

Электронно-микроскопическая организация средней кишки и экскреторного органа у взрослых фаз водяного клеща *Teutonia cometes* (Koch, 1837) (Parasitengona: Hydrachnidia: Teutoniidae) и ее эволюционная оценка

А.Б. Шатров

Зоологический институт РАН, Университетская наб., 1, 199034 С.-Петербург, Россия.
e-mail: chigger@mail.ru

РЕЗЮМЕ: Средняя кишка и экскреторный орган взрослых водяных клещей *Teutonia cometes* (Koch, 1837) (Hydrachnidia: Teutoniidae) были исследованы методом трансмиссивной электронной микроскопии и на полутонких срезах. Средняя кишка представляет собой слабо расчлененный на лопасти замкнутый мешок с однообразным строением стенок и может содержать пищевой субстрат в виде гомогенных капель с содержимым низкой электронной плотности. Однослойный кишечный эпителий состоит из однотипных энтодермальных пищеварительных клеток различной формы и размера, которые образуют выросты в просвет кишки. Секреторных клеток в составе эпителия нет. Ядра клеток крупные, часто лопастные, с крупным ядрышком. Иногда видны два–три ядрышка. Апикальная поверхность пищеварительных клеток формирует редкие микроворсинки, между которыми происходит интенсивное формирование пиноцитозных пузырьков. Пищеварение внутриклеточное. Клетки содержат электронно-плотные вторичные лизосомы, остаточные продукты в виде мелкогранулярной субстанции, запасные питательные вещества в виде жира и гликогена, а также светлые вакуоли. Остаточные продукты выводятся из клеток в просвет кишки. Их дальнейшая судьба неизвестна. Экскреторный орган — тонкостенный слабо разветвленный энтодермальный мешок с редкими микроворсинками на апикальной поверхности клеток. Клетки имеют электронно-плотный цитоплазматический матрикс и содержат митохондрии, гликоген и редкие электронно-плотные включения. Ядра организованы сходно с ядрами пищеварительных клеток. В просвете экскреторного органа кристаллизуются и концентрируются продукты азотистого обмена (гуанин), а также наблюдаются редкие электронно-плотные тела. Заканчивается экскреторный орган анатомическим анусом.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: водяные клещи, *Teutonia cometes*, Teutoniidae, средняя кишка, экскреторный орган, морфология, ультраструктура.

Electron-microscopic organization of the midgut and excretory organ in the adult water mite, *Teutonia cometes* (Koch, 1837) (Parasitengona: Hydrachnidia: Teutoniidae) and its evolutionary implication

A.B. Shatrov

Zoological Institute of the Russian Academy of Science, Universitetskaya emb., 1, 199034 S.-Petersburg Russia. e-mail: chigger@mail.ru

ABSTRACT: Midgut and excretory organ of the adult water mite *Teutonia cometes* (Koch, 1837) (Hydrachnidia: Teutoniidae) were investigated by means of transmission electron-microscopy and in semi-thin sections. The midgut is represented by a weakly divided blind sac with uniform walls throughout the gut and may contain nutritive (food) substrate in the form of homogenous electron-clear globules. A single-layered midgut epithelium consists of the single-type entodermal digestive cells of various shape and size, which form bulbous protrusions into the midgut lumen. Specialized secretory cells were not obviously observed throughout the midgut epithelium. Large nuclei with lobed envelope have large nucleolus, which may sometimes be counted in a number of two or three. Apical surface of the digestive cells forms scarce microvilli, among which pinocytotic pits and vesicles fusing together and immersing into the cell are formed in mass. Intracellular digestion is realized in this water mite species. The cells contain electron-dense secondary lysosomes (heterolysosomes), the agents of intracellular digestion, residual products in the form of variously granular vacuoles or substance, as well as reserve nutritive as lipid inclusions and glycogen granules. Residual masses are released into the midgut lumen, and their further path is unknown. The excretory organ is a thin-walled weakly divided entodermal sac bearing scarce branched and curved microvilli on the apical cell surface. The cells possess dense ground cytoplasmic matrix and contain mitochondria, lipid and glycogen inclusions as well as sparse electron-dense inclusions of unknown origin. The nuclei are greatly similar with those of the digestive cells. In the lumen of the excretory organ waste nitrogen products are crystallized and concentrated, which are disposed together with scarce electron-dense bodies.

KEY WORDS: water mites, *Teutonia cometes*, Teutoniidae, midgut, excretory organ, morphology, ultrastructure.

Введение

Средняя кишка высших тромбидиформных клещей из когорты Parasitengona претерпела значительные эволюционные трансформации в сравнении с генерализованным планом строения пищеварительного тракта у членистоногих со сквозным кишечником. Если личинки у паразитенгон паразитируют на различных позвоночных и беспозвоночных животных, то дейтонимфы и взрослые

клещи — хищники и питаются мелкими почвенными и водными беспозвоночными, преимущественно членистоногими. В результате адаптаций к внекишечному пищеварению, в высокой степени свойственному паукообразным и этой группе клещей в особенности, средняя кишка у паразитенгон приобретает мешковидную форму и замыкается слепо (Alberti, Coons, 1999; Шатров, 2000). Это приводит к тому, что пищевой субстрат, заглатываемый клещом в кишку,

как и все остаточные продукты переваривания и утилизации пищи, остаются в кишке на протяжении всего онтогенеза клещей и жизни взрослых особей и никуда из кишки не выводятся. Гомогенный белковый пищевой субстрат, лишенный клеточных элементов, поглощается кишечными пищеварительными клетками путем пино- и фагоцитоза и далее утилизируется посредством внутриклеточного пищеварения, что показано на примере краснотелковых клещей семейства Trombiculidae (Шатров, 2000). Этот архаичный способ пищеварения, чрезвычайно характерный для паукообразных (Phillipson, 1961; Alberti, Storch, 1983; Ludwig, Alberti, 1990; Ludwig, Alberti, 1992a, b; Ludwig et al., 1994), приводит у паразитенгон к тому, что средняя кишка лишается регулярной эпителиальной выстилки, а гигантские слабо обновляемые пищеварительные клетки вытесняют просвет кишки, как это имеет место у взрослых краснотелок. У последних они выполняют также большинство функций распределения и обмена веществ в организме. При этом циркуляторная система у паразитенгон подверглась редукции.

Подобная трансформация кишечника приводит к тому, что задние участки среднего отдела пищеварительного тракта у паразитенгон также преобразуются в анатомически обособленный и функционально специализированный экскреторный орган, играющий у этих клещей основную роль в выведении из организма продуктов азотистого обмена, а именно гуанина. Экскреторный орган представляет собой тонкостенный эпителиальный мешок и открывается наружу анатомическим анусом (Шатров, 2000). Мальпигиевы сосуды отсутствуют.

Важно отметить, что у этой группы паукообразных нет специализированных вителлофагов, а утилизацию эмбрионального желтка осуществляют энтодермальные клетки, преобразующиеся затем у личинок в пищеварительные. На протяжении всего онтогенеза паразитенгон, у активных и покоящихся стадий, организация средней кишки, как и экскреторного органа, не претерпевает

сколько-нибудь значительных преобразований, и у взрослых клещей является завершающим этапом морфогенетических корреляций и функциональной динамики кишечного эпителия в ходе жизненного цикла.

Несмотря на существенное сравнительно-анатомическое и эволюционное значение подобного способа пищеварения у клещей-паразитенгон, их пищеварительная система была ранее исследована в основном лишь на анатомическом уровне светооптическими методами (Henking, 1882; Michael, 1895; Bader, 1938; Mitchell, 1964, 1970). Только недавно было предпринято комплексное исследование краснотелковых клещей, в том числе проведен электронно-микроскопический анализ их пищеварительной системы в ходе индивидуального развития, что нашло завершение в монографии Шатрова (2000). Кроме того, было осуществлено сравнительное ультраструктурное исследование средней кишки у голодных личинок и взрослых клещей-микротромбидий *Platytrombidium fasciatum* (C.L. Koch, 1836) и *Camerotrombidium pexatum* (C.L. Koch, 1837) (Microtrombidiidae) (Shatrov, 2003).

С целью восполнения имеющегося пробела в отношении водяных клещей было предпринято электронно-микроскопическое исследование средней кишки и экскреторного органа у водяных клещей *Teutonia cometes* (Koch, 1837) (Teutoniidae).

Материал и методы

Взрослые водяные клещи *Teutonia cometes* были собраны в пресноводных водоемах (озерах Кривое и Круглое) на Беломорской биологической станции «Картеш» Зоологического института РАН. Сборы проводили в летний период 2000–2003 гг. по стандартной методике путем кошения сачком вдоль уреза воды на глубину до 1 м. Собранных клещей рассаживали согласно видовой принадлежности и фиксировали в день сбора. В определении материала существенную помощь оказал сотрудник ИБВВ РАН д.б.н. П.В. Тузовский.

Для исследования в трансмиссионном электронном микроскопе клещи были обработаны согласно процедуре стандартной двойной электронно-микроскопической фиксации в растворах глутаральдегида и четырехоксида осмия с последующей заливкой в смесь эпоксидных смол аралдит. Серийные ультратонкие срезы клещей, как поперечные, так и сагиттальные, были приготовлены на ультрамикротоме LKB-III. После окрашивания уранил-ацетатом и цитратом свинца их изучали и фотографировали на трансмиссионном электронном микроскопе LEO-900 при ускоряющем напряжении 80 kV. Для светооптических исследований полутонкие срезы были окрашены толудиновым синим и изучены на световых микроскопах Amplival и Leica DMLS-2.

Результаты и обсуждение

Средняя кишка

Средняя кишка *T. cometes* представляет собой слабо расчлененный на лопасти однородный мешок с однообразным строением чрезвычайно рыхло организованных стенок. Схема анатомической организации средней кишки *T. cometes*, наряду с другими водяными клещами, приведена в работе Бадера (Bader, 1954). Однако расположение лопастей кишки, по-видимому, достаточно вариативно даже в пределах вида, поскольку анатомическая организация средней кишки исследованных мной клещей отличается от схемы, предложенной Бадером. Прослеживается следующее строение кишки, достаточно сложное для объемной интерпретации. Две задние лопасти кишки охватывают с боков экскреторный орган и отделяют кпереди каждая по две вентральные лопасти, заканчивающиеся слепо. По направлению вперед, задние лопасти расширяются латерально и затем соединяются между собой, образуя под экскреторным органом сильно уплощенный дорсо-вентрально срединный отдел кишки, куда открывается пищевод. Во фронтальных областях кишка формирует развитые переднебоковые лопасти, а также

узкий срединный выступ. В зависимости от стадии питания, средняя кишка может содержать то или иное количество поглощенного пищевого субстрата в виде гомогенных пищевых капель с содержимым низкой электронной плотности (рис. 1, 2).

Однослойный кишечный эпителий состоит из однотипных энтодермальных пищеварительных клеток, чрезвычайно разнящихся по форме и размерам (рис. 1, 3). Клетки могут сильно выступать в просвет кишки, практически полностью его вытесняя, что особенно заметно в центральном отделе кишки. В задних лопастях просвет кишки, как правило, хорошо выражен. Высота клеток от подстилающей базальной мембраны может варьировать от 1,5 до 28–30 мкм и более, как в разных лопастях кишки, так и в соседних участках эпителия. В отличие от других исследованных в этом отношении паукообразных со сквозным кишечником (Gouffon, Martoja, 1983; Becker, Peters, 1985; Ludwig, Alberti, 1990, 1992a, b; Ludwig et al., 1994), специализированных секреторных клеток в составе кишечного эпителия у водяных клещей изученного вида нет. Эпителий подслан однородной базальной мембраной (пластинкой) средней электронной плотности (рис. 2). Специальной мышечной обкладки нет, и кишка непосредственно граничит с полостью тела либо с другими органами. Тем не менее, в отдельных участках ниже подстилающей мембраны (рис. 2, 6) либо в ее неглубоких инвагинациях в базальные зоны кишечного эпителия могут располагаться небольшие пучки гладких мышц.

Апикальная поверхность пищеварительных клеток неровная и часто формирует бульбовидные выросты в просвет кишки, как правило, несущие микроворсинки (рис. 1, 3, 4). Микроворсинки могут находиться также и на ровных участках клеточной поверхности. Микроворсинки не формируют характерной щеточной каймы, как у животных со сквозным кишечником, они невысоки, не несут каких-либо выраженных осевых структур и расположены достаточно редко. Тем не менее, они развиты гораздо сильнее, чем

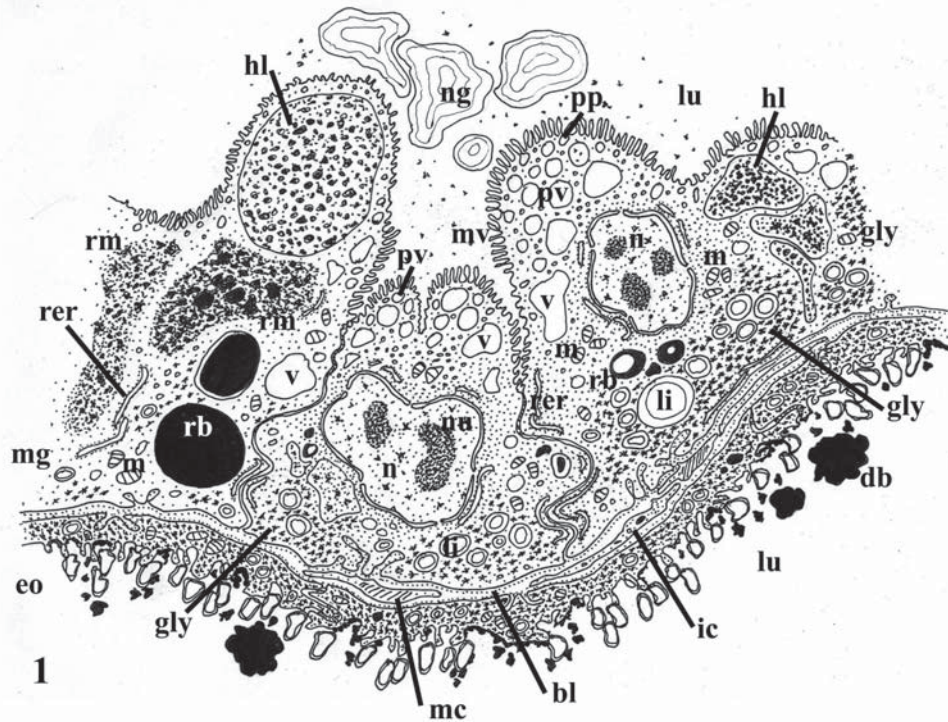


Рис. 1. Схема организации эпителиев средней кишки и экскреторного органа в области их соприкосновения.

bl — базальная пластинка; db — электронно-плотное тело в просвете экскреторного органа; eo — экскреторный орган; gly — гликоген; hl — гетеролизосомы; ic — соединительнотканная интерстициальная клетка; li — липидные включения; lu — просвет кишки и просвет экскреторного органа; m — митохондрии; mc — мышечная клетка; mg — средняя кишка; mv — микроворсинки; n — ядро; ng — пищевые капли в просвете кишки; nu — ядрышко; pp — пиноцитозная ямка; pv — пиноцитозный пузырек; rb — остаточное тело; rer — гранулярный эндоплазматический ретикулум; rm — остаточные массы; v — светлые вакуоли.

Fig. 1. Diagram of organization of the epithelia of the midgut and excretory organ in the place of their contact. bl — basal lamina; db — dense body in the lumen of the excretory organ; eo — excretory organ; gly — glycogen; hl — heterolysosomes; ic — interstitial cell; li — lipid inclusions; lu — lumens of the midgut and of the excretory organ; m — mitochondria; mc — muscle cell; mg — midgut; mv — microvilli; n — nucleus; ng — nutritive (food) globules in the midgut lumen; nu — nucleolus; pp — pinocytotic pit; pv — pinocytotic vesicle; rb — residual bodies; rer — rough endoplasmic reticulum; rm — residual masses; v — clear vacuoles.

у взрослых краснотелковых клещей, у которых микроворсинки на апикальной поверхности кишечных клеток, как правило, вообще отсутствуют (Шатров, 2000), и в целом соответствуют по степени своего развития аналогичным образованиям микротромбидид (Shatrov, 2003). Между микроворсинками происходит интенсивное формирование пиноцитозных пузырьков от 0,08 до 0,9 мкм в диаметре, не имеющих выраженной

клатриновой каймы (Bowers, 1964; Fawcett, 1965). В отсутствие какой-либо секреции в просвет кишки трудно допустить возможность избирательного макропиноцитоза посредством окаймленных пузырьков. Это указывает на неспецифический характер процесса пиноцитоза у *T. cometes*, который, видимо, осуществляется преимущественно по типу макропиноцитоза. Пузырьки затем сливаются в более крупные вакуоли (рис. 1, 4,

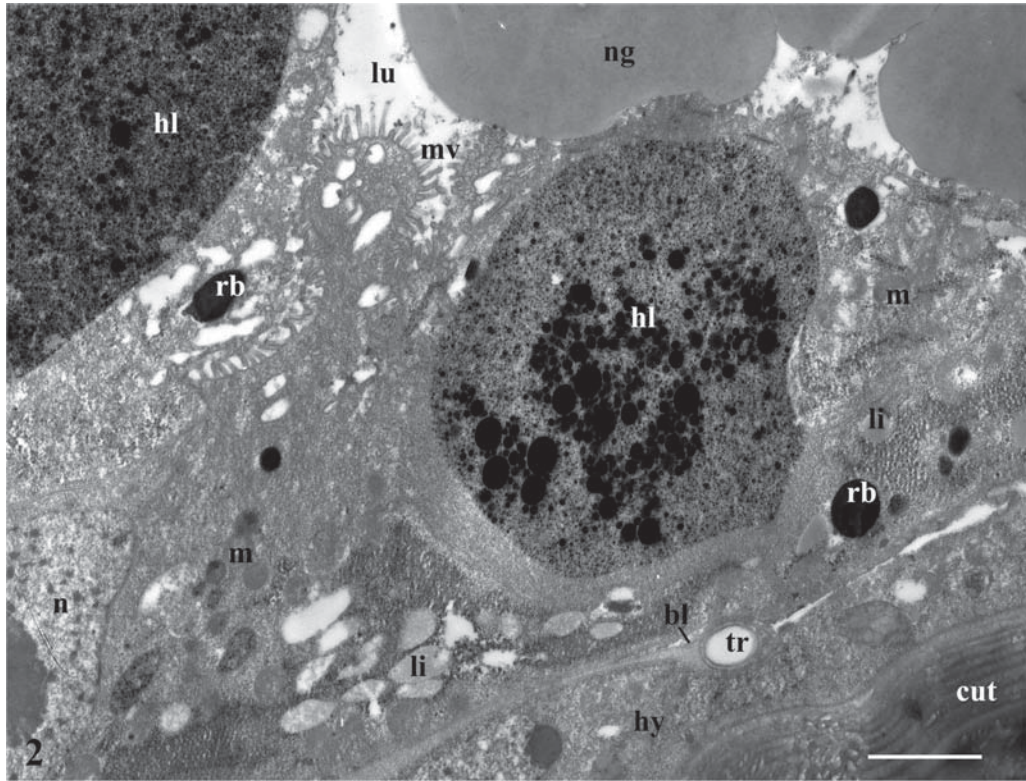


Рис. 2. Участок стенки одной из задних лопасти кишки с ядром (n) и гетеролизосомами (hl) на границе с покровами — гиподермой (hy) и кутикулой (cut).

Пищеварительные клетки содержат митохондрии (m), липидные включения (li), остаточные тела (rb) и снабжены микроворсинками (mv) на апикальной поверхности клеток, обращенной в просвет (lu), в котором находятся пищевые капли (ng); bl — базальная мембрана, tr — трахея. Масштаб: 2 мкм.

Fig. 2. Part of the wall of the posterior midgut lobe with nucleus (n) and heterolysosomes (hl) bordering hypodermis (hy) and cuticle (cut).

Digestive cells contain mitochondria (m), lipid inclusions (li), residual bodies (rb) and bear short microvilli (mv) on the apical cell surface, facing the lumen (lu) with nutritive (food) globules (ng); bl — basal lamina, tr — trachea. Scale bar: 2 μ m.

5). В целом такой же характер апикальной зоны пищеварительных клеток, как и процесса пиноцитоза, наблюдается и у других паукообразных (Goyffon, Martoja, 1983; Ludwig, Alberti, 1990, 1992; Ludwig et al., 1994). Тем не менее, очевидно в силу определенной цикличности процесса пищеварения, прямой захват клетками гомогенных капель пищевого субстрата из просвета кишки наблюдать не приходилось. Наоборот, у взрослых краснотелок, взятых из культуры (Шатров, 2000), а также у питающихся *ad libitum* микротромбидиид (Shatrov, 2003) формирование пищеварительными клетка-

ми крупных пиносом или даже фагосом с пищевым субстратом хорошо заметно. У микротромбидиид, в отличие от взрослых краснотелок, показано также наличие многочисленных как пино-, так и экзоцитозных структур (Shatrov, 2003).

В любом случае, следствием активного процесса пиноцитоза является большое количество пиноцитозных пузырьков различного размера, а также светлых вакуолей в апикальных частях клеток (рис. 1, 3–5). Кроме того, клетки содержат электронно-плотные однородные или гетерогенные по своему составу вторичные лизосомы (гетероли-

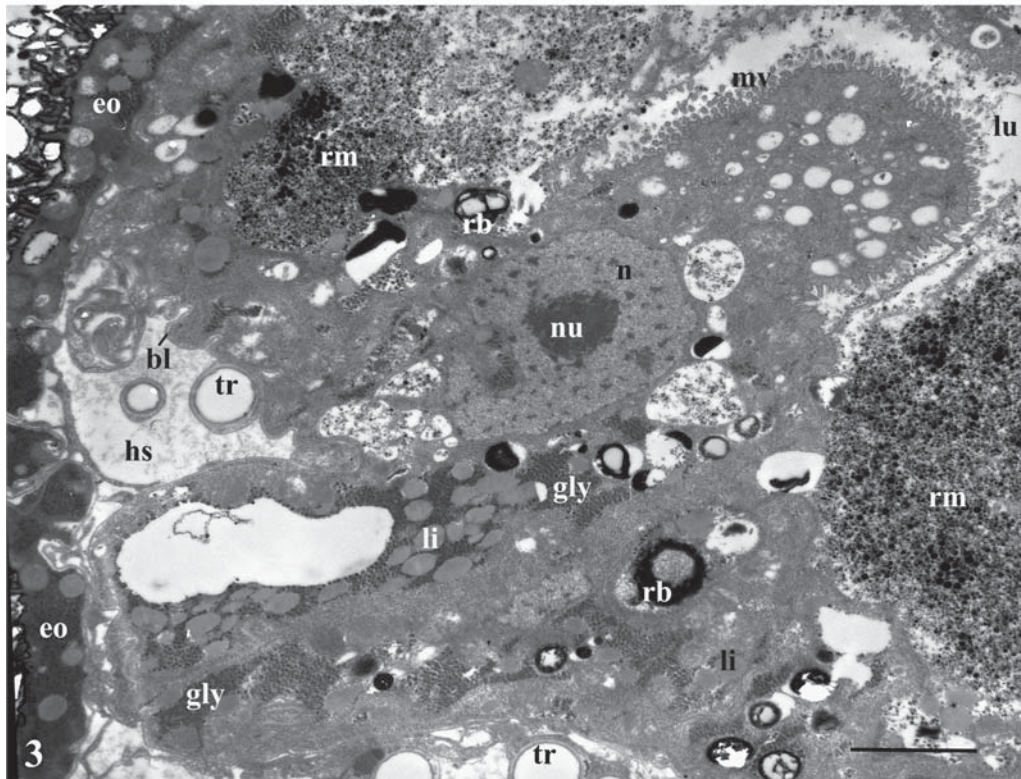


Рис. 3. Участок стенки кишки, граничащей с экскреторным органом (eo) и формирующей выросты в просвет кишки (lu), несущие микроворсинки (mv) на апикальной поверхности, а также неупорядоченные остаточные массы (rm).

Кишечный эпителий имеет неровную базальную плазматическую и подстилающую (bl) мембраны, а его клетки содержат ядро (n) с крупным ядрышком (nu), гликоген (gly), липидные включения (li) и электронно-плотные остаточные тела (rb). В полости тела (hs) видны трахеи (tr). Масштаб: 3 мкм.

Fig. 3. Part of the midgut wall bordering the excretory organ (eo) and forming large protrusions into the midgut lumen (lu).

Protrusions arm with microvilli (mv) on the apical cell surface and may contain large irregular residual mass (rm). The midgut epithelium has a bent basal plasma membrane and is underlined by a basal lamina (bl). The midgut cells contain nucleus (n) with large nucleolus (nu), glycogen (gly), lipid inclusions (li) and electron-dense residual bodies (rb). Tracheae (tr) are situated in the haemocoelic space (hs). Scale bar: 3 μ m.

зосомы) — очевидные агенты внутриклеточного переваривания белкового пищевого субстрата (рис. 1, 2), а также немногочисленные остаточные продукты, как правило, в виде довольно мелких электронно-плотных включений, часто имеющих полости (рис. 1, 2, 4, 5). Основной конечной стадией внутриклеточного пищеварения у *T. cometes* являются разнообразные по размеру и форме, часто гигантские плохо оформленные включения с рыхлой гранулярной субстанцией (рис. 1, 3, 6). Эти включения могут

чрезвычайно выпячивать поверхность клетки и разрывать ее апикальную мембрану, с высвобождением содержимого в просвет. В некоторых случаях можно проследить инволюцию вторичных лизосом от однородных округлых включений до больших неоформленных рыхлых компартментов в клетках, не ограниченных мембраной. Выведение подобных остаточных продуктов может происходить и более мелкими партиями. Во всех этих случаях имеет место род экзоцитоза, но не регулярный, а с непременным нару-

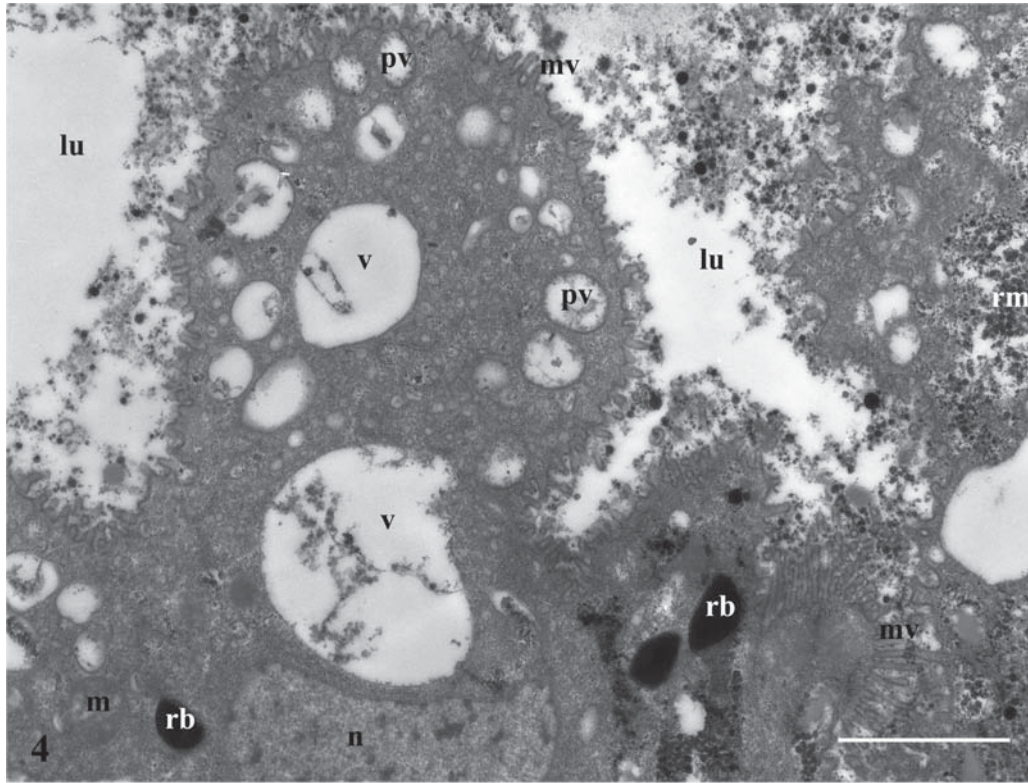


Рис. 4. Апикальная зона кишечного эпителия с выростом пищеварительной клетки, несущим микроворсинки (mv) на апикальной поверхности, обращенной в просвет кишки (lu).

Вырост содержит разнообразные пиноцитозные пузырьки (pv) и светлые вакуоли (v); m — митохондрии, n — ядро, rb — остаточные тела, rm — остаточные массы. Масштаб: 2 мкм.

Fig. 4. Apical zone of the midgut epithelium with protrusion of the midgut cell bearing microvilli (mv) on the apical cell surface facing the lumen (lu).

Protrusion contains various pinocytotic vesicles (pv) and clear vacuoles (v); m — mitochondria, n — nucleus, rb — residual bodies, rm — residual mass. Scale bar: 2 μ m.

шением клеточной поверхности. В силу замкнутости кишки, дальнейшая судьба этих высвобожденных из клеток остаточных продуктов у водяных клещей, как и у других паразитенгон, неясна. Стоит заметить, что иногда в крупных пиноцитозных ямках могут присутствовать отдельные мелкие гранулы остаточных веществ, ранее выведенные в просвет, что иногда затрудняет четкую интерпретацию процессов в апикальной зоне клеток (рис. 5). На мой взгляд, однако, это свидетельствует не о реальном пиноцитозе остаточных продуктов из просвета кишки, а о случайном попадании подобных гранул в пиноцитозные вакуоли. По-

видимому, даже у не питающегося в данный момент клеща имеет место неизбирательная пиноцитозная активность, в результате которой оказываются захваченными какое-то количество остаточных продуктов, ранее выведенных из клеток в просвет кишки.

У всех других исследованных паукообразных остаточные продукты также в той или иной форме выводятся в просвет кишки (Goyffon, Martoja, 1983; Becker, Peters, 1985; Ludwig, Alberti, 1990, 1992a, b; Ludwig et al., 1994). Однако, у *T. cometes*, в отличие от представителей прочих групп, в пищеварительных клетках, в частности, в экскреторных вакуолях, не образуются ни кристалли-

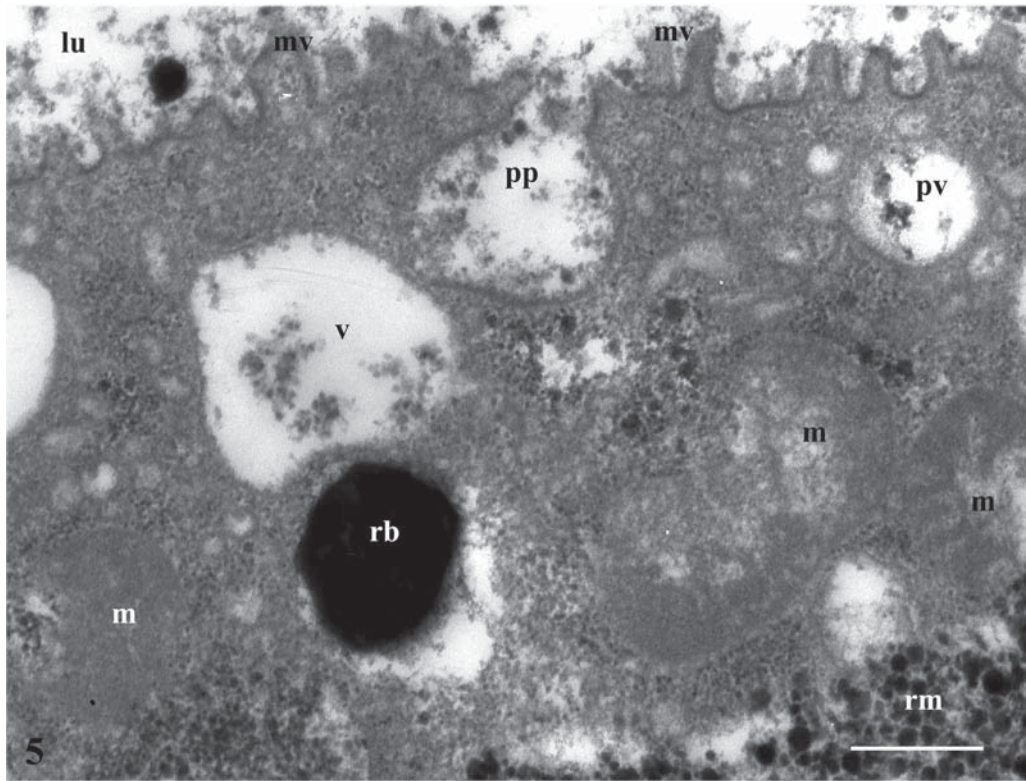


Рис. 5. Пиноцитозные фигуры в апикальной зоне пищеварительной клетки — пиноцитозная ямка (pp), пиноцитозный пузырек (pv) и светлая вакуоль (v).

lu — просвет кишки, m — митохондрии, mv — микроворсинки, rb — остаточное тело, rm — остаточные массы. Масштаб: 0.5 мкм.

Fig. 5. Pinocytotic figures in the apical cell zone of the midgut epithelium — pinocytotic pit (pp), pinocytotic vesicle (pv) and clear vacuole (v).

lu — midgut lumen, m — mitochondria, mv — microvilli, rb — residual body, rm — residual mass. Scale bar: 0.5 μ m.

ческие органические остаточные конкреции, ни сферокристаллы.

В клетках содержится также довольно большое количество электронно-прозрачных вакуолей, липидных включений и гранул гликогена — запасных питательных веществ (рис. 1, 2, 6, 7), а также свободных рибосом. Тем не менее, гранулярный эндоплазматический ретикулум выражен умеренно, и его цистерны расположены в основном по периферии и в базальных частях клеток и иногда в околядерных зонах. Комплексы Гольджи не выявлены, что, видимо, связано с определенной цикличностью процесса пищеварения и утилизации пищи в разных клетках и у

разных особей. По всей вероятности, даже при фиксации клещей в день сбора, в средней кишке клещей было довольно мало капель пищевого субстрата, поэтому их пищеварительные клетки находились, по-видимому, на заключительных стадиях процесса пищеварения и активно пищу уже не поглощали. Также, возможно, в связи с этим, какая-либо секреция пищеварительными клетками в просвет кишки не наблюдалась.

Крупные ядра пищеварительных клеток, до 7–9 мкм в диаметре, имеют, как правило, неровную форму и волнистую оболочку, и расположены произвольно в различных частях клеток, в том числе, нередко и в апикаль-

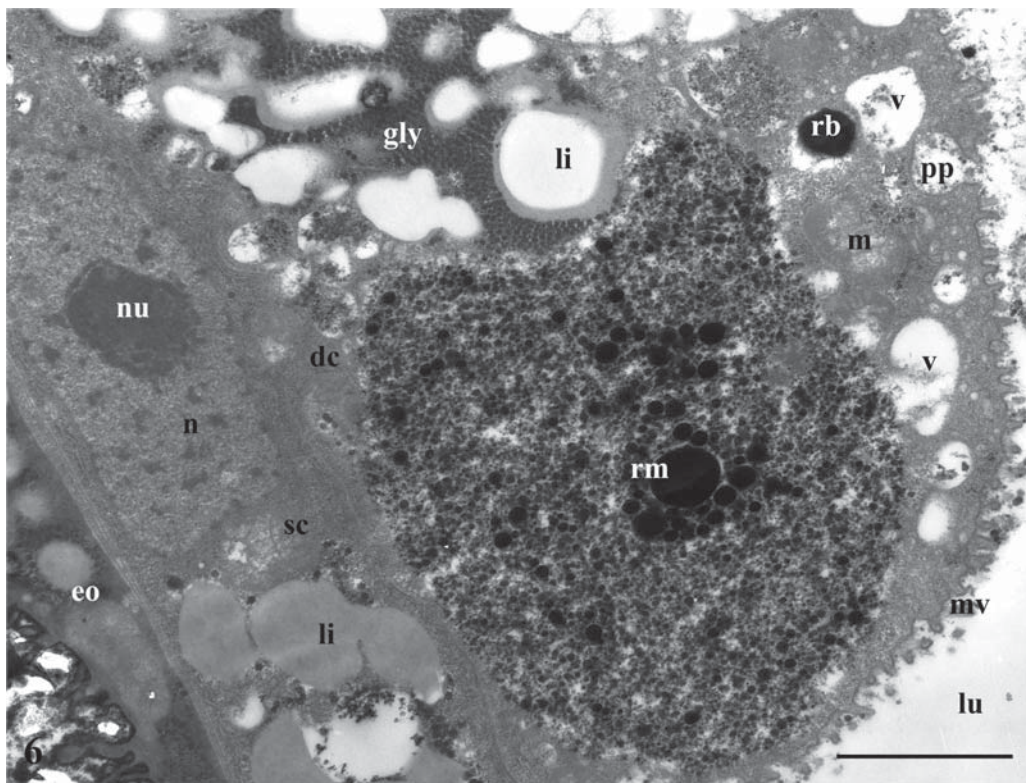


Рис. 6. Участок стенки кишки с малодифференцированной клеткой (sc) с ядром (n) и липидными включениями (li) в основании эпителия на границе с экскреторным органом (eo).

Пищеварительная клетка (dc) содержит включение остаточной массы (rm), гликоген (gly), липидные включения (li), остаточное тело (rb), митохондрии (m), а также светлые вакуоли (v), пиноцитозные ямки (pp) и пузырьки в апикальной зоне клетки, обращенной в просвет (lu) и несущей микроворсинки (mv). Масштаб: 2 мкм.

Fig. 6. Part of the midgut wall with a semi-differentiated cell (sc) with nucleus (n) and lipid inclusions (li) in the basal epithelial region bordering the excretory organ (eo).

Digestive cell (dc) contains irregular body of residual mass (rm), glycogen (gly), again lipid inclusions (li) with partly extracted contents, residual body (rb), mitochondria (m), as well as clear vacuoles (v), pinocytotic pits (pp) and vesicles in the apical cell zone facing the lumen (lu) and bearing microvilli (mv). Scale bar: 2 μ m.

ных выростах (рис. 1–3). Ядрышко также большое, до 3,3 мкм, причем иногда в клетках можно насчитать до трех ядрышек. Хроматин в виде мелких зерен распределен равномерно в нуклеоплазме. Такое состояние ядер указывает на интенсивные синтетические процессы в клетках. Митохондрии относительно немногочисленные, округлые, электронно-светлые или же со средней электронной плотностью и распределены в клетках произвольно (рис. 2, 4, 5).

Кишечные клетки имеют извилистые боковые границы без выраженных межклет-

ников и соединены трудно выявляющимися апикальными септированными десмосомами. Пищеварительные клетки, даже сильно выступающие в просвет кишки, инкорпорированы в эпителий и, по-видимому, в типичном случае не способны отрываться от стенки кишки и плавать в ее просвете. Последнее не характерно также для краснотелок (Шатров, 2000), но, наоборот, свойственно микротромбидидам (Shatrov, 2003) и тетраниховым клещам (Mothes, Sietz, 1981). Камбиальной системы как таковой у кишечного эпителия *T. cometes* нет. В ряде мест видны

уплощенные клетки, лежащие базально (рис. 6), которые при определенных условиях, видимо, способны восполнять целостность эпителиального пласта, хотя дегенерирующих разрушающихся клеток в составе эпителия не было отмечено. Вместе с тем, подобные малодифференцированные клетки не образуют каких-либо характерных скоплений в стенке кишки и содержат те же включения, что и пищеварительные, за исключением системы апикальных пузырьков. Базальная плазматическая мембрана кишечных клеток может формировать выпячивания, куда заходят инвагинации подстилающей базальной мембраны, о чем говорилось выше (рис. 1, 3, 7).

Характерно, что, в отличие от взрослых красотелковых клещей (Шатров, 2000) и сходно с микротромбидидами (Shatrov, 2003), у взрослых водяных клещей *T. cometes* достаточно хорошо выражен просвет кишки, что особенно заметно в ее задних и переднебоковых лопастях. Однако в центральном отделе кишки просвет может исчезать как за счет сдавливания другими органами, так и за счет увеличения в размерах пищеварительных клеток, заполненных в основном остаточными продуктами, а эпителий становится чрезвычайно рыхлым.

Экскреторный орган

Экскреторный орган у взрослых клещей *T. cometes* представляет собой тонкостенный эпителиальный мешок, разветвленный в большей степени, чем у красотелковых клещей. Если в задней половине тела он ориентирован вертикально, то во фронтальных областях, наоборот, экскреторный орган вытянут поперек и уплощен дорсо-вентрально, занимая всю ширину тела клеща. В зависимости от физиологического состояния клеща, экскреторный орган может быть сильно расширенным или, наоборот, спавшимся. У разных особей его стенки могут быть тонкими или же более толстыми (рис. 3, 7). Их толщина варьирует от 6 мкм (редко) до 0,4 мкм, что пока трудно оценить с точки зрения протекания тех или иных физиологических

процессов. По-видимому, в силу складчатости латеральных границ клеток органа, его стенки обладают некоторой эластичностью и растяжимостью.

В просвете экскреторного органа содержится разное количество кристаллов экскретов, очевидно, гуанина — продукта азотистого обмена паукообразных, которые кристаллизуются и концентрируются в просвете органа, обладают двойным лучепреломлением, а при резке выкрашиваются (рис. 1, 3, 7). Кроме того, в просвете органа наблюдаются округлые гомогенные электронно-плотные включения не совсем ясной природы (рис. 1, 7). Можно допустить, что они в том или ином виде секретируются через стенку органа, а затем консолидируются в более крупные образования.

Стенки органа образованы однослойным эпителием и состоят из сильно уплощенных энтодермальных клеток, несущих на апикальной поверхности неупорядоченные микроворсинки разнообразной формы и размера (рис. 7). У разных клещей апикальная плазматическая мембрана клеток может нести с внешней стороны комочки или даже плотно адсорбированную пленку рыхлого электронно-плотного вещества (рис. 7) или же полностью свободна от каких-либо сопутствующих веществ. Можно предположить, что у клещей на заключительных стадиях пищеварения такого рода вещества каким-то образом секретируются стенками органа, а у клещей на более ранних стадиях пищеварения такой процесс еще не происходит.

Клетки стенок органа выглядят монотонными и интенсивно электронно-плотными за счет плотного цитоплазматического матрикса, а также присутствия зерен гликогена (рис. 3, 7). По большому счету, клетки содержат те же органеллы и включения, что и пищеварительные, в частности митохондрии, рибосомы и липидные включения, но лишены аппарата переваривания пищи. В клетках могут находиться также отдельные электронно-плотные включения неясной природы, которые, возможно, предназначе-

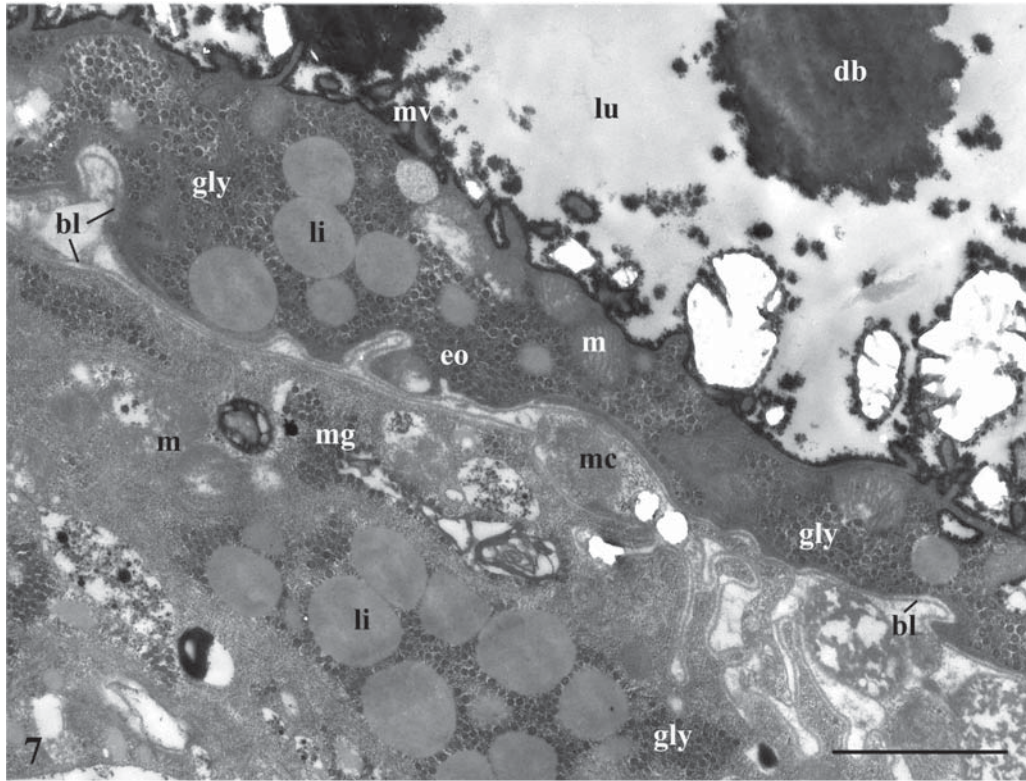


Рис. 7. Участок стенки экскреторного органа (eo), примыкающей к стенке средней кишки (mg), которые одинаково содержат митохондрии (m), гликоген (gly) и липидные включения (li).

Подстилающая базальная мембрана (bl) образует инвагинации в клетки кишки и экскреторного органа и отграничивает мышечные волокна (mc). В просвете органа (lu) находятся выкрашивающиеся кристаллы экскретов, а также электронно-плотные тела (db). Масштаб: 2 мкм.

Fig. 7. Part of the wall of the excretory organ (eo), adjoined to the midgut wall (mg), which both contain mitochondria (m), glycogen (gly) and lipid inclusions (li).

Basal lamina (bl) forms invaginations into the excretory organ and midgut cells, and isolates muscles cells (mc). Crystals of excretates as well as dense bodies (db) are situated within the lumen (lu) of excretory organ. Scale bar: 2 μ m.

ны для выведения в просвет. Никаких очевидных транспортных процессов, например посредством упакованных в мембраны веществ, через стенку органа не наблюдается, поэтому само по себе присутствие в просвете экскреторного органа каких-либо продуктов или конкреций представляется морфологически не совсем понятным. Весьма вероятно, однако, что растворы и ионы фильтруются через стенку органа, в просвете которого далее путем реадсорбции жидкости кристаллизуются продукты азотистого обмена. Базальная плазматическая мембрана клеток органа, как и у кишечного эпителия,

может формировать отдельные неглубокие инвагинации (рис. 1, 7), но не образует регулярных впячиваний с митохондриями, что как раз характерно для транспортных эпителиев.

Ядра клеток экскреторного органа сходны с ядрами кишечных клеток, что доказывает единую энтодермальную природу этих органов, но имеют несколько меньшие размеры. Они расположены редко и находятся в утолщениях стенок органа. Стенки экскреторного органа либо непосредственно контактируют с кишечным эпителием, либо отделены от него тонкой прослойкой интер-

стициальных соединительнотканых клеток (рис. 1, 3). Заканчивается экскреторный орган коротким эктодермальным выводным протоком, ведущим к анатомическому анусу, расположенному на вентральной стороне недалеко от заднего конца тела клеща. Выводной проток снабжен мышечным аппаратом, способствующим расширению его канала.

Заключение

Проведенные исследования показали, что организация пищеварительной системы водяных клещей хорошо соответствует анатомическому типу, наблюдаемому у этого эволюционного ствола Actinedida (Alberti, Coops, 1999): мешковидная слепо замкнутая средняя кишка, не разделенная на функционально различающиеся отделы и точно такой же экскреторный орган. Внекишечное пищеварение и внутриклеточная утилизация пищи предопределяют в то же время отсутствие секреторных клеток в составе эпителия. Тем не менее, характерной анатомической особенностью активно плавающих представителей водяных клещей, что видно на примере *T. cometes* и что отличает их от краснотелок и тромбидиид, является чрезвычайно развитое мышечное обеспечение ног, в частности их коксальных элементов (эпимеров). Это приводит к тому, что в средней части тела клещей мышечные пучки, занимающие всю вентральную область, вытесняют внутренние органы, в том числе среднюю кишку, наверх, что обуславливает значительное сокращение объема центрального отдела кишки.

Результаты настоящего исследования ультраструктурной организации средней кишки и экскреторного органа водяных клещей, а также полученные ранее данные по электронно-микроскопической организации кишечника краснотелковых клещей (Шатров, 2000) и микротромбидиид (Shatrov, 2003) позволяют провести некоторый сравнительно-эволюционный анализ Parasitengona с точки зрения цитологической организации их пищеварительной системы. При этом необ-

ходимо предварительно признать в качестве основополагающего постулата, что эволюционная тенденция в этой группе акриформных клещей выразилась в крайней специализации пищеварительной системы и ее вторичном упрощении вследствие адаптаций к внекишечному пищеварению.

Обобщая имеющийся материал, можно сказать, что по характеру морфофизиологической специализации средней кишки краснотелки надсемейства Trombiculoidea, которые обладают лишенной просвета кишкой с гигантскими пищеварительными клетками, принимающими на себя основные функции по распределению и обмену веществ в организме, эволюционно более продвинуты, чем тромбидииды надсемейства Trombidioidea и водяные клещи (фаланга Hydrachnidia). Клещи последних двух групп имеют значительно более эпителизованную кишку и более упорядоченные микроворсинки на поверхности клеток. Кроме того, у них явно выражен и просвет кишки, по крайней мере, в некоторых ее участках. Наоборот, по организации и морфофункциональной выраженности экскреторного органа краснотелки стоят в одном ряду с водяными клещами, тогда как микротромбидииды, обладающие экскреторным органом со значительно более толстыми стенками, иногда сходными с кишечными, занимают эволюционно более базальную позицию ближе к некоей исходной форме.

В целом, однако, краснотелковые клещи, обнаруживая целый ряд других уникальных морфофизиологических специализаций и упрощений (Шатров, 2000) в связи с обитанием в глубоких слоях почвы, несомненно, более продвинуты, чем все другие группы паразитенгон, каждая из которых, при наличии собственных специализаций, обладает более генерализованным морфофункциональным планом строения.

Благодарности

Настоящее исследование выполнено при поддержке РФФИ по проекту № 06-04-48538-а. Автор приносит благодарность инжене-

рам Отделения электронной микроскопии Зоологического института РАН А.Э. Тенисону за высококвалифицированное обслуживание электронного микроскопа, а также П.И. Генкину за помощь при фотографической обработке негативного и позитивного материалов.

Литература

- Шатров А.Б. 2000. Краснотелковые клещи и их паразитизм на позвоночных животных. СПб. 276 с.
- Alberti G., Coons L.B. 1999. Acari-Mites, Microscopic Anatomy of Invertebrates // Harrison F.W., Foelix R.F. (eds.). New York: Wiley-Liss. Vol.8C. P.515–1265.
- Alberti G., Storch V. 1983. The ultrastructure of the midgut glands of Arachnida (Scorpiones, Araneae, Acari) under different feeding conditions // Zoologischer Anzeiger. Bd.211. Hf.3–4. S.145–160.
- Bader C. 1938. Beiträge zur Kenntnis der Verdauungsvergänge bei Hydracarinae // Revue Suisse de Zoologie. T.45. P.721–806.
- Bader C. 1954. Das Darmsystem der Hydracarinae // Revue Suisse de Zoologie. T.61. Fasc.4. P.505–549.
- Becker A., Peters W. 1985. Fine structure of the midgut gland of *Phalangium opilio* (Chelicerata, Phalangida) // Zoomorphology. Vol.105. No.5. P.317–325.
- Bowers B. 1964. Coated vesicles in the pericardial cells of the aphid (*Mizus persicae* Sulz.) // Protoplasma. Bd.59. Hf.2. S.351–367.
- Fawcett D.W. 1965. Surface specialization of absorbing cells // Journal of Histochemistry and Cytochemistry. Vol.13. No.2. P.75–91.
- Goyffon M., Martoja R. 1983. Cytophysiological aspects of digestion and storage in the liver of a scorpion, *Androctonus australis* (Arachnida) // Cell and Tissue Research. Vol.228. P.661–675.
- Henking H. 1882. Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Trombidium fuliginosum* Herm. // Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd.37. S.553–663.
- Ludwig M., Alberti G. 1990. Peculiarities of arachnid midgut glands // Acta Zoologica Fennica. Vol.190. P.255–259.
- Ludwig M., Alberti G. 1992a. Fine structure of the midgut of *Prokoenia wheeleri* (Arachnida: Palpigradi) // Zoologische Beiträge N.F. Bd.34. Hf.1. S.127–134.
- Ludwig M., Alberti G. 1992b. Ultrastructure and function of the midgut of Camel-Spiders (Arachnida: Solifugae) // Zoologischer Anzeiger. Bd.228. Hf.1–2. S.1–11.
- Ludwig M., Palacios-Vargas J.G., Alberti G. 1994. Cellular details of the midgut of *Cryptocellus boneti* (Arachnida: Ricinulei) // Journal of Morphology. Vol.220. No.2. P.263–270.
- Michael A.D. 1895. A study of the internal anatomy of *Thyas petrophilus*, an unrecorded Hydrachnid found in Cornwall // Zoological Society of London, Proceedings 1895. P.174–209.
- Mitchell R.D. 1964. The anatomy of an adult chigger mite *Blankaartia acuscutellaris* (Walch) // Journal of Morphology. Vol.114. No.3. P.373–391.
- Mitchell R.D. 1970. The evolution of a blind gut in trombiculid mites // Journal of Natural History. Vol.4. No.2. P.221–229.
- Mothes U., Seitz K.-A. 1981. Functional microscopic anatomy of the digestive system of *Tetranychus urticae* (Acari, Tetranychidae) // Acarologia. T.22. Fasc.3. P.257–270.
- Phillipson J. 1961. Histological changes in the gut of *Mitopus morio* (Phalangidae) during protein digestion // Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol.102. P.2. P.217–226.
- Shatrov A.B. 2003. Comparative midgut ultrastructure of unfed larvae and adult mites of *Platytrombidium fasciatum* (C.L. Koch, 1836) and *Camerotrombidium pexatum* (C.L. Koch, 1837) (Acariformes: Microtrombidiidae) // Arthropod Structure and Development. Vol.32. No.2–3. P.227–239.