

УДК 591.4:595.18

СОМАТИЧЕСКАЯ МУСКУЛАТУРА КОЛОВРАТОК *Asplanchna girodi* Guerne, 1888 И *Trichotria pocillum* (Müller, 1776) (Rotifera, Pseudotrocha, Ploima): СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АСПЕКТ

© 2015 г. Е. А. Котикова*, О. И. Райкова**, Е. М. Коргина***

*Зоологический институт РАН,

199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 1,

e-mail: kotikova.elena@gmail.com

**Санкт-Петербургский государственный университет,

199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9

***Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н

Поступила в редакцию 15.07.2014 г.

Проведено сравнительное исследование соматической мускулатуры беспанцирной коловратки *Asplanchna girodi* Guerne, 1888 и панцирной *Trichotria pocillum* (Müller, 1776) методом флуоресценции фаллоидина и конфокальной лазерной сканирующей микроскопии. Выявлено сходное послышное расположение элементов соматической мускулатуры, представленной наружными кольцевыми, погруженными продольными мышцами и лежащими еще глубже ретракторами. Основные различия отмечены в количестве и местах расположения продольных, кольцевых, поперечных мышц, ретракторов, а также в наличии дорсовентральных мышц только у *T. pocillum*. Посткоронарная поперечная мышца *Asplanchna girodi* и дорсальный участок передней кольцевой мышцы *Trichotria pocillum* служат местом крепления мышц-ретракторов. Все ретракторы (за исключением латеральных ретракторов *Asplanchna girodi*, медиальных ретракторов и ретракторов ноги *Trichotria pocillum*, образованных косоисчерченными мышцами), представлены гладкими и поперечно-полосатыми мышцами. У *Asplanchna girodi* выявлено три пары ретракторов, 10 продольных и 5 кольцевых мышц и связующее их густое мускульное сплетение, у *Trichotria pocillum* — четыре пары ретракторов, пять поперечных мышц, сильные ретракторы ноги и новая для коловраток арочная структура головного отдела. Восемь пар дорсовентральных мышц, отмеченных у *T. pocillum*, полностью отсутствуют у *Asplanchna girodi*.

Ключевые слова: Rotifera, *Asplanchna girodi*, *Trichotria pocillum*, мускулатура, окраска меченым фаллоидином.

DOI: 10.7868/S0320965215040105

ВВЕДЕНИЕ

Коловратки — микроскопические псевдоцеломические животные, среди которых лишь несколько десятков видов достигают в длину 1–2 мм, остальные существенно мельче. В среднем их длина ≤0.1–0.5 мм. Известно ~2 тыс. видов [22]. Систематическое положение коловраток до сих пор остается неопределенным. Чаще всего систематики принимают разделение группы по строению половой системы на Monogononta и Digononta [28]. Для Rotifera и Acanthocephala предложено название Syndermata, которое подчеркивает их синапоморфию, а именно уникальный синцитиальный эпидермис с лежащей в цитоплазме пластинкой [7]. Позднее были внесены уточнения и в группу Syndermata вошли Acanthocephala и Rotifera с двумя подгруппами: Bdelloidea и Monogononta [8, 29]. Однако до сих пор не разрешены филогенетические отношения внутри Syndermata. В последнем исследовании Фонтане-

то и Йонделиуса [10] изучены >1 тыс. последовательностей COI и поддержаны клады Acanthocephala, Bdelloidea, Monogononta и Seisonidea. Взаимоотношения этих групп остались неясными, за исключением четкого выделения сестринских отношений между Acanthocephala и Bdelloidea.

В систематике коловраток по-прежнему огромную роль играют морфологические признаки. В этой связи большое внимание стали уделять исследованию мускулатуры. В книге Ремане [18] собраны и обобщены все имеющиеся к тому времени сведения по строению мускулатуры коловраток, полученные с помощью классических гистологических методов. Современная методика флуоресцентно меченого фаллоидина в сочетании с конфокальной микроскопией (CLSM) [26] впервые применена на беспанцирной *Philodina* sp. [13] и на панцирных *Euchlanis dilatata* Ehrenberg и *Brachionus quadridentatus* Hermann. [15]. Эти работы послужили стимулом для появления серии

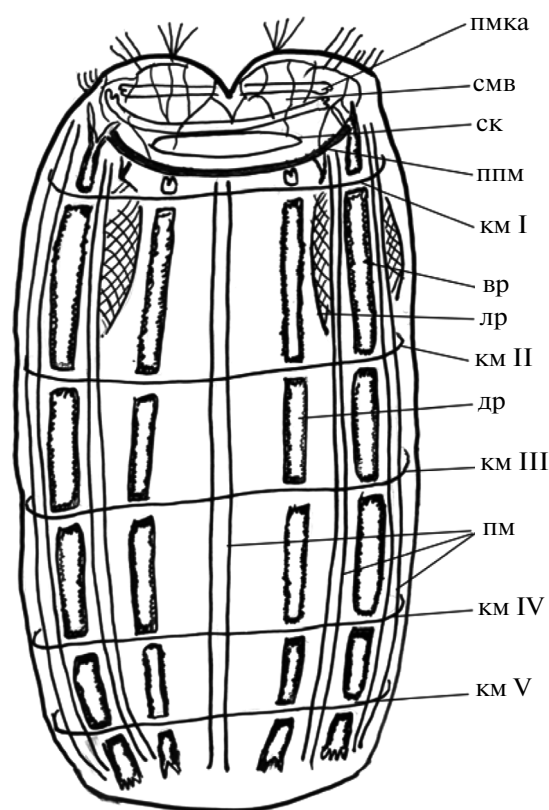


Рис. 1. Схема строения мускулатуры *Asplanchna girodi*: вр – вентральный ретрактор, др – дорсальный ретрактор, км I – км V – кольцевые мышцы, лр – латеральный ретрактор, пм – продольные мышцы, пмка – полукольцевая мышца коловращательного аппарата, ппм – посткоронарная поперечная мышца, ск – сфинктер короны, смв – сеть мускульных волокон.

статей по строению мускулатуры коловраток различного систематического положения [1–4, 11, 12, 14, 16, 17, 20, 21, 23–25, 30, 31]. Огромное разнообразие форм коловраток способствует продолжению таких исследований. Среди изученных форм преобладают панцирные, в 2 раза превышающие число беспанцирных. Такое неравное соотношение послужило стимулом для проведения сравнительного исследования. Краткое описание кожной мускулатуры *Trichotria pocillum* опубликовано ранее [1], однако следует добавить описание ряда новых морфологических элементов, необходимых для сравнения участков соматических мускулатур беспанцирной и панцирной коловраток из группы Monogononta, Ploima.

Цель работы – изучить архитектуру расположения основных элементов мускульной системы и провести их сравнительный анализ на примерах беспанцирной и панцирной коловраток. Подобных исследований ранее не проводили.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования выбраны две формы из группы Monogononta надотряда Pseudotrocha.

Первой стала хищная беспанцирная коловратка *Asplanchna girodi* Guerne, 1888 – представитель сем. Asplanchnidae из отр. Ploima, обитатель планктона. Она не имеет ноги, ее мешковидное тело длиной 500–700 мкм разделено на голову и туловище. Коловращательный аппарат с большим апикальным полем и простым венчиком ресничек. Мاستак большой, инкудатного типа. По типу движения это плавающая коловратка [5]. В материале были мелкие коловратки длиной ≤ 500 мкм.

Вторым объектом послужила панцирная коловратка *Trichotria pocillum* (Müller, 1776) из сем. Trichotriidae отр. Ploima. Панцирь этой коловратки состоит из трех самостоятельных частей, которые покрывают голову, туловище и ногу в отдельности. Голова защищена несколькими шейными пластинками. Целостный панцирь туловища сплюснен дорсовентрально. В основании двухчлениковой ноги находятся две сильно варьирующие по длине шпоры. Второй более короткий членик ноги заканчивается парой длинных пальцев с непарным шипом между ними. Мاستак маллеатного типа. Обитает эта коловратка в прибрежной зоне пресноводных водоемов и относится к плавающе-ползающим формам [5]. Длина панциря туловища коловратки 110–150 мкм, длина пальцев 80–120 мкм, длина шпор 50–75 мкм.

Материал собран в прудах Ярославской обл. на базе Института биологии внутренних вод РАН (пос. Борок) летом 2012–2013 гг. и зафиксирован раствором Стефанини (2%-ный параформальдегид с 15%-ной пикриновой кислотой на 0.1M Na-фосфатном буфере, pH 7.6). Чтобы избежать втягивания головы и ноги в туловище до состояния “бочки” [27], коловраток держали в 2%-ном растворе сернокислого магния, но помогало это не всегда. Коловраток фиксировали в течение 1 ч, затем помещали в эппендорфы и хранили несколько недель в фиксаторе при температуре 4°C. После хранения коловраток отмывали от 4 ч до 2 сут в 0.01M PBS (pH 7.4) с 20%-ной сахарозой, чтобы укрепить мягкие ткани. Непосредственно перед окраской материал промывали 3 раза по 5 мин в 0.01M PBS (pH 7.4) с 0.2%-ной Triton X-100 (PBS-T). Затем животных окрашивали фаллоидином, меченым TRITC (phalloidin-TRITC, Sigma, 1 : 200) в течение 2 ч при комнатной температуре в темноте [26]. После споласкивания в PBS материал помещали под покровные стекла в раствор глицерина с PBS (2 : 1) и рассматривали в конфокальном микроскопе Leica TCS SP5. Серии оптических срезов использовали для получения проекций максимальной интенсивности и трехмерных реконструкций.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

***Asplanchna girodi*.** Мышечные волокна, содержащие Ф-актин, выявлены в соматической мускулатуре (рис. 1 и 2a–2u). Соматическая муску-

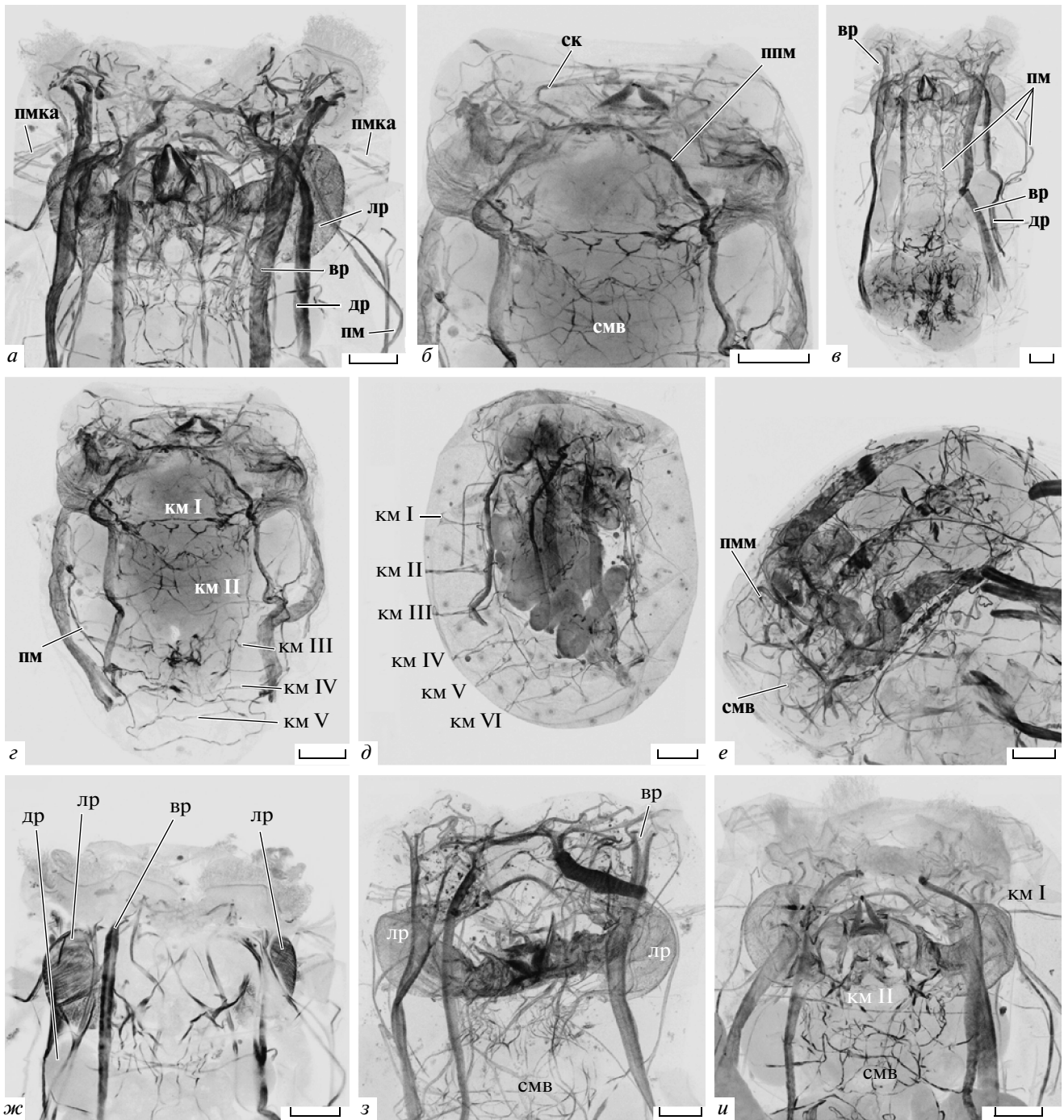


Рис. 2. *Asplanchna girodi*, окраска мускулатуры фаллоидином, проекции оптических срезов с конфокального микроскопа: а, б, з, и – передний конец тела, в, г, д – общий вид мышц тела, е – задний конец тела с зародышем, ж – оптический срез на уровне латеральных ретракторов. Масштабная линейка 30 мкм. Остальные обозначения, как на рис. 1.

латура *A. girodi* представлена сфинктером короны, парой полукольцевых мышц коловращательного аппарата, 10 продольными и 5–6 кольцевыми мышцами, густым сплетением мускульных волокон в голове и по всему туловищу, поперечной посткоронарной мышцей, а также тремя парами ретракторов: вентральными, дорсальными и латеральными. В области головы располагается па-

ра полукольцевых мышц коловращательного аппарата. Одна из них лежит на вентральной стороне, другая – на дорсальной, в латеральных областях они сходятся, образуя таким образом кольцо. Каждая из мышц состоит из двух одинаковых по толщине волокон и достигает 3.2 мкм (рис. 1 и 2а). В центре короны лежит сфинктер удлиненной эллипсоидной формы длиной 66 и

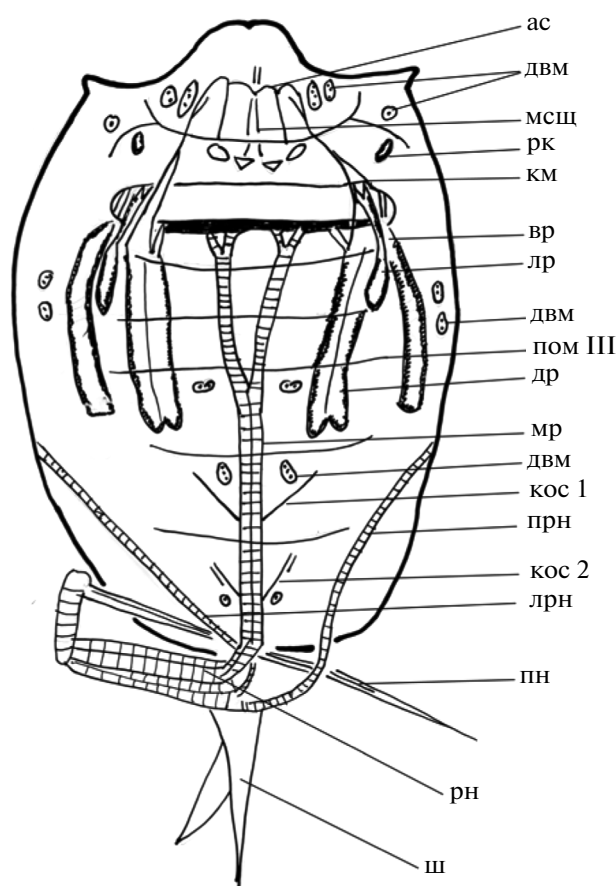


Рис. 3. Схема строения мускулатуры *Trichotria pocillum*: ас — арочная структура, двм — дорсовентральные мышцы, кос 1, кос 2 — косые мышцы, лрн — левый ретрактор ноги, мр — медиальный ретрактор, мсш — мышцы спинного щупальца, пн — палец ноги, пом III — третья поперечная мышца, прн — правый ретрактор ноги, рк — ретрактор короны, рн — ретрактор ноги, ш — шип. Остальные обозначения, как на рис. 1.

шириной 21 мкм, при этом ширина головы данного, сжавшегося при фиксации экземпляра составляет 145 мкм. Толщина волокон самого сфинктера 1.7 мкм (рис. 2б).

Через все туловище коловратки проходит 10 продольных мышц, из которых по две с каждой стороны следуют в латеральных областях, остальные шесть — в центре (рис. 2в). Боковые продольные мышцы толщиной 1–1.5 мкм, центральные — до 2.5 мкм. Все они связаны между собой пятью шестью кольцевыми мышцами толщиной до 1.5 мкм. Первая кольцевая (км I) лежит на уровне проксимальных участков латеральных ретракторов, вторая (км II) — позади них и мастакса (рис. 2г). Все остальные (км III–VI) находятся на одинаковом расстоянии друг от друга, вплоть до заднего конца (рис. 2г и 2д).

На верхней границе туловища находится посткоронарная поперечная мышца толщиной до

6 мкм (рис. 2б и 2е). Именно она проходит в центральной области через все тело коловратки и служит связующим звеном, объединяющим всю мускулатуру туловища в единое целое. К центральному участку этой мышцы подходят раздвоенные проксимальные кончики дорсальных ретракторов, что свидетельствует о наличии в них двух продольных мускульных волокон (рис. 2а). Следуют эти ретракторы толщиной до 9 мкм через все туловище до заднего конца. К латеральной области поперечной мышцы подходят раздвоенные участки проксимальных концов самых сильных вентральных ретракторов, образованных четырьмя продольными мышцами, число которых четко видно на заднем конце туловища в их дистальном участке. Толщина вентральных ретракторов до 15 мкм (рис. 1, 2а и 2в). Между дорсальными и вентральными ретракторами располагаются латеральные, имеющие вытянутую форму с закругленным проксимальным и суженным дистальным концами. Эти ретракторы занимают первую треть туловища. С поперечной посткоронарной мышцей они связаны короткими корешками. Стенка латерального ретрактора включает густое сплетение диагональных косоисчерченных мускульных волокон, следующих справа налево и обратно слева направо, навстречу друг другу. В целом эта структура похожа на кокон с расширенным проксимальным и суженным дистальным концами (рис. 2а и 2ж). Длина латерального ретрактора 65 мкм, толщина в среднем участке 24 мкм, у корешков ≤ 3 мкм. Длина этих и всех других ретракторов *A. girodi* определяется степенью сжатия животного при фиксации.

В области головы наблюдается интенсивное разветвление проксимальных отростков всех мускульных ретракторов, образующих причудливую мускульную сеть (рис. 1 и 2а). Не менее густая сеть переплетенных мускульных волокон наблюдается по всему туловищу этой коловратки (рис. 2з и 2у).

Trichotria pocillum. Мышечные волокна, содержащие Ф-актин, выявлены в соматической мускулатуре (рис. 3 и 4а–4г). Соматическая мускулатура *T. pocillum* состоит из арочной структуры в области короны, нескольких пар ретракторов: короны, медиального, дорсального, латерального, вентрального туловищных, четырех ретракторов первого членика ноги, двух ретракторов второго и пары продольных мышц пальцев ноги, одной кольцевой и пяти поперечных мышц, а также двух пар косых мышц туловища и восьми пар дорсовентральных мышц.

Уникальная арочная структура выявлена в области короны (рис. 4а). Ее образуют четыре продольные нити, соединенные извилистой поперечной нитью. Через арочную структуру от основания переднего дорсального щупальца следует

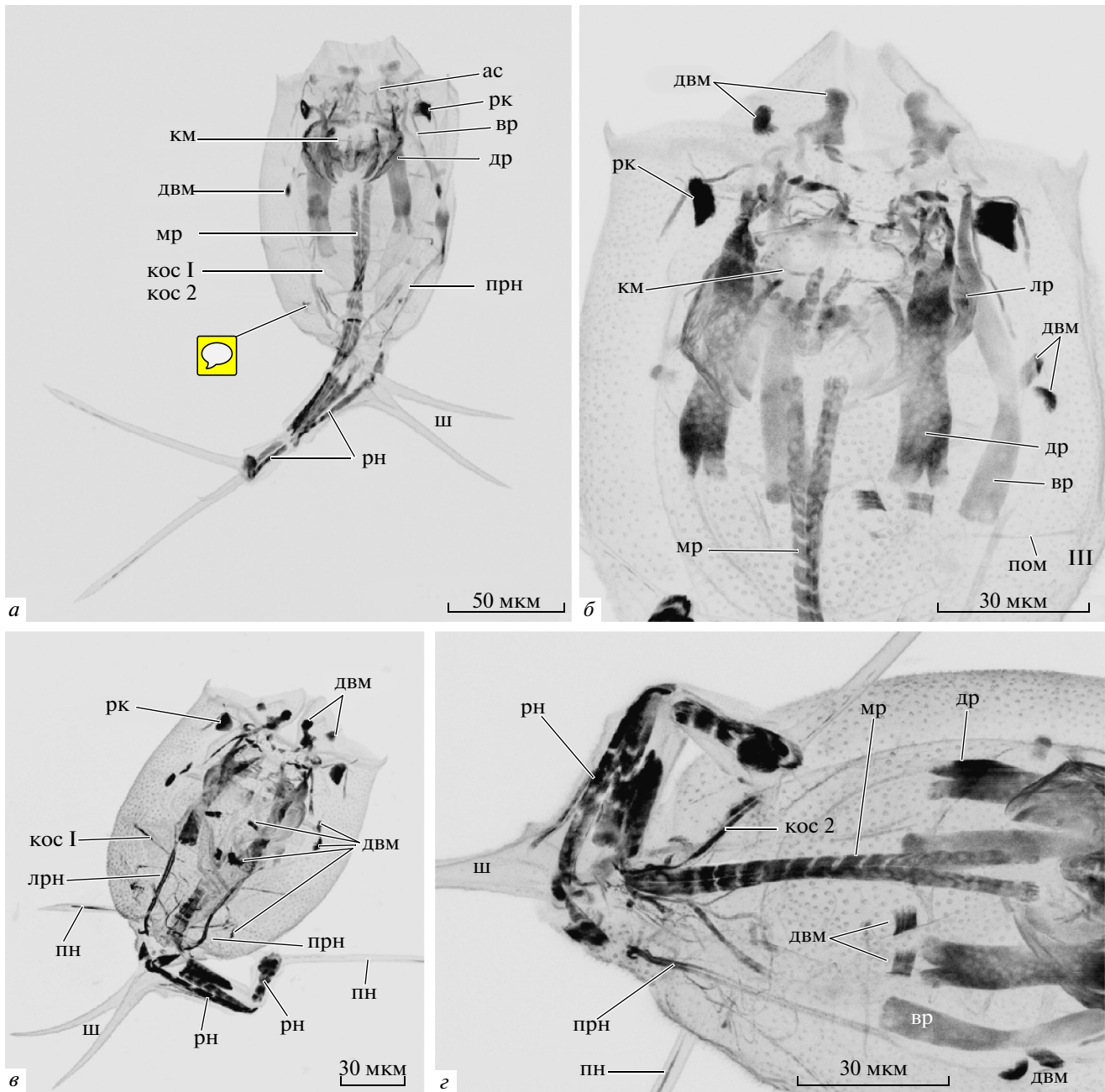


Рис. 4. *Trichotria pocillum*, окраска мускулатуры фаллоидином, проекции оптических срезов с конфокального микроскопа: а, в – общий вид мышц тела, б – передний конец тела, г – задний конец тела. Остальные обозначения, как на рис. 1 и 3.

пара тонких мускульных волокон, в основании самого щупальца полукругом друг за другом лежат четыре мышцы удлиненной или треугольной формы длиной до 3 мкм (рис. 4б и 4в).

Все четыре пары ретракторов отходят от посткоронарной кольцевой мышцы, причем только вентральные и латеральные от ее тонкого вентрального участка. Самые сильные дорсальные и самые длинные медиальные ретракторы подходят к дорсальной стороне посткоронарной мышцы.

Ближе к заднему концу тела от медиального ретрактора вперед под углом 45° отходят две пары тонких косых мышц. Первая – верхняя пара мышц (кос 1) (рис. 3 и 4а–4в), вторая – нижняя пара (кос 2). Вторая пара в 2 раза короче первой, начинается вблизи основания ноги, а ее проксимальный участок состоит из двух, параллельно идущих волокон (рис. 4а, 4в и 4г). Медиальный ретрактор и ретрактор ноги похожи на косоисчерченные мышцы.

Через все тело проходят пять тонких поперечных мышц, которые начинаются ниже уровня посткоронарной кольцевой мышцы и следуют до заднего конца тела, причем мышцы проходят фактически на одинаковом расстоянии друг от друга (рис. 3 и 4б).

Одна пара округлых и вторая пара удлинённых дорсовентральных мышц диаметром 5–7 мкм выявлены на уровне арочной структуры. Третья пара лежит ниже и латеральнее. Четвертая и пятая пары дорсовентральных мышц расположены в латеральных областях на границе дистальных участков латеральных ретракторов. Следующая шестая пара лежит по бокам от места раздвоения медиальных ретракторов, две последние (седьмая и восьмая) обнаружены вдоль медиального ретрактора над первой косою (кос 1) и под второй косою (кос 2) мышцами туловища соответственно (рис. 3 и 4а–4г).

Сложное строение демонстрирует мускулатура двухчлениковой ноги. В первом членике проходят четыре ретрактора, из них два – это продолжение медиального ретрактора, состоящего из двух предположительно косоисчерченных мускульных пучков (рис. 4а, 4в и 4г). Вторую пару образуют правый и левый ретрактора ноги, тоже косоисчерченные мышцы, которые берут свое начало от боковых участков стенки тела, начинаясь в задней его трети. Правый ретрактор следует прямо в ногу, левый изгибается под дистальным участком медиального ретрактора и только потом проходит в первый членик ноги. Во втором членике ноги остается одна пара ретракторов. Длинные пальцы ноги имеют по одному тонкому мускульному волокну.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Фаллотоксины, соединенные с флуоресцентной краской, связывают Ф-актин мускульных клеток, маркируя тем самым крупные и мелкие мускульные волокна [19]. В соматической мускулатуре *Asplanchna girodi* и *Trichotria pocillum* наблюдается сходное послойное расположение составляющих ее элементов: наружных кольцевых мышц, лежащих под ними продольных мышц и погруженных более сильных ретракторов, образованных двумя–четырьмя продольными волокнами. На этом сходство исследованных мускульных паттернов и заканчивается.

Литературных источников по морфологии мускулатуры коловраток достаточно много, причем исследованы беспанцирные и панцирные формы. Многие авторы ограничиваются описанием морфологических особенностей изученных ими видов [17, 18, 23], реже формулируются основные тенденции к возникновению новых структур или делаются попытки объяснить их функцию [9, 11, 16].

Панцирные и беспанцирные коловратки демонстрируют значительное разнообразие всех элементов мускулатуры. Среди беспанцирных коловраток сем. *Asplanchnidae* изучена мускульная система двух видов: *Asplanchna girodi* и *Asplanchnopus multiceps* (Schrank) [16]. Оба вида обладают коловращательным аппаратом типа *Asplanchna*, но у первого он включает апикальное поле, окруженное циркумапикальным венчиком ресничек, у второго на этом поле располагается прерывистый циркумапикальный венчик с длинными ресничками и двумя боковыми папиллами. В области головы *Asplanchna girodi* на дорсальной и вентральной сторонах проходят две полукольцевые мышцы, которые сходятся в латеральных областях и образуют кольцо. В каждой такой мышце отмечено по два волокна толщиной >3 мкм. Более сложное устройство коловращательного аппарата *Asplanchnopus multiceps* приводит к возникновению полукольцевых мышц сходного расположения, но здесь каждая из мышц включает уже от 6 до 10 поперечно-полосатых мускульных пучков (3–16 мкм), по всей длине которых видны анастомозы. Коловращательный аппарат *Asplanchnidae* в основном служит для плавания этих хищных коловраток, но в некоторой степени он способен и поставлять частицы нанопланктона, входящие в пищевой рацион.

Кольцевые мышцы имеют разную конфигурацию: они бывают тонкие, несущие одно волокно, как у *Asplanchna girodi*, *Asplanchnopus multiceps* [16], у колониальной *Sinantherina socialis* (Linnaeus) [12], панцирных *Euchlanis dilatata* и *Brachionus quadridentatus* [15], а также сильные, состоящие из ряда волокон, что характерно для дорсальной части кольцевой мышцы *Trichotria pocillum* [1] или для замкнутой кольцевой мышцы *Lecane luna* [3]. Встречаются и неполные кольцевые мышцы. Они, как правило, не замкнуты на вентральной стороне. Самый яркий пример – беспанцирная коловратка *Philodina* sp., имеющая до 14–16 сильных кольцевых мышц, по мощности опережающих ретрактора [13]. Исследователи, описавшие эти незамкнутые кольцевые мышцы, объясняют их функции необходимостью осуществления пяденичного способа передвижения [13]. Другой пример неполных кольцевых мышц демонстрирует беспанцирная плавающее-ползающая коловратка *Dicranophorus forcipatus* (Müller) [20], у которой выявлено семь неполных кольцевых мышц разной конфигурации и одна полная pedalная.

Что касается продольных мышц, то их описано разное количество. К сожалению, ряд исследователей не дифференцируют продольные мышцы и следующие вдоль тела, но погруженные глубже ретрактора, как это видно на примере описания мускулатуры двух видов из сем. *Dicranophoridae* и *Euchlanidae* [20, 21], у которых наблюдались де-

вать и четыре пары продольных мышц соответственно.

Еще сложнее разобраться с ретракторами, с их сложной конфигурацией. Расположение ретракторов напрямую связано с формой тела коловраток. У коловраток, тело которых вытянуто в длину, все ретракторы следуют вдоль продольной оси тела, различаясь числом и мощностью [1–3, 15, 16]. У двух коловраток, принадлежащих разным подотрядам, но имеющих сходную округлую форму тела, все ретракторы крепятся на поперечной посткоронарной мышце и идут под углом 45° вниз и латерально. Это – *Testudinella patina* (Hermann) (Gnesiotrocha, Flusculariaceae) [4] и *Lecane luna* (Pseudatrocha, Lecanidae) [3].

Отличительная особенность соматической мускулатуры панцирных коловраток – дорсовентральные мышцы. На срезах они обычно имеют вытянутую или округлую форму толщиной от 4 до 7 мкм. Число таких мышц колеблется от двух до восьми пар при различном расположении. При вытянутой форме тела, как у *Trichotria pocillum*, восемь пар дорсовентральных мышц располагается в латеральных областях туловища, в области короны и в основании ноги. У *Platyias patulus* (Müller) две пары этих мышц лежат латерально на границе короны и туловища [16], у *Euchlanis dilatata* и *Mytilina ventralis* (Ehrenberg) [3, 4, 16.], наоборот, те же две пары дорсовентральных мышц располагаются уже в задней части туловища на уровне ноги. Округлая форма тела *Testudinella patina* привела к образованию 17 дорсовентральных мышц, большая часть которых лежит латерально в области короны и верхней части туловища, две нижние пары – по бокам кишки, только непарная – в основании переднего дорсального щупальца [4]. Из пяти пар дорсовентральных мышц *Lecane luna* [3] две приурочены к ретракторам короны, три лежат по бокам тела на одинаковом расстоянии друг от друга. Дорсовентральные мышцы соединяют вентральную и дорсальную пластины панциря. Соренсен [25], рассматривая изученную им мускулатуру *Notolca acuminata* (Ehrenberg) (Ploima, Brachionidae), предположил, что неполные кольцевые мышцы могут видоизменяться в дорсовентральные. На расположение этих мышц оказывает влияние и структура ноги, количество ретракторов в ней и места их отхождения.

Обнаружены различия в количестве и расположении мускульных ретракторов ног. Так у *Brachionus diversicornis* (Daday), *Platyias quadricornis* [2] и *Brachionus calyciflorus* Pallas [18] (все из сем. **Brachionidae**), мускулатура которых исследована разными методами, выявлено наличие двух пар ретракторов ноги при общем плане строения их мускулатуры. У этих видов наружные вентральные ретракторы ноги крепятся к боковым участкам стенки тела в области мастакса, затем, сбли-

жаясь друг с другом, они следуют к основанию ноги и входят в нее. Внутри ноги проходит и вторая пара более тонких дорсальных ретракторов. В этом семействе ноги, как правило, червеобразные, втяжные или членистые. Видоизмененная картина наблюдается в другом сем. Trichotriidae (также из группы Ploima) – у *Trichotria pocillum*. Сильная двучлениковая нога с двумя шпорами у основания имеет те же две пары ретракторов, из которых вентральная пара начинается так же, как у описанных выше Brachionidae, но одна из ее ветвей следует прямо в ногу, а вторая изгибается под дистальным участком медиального ретрактора и только потом проходит в первый членик ноги. Вторая пара ретракторов ноги образована продолжением дистальных участков медиального ретрактора. Во втором членике ноги остается только одна пара ретракторов.

По строению скелетные мышцы изученных коловраток могут быть гладкими, чаще поперечно-полосатыми, реже косоисчерченными. Согласно результатам электронно-микроскопических исследований, косоисчерченные мышцы имеют характеристики быстрых мускулов [9] и, вероятно, могут быть приспособлениями к хищничеству. Исходя из этих предположений, можно рассматривать самые мелкие латеральные ретракторы *Asplanchna girodi* как быстрые, тем более, что обладающая ими коловратка в действительности – настоящий хищник.

По системе Г.И. Маркевича [6], созданной по результатам морфо-функционального исследования короны и мастакса как определяющих структур коловраток, *A. girodi* отнесена к отр. Saltiramida, *Trichotria pocillum* – к отр. Transversiramida, причем оба отряда относятся к группе Monogononta, Ploima. Описанные модели соматической мускулатуры коловраток не дают ключ к разгадке эволюционных связей между исследованными видами, количество которых перевалило за 20. До сих пор не очевидно, какие признаки мускульной системы имеют филогенетическое значение, а какие обусловлены размерами, формой тела, степенью сплюснутости панциря или типом движения. Не понятны и пределы вариаций строения мускулатуры среди близких видов.

Выводы. Сравнительное исследование соматической мускулатуры беспанцирной коловратки *Asplanchna girodi* и панцирной *Trichotria pocillum* выявило сходное послойное расположение элементов их мускулатуры. Основные различия отмечены в количестве и расположении составляющих эти слои элементов, а именно кольцевых, продольных мышц и ретракторов. У *Asplanchna girodi* выявлены три пары ретракторов, на одну больше отмечено у *Trichotria pocillum*. Эти ретракторы образованы гладкими, поперечно-полосатыми и косоисчерченными мышцами. Отличи-

тельная особенность панцирной *T. pocillum* — наличие восьми пар дорсовентральных мышц, полностью отсутствующих у *Asplanchna girodi*.

Авторы выражают благодарность С.М. Ждановой за помощь в определении материала.

Работа выполнена по бюджетной теме № регистрации 01201351194 и при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 13-04-02002) и Министерства образования и науки Российской Федерации в центре коллективного пользования (ЦКП) “Таксон”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Котикова Е.А. Кожная мускулатура коловратки *Trichotria pocillum* (Rotifera: Transversiramide) // Докл. РАН. 2013. Т. 451. № 2. С. 239–241.
2. Котикова Е.А., Райкова О.И. Мускулатура двух видов коловраток семейства Brachionidae // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2012. Т. 316. № 4. С. 369–379.
3. Котикова Е.А., Райкова О.И. Мускулатура панцирных коловраток *Mytilina ventralis* и *Lecane luna* (Rotifera: Transversiramide) // Зоол. журн. 2014. Т. 93. № 3. С. 479–488.
4. Котикова Е.А., Райкова О.И., Флячинская Л.П. Исследование архитектоники мускулатуры коловраток методом флуоресценции с применением конфокальной микроскопии // Журн. эвол. биохим. и физиол. 2006. Т. 42. № 1. С. 72–79.
5. Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 742 с.
6. Маркевич Г.И. Филогения коловраток и эволюция их таксономической системы // Фауна, биология и систематика свободноживущих низших червей. Рыбинск: Дом печати, 1991. С. 74–94.
7. Ahlrichs W.H. Ultrastruktur und Phylogenie von *Seison nebalidae* (Grube, 1859) und *Seison annulatus* (Claus, 1876). Göttingen: Cuvillier Verlag, 1995. 310 S.
8. Barnes R.S.K., Calow P., Olive R.J.W. et al. The Invertebrates: a synthesis. Malden; Oxford: Blackwell, 2001. 497 p.
9. Clement P., Amsellem J. The skeletal muscles of rotifers and their innervations // Hydrobiologia. 1989. V. 186/187. P. 255–278.
10. Fontaneto D., Jondelius U. Broad taxonomic sampling of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I does not solve the relationships between Rotifera and Acanthocephala // Zool. Anz. 2011. Bd 250 (1). S. 80–85.
11. Hochberg R., Gurbuz O.A. Functional morphology of somatic muscles and anterolateral setae in *Filinia novaezealandiae* Shiel and Sanoamuang, 1993 (Rotifera) // Zool. Anz. 2007. Bd 246. S. 11–22.
12. Hochberg R., Lilley G. Neuromuscular organization of the freshwater colonial rotifer, *Sinantherina socialis*, and its implication for understanding the evolution of coloniality in Rotifera // Zoomorphology. 2010. V. 129. P. 153–162.
13. Hochberg R., Litvaitis M.K. Functional morphology of the muscles in *Philodina* sp. (Rotifera: Bdelloidea) // Hydrobiologia. 2000. V. 432. P. 57–64.
14. Hochberg R., O'Brien S., Puleo A. Behavior, metamorphosis, and muscular organization of the predatory rotifer *Acyclus inquietus* (Rotifera, Monogononta) // Invertebrate Biol. 2010. V. 129 (3). P. 210–219.
15. Kotikova E.A., Raikova O.I., Flyatchinskaya L.P. et al. Rotifer muscles as revealed by phalloidin-TRITC staining and confocal scanning laser microscopy // Acta Zool. 2001. V. 82. P. 1–9.
16. Kotikova E.A., Raikova O.I., Reuter M., Gustafsson M.K.S. Musculature of an illoricate predatory rotifer *Asplanchnopus multiceps* as revealed by phalloidin fluorescence and confocal microscopy // Tissue, Cell. 2004. V. 36 (3). P. 189–195.
17. Leasi F., Fontaneto D., Melone G. 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) // J. Zool. 2010. V. 282. P. 109–119.
18. Remane A. Rotatorien // Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-reichs. Leipzig: Winter, 1929–1932. Bd 4. Abt. 2. Buch 1. 576 S.
19. Rieger R.M., Salvenmoser W., Legniti A. et al. Organization and differentiation of body-wall musculature of *Macrostomum* (Turbellaria, Macrostomoda) // Hydrobiologia. 1991. V. 227. P. 119–129.
20. Riemann O., Arbizu P., Kieneke A. Organization of body musculature in *Eucentrum mucronatum* Wulfert, 1936, *Dicranophorus forcipatus* (O.F. Müller, 1786) and in the ground pattern of Ploima (Rotifera: Monogononta) // Zool. Anz. 2008. V. 247. P. 133–145.
21. Riemann O., Wilts E.F., Ahlrichs W.H., Kieneke A. Body musculature of *Beauchampiella eudactyloa* (Gosse, 1886) (Rotifera: Euchlanidae) with additional new data on the trophi and overall morphology // Acta Zool. 2009. V. 90. P. 265–274.
22. Segers H. Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotifera), with notes on nomenclature, taxonomy and distribution // Zootaxa. 2007. V. 1564. P. 1–204.
23. Sørensen M.V. Musculature in three species of *Proales* (Monogononta, Rotifera) stained with phalloidin-labeled fluorescent dye // Zoomorphology. 2005. V. 124. P. 47–55.
24. Sørensen M.V. The musculature of *Testudinella patina* (Rotifera: Flosculariacea) revealed with CLSM // Hydrobiologia. 2005. V. 546. P. 231–238.
25. Sørensen M.V., Funch P., Hooge M., Tyler S. Musculature of *Notolca accuminata* (Rotifera: Ploima: Brachionidae) revealed by confocal scanning laser microscopy // Invertebrate Biol. 2003. V. 122. P. 223–230.
26. Walberg M.N. The distribution of F-actin during the development of *Diphyllobothrium dendriticum* (Cestoda) // Cell Tissue Res. 1998. V. 291. P. 561–570.
27. Wallas R.L., Snell T.W. Rotifera // Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates. N.Y.: Amer. Press, 1991. P. 187–248.
28. Wesenberg-Lund C. Danmarks Rotifera // Videnskabelige meddelelser fra den Naturhistoriske forening I Kjøbenhavn. 1899. Bd 5. P. 1–145.
29. Westheide W., Rieger R.M. Spezielle Zoologie Teil I: Einzeller und Wirbellose Tiere. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1996. S. 720–722.

30. Wilts E.F., Ahlrichs W.H., Arbizu P.M. The somatic musculature of *Bryceella stylata* (Müller, 1886) (Rotifera: Proalidae) as revealed by confocal laser scanning microscopy with additional new data on its trophi and overall morphology // Zool. Anz. 2009. V. 248. P. 161–175.
31. Wilts E.F., Wulfken D., Ahlrichs W.H., Arbizu P.M. The musculature of *Squatinella rostrum* (Milne, 1886) (Rotifera: Lepadellidae) as revealed by confocal laser scanning microscopy with additional new data on its trophi and overall morphology // Acta Zool. 2012. V. 93. № 1. P. 14–27.

Somatic Musculature of Rotifers *Asplanchna girodi* Guerne, 1888 and *Trichotria pocillum* (Müller, 1776) (Rotifera, Pseudotrocha, Ploima): Comparative Aspect

E. A. Kotikova*, O. I. Raikova*,, E. M. Korgina*****

*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, 199034 St. Petersburg, Universitetskaya Embankment, 1, Russia

**St. Petersburg State University, 199034 St. Petersburg, Universitetskaya Embankment, 7/9, Russia

***Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 Borok, Russia

Comparative study of somatic musculature in an illoricate rotifer *Asplanchna girodi* Guerne, 1888 and a loricate one, *Trichotria pocillum* (Müller, 1776), was carried out by the method of phalloidin fluorescence and confocal laser scanning microscopy. Similar layering of muscles was revealed, while significant differences were observed in other aspects. Postcoronal transverse muscle of *A. girodi* and the dorsal portion of the anterior circular muscle of *T. pocillum* serve as attachment sites for the retractor muscles. All retractors are formed by smooth or striated muscles, except the lateral retractors of *A. girodi*, which are formed by the most powerful oblique muscles. In *A. girodi* there are three pairs of retractors, 10 longitudinal muscles, and 5 circular muscles with a thick muscular plexus connecting them. In *T. pocillum* there are 4 pairs of retractors, 5 transverse muscles, strong foot retractors, and an arched structure of the head region, new for rotifers. Eight pairs of dorsoventral muscles, identified in *T. pocillum*, are completely absent in *A. girodi*.

Keywords: Rotifera, *Asplanchna girodi*, *Trichotria pocillum*, musculature, phalloidin labeling