

ЗООЛОГИЯ

УДК 592:59.002

ОСОБЕННОСТИ РАБОТЫ ПЛЕКТОЛОФНОГО ЛОФОФОРА БРАХИОПОДЫ
COPTOTHYRIS GRAYI (TEREBRATULIDA, RHYNCHONELLIFORMEA)

Т.В. Кузьмина*, Е.Н. Темерева

*Кафедра зоологии беспозвоночных, биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Россия, 119234, г. Москва, ул. Ленинские горы д. 1, стр. 12***e-mail: kuzmina-t@yandex.ru*

Брахиоподы — реликтовая группа беспозвоночных-фильтраторов, использующих щупальцевый аппарат — лофофор — для улавливания пищи из толщи воды. Брахиоподы претерпели массовое вымирание, связанное, по-видимому, с низкой эффективностью работы их ловчего аппарата по сравнению с более эволюционно продвинутыми животными-фильтраторами. Изучение механизма работы лофофора современных брахиопод важно для понимания их эволюционной судьбы. В данной работе изучен механизм очищения лофофора от крупных несъедобных частиц у брахиоподы *Coptothyris grayi* с наиболее сложным типом щупальцевого аппарата — плектолофным лофофором. Методом прижизненных наблюдений и в ходе экспериментов с искусственными частицами показано, что крупные несъедобные частицы скапливаются внутри рук лофофора на внешней стороне брахиальной складки. Накопленные частицы формируют ряды вдоль фронтальных желобков наружных щупалец, последовательно переносятся к их краю и двигаются вдоль края щупалец, обволакиваясь слизью. Одна часть частиц отрывается от лофофора, в то время как другая переносится на абфронтальную сторону щупалец. Путем многократного реверсирования направления биения абфронтальных ресничек частицы совершают волнообразные движения вдоль абфронтальной поверхности щупалец. Такой характер движения частиц способствует склеиванию частиц в комки благодаря слизи, выделяемой железистыми клетками щупалец. Сформированные комки отрываются от лофофора и падают на мантийную складку. За счет биения ресничек мантии частицы транспортируются к переднему участку края мантии, где также наблюдается реверсирующий характер биения ресничек. В области края мантии происходит склеивание комков и формирование псевдофекалий, которые выводятся из мантийной полости. Таким образом, впервые показано, что удаление крупных несъедобных частиц из лофофора обеспечивается работой исключительно наружных щупалец. Впервые для брахиопод было обнаружено реверсирование биения абфронтальных ресничек щупалец и мантии, что способствует дополнительной выработке слизи, формированию комков псевдофекалий и облегчает их выход из мантийной полости. Полученные данные вносят существенный вклад в понимание работы щупальцевого аппарата современных брахиопод. Использование этих результатов в сравнительном анализе позволит пролить свет на функционирование и эволюцию щупальцевых аппаратов у Bilateria.

Ключевые слова: брахиоподы, лофофор, щупальце, мантия, фильтраторы, фильтрационный аппарат

Брахиоподы (или плеченогие) — морские беспозвоночные животные, тело которых заключено в двустворчатую раковину. Большой объем раковины занят мантийной полостью — обширным пространством, которое выстлано складками покровного эпителия (мантией) и соощаается с окружающей средой. В мантийной полости у брахиопод располагается фильтрационный аппарат — лофофор. Лофофор — особый отдел тела, который несет щупальца, окружающие рот и никогда не окружающие анус [1]. Лофофор выполняет множество разнообразных функций: от питания и дыхания до вынашивания потомства и встречается у трех типов беспозвоночных животных — форонид, брахиопод и мшанок. У брахиопод строение лофофора достигло максимального морфологического разнообразия и

сложности. Основой лофофора является брахиальная ось, вдоль которой проходит ряд щупалец [2, 3]. Параллельно основаниям щупалец тянется брахиальная складка. Между складкой и щупальцами проходит пищевой желобок. В разных типах лофофора брахиальная ось имеет разную морфологию и может быть полукруглой, подковообразной, петлевидной и спиральной [3].

У подавляющего большинства брахиопод вдоль брахиальной оси щупальца организованы в два ряда, наружный и внутренний, которые расположены относительно друг друга в шахматном порядке. У каждого щупальца обоих рядов можно выделить фронтальную и абфронтальную стороны. Фронтальная сторона обращена к брахиальной складке и пищевому желобку, абфронтальная поверхность нахо-

дится на противоположной стороне щупальца. Вдоль фронтальной стороны внутренних щупалец проходит выпячивание — фронтальный гребень, вдоль фронтальной стороны наружного ряда щупалец проходит впячивание — фронтальный желобок.

Согласно литературным данным [4, 5], процесс фильтрации брахиопод может быть подразделен на несколько последовательных событий: создание токов воды в мантийной полости, сортировка частиц, захват и передача пищевых частиц ко рту, удаление ненужных частиц и очистка лофофора.

Циркуляцию воды в мантийной полости создает биение латеральных ресничек, расположенных вдоль боковых сторон щупалец, и ресничек, покрывающих мантию [2, 6]. Щупальца разграничивают внутреннее пространство мантийной полости на вводную и выводную камеры. Вода поступает в вводную камеру, проходит между рядами щупалец, попадает в выводную камеру и оттуда выходит во внешнюю среду. Характер циркуляции водных потоков мантийной полости различается в разных типах лофофора [2, 7]. Однако во всех случаях входящие потоки с пищевыми частицами встречаются с фронтальной поверхностью щупалец, а захват частиц происходит с верхней фронтальной стороны латеральных ресничек, что характерно для так называемой «upstream collecting system (системы, собирающей частицы с верхнего потока)» [8].

Предполагается, что сортировка частиц может происходить по размеру [3, 6, 9], массе [10], а также одновременно по массе, форме и импульсу [11].

Механизм захвата пищевых частиц до настоящего времени является предметом морфологических и экспериментальных исследований [10, 12–15]. Известно, что они попадают на фронтальные желобки наружных щупалец, перемещаются по ним вниз и поступают в пищевую желобок, где обволакиваются слизью и транспортируются ко рту. Существует несколько гипотез о том, каким образом происходят захват пищевых частиц из входящего потока и передача их на фронтальный желобок наружных щупалец. Наиболее правдоподобной считается гипотеза локального реверсирования латеральных ресничек [12, 13] в сочетании с гипотезами аэрозольного захвата [14, 16]: пищевые частицы, которые попадают к латеральным ресничкам на расстоянии, равное диаметру самой частицы, вызывают локальное изменение направления биения латеральных ресничек, так что они начинают бить в сторону фронтального желобка, тем самым частица отбрасывается на фронтальную поверхность щупальца.

Несъедобные частицы скапливаются внутри лофофора, откуда они транспортируются к концам щупалец и выводятся с выходящим потоком. Однако в литературных источниках нет общего мнения по вопросу, каким образом происходит удаление ненужных частиц. В большинстве работ предполагается разная роль внутренних и наружных щупалец для очистки лофофора: наружные щупальца переносят съедобные частицы к пищевому желобку,

а внутренние щупальца переносят несъедобные частицы к своим концам, откуда они отрываются от щупалец и выносятся с выходящим потоком [10, 15, 17, 18]. При этом одни авторы [10, 15] полагают, что фронтальные реснички внутренних щупалец постоянно бьют в сторону кончиков, и поэтому очистка лофофора происходит постоянно. Другие исследователи [2, 17, 18] считают, что происходит процесс реверсирования биения фронтальных ресничек внутренних щупалец при очищении лофофора. Однако Стратман [12] описывает участие лишь наружных щупалец в очистке и питании (путем реверсирования биения фронтальных ресничек).

Целью данной работы является изучение механизма удаления крупных несъедобных частиц из мантийной полости на примере плектолофного лофофора замковой брахиоподы *Coptothyris grayi* (Davidson, 1852).

Материалы и методы

Материал для исследования (половозрелые особи *C. grayi*) собран в июле 2015 г. на глубине 8–10 м в заливе Восток Японского моря в окрестностях морской биологической станции “Восток” Национального научного центра морской биологии. Исследование проводили на живых особях, у которых была удалена вентральная створка раковины, в аквариуме с морской водой при температуре 18°C. В водную среду были добавлены сферические частицы диаметром 110 мкм. Наблюдения проводили под биноклем Leica MZ12.5 (“Leica Microsystems”, Германия), съемка была проведена при помощи цифровой камеры DMC6200 (“Leica Microsystems”, Германия).

Изучение строения брахиальной оси лофофора *C. grayi* было проведено при помощи сканирующей электронной микроскопии. Для этого отпрепарированные участки лофофора были зафиксированы в 2,5%-ном глутаральдегиде на какодилатном буфере. Дальнейшую обработку материала проводили по стандартной методике для сканирующей электронной микроскопии. Подготовленные образцы были изучены и сфотографированы на сканирующих электронных микроскопах Hitachi S-405A (“Hitachi”, Япония) и Cam Scan S2 (“Cambridge Instruments Inc.”, Великобритания).

Результаты и обсуждение

Для изучаемого вида характерен плектолофный лофофор, который представляет собой наиболее сложный тип организации лофофора брахиопод. Во время фильтрации створки раковины лишь немного приоткрыты (рис. 1А). Плектолофный лофофор крепится к передней стенке тела и поддерживается известковым скелетом. Он выдается в мантийную полость и состоит из двух боковых рук и одной средней спиральнозавитой руки (рис. 1Б). Вдоль руки лофофора проходит двойной ряд щупалец, который состоит из чередующихся в шах-

матном порядке внутренних и наружных щупалец, параллельно основаниям щупалец проходит брахиальная складка (рис. 1Б). Щупальца покрыты ресничками. Вдоль щупальца проходят три продольные ресничные зоны, характерные для других брахиопод [10, 19] – фронтальная и две латеральных. Фронтальные ресничные зоны обращены в сторону брахиальной складки. Латеральные ресничные зоны располагаются симметрично по обе стороны щупальца. Поскольку у внутренних щупалец латеральные реснички расположены ближе к абфронтальной стороне, их также называют латеро-абфронтальными ресничками, а у наружных щупалец латеральные реснички расположены ближе к фронтальной стороне, поэтому их называют латеро-фронтальными ресничками [5, 19]. Абфронтальная сторона щупалец покрыта менее густо расположенными ресничками. Нами не были обнаружены особые чувствительные латеро-фронтальные реснички по краям фронтальной ресничной зоны, описанные для некоторых замковых и беззамковых брахиопод [10, 13].

Циркуляция воды в мантийной полости у брахиопод с плектолофным лофофором подробно исследована [2, 20]. Изучение работы не потревоженного плектолофного лофофора внутри раковины при использовании эндоскопа [15] дало наиболее достоверный результат. Во время фильтрации вода поступает в мантийную полость с боков и попадает в переднюю часть боковых рук, где разделяется на два потока. Первый поток проходит между щупальцами боковых рук и выносится из мантийной полости с выходящим потоком спереди по центру раковины. Второй поток идет назад вдоль боковых рук и затягивается средней спиральной рукой, проходит между ее щупальцами и также выводится по центру между створками раковины.

На основании морфо-функционального анализа было выдвинуто предположение, что верхний предел съедобных частиц у брахиопод составляет около 100 мкм [3]. При добавлении частиц диаметром 110 мкм нами было обнаружено, что частицы проникают в боковые руки лофофора, при этом частицы не попадают в пищевой желобок, а кон-

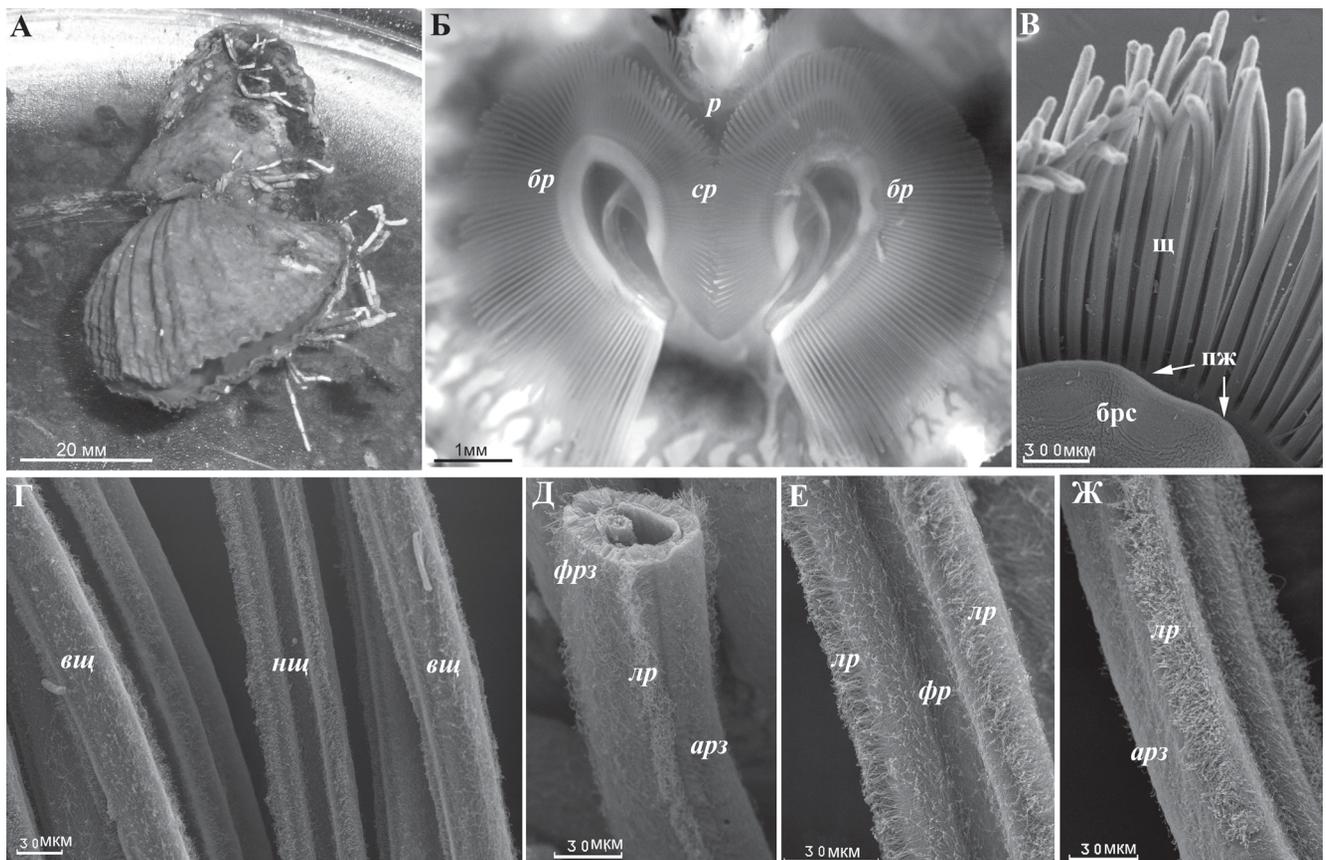


Рис. 1. Строение лофофора *Coptothyris grayi*. А–Б – фотографии живых животных со светового стереомикроскопа, В–Ж – фотографии на сканирующем электронном микроскопе. А – фотография взрослой особи: створки раковины приоткрыты во время фильтрации, Б – общий вид плектолофного лофофора, который состоит из средней (ср) и двух боковых рук (бр), рот (р) расположен между рядом щупалец и брахиальной складкой в основании лофофора, В – участок брахиальной оси лофофора, которая состоит из двойного ряда щупалец (ш) и брахиальной складки (брс), между ними расположен пищевой желобок (пж), Г – наружные щупальца (нщ) и внутренние щупальца (вщ), расположенные вдоль брахиальной оси в шахматном порядке, Д – участок внутреннего щупальца: видны фронтальная ресничная зона (фрз) в виде гребня и латеральные реснички (лр), смещенные к абфронтальной ресничной зоне (арз), Е – участок наружного щупальца: виден глубокий фронтальный желобок, покрытый фронтальными ресничками (фр), по бокам видны латеральные реснички (лр), Ж – участок наружного щупальца, вид сбоку: видны латеральные реснички (лр) и абфронтальная ресничная зона (арз), покрытая редко расположенными ресничками

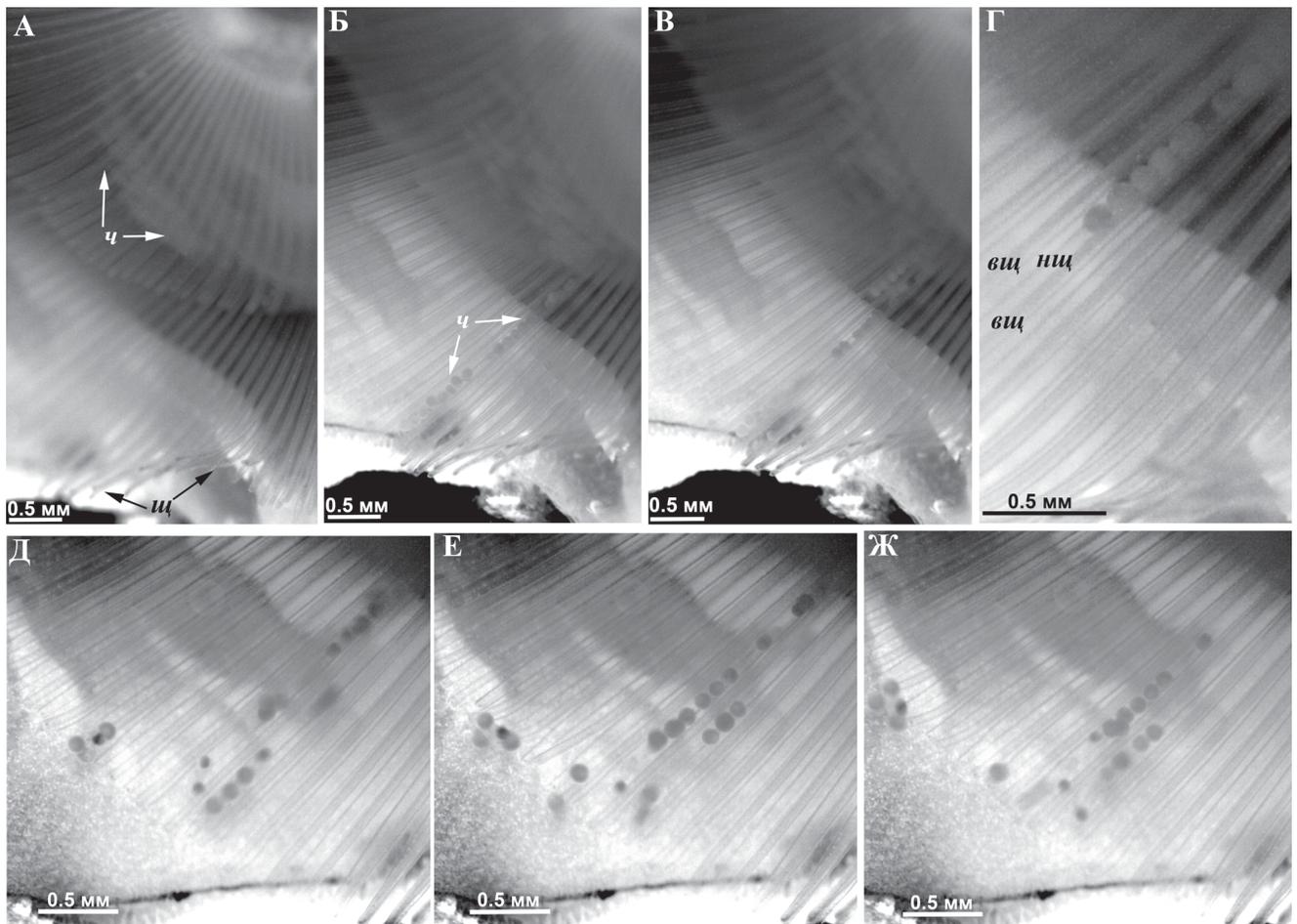


Рис. 2. Фотографии последовательных этапов передвижения частиц по фронтальной поверхности лофофора; световая микроскопия. А – скопление частиц внутри лофофора, Б–Г – последовательные фотографии с интервалом в 60 с передвижения частиц вдоль наружного щупальца, Д–Ж – последовательные фотографии с интервалом в 30 с передвижения частиц вдоль кончиков щупалец. Обозначения: *вщ* – внутреннее щупальце, *нщ* – наружное щупальце, *ч* – частицы диаметром 110 мкм

центрируются на внешней стороне брахиальной складки (рис. 2А).

Механизм очищения лофофора от крупных несъедобных частиц можно разделить на три этапа:

1. **Перенос частиц с фронтальной на абфронтальную поверхность щупалец.** В ходе наблюдения за процессом очищения лофофора мы обнаружили, что крупные частицы, которые скапливаются у основания щупалец, выстраиваются друг за другом в ряд и перемещаются в сторону кончиков щупалец (рис. 2Б–В). Движение частиц от основания к концу щупалец происходит только вдоль желобков наружных щупалец, внутренние щупальца при этом не участвуют в очищении лофофора (рис. 2Г). Когда частицы достигают кончиков щупалец, они обволакиваются слизью и либо передвигаются вдоль кончиков щупалец (рис. 2Е–Ж), пока не падают на мантийную складку, либо попадают на абфронтальную сторону щупалец. Поскольку доказано, что именно наружные щупальца также участвуют в переносе пищевых частиц вниз к пищевому желобку [4, 5], то можно предположить, что наружные щупальца могут участвовать как в питании, так и в удалении ненужных частиц путем реверси-

рования своего биения, что согласуется с данными Стратмана [12]. Наши данные не подтверждают результаты предыдущих работ, в которых показано, что основная роль в очищении лофофора принадлежит внутренним щупальцам [10, 15, 17, 18].

2. **Перенос частиц с абфронтальной стороны щупалец на мантийную складку.** После того, как склеенные слизию частицы оказываются на абфронтальной стороне лофофора, они начинают двигаться то вверх, то вниз, пока не отрываются от лофофора и затем не падают на мантийную складку (рис. 3А–Г). Можно предположить, что абфронтальные реснички щупалец меняют направление биения на противоположное несколько раз, что, вероятно, способствует отделению слизистых комков с частицами от лофофора. Участие слизи в склеивании ненужных частиц для очистки лофофора широко известно [4, 5]. Однако нами впервые показан процесс многократного реверсирования направления биения абфронтальных ресничек лофофора, благодаря чему ненужный комок начинает двигаться то вверх, то вниз по щупальцам, что способствует дополнительному выделению слизи и отделению комка от лофофора. Кроме того, отде-

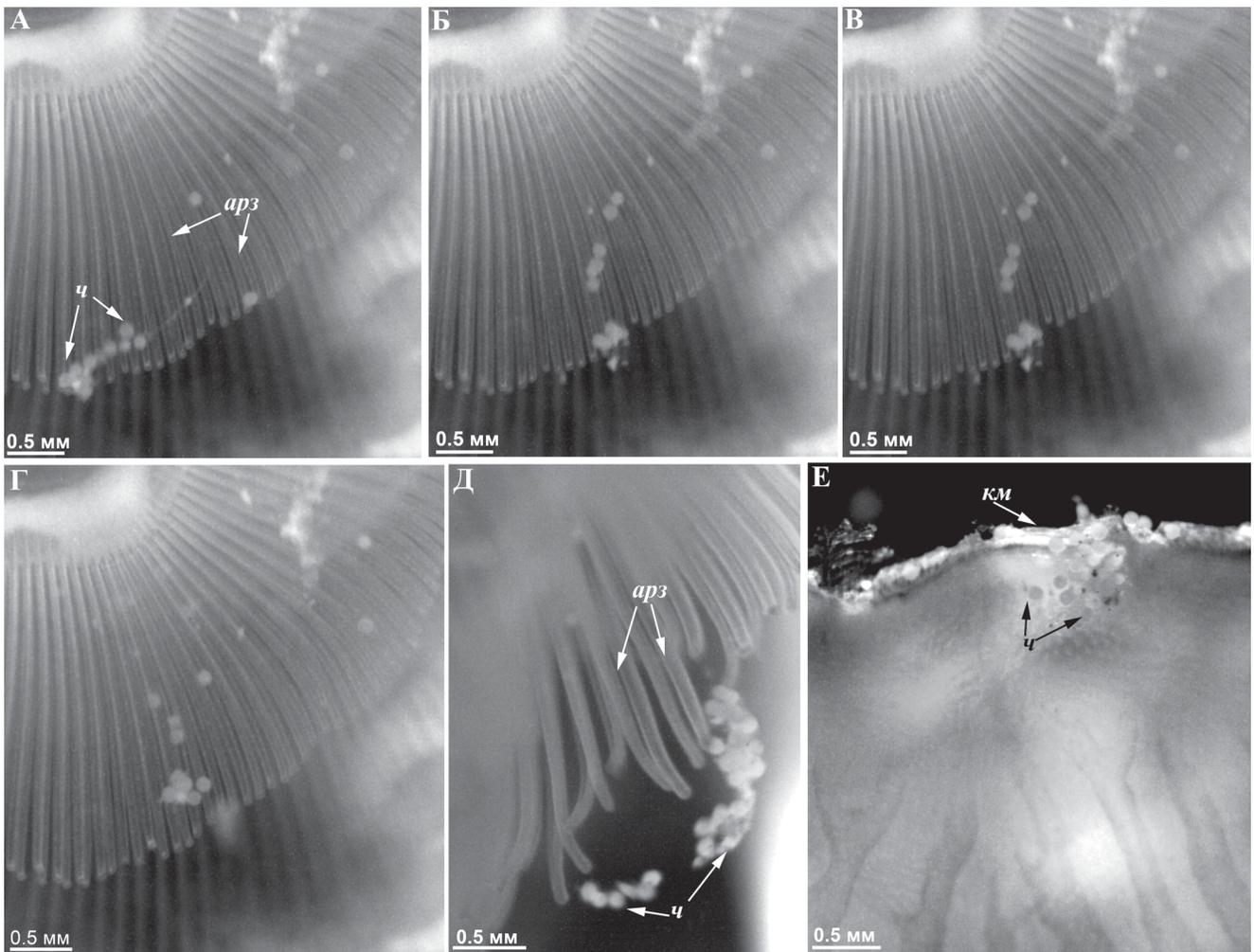


Рис. 3. Фотографии последовательных этапов удаления частиц с абфронтальной поверхности щупалец; световая микроскопия. А–Г – перемещение частиц (*ч*) вдоль абфронтальной ресничной зоны щупалец (*арз*), последовательные фотографии с интервалом в 30 с, Д – сгибание щупалец, Е – перемещение частиц к краю мантии (*км*)

лению частиц от лофофора способствует сгибание отдельных щупалец (рис. 3Д). В некоторых случаях при сгибании щупалец между ними увеличивается расстояние, достаточное для прохождения крупных частиц, которые затем попадают на мантийную складку. Движение щупалец для очистки лофофора описано для многих брахиопод [9].

3. Перенос частиц вдоль мантии и удаление во внешнюю среду. Частицы, упавшие на мантийную складку, обволакиваются слизью и за счет биения ресничек мантии передвигаются к строго определенному месту, а именно к переднему участку края мантии (рис. 3Е). Здесь происходит концентрация частиц, формирование псевдофекалий и их удаление. В некоторых случаях, прежде чем попасть во внешнюю среду, частицы совершают колебательные движения то вперед, то назад подобно тому, что мы наблюдали на абфронтальной стороне щупалец. Вероятно, реснички мантии также способны реверсировать свое биение и этот процесс способствует отделению частиц от края мантии и их выделению во внешнюю среду. Выход частиц строго на переднем участке мантийного края соответствует направлению выходящего потока, что способствует

выделению частиц. Участие мантии в процессе выделения ненужных частиц также отмечено многими авторами [6, 9].

Важно отметить, что данное наблюдение было проведено на вскрытых особях без вентральной створки. Следовательно, мы не могли наблюдать процесс схлопывания створок раковины, который описан у большинства брахиопод и играет важную роль в очищении мантийной полости от псевдофекалий [2]. Кроме того, при удалении вентральной створки мы не могли наблюдать строгое разделение входящих и выходящих потоков воды через мантийную полость. В этом случае частицы не могли быть унесены выходящим потоком, а падали на мантию, что случается и при неповрежденной системе потоков.

Таким образом, нами было впервые доказано, что в процессе очищения лофофора участвуют исключительно наружные щупальца. Реверсирование направления биения абфронтальных ресничек щупалец и мантии способствует дополнительной выработке слизи, формированию комков псевдофекалий и облегчает их выход из мантийной полости.

Брахиоподы — реликтовая группа беспозвоночных-фильтраторов, расцвет которой приходится на палеозой, в мезозое произошло вымирание этой группы, так что до наших дней сохранилось всего лишь около 5% былого разнообразия [21]. Другие фильтраторы — двустворчатые моллюски — наоборот, стали доминировать в морях с мезозоя и многочисленны в наше время. Из этих двух фактов был сделан вывод, что брахиоподы были вытеснены двустворчатыми моллюсками в результате конкуренции за пищу и местообитание [22]. Однако двустворчатые моллюски уже в палеозое были более эволюционно успешными, что в первую очередь связано с тем, что фильтрационный аппарат двустворчатых моллюсков уже в палеозое обладал более высокой эффективностью, чем у брахиопод [21, 23]. Настоящее исследование показало, что механизм сортировки частиц и очищения фильтрующего аппарата у брахиопод сходен с таковым у двустворчатых моллюсков [24] и связан с обильным выделением слизи, склеиванием тех частиц, которые в силу своих крупных размеров не попали в пищевую желобок, и выносом их из мантийной полости за счет выходящих потоков. Однако име-

ется существенная разница в объеме фильтрационного аппарата: он очень крупный у двустворчатых моллюсков и имеет гораздо меньший объем у брахиопод. Эффективность работы фильтрационного аппарата напрямую связана с его размерами. У брахиопод все попытки построить очень большой лофофор и соответственно иметь большие размеры тела оказались неудачными: например, гигантские брахиоподы (*Gigantoproductinae*) с диаметром раковины 20 см вымерли, а размеры современных брахиопод никогда не превышают 6 см. Наличие эффективного фильтрующего аппарата позволило двустворчатым моллюскам лучше приспособляться к изменениям окружающей среды и занимать новые экологические ниши, в то время как брахиоподы оказались менее пластичными и пертерпели катастрофическое вымирание [21, 23, 25].

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (электронно-микроскопические работы — проект № 18-14-00082, сбор материала и проведение экспериментов — проект № 14-50-00029) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 17-04-00586).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Hyman L.H. The invertebrates. Vol. 5. Smaller coelomate groups. N.Y.: McCraw—Hill, 1959. 783 pp.
2. Rudwick M.J.S. Living and fossil brachiopods. London: Hutchinson and Co. Ltd., 1970. 199 pp.
3. Kuzmina T.V., Malakhov V.V. Structure of the brachiopod lophophore // *Paleontol. J.* 2007. Vol. 41. N 5. P. 520–536.
4. James M.A., Ansell A.D., Collins M.J., Curry G.B., Peck L.S., Rhodes M.C. Biology of living brachiopods // *Adv. Mar. Biol.* 1992. Vol. 28. P. 175–387.
5. Williams A., Brunton C.H.C., Carlson S.J. Treatise on invertebrate paleontology. Part H. Brachiopoda. Vol. 1. Introduction. Colorado; Lawrence: The Geological Society of America; Univ. Kansas Press, 1997. 539 pp.
6. Westbroek P., Yanagida J., Isa Y. Functional morphology of brachiopod and coral skeletal structures supporting ciliated epithelia // *Paleobiology.* 1980. Vol. 6. N 3. P. 313–330.
7. Emig C.C. Functional disposition of the lophophore in living brachiopoda // *Lethaia.* 1992. Vol. 25. N 3. P. 291–302.
8. Nielsen C. The structure and function of metazoan ciliary bands and their phylogenetic significance // *Acta Zool.* 1987. Vol. 68. N 4. P. 205–262.
9. Thayer C.W. Are brachiopods better than bivalves? Mechanisms of turbidity tolerance in articulate and their interaction with feeding in articulate // 1986. *Paleobiology.* Vol. 12. N 2. P. 161–174.
10. Gilmour T.H.J. Ciliation and function of the food-collecting and waste-rejecting organs of the lophophorates // *Can. J. Zool.* 1978. Vol. 56. N 10. P. 2142–2155.
11. Rhodes M.C., Thayer C.W. Effects of turbidity on suspension feeding: Are brachiopods better than bivalves? // *Brachiopods through time. Proceedings of the 2nd International Brachiopod Congress / Eds. D.I. MacKinnon, D.E. Lee, and J.D. Campbell. Dunedin: Univ. Otago, 1991. P. 191–196.*
12. Strathmann R.R. Function of lateral cilia in suspension feeding of lophophorates (Brachiopoda, Phoronida, Ectoprocta) // *Mar. Biol.* 1973. Vol. 23. N 2. P. 129–136.
13. Strathmann R.R. Ciliary sieving and active ciliary response in capture of particles by suspension-feeding brachiopod larvae // *Acta Zool.* 2005. Vol. 86. N 1. P. 41–54.
14. LaBarbera M. Feeding currents and particle capture mechanisms in suspension feeding animals // *Am. Zool.* 1984. Vol. 24. N 1. P. 71–84.
15. Dhar S.R., Logan A., MacDonald B.A., Ward J.A. Endoscopic investigations of feeding structures and mechanisms in two plectolophous brachiopods // *Invertebr. Biol.* 1997. Vol. 116. N 2. P. 142–150.
16. Rubenstein D.I., Koehl M.A.R. The mechanisms of filter feeding: some theoretical considerations // *Am. Nat.* 1977. Vol. 111. N 981. P. 981–994.
17. Atkins D. The ciliary feeding mechanism of the Megathyridae (Brachiopoda), and the growth stages of the lophophore // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 1960. Vol. 39. N 3. P. 459–479.
18. Atkins D. Notes on the lophophore and gut of the brachiopod *Tegulorhynchia nigricans* (G. B. Sowerby) // *Proc. Zool. Soc. Lond.* 1963. Vol. 140. N 1. P. 15–24.
19. Reed C.G., Cloney R.A. Brachiopod tentacles: ultrastructure and functional significance of the connective tissue and myoepithelial cells in *Terebratalia* // *Cell Tiss. Res.* 1977. Vol. 185. N 1. P. 17–42.
20. LaBarbera M. Water flow patterns in and around three species of articulate brachiopods // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1981. Vol. 55. N 2. P. 185–206.
21. Carlson S.J. The evolution of Brachiopoda // *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 2016. Vol. 44. P. 409–438.
22. Liow L.H., Reitan T., Harnik P.G. Ecological interactions on macroevolutionary time scales: clams and brachiopods are more than ships that pass in the night // *Ecol. Lett.* 2015. Vol. 18. N 10. P. 1030–1039.
23. Payne J.L., Heim N.A., Knope M.L., McClain C.R. Metabolic dominance of bivalves predates brachiopod diver-

sity decline by more than 150 million years // Proc. R. Soc. B. 2014. Vol. 281. N 1783:20133122.

24. *Jørgensen C.B.* Bivalve filter feeding revisited // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1996. Vol. 142. N 1/3. P. 287–302.

25. *Смирнова Т.Н.* Брахиоподы. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. 64 с.

Поступила в редакцию
19.04.2018

Принята к печати
06.06.2018

ZOOLOGY

REJECTION MECHANISM OF PLECTOLOPHOUS LOPHOPHORE OF BRACHIOPOD *COPTOTHYRIS GRAYI* (TEREBRATULIDA, RHYNCHONELLIFORMEA)

T.V. Kuzmina*, E.N. Temereva

Department of Invertebrate Zoology, School of Biology, Moscow State University, Leninskiye Gory, Moscow 119234, Russia

*e-mail: kuzmina-t@yandex.ru

Brachiopoda is a relict group of invertebrate filter feeders that used tentacle organ – lophophore – for caption of food particles from the water flow. Brachiopod extinction apparently occurred due to low productivity of their filtering organ in comparison with more advanced filter-feeders. Investigation of filtering mechanism of recent brachiopods is essential to understanding their evolutionary fate. This study is devoted to the rejection mechanism of waste large particles from plectolophous lophophore of brachiopod *Coptothyris grayi*. The waste particles gather inside of the lophophore on outer side of brachial fold. The particles form rows along frontal grooves of outer tentacles, are carried successively to the tentacle tips and move along them, sliming by mucus. One part of the particles takes off the lophophore and falls down mantle, while another part was carried to abfrontal surface of the tentacles. Due to repeated reversals of abfrontal cilia, the particles wavyly move along the abfrontal surface of tentacles. Such movement contributes to secretion of mucus and forming of particle clots. The clots take off the lophophore and fall down the mantle. The particles are transported along mantle by cilia to anterior part of the mantle margin. Here the ciliary reversals also take place that facilitate to secretion of mucus and forming pseudofeces. The last takes away from the mantle cavity. Thus, only outer tentacles participate in rejection of waste large particle from lophophore. Ciliary reversals of abfrontal surface of tentacles and mantle are first discovered in brachiopods. This facilitates the secretion of mucus, forming of pseudofeces and emission them from mantle cavity. The results contribute to knowledges of lophophore function and evolution of tentacle organs in Bilateria.

Keywords: *brachiopods, lophophore, tentacle, mantle, filter feeders, filtration apparatus*

Сведения об авторах

Кузьмина Татьяна Валерьевна – канд. биол. наук, ст. науч. сотр. кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-56-95; e-mail: kuzmina-t@yandex.ru

Темерева Елена Николаевна – докт. биол. наук, вед. науч. сотр. кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-56-95; e-mail: temereva@mail.ru