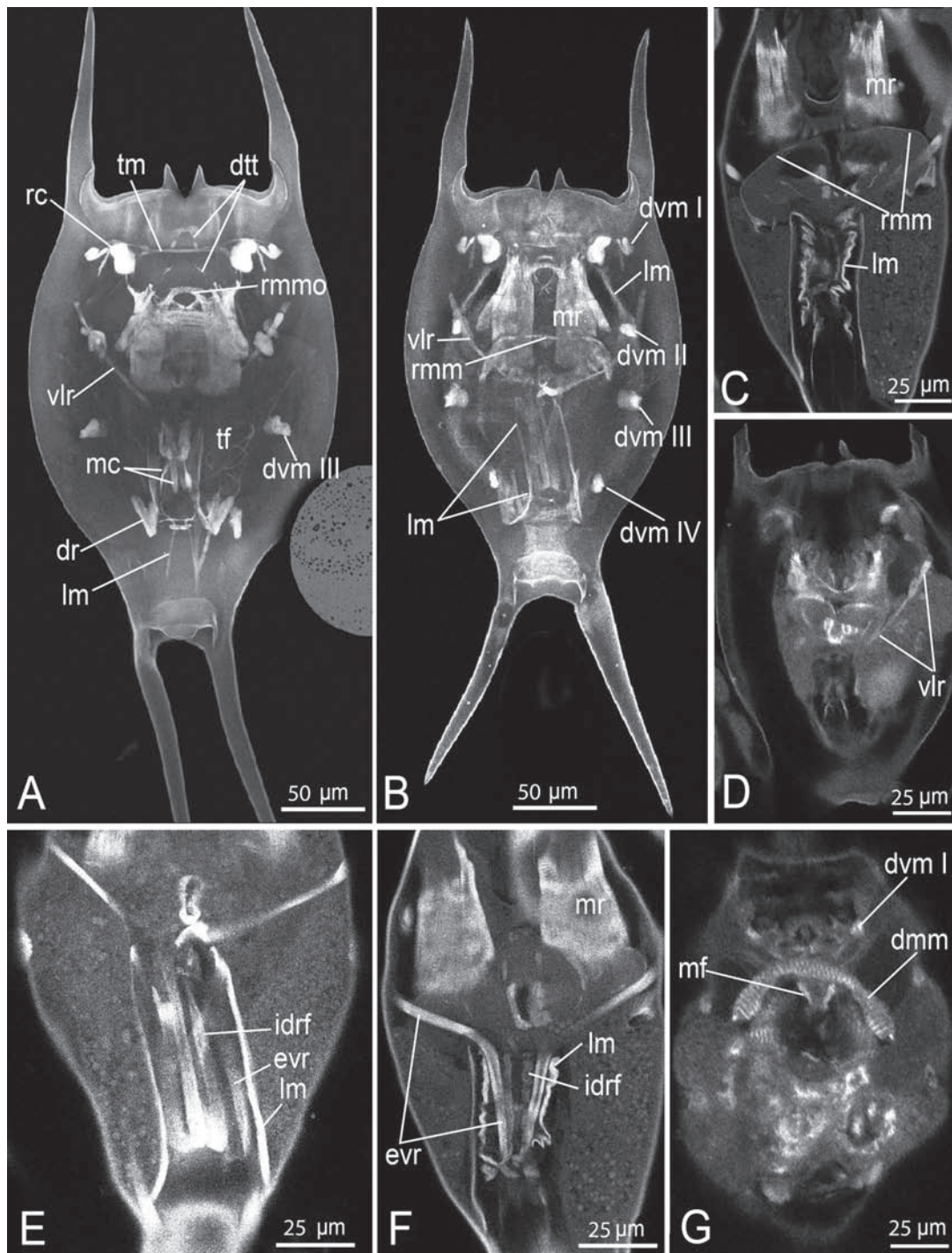


Рис. 4. *Brachionus diversicornis*, окраска мускулатуры фаллоидином. А–В – проекция оптических срезов; С–Г – оптические срезы: С – на уровне медиальных ретракторов; D – на уровне вентро-латеральных ретракторов; E–F – на уровне ноги; G – на уровне мастакса. Сокращения см. Рис. 1.

Fig. 4. *Brachionus diversicornis*, phalloidin staining of muscles. A–B – projection of a whole-mount preparation; C – G – optical sections: C – at the level of the medial retractors; D – at the level of the ventro-lateral retractors, E–F – at the level of the foot; G – at the level of the mastax. For abbreviations see Fig. 1.

ности тела и приурочен к передней трети туловища (Рис. 4В, *mg*). Он достигает в длину 80 мкм и имеет ширину 30 мкм в проксимальной части и 12 мкм в дистальной части. В нем прослеживается до 4 мускульных пучков разной длины, что заметно на его проксимальном участке, от которого по направлению к коловращательному аппарату следует пучком масса тонких мускульных волокон (Рис. 4С). С боков от медиальных ретракторов следует пара продольных мышц (*lm*) длиной 50 мкм и шириной 7 мкм, раздвоенных на самом проксимальном конце под ретрактором короны (Рис. 4В). Здесь же проходят вентро-латеральные ретракторы, которые берут начало под глоткой и следуют от центра мастакса вперед и латерально (Рис. 4D, *vlg*). Их длина достигает 58 мкм при ширине 1.6 мкм, но на самом проксимальном участке ретрактор утолщается до 3.3 мкм.

В задней трети туловища выделяется пара дорсальных ретракторов, состоящих из двух, прижатых друг к другу мускульных пучков, что хорошо видно в проксимальном отделе (Рис. 4А, *dr*). Длина ретракторов – 32 мкм, а ширина в среднем участке – 12 мкм. В дистальной области от этих ретракторов прослеживаются две пары тонких и коротких мышц, первая из которых следует к нижнему участку пищеварительной системы на уровне клоаки, а вторая к тонкой задней продольной мышце, ориентированной вдоль ноги. Таким образом, мышцы, отходящие от дорсальных ретракторов, формируют между собой прямой угол.

В латеральных областях туловища было обнаружено 4 пары дорсовентральных мышц толщиной от 15 до 20 мкм, имеющих на срезе округлую или слегка вытянутую форму (Рис. 4А, В, G, *dvm* I–IV). Первая лежит на уровне короны, вторая – сбоку от мастакса, две последние – в задней области тела. Все они располагаются на одинаковом расстоянии друг от друга. Вдоль ноги, длина которой доходит до 70 мкм, проходят тонкие продольные волокна, а внутри расположены 4 пары ретракторов толщиной от 5 до 2.5 мкм (Рис. 4Е, F). Наружный вентральный ретрактор ноги крепится к боковым участкам стенки тела в области мастакса (Рис. 4F, *evr*). Затем он направляется в срединную область туловища к основанию ноги и входит в нее. Его длина с учетом изгиба – 97 мкм, а ширина – 4–5 мкм. Внутри ноги выделяется пара более тонких внутренних дорсальных ретракторов (*idrf*) толщиной 2.5 мкм, следующих до

дистальной кольцевой мышцы ноги. В этом месте от ноги отходит пара пальцев длиной до 58 мкм. В пальцах ноги мышц не обнаружено.

Висцеральная мускулатура представлена в пищеварительной системе. Округлое ротовое отверстие, свойственное плавающе-ползающим коловраткам сем. Brachionidae, окружено кольцевой мышцей толщиной 3 мкм (Рис. 4А, *gmo*).

Глотка или мастакс окружен тонкой кольцевой мышцей (Рис. 4В, *gm*). Внутри мастакса выделяется мощная лентовидная дорсальная мышца, лежащая вдоль его задней стенки и загибающаяся на латеральные участки (Рис. 4G, *dmm*). Ее длина – 80 мкм, а толщина – 8 мкм. В жевательном аппарате наиболее четко удалось выделить мышцы фулькрума, мощных рамусов и манубриев. Эти мышцы сходны с таковыми *P. quadricornis*. Базальные пластинки парных манубриев перекрываются рамусами, а концевые рукоятки имеют по 5 кольцевых мускульных пучков толщиной 1 мкм.

Вдоль всего пищеварительного тракта следуют продольные мышцы, которые заканчиваются ниже клоаки с ее 3-мя мускулами (*mc*) поперечной мышцей (*tm*), от которой к заднему концу туловища проходит пара коротких продольных мышц длиной 8 и толщиной 1.3 мкм, ориентированных вдоль ноги и слегка латерально (Рис. 3, 4А).

ОБСУЖДЕНИЕ

Количество работ по исследованию мускулатуры коловраток с каждым годом растет. Все авторы в той или иной степени предпринимают попытки использовать морфологические особенности строения мускулатуры для решения вопросов филогении и систематики. Чаще всего констатируются морфологические особенности и ставятся вопросы (Wilts et al. 2009), реже даются объяснения и формулируются основные критерии возникновения определенных структур (Sørensen et al. 2003; Котикова и др. 2006).

Мускулатура коловраток в первую очередь необходима для работы внутренних органов и передвижения. Соматическая мускулатура представлена наружными кольцевыми и погруженными продольными мышцами. Описано множество примеров архитектоники беспанцирных и панцирных коловраток. Беспанцирные демонстрируют наружные кольцевые мышцы различного качества и структуры, а также комплекс

продольных. Так, у бделлоид *Rotaria* и *Philodina* 16 кольцевых мышц, не замкнутых на вентральной стороне, образуют дорсальные дуги (Нуман 1951; Hochberg and Litvaitis 2000). Этим коловраткам свойственен пиявкообразный или пяденичный способ движения. По иному двигаются беспанцирные плавающе-ползающие Dicranophoridae, имеющие длину туловища 500 мкм, а пальцы короткой ноги – 100 мкм. У них выявлено 7 неполных кольцевых мышц разной конфигурации и одна полная кольцевая pedalная, плюс 9 пар продольных мышц (Riemann et al. 2008). Среди последних встречаются как длинные мышцы, идущие от головы до ноги, так и очень короткие, не выходящие за пределы ноги.

У исследованных нами видов плавающе-ползающих панцирных коловраток выявлены существенные различия в строении и расположении элементов соматической мускулатуры при совпадении структур маллеатного мастакса. Имея одинаковый способ движения и сильно сплюснутый панцирь, эти коловратки существенно различаются по соотношению его длины и ширины. Так, у *P. quadricornis* длина панциря всего на 1/3 больше ширины, тогда как у *B. diversicornis* это соотношение уже – 2:1. Именно поэтому у *B. diversicornis* имеются сильные медиальные ретракторы, хорошо развитые вентро-латеральные и дорсальные, а у *P. quadricornis* – парные передние и задние дорсальные. Дорсовентральные мышцы, так необходимые панцирным коловраткам, имеют в сечении округлую или удлинненную форму. Наличие шести таких мышц у *P. quadricornis*, четыре из которых выявлены в задней трети тела и только две в передней при толщине 5–8 мкм, можно объяснить только формой тела. Иная картина имеет место в расположении четырех дорсовентральных мышц у *B. diversicornis*. Для вытянутого в длину тела коловратки естественно присутствие таких более сильных мышц толщиной от 15 до 20 мкм, лежащих в латеральных областях на одинаковом расстоянии друг от друга. Мускулатура еще одного вида брахионид *Brachionus manjavacas* в качестве кольцевых мышц имеет только дорсовентральные участки (Leasi et al. 2010). Эти мышцы сохраняются и у *B. quadridentatus*, но дополнены сфинктером короны (Kotikova et al. 2001).

Обнаружены и отличия в мускулатуре ног. Классические исследования мускулатуры *Brachionus calyciflorus* выявили две пары ретракторов

ноги: дорсальную и вентральную (Remane 1929–32) (полное совпадение с нашими данными для *B. diversicornis*), причем именно длинный и более сильный вентральный начинается от мастакса, а дорсальный – только от основания ноги. Особый интерес для нас представляет наличие у этого вида сильного центрального ретрактора, соответствующего медиальному ретрактору *B. diversicornis* и 4-х дорсовентральных мышц, расположенных на одинаковом расстоянии друг от друга у обоих видов. Следует подчеркнуть наличие общего плана строения мускулатуры у коловраток рода *Brachionus* (Kotikova et al. 2001) и *Platyias* (Котикова и др. 2006). Имеющиеся у них отличия связаны с размерами тела и строением ног. Форма и размеры всех ретракторов могут варьировать в связи с разной степенью их сокращения при фиксации.

Классические исследования мускулатуры коловраток продемонстрировали заметные различия на примерах близкородственных видов рода *Synchaeta* (Peters 1931). Аналогичная ситуация выявлена нами среди представителей родов *Brachionus* (Kotikova et al. 2001) и *Platyias* (Котикова и др. 2006). Существенные изменения в количестве ретракторов туловища и их мощности напрямую связаны с формой тела коловраток, покрытых панцирем, и степенью сплюснутости его пластин. Что же касается ретракторов ноги, то здесь все определяется функциональной спецификой ее работы, связанной с прямым участием ноги в передвижении коловраток и ее прикреплении к субстрату. Так, например, для *Philodina* sp. из Bdelloida, которым свойственно пяденичное передвижение, авторы предположили лучшее развитие комплексов ретракторов ноги, чем у планктонных видов (Hochberg and Litvaitis 2000). В этой связи следует обратить внимание и на тот факт, что в ноге изученной нами бделлоиды *Rotaria tardigrada* выявлено 6 катехоламинергических нейронов, тогда как у других коловраток их число не превышало двух (Kotikova 1995).

У лишенной ноги плавающей коловратки *Notholca acuminata* (Brachionidae) выявлено 3 пары продольных ретракторов и 4 пары кольцевых ретракторов, видоизмененных в вентролатеральные и дорсолатеральные мышцы (Sørensen et al. 2003). Наличие у *N. acuminata* уникальной клоакальной мембраны, которая служит для прикрепления коловратки, привело к возникновению сомато-клоакальных и висцеро-клоакальных

мышц, впервые здесь описанных. Эти структуры, как и спиралеобразная мышца с отходящей от нее парой V-образных мышц, обнаруженные нами впервые в клоаке *Testudinella patina*, планктобентической коловратки с панцирем округлой формы, следует рассматривать как маркеры мускульной системы этих видов коловраток (Котикова и др. 2006).

Современный подход к исследованию мускулатуры коловраток продемонстрировала группа авторов, используя сочетание нескольких методов исследования (Wilts et al. 2009, 2012). У выбранных ими видов *Bryceella stylata* и *Squatinella rostrum*, до недавнего времени относившихся к разным семействам, выявлены поразительные сходства в морфологии, экологии и способе движения, что указывает на их близкое родство. Морфологическая характеристика, характерное движение толчками, выбор сходного места обитания представлены авторами как синапоморфии, с оговоркой о необходимости подтверждения этой гипотезы будущим филогенетическим анализом, желательно по результатам молекулярных методов. Именно такой подход к решению данной проблемы актуален в настоящее время.

БЛАГОДАРНОСТИ

Дирекции и сотрудникам ИБВВ РАН (Борок) огромное спасибо за предоставленную возможность работать в лабораториях института в течение многих лет. Авторы выражают искреннюю благодарность коллегам, сотрудникам лаборатории эволюционной морфологии ЗИН РАН, А.А. Петрову и А.Н. Шумееву за помощь в работе на CLSM. Искреннее спасибо профессору Л.А. Кутиковой за помощь в определении материала. Работа проводилась при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 09-04-01309) и Министерства образования и науки Российской Федерации в центре коллективного пользования (ЦКП) «Таксон».

ЛИТЕРАТУРА

- Котикова Е.А., Райкова О.И. и Флячинская Л.П. 2006. Исследование архитектоники мускулатуры коловраток методом флуоресценции с применением конфокальной микроскопии. *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*, **42**: 72–79.
- Кутикова Л.А. 1970. Коловратки фауны СССР. Наука, Ленинград, 742с.
- Маркевич Г.И. 1991. Филогения коловраток и эволюция их таксономической системы. В кн.: В.Г. Гагарин (Ред.) Фауна, биология и систематика свободноживущих низших червей. Министерство печати и массовой информации, Рыбинск: 74–94.
- Маркевич Г.И. и Коренева Е.А. 1981. К методике подготовки мастаксов коловраток для растровой электронной микроскопии. *Зоологический журнал*, **60**: 1562–1564.
- Barnes R.S.K., Calow P., Olive P.J.W., Golding D.W. and Spicer J.I. 2001. *The Invertebrates: a synthesis*, Malden MA: Blackwell, Oxford: 497 p.
- Hochberg R. and Litvaitis M.K. 2000. Functional morphology of the muscles in *Philodina* sp. (Rotifera: Bdelloidea). *Hydrobiologia*, **432**: 57–64.
- Hochberg R. and Gurbuz O.A. 2007. Functional morphology of somatic muscles and anterolateral setae in *Filinia novaezealandiae* Shiel and Sanoamuang, 1993 (Rotifera). *Zoologischer Anzeiger*, **246**: 11–22.
- Hochberg R. and Lilley G. 2010. Neuromuscular organization of the freshwater colonial rotifer, *Sinantherina socialis*, and its implication for understanding the evolution of coloniality in Rotifera. *Zoomorphology*, **129**: 153–162.
- Hochberg R., O'Brien S. and Puleo A. 2010. Behavior, metamorphosis and muscular organization of the predatory rotifer *Acychus inquietus* (Rotifera, Monogononta). *Invertebrate Biology*, **129**: 210–219.
- Hyman L.N. 1951. *The Invertebrates III. Acanthocephala, Aschelminthes and Entoprocta. The pseudocoelomate Bilateria*. McGraw-Hill, New York, Toronto, London. 572 p.
- Kotikova E.A. 1995. Localization and neuroanatomy of catecholaminergic neurons in some rotifer species. *Hydrobiologia*, **313/314**: 123–127.
- Kotikova E.A., Raikova O.I., Flyachinskaya L.P. and Reuter M. 2001. Rotifer muscles as revealed by phalloidin–TRITC staining and confocal scanning laser microscopy. *Acta Zoologica (Stockholm)*, **82**: 1–9.
- Kotikova E.A., Raikova O.I., Reuter M. and Gustafsson M.K.S. 2004. Musculature of an illoricate predatory rotifer *Asplanchnopus multiceps* as revealed by phalloidin fluorescence and confocal microscopy. *Tissue & Cell*, **36**: 189–195.
- Leasi F., Fontaneto D. and Melone G. 2010. Phylogenetic constraints in the muscular system of rotifer males: investigation on the musculature of males versus females of *Brachionus manjavacas* and *Epiphanes senta* (Rotifera, Monogononta). *Journal of Zoology*, **282**: 109–119.
- Peters F. 1931. Untersuchungen über Anatomie und Zellkonstanz vor Synchaeta (*S. grimpei* Remane, *S. baltica* Ehrenb., *S. tavina* Hood und *S. triophthalma* Lauterborn). *Zeitschrift Wissenschaftliche Zoologie*, **139**: 1–119.

- Remane A. 1929–32.** Rotatorien. In: Klassen und Ordnungen des Tier-reichs. H.G.Bronns (Red). Akademische Verlagsgesellschaft M.B.H., Leipzig: **IV(II)**: 576 s.
- Riemann O., Arbizu P.M. and Kieneke A. 2008.** Organisation of body musculature in *Encentrum mucronatum* Wulfert, 1939, *Dicranophorus forcipatus* (O.F. Müller) and in the ground pattern of *Ploima* (Rotifera : Monogononta). *Zoologischer Anzeiger*, **247**: 133–145.
- Riemann O., Wilts E.F., Ahlrichs W.H. and Kieneke A. 2009.** Body musculature of *Beauchampiella eudactylota* (Gosse, 1886) (Rotifera : Euchlanidae) with additional new data on its trophy and overall morphology. *Acta Zoologica (Stockholm)*, **90**: 265–274.
- Sørensen M.V., Funch P., Hooge M. and Tyler S. 2003.** Musculature of *Notholca accuminata* (Rotifera: Ploima: Brachionidae) revealed by confocal scanning laser microscopy. *Invertebrate Biology*, **122**: 223–230.
- Sørensen M.V. 2005a.** Musculature in three species of *Proales* (Monogononta, Rotifera) stained with phalloidin-labeled fluorescent dye. *Zoomorphology*, **124**: 47–55.
- Sørensen M.V. 2005b.** The musculature of *Testudinella patina* (Rotifera : Flosculariacea), revealed with CLSM. *Hydrobiologia*, **546**: 231–238.
- Wahlberg M.N. 1998.** The distribution of F-actin during the development of *Diphyllobothrium dendriticum* (Cestoda). *Cell Tissue Research*, **291**: 561–570.
- Wallas R.L. and Snell T.W. 1991.** Rotifera. In: J.H. Thorp and A.P. Covich (Ed.) Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates. American Press, New York: 187–248.
- Westheide W. and Rieger R. 1996.** Spezielle Zoologie Teil 1: Einzeller und Wirbellose Tiere, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart: 720–722.
- Wilts E.F., Ahlrichs W.H. and Arbizu P.M. 2009.** The somatic musculature of *Bryceella stylata* Muller, 1886) (Rotifera : Proalidae) as revealed by confocal laser scanning microscopy with additional new data on its trophi and overall morphology. *Zoologischer Anzeiger*, **248**: 161–175.
- Wilts E.F., Wulfken D., Ahlrichs W.H. and Arbizu P.M. 2012.** The musculature of *Squatinalla rostrum* (Milne, 1886) (Rotifera: Lepadellidae) as revealed by confocal laser scanning microscopy with additional new data on its trophi and overall morphology. *Acta Zoologica (Stockholm)*, **93**: 14–27.

Представлена 20 июня 2012; принята 30 октября 2012.