

РЕГУЛЯЦИЯ ОРГАНОГЕНЕЗА ЖИВОТНЫХ

УДК 576.52:576.5

РАЗВИТИЕ МЫШЕЧНОГО АППАРАТА И СОКРАТИТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ МИДИИ *Mytilus trossulus* (Mollusca: Bivalvia)¹

© 2007 г. Н. А. Одинцова, В. А. Дячук, А. А. Карпенко

Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН

690041 Владивосток, ул. Пальчевского, д. 17

E-mail: nelodin@mail.ru

Поступила в редакцию 26.10.06 г.

Окончательный вариант получен 20.11.06 г.

Проведен сравнительный анализ развития мышечного аппарата мидии *Mytilus trossulus*. Непрямая иммунофлуоресценция с помощью поликлональных антител против белка толстых нитей, твитчина, а также флуоресцентно меченный родамином фаллоидин как маркер актиновых филаментов были использованы для контроля изменений формирующейся мышечной системы личинок на разных стадиях развития. Установлено, что первые оформленные мышечные структуры появляются на стадии поздней трохофоры (36 ч развития), а начиная со стадии среднего велигера (96 ч развития) четко проявляется исчерченность мышечных структур (с периодом около 1.25 мкм), отсутствующая в гладких мышцах взрослых моллюсков. С помощью экспериментальной видеосистемы измерена сократительная активность мышц велигера и взрослого моллюска. В работе впервые представлено комплексное исследование морфологических, биохимических и физиологических характеристик мышечных систем личинок и взрослых моллюсков.

Ключевые слова: мидия, миогенез, моллюски, твитчин, толстые нити, “catch”-мышца.

В течение своего жизненного цикла моллюски формируют различные типы мышц, которые отличаются у личинок и взрослых особей. Личинки ранних стадий (бластула и трохофора) двигаются только с помощью ресничек. По морфологическим данным, первые личиночные мышцы наблюдаются на стадии ранней трохофоры (Wanninger et al., 1999; Wanninger, Haszprunar, 2002a, b), но специфическая, хорошо организованная мускулатура появляется только на стадии велигера (Малахов, Медведева, 1985). У велигеров двусторчатых моллюсков эта мускулатура состоит из пяти пар личиночных ретракторных мышц и отдельного прототрохного мышечного кольца (Cragg, Crisp, 1991). У педивелигеров помимо ретракторов паруса и аддукторов появляются дополнительные мышцы ноги (Cragg, 1996). Во время метаморфоза личинок прототрохное мышечное кольцо и апикальная мышечная сеть резорбируются (Малахов, Медведева, 1985). Передние и задние аддукторные мышцы, уже присутствующие и функционирующие на стадии позднего велигера (на стадии педивелигера, 10–14 сут после оплодотворения), формируют главную мышечную систему,

регулирующую смыкание раковины у взрослых мидий. Это типичные гладкие мышцы.

Толстые филаменты гладких мышц моллюсков имеют необычайно большие размеры. Эта уникальная структурная особенность толстых филаментов коррелирует с необычной функциональной особенностью этих мышц. Гладкие мышцы моллюсков могут находиться в сокращенном состоянии и поддерживать его в течение длительного периода времени практически без затраты энергии. Это состояние называется запирательным тонусом (“catch”), а мышцы, способные к нему, называются запирательными, или “catch”-мышцами (Ruegg, 1971). Для таких мышц характерен необычный состав белков толстых филаментов. Сердцевину этих филаментов образует белок парамииозин (Szent-Gyorgyi et al., 1971), а на поверхности парамииозинового стержня находится миозин (Elliott, 1974). Кроме того, с толстыми филаментами в “catch”-мышцах совместно локализованы два других белка, миород (Shelud’ko et al., 1999) и твитчин (мини-титин) (Vibert et al., 1993). Миород обнаружен только в гладких мышцах моллюсков, поэтому он может рассматриваться как специфический маркер такого типа мышц (Shelud’ko et al., 1999). Этот белок, функция которого пока неизвестна, является продуктом альтернативного сплайсинга мРНК тяжелой цепи миозина (Yamada et al., 2000). Твитчин обнаружен

¹ Работа частично поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 06-04-96039), Президиумом ДВО РАН (проект № 06-II-CO-06-025) и Программой Президиума РАН “Молекулярная и клеточная биология”.

как в гладких, так и в поперечно-полосатых мышцах моллюсков (Vibert et al., 1993). Этот высокомолекулярный белок (молекуляр. масса 530 кДа) относится к тому же иммуноглобулиновому семейству, что и гигантский белок титин у позвоночных животных. Тесная связь между фосфорилированным состоянием твитчина в гладких мышцах и присутствием или отсутствием “catch”-состояния показана Сиегманом с коллегами (Siegmán et al., 1997, 1998). Высказаны предположения, что твитчин регулирует “catch”-состояние, взаимодействуя с миозином (Butler et al., 1998) или актином (Shelud’ko et al., 2004a).

Цель данной работы – проследить за последовательностью событий, приводящих к смене типов мышц в онтогенезе мидии *Mytilus trossulus*, и понять роль твитчина на ранних стадиях развития мидии. Непрямая иммунофлуоресценция с помощью поликлональных антител против твитчина и флуоресцентно меченный родамином фаллоидин как маркер актиновых филаментов были использованы для контроля изменений формирующихся мышечных систем.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Взрослые моллюски *Mytilus trossulus* были собраны в заливе Восток Японского моря (июнь 2005–2006 гг.). Перед началом эксперимента животных промывали два–три раза профильтрованной морской водой, подвергнутой ультрафиолетовому облучению. Нерест индуцировали термошоком (с 10 до 20°C). Эмбрионы выращивали в аквариумах при температуре 17–18°C в климатической камере. Материал собирали на стадии оплодотворенных яйцеклеток, бластулы (12 ч после оплодотворения), ранней и поздней трохофоры (17 и 36 ч), раннего, среднего и позднего велигера (57 ч; 4, 6 и 8 сут). После 56-часового культивирования личинок ежедневно кормили одноклеточными водорослями *Isochrysis galbana* (100000 клеток/мл). Внешний вид оплодотворенных яйцеклеток, личинок на разных стадиях развития и взрослых моллюсков представлен на рис. 1.

Для выявления локализации твитчина и актина были использованы поликлональные антитела кролика против твитчина и флуоресцентно меченный родамином фаллоидин в качестве маркера актиновых филаментов. Специфичность используемых антител к твитчину была показана ранее (Odintsova et al., 2006). Оплодотворенные яйцеклетки и личинки на разных стадиях развития фиксировали в течение 3 ч при 4°C в 4%-ном параформальдегиде (“Serva”, Германия), приготовленном на 0.1 М фосфатном буфере (ФБ), pH 7.4, и трижды промывали холодным ФБ. Материал хранили в ФБ с 0.03%-ным NaN₃ при 4°C. Перед фиксацией в среду к личинкам начиная со стадии велигера (57 ч) постепенно добавляли

7.5%-ный MgCl₂ для расслабления ретракторных мышц и раскрытия створок раковины. Кроме того, перед иммунохимическим анализом эти личинки инкубировали в 5%-ном ЭДТА в течение 30 мин для декальцифицирования раковины, а затем трижды промывали ФБ (по 15 мин). Для удаления неспецифического связывания образцы инкубировали в течение ночи в блокирующем буфере, содержащем 10%-ную козью сыворотку (“Sigma”, США), 0.25%-ный сывороточный альбумин, 0.5%-ный Тритон X-100 и 0.03%-ный NaN₃. После суточной инкубации (при 10°C) с первыми антителами на твитчин (1 : 200) в блокирующем растворе материал промывали в ФБ три раза по 10 мин. В качестве вторых антител использовали козы антикроличьи антитела (“ISN”, США), меченные ФИТЦ и разбавленные 1 : 800 в ФБ. Параллельно со вторыми антителами к личинкам добавляли родамин-фаллоидин Alexa Fluor 568 (“Molecular Probes”, США) (1 : 800). Инкубацию проводили в течение 2 ч при комнатной температуре в темноте, затем образцы промывали ФБ три раза по 10 мин и погружали в 60%-ный глицерин на ФБ с 2%-ным пропилгаллатом (“Sigma”, США). Флуоресцентную микроскопию проводили на микроскопе Axioplan (“Carl Zeiss”, Германия), оборудованном стандартным набором фильтров. Было протестировано не менее 100 эмбрионов на каждой стадии развития. В контрольных препаратах, инкубированных только со вторыми антителами, специфической окраски не наблюдали ни на одной из стадий.

Используемая система регистрации сократительной активности описана нами ранее (Карпенко, 1993; Karpenko, Odintsova, 1996). Экспериментальная установка состояла из системы жизнеобеспечения, экспериментальной камеры, микроскопа, видеокамеры и видеоманитофона. Полученные видеозаписи анализировали с помощью устройства регистрации и первичной обработки сигналов “Cilia-03”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изменения формирующейся мышечной системы личинок мидии были проанализированы с помощью флуоресцентной микроскопии (рис. 2, вклейка). На ранних стадиях развития (яйцеклетка, бластула, ранняя трохофора) окраска поликлональными антителами на твитчин и флуоресцентно меченный родамином фаллоидин Alexa Fluor 568 носила диффузный характер (рис. 2, а, з). Первые оформленные мышечные структуры были обнаружены только на стадии поздней трохофоры (36 ч после оплодотворения) (рис. 2, б, д). Обращает на себя внимание тот факт, что во многих случаях картина расположения актиновых филаментов и твитчина в сократительных системах личинок разных стадий развития сходна. На стадии раннего велигера (57 ч развития) уже вид-

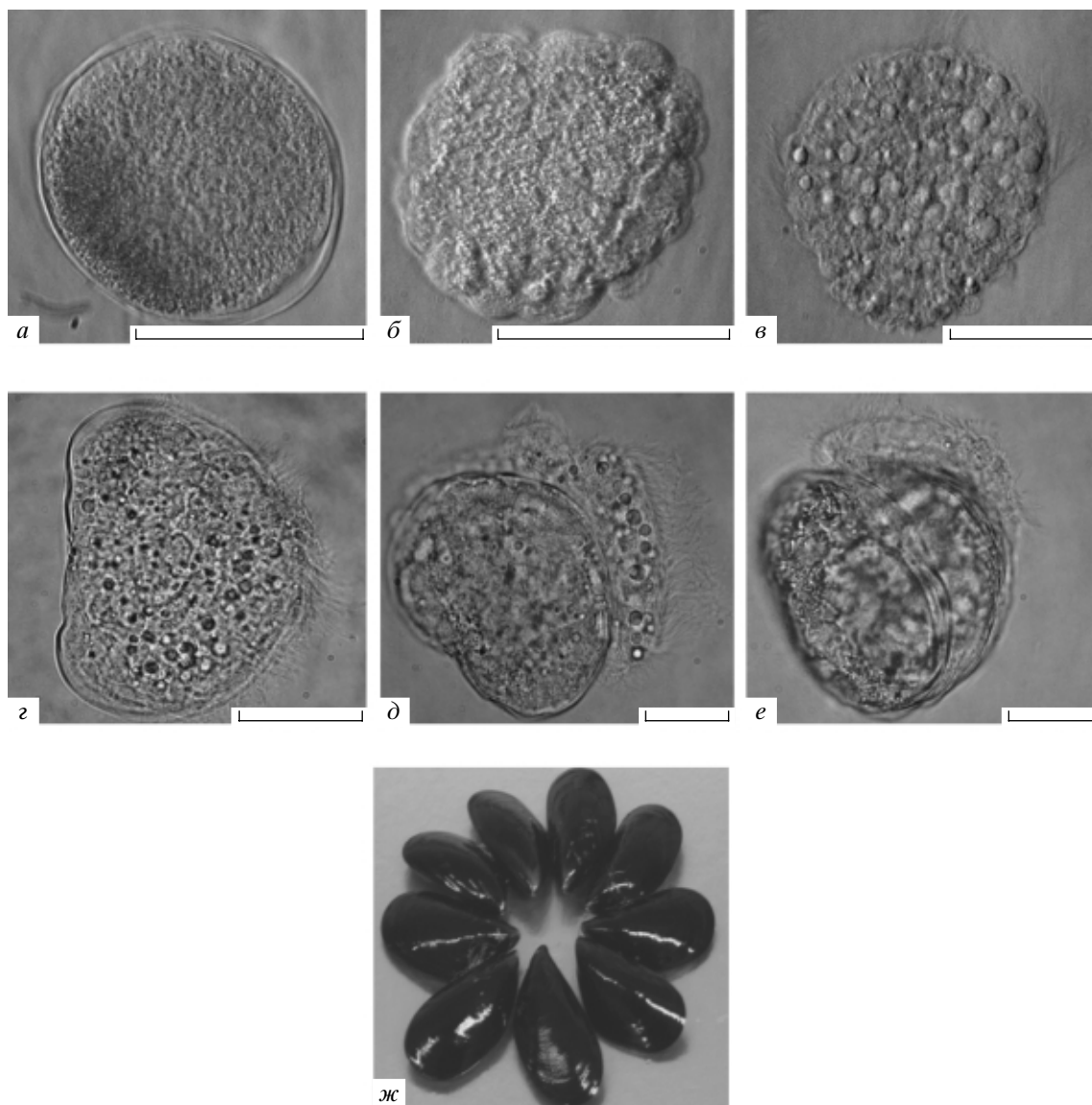


Рис. 1. Некоторые стадии онтогенеза мидии *Mytilus trossulus*: а – оплодотворенная яйцеклетка; б – стадия бластулы (12 ч после оплодотворения); в – поздняя трохофора (36 ч); г – ранний велигер (57 ч); д – средний велигер (4 сут); е – поздний велигер (8 сут); ж – взрослые моллюски. Масштаб: 50 мкм.

ны 5 пар ретракторных мышц (рис. 2, в, е). Позже, начиная со стадии среднего велигера (4–6 сут), наблюдается исчерченность мышечных структур (рис. 2, к, л), отсутствующая в гладких мышцах взрослых мидий, которая обнаруживается и на стадии позднего велигера (8 сут развития) (рис. 2, м). На этой стадии четко видно, что ретракторы паруса, прикрепленные в районе замка каждой створки с одной стороны, сильно ветвятся в точках прикрепления. На рис. 3 представлены поперечно-полосатая исчерченность личиночных мышц мидии и фрагмент поперечно-полосатого волокна взрослого гребешка. Период исчерченности и в том и в другом случае совпадает и равен 1.25 мкм (в расслабленном состоянии).

При сравнении двигательной активности мышц взрослого моллюска и личинок мидии сле-

дует отметить ее разницу у взрослых животных (рис. 4, а) и у велигера (рис. 4, б): частота спонтанных сокращений переднего аддуктора велигера в среднем в 20–30 раз выше таковой взрослого животного (при одной и той же температуре). Кроме того, у личинок на стадии раннего велигера с помощью высокоразрешающей видеомикроскопии мы впервые обнаружили ритмичное сокращение сердца, представленного пульсирующей трубкой без камер. В сокращениях “личиночного сердца” наблюдается уже некоторая двухфазность в виде раздвоения каждого пика (рис. 4, г). У взрослого моллюска это проявляется наиболее четко, когда последовательно сокращаются предсердия и желудочки (рис. 4, в). Здесь наблюдается та же тенденция: частота сердечных сокращений у личи-

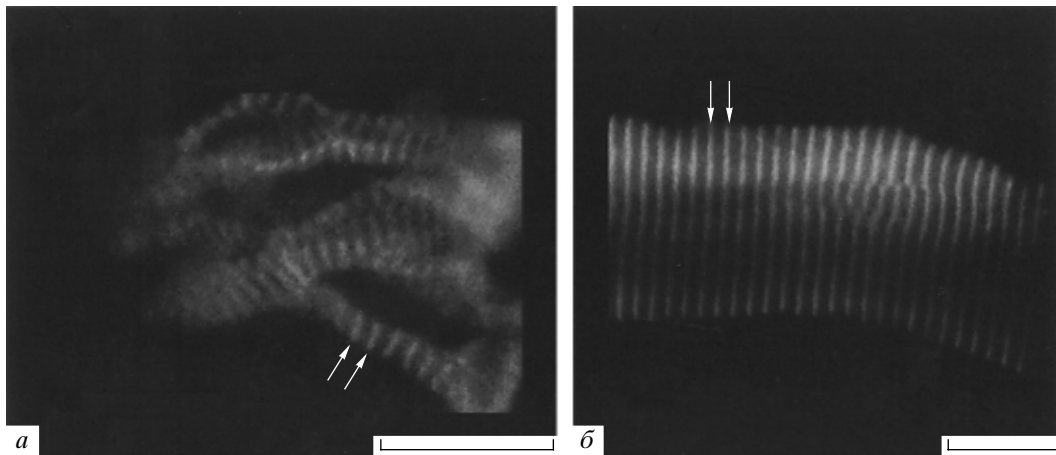


Рис. 3. Поперечно-полосатая исчерченность мышц моллюсков: *а* – личиночных у *M. trossulus* (стадия велигера, 4 сут после оплодотворения); *б* – поперечно-полосатой у взрослого гребешка *Mizuchospectes yessoensis*. Стрелками показано расстояние между А-полосами (период исчерченности 1.25 мкм). Масштаб: 20 мкм.

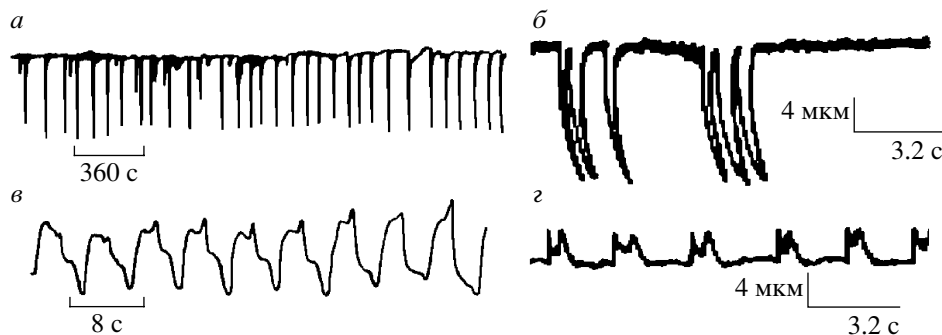


Рис. 4. Бесконтактная регистрация двигательной активности разных групп мышц взрослой мидии (*а, б*) и велигера (*в, г*). Сокращения: *а, в* – створок мидии; *б, г* – сердечные.

нок примерно в 80 раз выше таковой у взрослых моллюсков.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования мышечных систем разных классов моллюсков показали, что существует специфическая личиночная мускулатура, которая полностью независима от таковой взрослых животных (Page, 1998; Haszprunar, Wanninger 2000; Wanninger, Haszprunar, 2002a). Наши полученные ранее (Odintsova et al., 2006) и представленные в этой статье результаты подтверждают электронно-микроскопические исследования Крэга и Криппа (Cragg, Crisp, 1991) о существовании отчетливой личиночной мускулатуры у двусторчатых моллюсков, принципиально отличающейся от гладких мышц взрослых особей.

Ранее мы показали, что основные сократительные белки толстых филаментов мидии появляются в определенной последовательности на ранних стадиях развития, задолго до формирова-

ния первой, хорошо организованной мышечной системы велигера (Odintsova et al., 2006). Парамйозин присутствует уже в неоплодотворенных яйцеклетках мидии, а на стадии бластулы (12 ч развития) появляются твитчин и миород. Кроме того, с помощью обратнотранскриптной полимеразной цепной реакции была показана экспрессия гена твитчина на стадии бластулы. В этой работе на ранних стадиях развития (до поздней трохофоры) обнаружено только диффузное распределение актиновых филаментов и твитчина. Это указывает на то, что пространственная локализация основных сократительных белков еще не носит оформленного характера. Учитывая, что гигантский белок титин, гомолог твитчина (Funabara et al., 2003), появляется одним из первых во время миогенеза скелетных мышц позвоночных животных (Hill, Weber, 1986; Fürst et al., 1989) и действует как “рулевой белок” (Linke, 2000; Tskhovrebova, Trinick, 2002), можно предположить, что супрамолекулярные комплексы твитчина на ранних стадиях развития моллюсков выполняют подобную же функцию. У дрозофилы РНК белков титино-

вого семейства, D-титина и кеттина, были также обнаружены на ранних стадиях эмбрионального развития (Zhang et al., 2000), а сам D-титин появлялся уже через 7 ч после оплодотворения и имел точечную локализацию на периферии миобластов и миотуб. Возможно, ранняя экспрессия титина необходима для регуляции точной сборки толстых нитей, которая происходит за счет множественных сайтов взаимодействия титина с другими белками (Fürst et al., 1989; Vanderloop et al., 1996; van der Ven et al., 2000). Твитчин моллюсков также содержит участки связывания с мышечными белками, такими как миозин (Yamada et al., 2001), актин (Shelud'ko et al., 2004a), парамиозин и миород (Shelud'ko et al., 2004b). Антитела на твитчин (мини-титин) выявляли как локализацию этого белка в гладких мышцах моллюсков, так и метили А-полосу (особенно соединение A/J) в поперечно-полосатых миофибриллах гребешка (Vibert et al., 1993). Возможно, что твитчин не только регулирует "catch"-состояние (Siegmán et al., 1997, 1998; Funabara et al., 2005), но и, судя по его присутствию в поперечно-полосатых мышцах и раннему появлению в онтогенезе, может, так же как титин, играть направляющую роль в формировании сократительного аппарата.

Мы обнаружили первые сократительные структуры только на стадии поздней трохофоры (36 ч развития), а наблюдаемое во многих случаях большое сходство в картинах распределения актиновых филаментов и твитчина в мышечных системах личинок разных стадий развития может свидетельствовать о совместной локализации этих белков. Позже, начиная со стадии среднего велигера (4 сут развития), четко проявляется исчерченность мышечных структур. Присутствие косо-исчерченных или поперечно-полосатых мышц, входящих в ретракторную систему паруса, было обнаружено ранее у личинок митилид, пектинид и устриц на электронных микрофотографиях (Cragg, 1985, 1996).

Обнаруженная нами исчерченность мускулатуры у велигера мидии согласуется с определенными нами ранее соотношениями между основными сократительными белками – парамиозином и миозином, актином и миозином: у велигера мидии эти соотношения очень близки к таковым в поперечно-полосатых мышцах гребешка, но не в гладких мышцах взрослой мидии (Odintsova et al., 2006). Это несоответствие в соотношении основных сократительных белков мидии в личиночном развитии и во взрослом состоянии еще раз убедительно показывает, что мускулатура личинок двустворчатых моллюсков значительно отличается от таковой взрослых животных. Вероятно, переход двигательной активности личинки к неподвижному образу жизни взрослых мидий сопровождается изменением косо-исчерченных мышц в гладкую мышечную ткань, а мышечный

аппарат, способный к "catch"-состоянию, образуется в более поздний период развития мидии – на стадии педивелигера (10–14 сут после оплодотворения) или позже.

Авторы благодарны докт. биол. наук Н.С. Шелудько за помощь в работе и обсуждение экспериментального материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Карпенко А.А. Метод и прибор для регистрации ТВ-сигнала биологических объектов: Патент РФ № 1838893 АЗ // Б.И. 1993. № 32. С. 46.
- Малахов В.В., Медведева Л.А. Эмбриональное и раннее личиночное развитие *Mytilus edulis* (Bivalvia) // Зоол. журн. 1985. Т. 64. С. 1808–1815.
- Butler T.M., Mooers S.U., Li C. et al. Regulation of catch muscle by twitchin phosphorylation: effects on force, ATPase, and shortening // Biophys. J. 1998. V. 75. P. 1904–1914.
- Cragg S.M. The adductor and retractor muscles of the veliger of *Pecten maximus* (L.) (Bivalvia) // J. Moll. Stud. 1985. V. 51. P. 276–283.
- Cragg S.M. The phylogenetic significance of some anatomical features of bivalve veliger larvae // Origin and evolutionary radiation of the Mollusca / Ed. Taylor G. L.: Oxford Univer. Press; Malacological Soc., 1996. P. 371–380.
- Cragg S.M., Crisp D.J. The biology of scallop larvae // Biology, ecology and aquaculture of Scallops / Ed. Shumway S.E. Amsterdam: Elsevier, 1991. P. 75–132.
- Elliott A. The arrangement of myosin on the surface of paramyosin filaments in the white adductor muscle of *Crassostrea angulata* // Proc. R. Soc. L. 1974. V. 186B. P. 53–66.
- Funabara D., Watabe S., Mooers S.U. et al. Twitchin from molluscan catch muscle: primary structure and relationship between site-specific phosphorylation and mechanical function // J. Biol. Chem. 2003. V. 278. P. 29 308–29 316.
- Funabara D., Kanoh S., Siegmán M. et al. Twitchin as a regulator of catch contraction in molluscan smooth muscle // J. Muscle Res. Cell Motil. 2005. V. 26. P. 455–460.
- Fürst D.O., Osborn M., Weber K. Myogenesis in the mouse embryo: differential onset of expression of myogenic protein and the involvement of titin in myofibril assembly // J. Cell Biol. 1989. V. 109. P. 517–527.
- Haszprunar G., Wanninger A. Molluscan muscle systems in development and evolution // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2000. V. 38. P. 157–163.
- Hill C., Weber K. Monoclonal antibodies distinguish titins from heart and skeletal muscle // J. Cell Biol. 1986. V. 102. P. 1099–1108.
- Karpenko A.A., Odintsova N.A. Effect of inducers of lipid peroxidation on the behavior of ciliated epithelial cells // Comp. Biochem. Physiol. 1996. V. 113. P. 841–844.
- Linke W.A. Stretching molecular springs: elasticity of titin filaments in vertebrate striated muscle // Histol. Histopathol. 2000. V. 15. P. 799–811.
- Odintsova N., Dyachuk V., Kiselev K., Shelud'ko N. Expression of thick filament proteins during ontogenesis of the

- mussel *Mytilus trossulus* (Mollusca: Bivalvia) // Comp. Biochem. Biophys. B. 2006. V. 144. P. 238–244.
- Page L.R. Sequential developmental programmes for retractor muscles of a caenogastropod: reappraisal of evolutionary homologies // Proc. R. Soc. L. 1998. V. 265B. P. 2243–2250.
- Ruegg J.C. Smooth muscle tone // Physiol. Rev. 1971. V. 51. P. 201–248.
- Shelud'ko N.S., Tuturova K.Ph., Permyakova T.V. et al. A novel thick filament protein in smooth muscles of bivalvia mollusks // Comp. Biochem. Physiol. 1999. V. 122. P. 277–285.
- Shelud'ko N.S., Matusovskaya G.G., Permyakova T.V., Matusovsky O.S. Twitchin, a thick-filament protein from molluscan catch muscle, interacts with F-actin in a phosphorylation-dependent way // Arch. Biochem. Biophys. 2004a. V. 432. P. 269–277.
- Shelud'ko N., Permyakova T., Matusovskaya G., Matusovsky O. Twitchin from molluscan catch muscle can interact with actin and thick filament paramyosin core. "Twitchin hypothesis" for the mechanism of catch // Abstr. Internat. Symp. "Biology motility: new trends in research". Pushchino, 2004b. P. 101–102.
- Siegmán M.J., Mooers S.U., Li C.Q. et al. Phosphorylation of a high molecular weight (similar to 600 kDa) protein regulates catch in invertebrate smooth muscle // J. Muscle Res. Cell Motil. 1997. V. 18. P. 655–670.
- Siegmán M.J., Funabara D., Kinoshita S. et al. Phosphorylation of a twitchin-related protein controls catch and calcium sensitivity of force production in invertebrate smooth muscle // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1998. V. 95. P. 5383–5388.
- Szent-Gyorgyi A.G., Cohen C., Kendrick-Jones J. Paramyosin and filaments of molluscan "catch" muscle // J. Mol. Biol. 1971. V. 56. P. 239–258.
- Tskhovrebova L., Trinick J. Role of titin in muscle regulation // Biophys. J. 2002. V. 82. P. 400a.
- Vanderloop F.T.L., Vandervén P.F.M., Furst D.O. et al. Integration of titin into the sarcomeres of cultured differentiating human skeletal muscle cells // Eur. J. Cell Biol. 1996. V. 69. P. 301–307.
- van der Ven P.F.M., Bartsch J.W., Gautel M. et al. A functional knock-out of titin results in defective myofibril assembly // J. Cell Sci. 2000. V. 113. P. 1405–1414.
- Vibert P., Edelstein S.M., Castellani L., Elliott B.W. Minititins in striated and smooth molluscan muscles: structure, location and immunological crossreactivity // J. Muscle Res. Cell Motil. 1993. V. 14. P. 598–607.
- Wanninger A., Haszprunar G. Chiton myogenesis: Perspectives for the development and evolution of larval and adult muscle systems in mollusks // J. Morphol. 2002a. V. 251. P. 103–112.
- Wanninger A., Haszprunar G. Muscle development in *Antalis entalis* (Mollusca, Scaphopoda) and its significance for scaphopod relationships // Ibid. 2002b. V. 254. P. 53–64.
- Wanninger A., Ruthensteiner B., Lobenwein S. et al. Development of the musculature in the limpet *Patella* (Mollusca, Patellogastropoda) // Devel. Genes Evol. 1999. V. 209. P. 226–238.
- Yamada A., Yoshio M., Oiwa K., Nyitray L. Catchin, a novel protein in molluscan catch muscles, is produced by alternative splicing from the myosin heavy chain gene // J. Mol. Biol. 2000. V. 295. P. 169–178.
- Yamada A., Yoshio M., Kojima H., Oiwa K. An *in vitro* assay reveals essential protein components for the 'catch' state of invertebrate smooth muscle // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2001. V. 98. P. 6635–6640.
- Zhang Y., Featherstone D., Davis W. et al. Drosophila D-titin is required for myoblast fusion and skeletal muscle striation // J. Cell Sci. 2000. V. 113. P. 3103–3115.

Development of the Muscle System and Contractile Activity in the Mussel *Mytilus trossulus* (Mollusca, Bivalvia)

N. A. Odintsova, V. A. Dyachuk, and A. A. Karpenko

*Institute of Marine Biology, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences,
ul. Pal'chevskogo 17, Vladivostok, 690041 Russia*

Received October 26, 2006; in final form, November 20, 2006

Abstract—The development of contractile apparatus was subjected to comparative analysis during ontogenesis of the mussel *Mytilus trossulus*. Indirect immunofluorescence with the polyclonal antibody against mussel twitchin, a protein of thick filaments, and fluorescent phalloidin as a marker of filamentous cell actin were used to monitor changes in the developing muscle system at different larval stages. The first definitive muscle structures were found at the late trochophore stage (36 h after fertilization) and starting from the midveliger stage (96 h), striated muscles, which are never present in adult mussels, were distinctly seen. The striated muscle periodicity was 1.25 μm in both mussel larvae and adult scallop. The contractile activities of veliger and adult muscles were measured using an electronic signal-processing videosystem. This work is the first complex study of morphological, biochemical, and physiological characteristics of the muscle system in the larvae and adult mollusks.

Key words: mussel, myogenesis, mollusks, twitchin, thick filaments, catch-muscle.