

УДК 576.895

**ВОЗМОЖНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ СЦЕНАРИИ
У КЛЕЩЕЙ-ПАРАЗИТЕНГОН (ACARIFORMES: PARASITENGONA)
НА ОСНОВЕ АНАТОМИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ
ИХ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ**

© А. Б. Шатров

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034
E-mail: chigger@mail.ru
Поступила 04.02.2010

На основе рассмотрения анатомической организации экскреторного органа и средней кишки у представителей семейств наземных клещей Trombiculidae и Microtrombidiidae, а также водяных клещей Teutoniidae и Pionidae на различных стадиях жизненного цикла, включая паразитическую личинку, предложено 5 возможных эволюционных сценариев у высших акариформных клещей из когорты Parasitengona. Эти эволюционные сценарии отражают и объясняют возможные пути эволюционных преобразований у различных филетических линий паразитенгон от одного или нескольких предков со сквозным кишечником.

Ключевые слова: эволюция, морфология, экскреторный орган, средняя кишка, Trombiculidae, Microtrombidiidae, Teutoniidae, Pionidae.

Сравнительная анатомия и морфология являются основой для познания эволюционных взаимоотношений различных групп животных, в том числе паукообразных и клещей. Вместе с тем данных о внутреннем строении подавляющего большинства групп акариформных клещей чрезвычайно мало (Alberti, Coons, 1999), что не дает возможности обосновать достоверный ход эволюционного процесса у всех Acariformes или их отдельных филетических линий. Многочисленные попытки построения филогений тех или иных групп на основе данных внешней морфологии (Миронов, Бочков, 2009) приводят к излишней схематизации и формализации реально существующих эволюционных процессов и игнорируют порой труднообъяснимые и зачастую значительно варьирующие факты по анатомической организации представителей различных групп акариформных клещей. Дальнейшее изучение анатомии и тонкого строения различных представителей Acariformes, в том числе из когорты Parasitengona, часто заставляют пересматривать устоявшиеся взгляды о филогении и эволюционном развитии

различных таксонов и выдвигать приемлемые варианты возможного хода эволюционного процесса в виде ряда гипотетических эволюционных сценариев.

«Эволюционные сценарии» в контексте данной работы понимаются как наиболее обоснованные версии и объяснение развития тех или иных органных структур и ряда групп клещей в целом, тем более что палеонтологические данные по паразитенгонам крайне недостаточно, а имеющиеся не дают возможности проследить хоть с какой бы то ни было степенью достоверности ход и последовательность эволюционного процесса (Woolley, 1961; Дубинин, 1962; Вайнштейн, 1978; Тузовский, 1987; Walter, Proctor, 1999). Причем наименьшей таксономической единицей, играющей роль в подобных сценариях применительно к клещам, может рассматриваться семейство, поскольку вероятно, что все представители каждого данного семейства обладают достаточно сходной внутренней анатомией. Поэтому здесь я не ставил задачу ранжировать и классифицировать признаки тех или иных таксонов, а только наиболее рационально объяснить возникновение различных «версий» их анатомической организации.

Возможный эволюционный сценарий высших акариформных клещей с позиций сравнительной морфологии рассмотрен в предыдущих работах (Шатров, 2006, 2008). Продолжающиеся исследования различных систем органов, однако, выдвигают новые проблемы эволюционного развития отдельных групп клещей и их отношений с другими группами. Это рассмотрение и анализ возможного хода эволюционного процесса с весьма локальных позиций анатомической организации тех или иных органных систем исключает какое-либо филогенетическое соподчинение ныне существующих групп и производится в исторической ретроспекции с попыткой обоснования одной или нескольких предковых групп в таксономическом ранге ниже семейственного.

Настоящая работа основана на многолетних анатомических и ультраструктурных исследованиях экскреторного органа у представителей семейств наземных почвообитающих клещей *Leptotrombidium orientale* (Schluger, 1948), *Euschoengastia rotundata* (Schluger, 1955) и *Hirsutiella zachvatkini* (Schluger, 1948) (Trombiculidae); *Platytrombidium fasciatum* (Koch, 1836) и *Camerotrombidium pexatum* (Koch, 1837) (Microtrombidiidae), а также водяных клещей *Teutonia cometes* (Koch, 1837) (Teutoniidae) и *Piona carnea* (Koch, 1836) (Pionidae) на разных стадиях их жизненного цикла, включая паразитическую личинку, питающуюся на позвоночных животных (Trombiculidae) и членистоногих — все остальные группы паразитенгон. Морфология, ультраструктурная организация и функциональные особенности экскреторного органа рассмотрены в отдельной работе (Shatrov, 2010). В настоящей статье главный упор сделан на особенностях анатомической организации экскреторного органа с целью возможного эволюционного объяснения его частных морфологических трансформаций в разных группах. Совокупность данных и логических построений, основанных на подобном подходе относительно других систем органов, позволит в дальнейшем обосновать цельный взгляд на эволюцию паразитенгон и других высших акариформных клещей.

Традиционно паразитенгоны рассматриваются как монофилетическая группа, объединяемая следующими синапоморфиями: редуцированные

прото- и тритонимфа, паразитическая личинка, отсутствие саккулюса у коксальных желез (Alberti, Storch, 1977; Witte, 1991). На основе внешних и весьма ограниченного числа признаков внутренней организации и выстроенной на этой основе кладограммы (Welbourn, 1991), у паразитенгон различают 3 субкогорты: Erythraeina, Hydracarina и Trombidiina, причем последние две рассматриваются как сестринские группировки. Субкогорта Erythraeina включает 2 надсемейства — Erythraeoidea и Calyptostomatoidea, а субкогорта Trombidiina объединяет 4 надсемейства — Tanaupodoidea, Chyzeroidea (наиболее примитивные), Trombiculoidae и Trombidoidea (Welbourn, 1991). Водяные клещи с многочисленными надсемействами этим автором не рассматриваются. В свою очередь Витте (Witte, 1991) рассматривает группировку водяных клещей Hydrachnidia сестринской по отношению ко всем прочим наземным клещам, объединяемым в рамках субкогорты Trombidia. Внутри последней различаются 2 сестринские группировки — Trombidoidea, с одной стороны, и Calyptostomatoidea и Erythraeoidea — с другой (Witte, 1991). Таким образом, этот автор помещает краснотелок и тромбидиид в одно надсемейство, что, на мой взгляд, не совсем оправдано и расходится с представлениями Вельбурна (Welbourn, 1991). В последнее время паразитенгон понижают в таксономическом ранге и относят к когорте Anystina (Lindquist, 1984; Миронов, Бочков, 2009). Молекулярно-генетические исследования, основанные на одном митохондриальном гене COI (Söller et al., 2001), показали, что микротромбидиды вместе с водяными клещами являются сестринской группировкой по отношению ко всем прочим наземным паразитенгонам, среди которых ветвь, включающая семейства Trombidiidae, Johnstonianidae и Trombiculidae, оказывается сестринской по отношению к ветви, объединяющей надсемейства Calyptostomatoidea и Erythraeoidea.

Относительно экскреторного органа известно, что у высших и наиболее специализированных Actinedida задние отделы средней кишки, которые наиболее вероятно соответствуют postcolon более генерализованных групп, эволюционно трансформировались в дорсомедиальный экскреторный орган (Alberti, Coons, 1999). Последний в ходе эволюции утратил морфологическую связь с центральным отделом средней кишки (желудком) у большинства, если не у всех Parasitengona (Henking, 1882; Schaub, 1888; Bader, 1954; Mitchell, 1964, 1970; Vistorin-Theis, 1978; Шатров, 2000), возможно за исключением некоторых представителей Erythraeoidea (Witte, 1995). Экскреторный орган, имеющий, безусловно, энтодермальное происхождение, завершается коротким эктодермальным выводным каналом, выстланным кутикулой. Считается, что выводной канал соответствует эктодермальной задней кишке (hindgut) менее специализированных форм со сквозным кишечником и открывается экскреторной порой (uropore), гомологичной анатомическому анусу, на брюшной стороне тела. Тем не менее Тор (Thor, 1904) высказал предположение о том, что у простигмат в результате питания жидкой пищей собственно задняя кишка, происходящая из проктодеума (proctodeum), эволюционно полностью утрачивается. При этом истинный анус заменяется вновь сформированной впоследствии экскреторной порой, которая, таким образом, является новообразованием.

Показано, что экскреторный орган специализирован главным образом на выведение и удаление из организма клеща продуктов азотистого об-

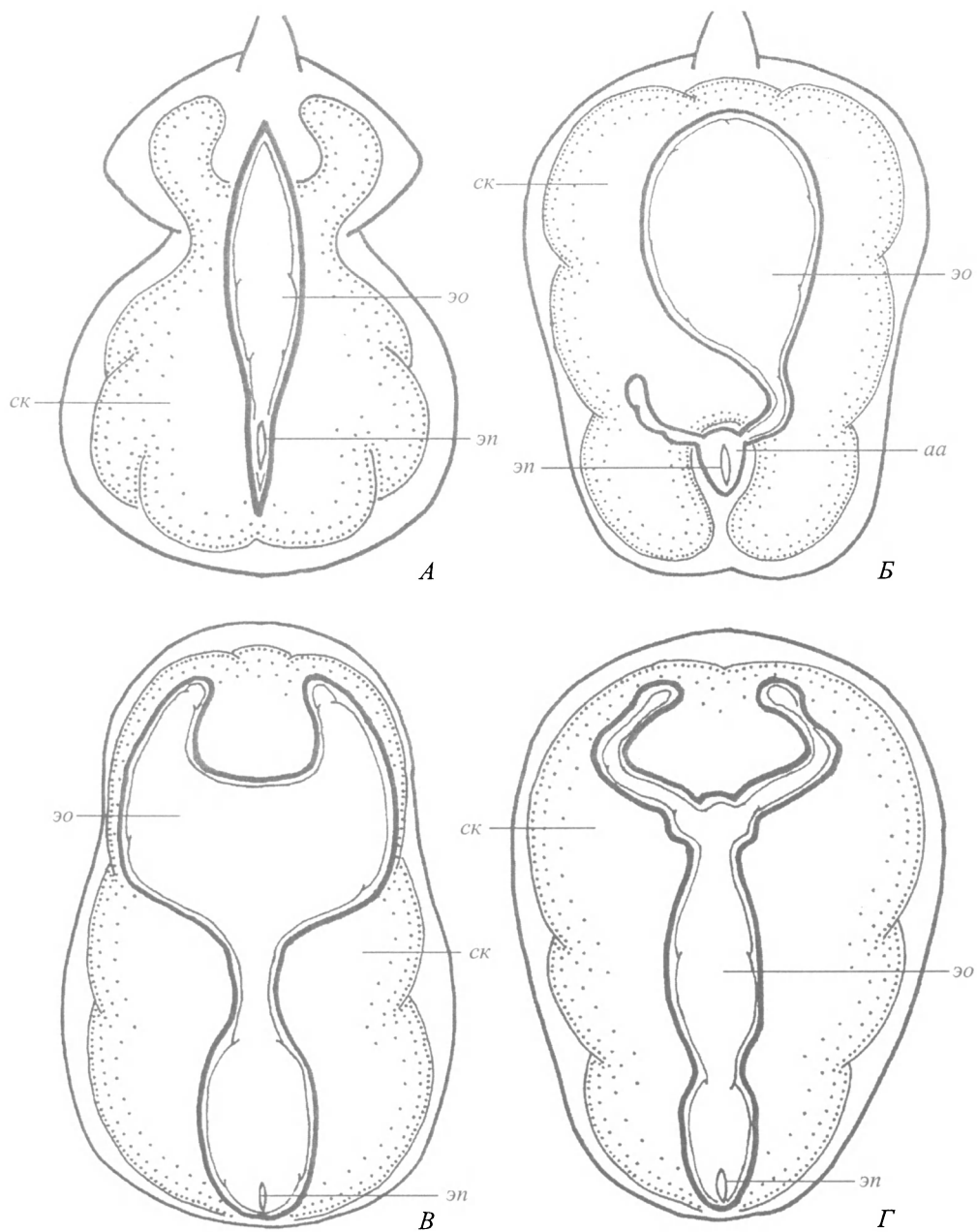
мена, преимущественно гуанина, и в значительной меньшей степени он может, видимо, участвовать в регуляции ионного и водного обменов (Alberti, Coons, 1999).

АНАТОМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЭКСКРЕТОРНОГО ОРГАНА

У всех изученных видов паразитенгон экскреторный орган представлен тонкостенным мешком, слепо замкнутым спереди, который обычно занимает срединное (осевое) положение в теле и не подразделен на морфологически или функционально различающиеся отделы (см. рисунок).

Самая простая анатомическая организация экскреторного органа наблюдается у наиболее специализированных краснотелковых клещей сем. Trombiculidae (см. рисунок, А). Свободноживущие дейтонимфы и взрослые клещи населяют глубокие почвенные горизонты и питаются яйцами насекомых, тогда как личинки выходят на поверхность и паразитируют на позвоночных животных (Шатров, 2000). Морфологическая организация экскреторного органа практически одинакова как на протяжении всего жизненного цикла от покоящейся предличинки до взрослого клеща, так и у взрослых клещей исследованных видов. У тромбикулид экскреторный орган имеет вид плоского мешка, расположен вертикально по оси тела и по большей части сдавлен с боков лопастями средней кишки. Он идет от экскреторной поры вперед и вверх и постепенно поднимается к дорсальной стенке тела, слегка расширяясь в горизонтальной плоскости, особенно у взрослых клещей *H. zachvatkini*. Никаких явных боковых дивертикулов, ответвлений, или специальных расширений экскреторный орган изученных краснотелковых клещей не имеет. Экскреторный орган оканчивается слепо приблизительно на уровне мозга (synganglion), или даже впереди него. Морфологически он хорошо отличается от окружающих лопастей средней кишки в силу довольно тонких стенок и присутствия в просвете органа желтоватых кристаллов предположительно гуанина, обладающих двойным лучепреломлением. Показано, однако, что у североамериканских клещей *Blankartia acuscutellaris* (Walch) экскреторный орган в передней части тела имеет Т-образную форму на поперечных срезах, а перед впадением в выводной проток имеет расширенную часть, так называемую экскреторную камеру (Mitchell, 1964).

Наоборот, у значительно более генерализованных микротромбидид (см. Microtrombidiidae), дейтонимфы и взрослые клещи которых живут в верхних слоях и на поверхности почвы, а личинки паразитируют на насекомых, экскреторный орган имеет определенное сходство с лопастями средней кишки (Shatrov, 2003), сравнимой шириной складчатых стенок. Его анатомическая организация также более сложная, чем у тромбикулид (см. рисунок, Б). У изученных взрослых клещей так называемый анальный атриум (Alberti, Coons, 1999; Shatrov, 2010) с широкими кутикулярными стенками по ходу вперед разделяется на 2 выводные трубочки (collecting tubes), также имеющие эктодермальное происхождение и дающие начало двум несимметричным латеральным ветвям собственно экскреторного органа. Левая из них короткая и не получает дальнейшего развития. Правая ветвь, наоборот, дает начало экскреторному органу как таковому. Послед-



Анатомическая организация средней кишки и экскреторного органа у взрослых клещей когорты Parasitengona.

A — *Hirsutiella zachvatkini* (Trombiculidae), *Б* — *Platytrombidium fasciatum* (Microtrombidiidae), *В* — *Teutonia cometes* (Teutoniidae), *Г* — *Piona carnea* (Pionidae). *aa* — анальный атриум; *ск* — средняя кишка; *эо* — экскреторный орган; *эн* — экскреторная пора.

Anatomical organization of the midgut and excretory organ in adult mites from the cohort Parasitengona.

ний по ходу вперед постепенно занимает горизонтальное положение, имеет складчатые стенки и сильно сдавлен дорсовентрально между лопастью средней кишки, причем в этом случае просвет экскреторного органа может быть плохо выражен. Экскреторный орган оканчивается слепо на уровне мозга и не дает никаких заметных латеральных или фронтальных лопастей, или дивертикул. В отличие от взрослых клещей, у голодных личинок микротромбидиид экскреторный орган представлен небольшим просто организованным аксиальным мешком с хорошо выраженным просветом. Он лежит по большей части вплотную к дорсальной стенке тела и слегка уплощен дорсовентрально. Именно разветвление экскреторного органа от его самого основания у взрослых микротромбидиид заставляет очень внимательно отнестись к его сравнительной анатомии и пересмотреть устоявшиеся представления о его возможной эволюции (Alberti, Coons, 1999).

Изученные водяные клещи обнаруживают некую промежуточную морфологическую организацию экскреторного органа (см. рисунок, В, Г). Как и у тромбикулид, это — сравнительно тонкостенный довольно объемный мешок с хорошо выраженной полостью, но обладающий более сложным анатомическим строением. В общих чертах в задней части тела клеща экскреторный орган ориентирован вертикально и занимает почти всю высоту тела, практически полностью разделяя между собой заднебоковые дивертикулы средней кишки. В средней части тела, на уровне полового аппарата, экскреторный орган значительно сокращается в объеме как по высоте, так и по ширине, а в передней части тела снова расширяется в горизонтальной плоскости и занимает практически всю ширину тела клеща, заполняя пространство непосредственно под дорсальной стенкой тела. У обоих изученных видов водяных клещей экскреторный орган дает два переднебоковых дивертикула, которые распространяются далеко вперед среди лопастей средней кишки почти до передней стенки тела (см. рисунок, В, Г). Характерно, что у взрослых водяных клещей выводной проток очень короткий, а морфологически крайне «бедно» оформленная экскреторная пора занимает наиболее терминальное (каудальное) положение в сравнении с представителями наземных семейств. У изученных голодных личинок *P. carnea* стенки экскреторного органа в отличие от личинок краснотелок и микротромбидиид могут формировать неглубокие достаточно произвольные боковые лакуны. Выводной проток и экскреторная пора у личинок этого вида не были выявлены в отличие от личинок всех наземных видов, у которых проток и пора хорошо развиты.

Специальная мышечная оболочка вокруг стенок экскреторного органа, которая могла бы способствовать выведению экскреторных масс, полностью отсутствует у всех стадий развития и у всех исследованных видов. Тем не менее отдельные мышечные пучки могут проходить вплотную к стенкам органа. Во всех случаях эпителиальные клетки экскреторного органа лежат на разграничительной базальной пластинке, толщина которой неодинакова у представителей разных семейств (Shatrov, 2010).

Полость экскреторного органа в различной степени заполнена желтоватыми кристаллами экскретов, обладающих двойным лучепреломлением, а также иногда содержит единичные электронно-плотные глобулы, что в основном наблюдается у водяных клещей. Экскреторный материал в просвете органа наблюдается уже у предличинки. В дальнейшем в ходе

жизненного цикла содержание экскреторных продуктов в органе повышается у покоящихся стадий — прото- и тритонимфы и уменьшается у активных стадий жизненного цикла — личинки, дейтонимфы и взрослого клеща. Показано, что активные стадии выводят экскреторные вещества сразу после их выхода из оболочки предшествующей покоящейся стадии, что хорошо прослеживается в культуре краснотелковых клещей (Шатров, 2000).

В своей задней части экскреторный орган сужается и преобразуется в довольно короткий выводной проток, выстланный кутикулой, собственно заднюю кишку — производное проктодеума (Alberti, Coons, 1999). Выводной проток заканчивается продольно ориентированным щелевидным выводным отверстием — так называемый экскреторный порой. Последняя образована двумя кутикулярными пластинками, возвышающимися над окружающими покровами. У краснотелок, как личинок, так и взрослых, экскреторный проток на всем протяжении достаточно узкий и выстлан довольно тонкой кутикулой. У микротромбидиид, напротив, в основании собственно выводного протока выражен расширенный анальный атриум, имеющий толстую электронно-светлую кутикулу. Этот анальный атриум, как было сказано выше, разделяется по направлению вперед на две ветви, одна из которых образует собственно экскреторный орган. У водяного клеща *T. cometes* в сравнении с краснотелками и микротромбидидами экскреторная пора занимает наиболее каудальное положение недалеко от заднего края тела, а выводной проток очень короткий. Практически то же наблюдается у взрослого водяного клеща *P. carnea*. У голодных личинок этого вида, однако, выводной проток и экскреторная пора не были выявлены, и экскреторный орган у этой стадии развития, таким образом, оказывается изолированным от окружающей среды.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОРГАНИЗАЦИИ ЭКСКРЕТОРНОГО ОРГАНА

Полученные данные подтверждают высказанное ранее положение о том, что у высших тромбидиформных клещей экскреторный орган имеет энтодермальное происхождение и лишен морфологической связи со средней кишкой (Thor, 1904; Alberti, Coons, 1999). Он не разделен на функционально различающиеся части и открывается во внешнюю среду эктодермальным выводным протоком, заканчивающимся экскреторной порой, вероятно, гомологичной анусу. Несмотря на тот очевидный факт, что экскреторный орган распространяется далеко вперед в полости тела и заканчивается на уровне мозга или даже фронтальнее него, очень мало вероятно, что он является производным мальпигиевых сосудов, или их гомологом, как было предположено ранее (Thor, 1904; Reuter, 1909; Mitchell, 1970). По крайней мере это очевидно для краснотелок и водяных клещей. Считается, что в своем нынешнем состоянии экскреторный орган объединяет поствентрикулярные отделы средней кишки более генерализованных, т. е. более примитивных групп (Henking, 1882; Michael, 1895; Hughes, 1959; Alberti, Coons, 1999), а именно колон, который предположительно в основном редуцировался (Vistorin, 1980; Alberti, Coons, 1999), и постко-

лон. Образование экскреторным органом различного количества функционально однородных дивертикул у калиптостомид (сем. Calyptostomidae) (Vistorin-Theis, 1977) и у большинства групп водяных клещей (Кронеберг, 1878; Bader, 1938, 1954) можно рассматривать как вторичное приспособление, что, возможно, отчасти связано с крупными размерами многих водяных клещей. Возможное отсутствие выводного протока и экскреторной поры у некоторых водяных клещей (Mitchell, 1955) и представителей сем. Halacaridae (Thomae, 1925) объясняли эволюционной редукцией проктодеума у всей этой филетической линии акариформных клещей (Thor, 1904), что в основном может быть связана с питанием жидкой полупереваренной пищей (внекишечное пищеварение). Эта редукция сопровождалась последующим развитием аналогичных структур заново как истинных выводного протока и экскреторной поры на месте бывшего ануса у всех групп, где экскреторный орган хорошо выражен (Thor, 1904). Сходная точка зрения была высказана относительно водяных клещей (Bader, 1938, 1954; Stout, 1953), у которых, как считается, задняя кишка атрофируется, а экскреторная пора формируется как новообразование и не гомологична анусу. В этом случае оказывается, что клещи, не имеющие терминального экскреторного отверстия, более примитивны и филогенетически расположены более базально, чем те, которые имеют развитые выводной проток и экскреторную пору, что противоречит общепринятому мнению (Alberti, Coons, 1999). Поэтому, вероятнее всего, отсутствие выводного протока и поры можно объяснить утратой и атрофией терминальных отделов экскреторного органа у более продвинутых групп водяных клещей. В этой связи *P. carleae* демонстрирует, по всей видимости, некое переходное состояние, когда экскреторный проток и пора формируются только в ходе постларвального онтогенеза. Интересно, однако, что у водяных клещей рода *Hydrodroma* помимо экскреторного органа и экскреторной поры было описано меньшее по размеру отверстие, как настоящий анус, а также идущая к нему задняя кишка, расположенные впереди от экскреторной поры (Schaub, 1888). Это открытие нуждается в тщательной проверке, однако если оно верно, то все спекуляции относительно экскреторного органа должны быть пересмотрены.

Иная ситуация наблюдается у взрослых микротромбидиид, у которых экскреторный орган разделяется от анального атриума на две асимметричные ветви, частично напоминающие кишечные дивертикулы, с преимущественным развитием одной из них. Такое расположение экскреторного органа требует объяснений с позиций сравнительной анатомии и заставляет предположить, что его ветви в исторической ретроспекции образовались не из задних участков сквозного осевого кишечного тракта, как общепринято в настоящее время (Henking, 1882; Alberti, Coons, 1999), а независимо. Они могли возникнуть как вторичные латеральные выросты самых задних участков энтодермальной средней кишки. При этом вследствие питания жидкой пищей и замыкания средней кишки могла редуцироваться только узкая перемычка между средней кишкой и анальным атриумом, которые расположены вплотную друг к другу (см. рисунок, Б). Ранее также упоминалось о том, что у наземных тромбидиид экскреторный орган состоит из двух трубок, открывающихся в ректум (Bader, 1954). В соответствии со взглядами этого автора, у водяных клещей экскреторный орган также ис-

ходно парный, что можно видеть из его разделения в передней части на две латеральные доли, что наблюдается и у исследованных мною видов. Это же можно наблюдать и у некоторых краснотелок, у которых экскреторный орган Т-образно разветвляется в своей передней части (Mitchell, 1964). Тем не менее, несмотря на все эти спорные вопросы, в настоящее время признается, что экскреторный орган в своем окончательном выражении у высших тромбидиформных клещей не является гомологом мальпигиевых сосудов, а развивается непосредственно из трубчатого осевого заднего участка средней кишки предковых форм (Alberti, Coons, 1999). Косвенно об этом может свидетельствовать анатомическая организация экскреторного органа у представителей более генерализованных семейств Labidostomidae (Vistorin, 1980) и Syringophilidae (Filimonova, 2009), у которых, как было показано, он непарный, не имеет боковых выростов и открывается в среднюю кишку небольшим отверстием в районе желудка. Кроме того, экскреторный орган имеет простое осевое строение у всех изученных личинок паразитенгон (Shatrov, 2010).

Дополнительным подтверждением происхождения экскреторного органа из задних отделов средней кишки может служить организация апикальных зон эпителиальных клеток органа у личинок *H. zachvatkini* на ранних стадиях питания. Апикальная поверхность клеток формирует фигуры, напоминающие фагоцитозные ямки и пузырьки, наблюдающиеся на этих же стадиях питания у кишечных клеток (Шатров, 2000; Shatrov, 2010). Эти вакуоли, однако, не погружаются внутрь клеток, как это происходит у пищеварительных клеток средней кишки, но остаются у поверхности, лишь имитируя начало подобного процесса, который эволюционно утратился. В целом клетки экскреторного органа на этих стадиях содержат практически те же органеллы, что и кишечные клетки, в частности крупные комплексы Гольджи, однако последующее накопление пищеварительных вакуолей в клетках и их ферментативная обработка не происходят. Ранее также отмечалось, что у некоторых водяных клещей стенки экскреторного органа образованы крупными неправильной формы клетками, имеющими явно энтодермальное происхождение (Schmidt, 1935).

Своеобразная организация экскреторного органа и его очевидные различия у разных групп паразитенгон требуют детального сравнительно анатомического и эволюционного анализа его происхождения и развития в этой группе высших тромбидиформных клещей, что может отражать и эволюцию самих паразитенгон. К сожалению, реальный ход эволюционного процесса в этой группе в связи с отсутствием репрезентативных палеонтологических данных (Walter, Proctor, 1999) остается неизвестным. В настоящее время имеется лишь ряд форм с различной морфологией, в том числе и экскреторного органа, которые не могут рассматриваться как переходные от одного какого-либо ныне существующего морфологического состояния к другому. Представляется вероятным, что морфологическая организация клещей каждой из групп является в достаточной степени конечной в контексте адаптаций к определенным условиям обитания. Что касается экскреторного органа, то можно было бы согласиться с его формированием непосредственно из задних участков кишечного тракта гипотетической предковой формы (Alberti, Coons, 1999), однако его разделение на две ветви у микротромбидиид не дает такого основания и требует взве-

шенной эволюционной трактовки. В связи с этим на основе изложенного материала можно предположить несколько возможных сценариев эволюционного развития паразитенгон.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ СЦЕНАРИИ

1. *Trombidioidea sensu Welbourn (1991)* — группировка наземных клещей, развивающаяся независимо от других, представители которой имели исходно два больших латеральных выроста задних отделов средней кишки, один из которых впоследствии трансформируется в специализированный экскреторный орган. При этом, однако, его отличие от кишечных долей незначительное. В этом случае эти изначально две боковые ветви экскреторного органа являются функциональными аналогами, если не гомологами, мальпигиевых сосудов и никогда не имели связи со средней кишкой в своей фронтальной области, поскольку с самого начала были замкнуты слепо, как боковые отростки кишечника. Небольшое соединение между экскреторным органом и кишкой, обнаруженное у клещей рода *Trombidium* (McLeod, 1884), может рассматриваться как вторичная модификация. В ходе дальнейшей эволюции одна из ветвей редуцировалась, тогда как вторая переместилась в срединное положение и заместила функции утраченной ветви. Другие группы паразитенгон, и в частности тромбикулиды, с одной стороны, и водяные клещи и калиптостомиды — с другой, оказываются ближе друг к другу, нежели к тромбидидам, и первоначально также населяли поверхность почвы, как и предки тромбидиид, но впоследствии экологически разделились. Тромбикулиды ушли глубоко в почву, калиптостомиды остались у ее поверхности, а предки водяных клещей вторично освоили водную среду. Все эти группы имеют экскреторный орган, происходящий изначально из осевого отдела кишки с вторичным усложнением его морфологии у водяных клещей и калиптостомид с редукцией экскреторной поры (анального отверстия) у более продвинутых форм водяных клещей. Говорить в данном случае о большей степени продвинутой одной из этих групп не приходится, поскольку на их первичную конституцию наложилось большое количество вторичных преобразований. Нетрудно видеть, что этот сценарий подразумевает тем не менее полифилетическое происхождение паразитенгон, при этом микротромбидииды по ряду признаков занимают более базальную позицию, чем гораздо более специализированные и продвинутые краснотелки и водяные клещи. Этот взгляд противоречит филогенетическим построениям, основанным на внешней морфологии личиночных форм (Welbourn, 1991), в которых *Trombiculoidea* и *Trombidioidea* рассматриваются как сестринские группы и помещены на вершине филогенетического древа. Как говорилось выше, молекулярно-генетические исследования (Söller et al., 2001) объединяют микротромбидиид и водяных клещей в одну группировку, сестринскую по отношению ко всем прочим наземным паразитенгонам. Понятно, однако, что никакую адекватную филогению построить на одном единственном признаке, будь то морфологическом или же молекулярном, невозможно.

В этом сценарии паразитические личинки всех этих клещей, имеющие преимущественно просто устроенный осевой экскреторный орган, могут

рассматриваться исключительно как промежуточная морфологическая форма, не имеющая существенной эволюционной нагрузки. Поэтому все построения, основанные на внешних морфологических признаках личинок (Welbourn, 1991), теряют всякий смысл.

2. Тромбидииды и водяные клещи — сестринские группы с изначально парным экскреторным органом, сформированным из гипертрофированных латеральных разрастаний задних отделов средней кишки. Тромбикулиды — отдельная группа с экскреторным органом, возникшим на месте осевого участка задних отделов кишечника.

3. Предковая паразитенгонам группа в ранге семейства, представители которой жили на поверхности почвы и в почвенной подстилке и были широко распространены, имела в своем составе многочисленные роды, равноудаленные друг от друга с большим количеством частных адаптаций. Представители этой большой предковой группы, вероятно, имели один просто устроенный экскреторный орган, ориентированный по средней линии тела и происходящий непосредственно из осевого участка задних отделов средней кишки. Такая конструкция экскреторного органа как раз и наблюдается практически у всех исследованных ныне существующих личинок паразитенгон. В ходе последующей эволюции анатомия экскреторного органа прогрессивно менялась, в особенности у тромбидиид и водяных клещей с сохранением его гистологической организации, близкой к таковой средней кишки у тромбидиид (Shatrov, 2003, 2010). У краснотелок, наоборот, при сохранении, возможно, изначально или близкой к ней анатомии гистологическая организация экскреторного органа значительно упростилась (Шатров, 2000, Shatrov, 2010). Согласно этой точке зрения, тромбидииды — это наиболее примитивная группа, предки которой дали начало как водяным клещам, ушедшим в воду, так и высокоспециализированных краснотелкам, перешедшим к жизни в глубоких почвенных горизонтах. Более вероятно, однако, что все эти группы, бывшие в достаточно тесном родстве в прошлом, в дальнейшем разделились на несколько филогических, достаточно удаленных друг от друга линий, и рода одного предкового семейства дали начало ныне живущим семействам со своими независимо возникшими адаптациями. Иными словами, род в историческом прошлом соответствует семейству в настоящем. Очевидно, что на этом пути многие роды отсеялись и не дожили до настоящего времени. Таким образом, получается не дерево из соподчиненных, к тому же ныне живущих таксонов, а своего рода травяной луг, из которого к вершине пробиваются отдельные «стебельки» (Пономаренко, 2004, 2005). Согласно этому сценарию, может быть принята монофилия паразитенгон, причем исходным состоянием является не «ствол дерева» с ветвями, вырастающими на разном уровне, а «травяной стебель», дающий много побегов на одном уровне, т. е. своеобразный «участок луга». Именно эта точка зрения была высказана ранее в моих работах по эволюционному сценарию паразитенгон (Шатров, 2006, 2008). Легко видеть, однако, что в данной сценарии вопрос о разветвлении экскреторного органа у тромбидиид практически не принимается во внимание и никак не объясняется.

4. Все предковые паразитенгоны имели исходно парный экскреторный орган, сформировавшийся из латеральных выростов задних отделов средней кишки, а не из осевой ее части. Понятно, что в таком случае исходный

эксcretорный орган есть функциональный аналог мальпигиевых сосудов и гомологичен им по происхождению, как полагал Митчелл (Mitchell, 1970). При этом эксcretорный орган никогда не имел и не может иметь никаких соединений со средней кишкой в своей передней части. Соответственно этой точке зрения, ныне живущие тромбидиды опять-таки оказываются наиболее базально расположенной группой, поскольку имеют изначально парный эксcretорный орган, напоминающий дивертикулы средней кишки. Краснотелки — это наиболее уклонившаяся и специализированная группа, тогда как водяные клещи занимают промежуточное положение. Личинки паразитенгон, как результат дезэмбрионизации (т. е. вылупления на более ранних стадиях эмбрионального развития), воспроизводят морфологию, которая никогда не существовала в реальной эволюции, и демонстрируют тип морфологической и функциональной редукции органных систем с рядом дополнительных функциональных адаптаций.

5. Эксcretорный орган сформировался совершенно независимо от остальной пищеварительной системы из части эмбриональной энтодермы, предположительно отделившейся от основной части энтодермы очень рано в эмбриогенезе. При этом выводной проток и эксcretорная пора образовались из эктодермы независимо от действительной задней кишки и анального отверстия, которые в этом случае, очевидно, полностью редуцировались у большинства паразитенгон. В соответствии с этими взглядами можно допустить, что группы, у которых эксcretорный орган организован наиболее просто, являются наиболее примитивными, тогда как те, у которых эксcretорный орган устроен более сложно, — более продвинуты. При этом у ряда продвинутых водяных клещей произошла, по-видимому, вторичная редукция выводного канала и эксcretорной поры, поскольку трудно допустить, что выводной канал и пора формируются в эволюции позже, чем сам орган. Хотя возможна и такая трактовка эволюционных процессов, а пример водяного клеща *P. carnea*, у которого выводной проток и пора формируются только в ходе постларвального онтогенеза, может как раз подтверждать эту точку зрения. Вообще, отношения действительного ануса и эксcretорной поры могут в разных группах решаться по-разному. В частности, эксcretорный орган, сформировавшийся независимо от средней кишки, может просто «перехватывать» анус у эволюционно замыкающегося кишечника, а не развивать собственное выводное отверстие.

Во всех этих сценариях роль паразитической личинки остается весьма противоречивой и до конца не разрешенной (Witte, 1978). Однако уже сейчас ясно, что личинка в силу целого ряда причин не может воспроизводить морфологию предшествующих стадий эволюционного развития данной конкретной группы. Поэтому роль личинки в онтогенезе и в становлении тех или иных структур, важных в оценке эволюционного статуса отдельных групп клещей, еще предстоит выяснять и анализировать.

К сожалению, имеющиеся на сегодняшний момент знания по анатомии и морфологии огромного разнообразия клещей, в том числе и паразитенгон, явно недостаточны и не позволяют однозначно судить об их эволюции и, безусловно, принять одну из высказанных в этой статье гипотез их эволюционных сценариев. Все они имеют равное право на существование. Для решения этой проблемы необходимы дальнейшие исследования

сравнительной морфологии и эмбриологии паразитенгон и других групп клещей и получение надежных свидетельств в пользу той или иной версии их эволюционного развития.

БЛАГОДАРНОСТИ

Настоящее исследование выполнено при поддержке РФФИ (проект № 04-09-00390-а).

Автор благодарен И. Г. Воробьевой за квалифицированную подготовку части материала по водяным клещам. Также выражаю признательность инженерам Отделения электронной микроскопии Лаборатории паразитологии ЗИН РАН А. Э. Тенисону и П. И. Генкину за неоценимую техническую помощь в работе по электронной микроскопии.

Список литературы

- Вайнштейн Б. А. 1978. Система, эволюция и филогения тромбидиформных клещей. В кн.: Определитель обитающих в почве клещей. Trombidiformes. М.: Наука. 228—244.
- Дубинин В. Б. 1962. Класс Acaromorpha. Клещи. В кн.: Основы палеонтологии. Членистоногие — трахейные и хелицеровые. М.: Изд-во АН СССР. 450—473.
- Кронеберг А. И. 1878. О строении *Eulais extendens* (O. F. Müller). С заметками о некоторых родственных формах. Изв. Имп. общ-ва любит ест., антроп. и этн. 29 (2) : 1—37.
- Мионов С. В., Бочков А. В. 2009. Современные представления о макрофилогении акариформных клещей (Chelicerata, Acariformes). Зоол. журн. 88 (8) : 922—937.
- Пономаренко А. Г. 2004. Артроподизация и ее экологические последствия. В кн.: Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: ПИН РАН. 6 : 7—22.
- Пономаренко А. Г. 2005. Данные палеонтологии о происхождении членистоногих. В кн.: Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Т-во науч. изд. КМК. 146—155.
- Тузовский П. В. 1987. Морфология и постэмбриональное развитие водяных клещей. М.: Наука. 172 с.
- Шатров А. Б. 2000. Краснотелковые клещи и их паразитизм на позвоночных животных. СПб.: Изд-во СПбГУ. 276 с.
- Шатров А. Б. 2006. Морфология клещей-паразитенгон (Acariformes: Parasitengona) и их возможный эволюционный сценарий. Паразитология. 40 (6) : 489—511.
- Шатров А. Б. 2008. Морфология и эволюция высших акариформных клещей (Acariformes). В кн.: Эволюционная морфология животных. Ч. 1. СПб.: Изд-во СПбГУ. 58—68.
- Alberti G., Coons L. B. 1999. Acari-Mites. In: Microscopic Anatomy of Invertebrates. New York, Wiley-Liss. 8C : 515—1265.
- Alberti G., Storch V. 1977. Zur Ultrastruktur der Coxaldrüsen actinotricher Milben (Acari, Actinotrichida). Zool. Jahrb. Abt. Anat. 98 (3) : 394—428.
- Bader C. 1938. Beiträge zur Kenntnis der Verdauungsvergange bei Hydracarinen. Rev. Suisse Zool. 45 : 721—806.
- Bader C. 1954. Das Darmsystem der Hydracarinen. Eine vergleichenanatomische Untersuchung. Rev. Suisse Zool. 61 (4) : 505—549.
- Filimonova S. A. 2009. The ultrastructural investigation of the midgut in the quill mite *Syringophilopsis fringilla* (Acari, Trombidiformes: Syringophilidae). Arthr. Str. Dev. 38 (2) : 303—313.
- Henking H. 1882. Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Trombidium fuliginosum*. Z. wiss. Zool. 37 (4) : 553—663.

- Hughes T. E. 1959. Mites or the Acari. University of London, The Athlon Press. 225 p.
- Lindquist E. E. 1984. Current theories on the evolution of major groups of Acari and on their relationships with other groups of Arachnida, with consequent implications for their classification. In: *Acarology VI*. New York, John Wiley et Sons. 1 : 28—62.
- McLeod J. 1884. Communication preliminaire relative a l'anatomie des Acariens. *Acad. Roy. Sci., Lettres, Beaux-arts Belg.* 7 (3) : 253—259.
- Michel A. D. 1895. A study of the internal anatomy of *Thyas petrophilus*, an unrecorded Hydrachnid found in Cornwall. *Proc. Zool. Soc. London.* 174—209.
- Mitchell R. D. 1955. Anatomy, life history and evolution of the mites parasitizing fresh water mussels. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan.* 89 : 1—41.
- Mitchell R. D. 1964. The anatomy of an adult chigger mite *Blankaertia acuscutellaris* (Walch). *Journ. Morph.* 114 (3) : 373—391.
- Mitchell R. D. 1970. The evolution of a blind gut in trombiculid mites. *Journ. nat. Hist.* 4 (2) : 221—229.
- Reuter E. 1909. Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden. *Acta Soc. Sci. Fenn.* 36 : 1—287.
- Schaub R. von. 1888. Über die Anatomie von *Hydrodroma* (C. L. Koch). Ein Beitrag zur Kenntnis der Hydrachniden. *Sitzb. Kais. Akad. Wissensch. Wien.* 47 (1) : 1—98.
- Schmidt U. 1935. Beiträge zur Anatomie und Histologie der Hydrachniden, besonders von *Diplodontus despiciens* O. F. Müller. *Z. Morph. Okol.* 30 (2) : 99—176.
- 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). *Arthr. Str. Dev.* 32 (2) : 227—239.
- Shatrov A. B. 2010. Comparative morphology, ultrastructure and functions of the excretory organ (postventricular midgut) in the Parasitengona (Acariformes). *Acarologia.* 50 (1) : 93—112.
- Söllner R., Wohltmann A., Witte H., Blohm D. 2001. Phylogenetic relationships within terrestrial mites (Acari: Prostigmata, Parasitengona) inferred from comparative DNA sequence analysis of the mitochondrial Cytochrome oxidase subunit I gene. *Mol. Phylog. Evol.* 18 (1) : 47—53.
- Stout V. M. 1953. *Eylais waikawae* n. sp. (Hydracarina) and some features of its life history and anatomy. *Trans. Roy. Soc. New Zealand.* 81 (3) : 389—416.
- Thomae H. 1925. Beiträge zur Anatomie der Halacariden. *Zool. Jb. Anat.* 47 (1) : 155—190.
- Thor S. 1904. Recherches sur l'anatomie comparée des Acariens prostigmatiques. *Ann. Sci. Nat., Sér. 8, Zool. Biol. Anim.* 19 : 1—190.
- Vistorin H. E. 1980. Ernährungsbiologie und Anatomies des Verdauungstraktes der Nicoletielidae (Acari: Trombidiformes). *Acarologia.* 21 (2) : 204—215.
- Vistorin-Theis G. 1978. Anatomische Untersuchungen an Calyptostomiden (Acari, Trombidiformes). *Acarologia.* 19 (2) : 242—257.
- Walter D. E., Proctor H. C. 1999. Mites. Ecology, evolution and behaviour. Sydney, Wallingford, CABI Publ. 322 p.
- Welbourn W. C. 1991. Phylogenetic studies of the terrestrial Parasitengona. In: *Modern acarology*. Prague, Academia. 2 : 163—170.
- Witte H. 1978. Die postembryonale Entwicklung und die funktionelle Anatomie des Gnathosoma in der Milbenfamilie Erythraeidea (Acarina, Prostigmata). *Zoomorphologie.* 91 (2) : 157—189.
- Witte H. 1991. The phylogenetic relationships within the Parasitengona. In: *Modern acarology*. Prague, Academia. 2 : 171—182.
- Witte H. 1995. Evolution and phylogenetic system of the Erythraeidea. In: *The Acari. Physiological and Ecological Aspects of Acari-Host Relationships*. Warszawa, Dabor. 117—148.
- Woolley T. A. 1961. A review of the phylogeny of mites. *Ann. Rev. Entomol.* 6 : 263—284.

POSSIBLE EVOLUTIONARY SCENARIOS IN THE PARASITENGONA
MITES (ACARIFORMES: PARASITENGONA) BASED ON ANATOMICAL
PECULIARITIES OF THEIR DIGESTIVE SYSTEM

A. M. Shatrov

Key words: evolution, morphology, excretory organ, midgut, Trombiculidae, Microtrombidiidae, Teutoniidae, Pionidae.

SUMMARY

Five possible evolutionary scenarios of the higher acariform mites from the cohort Parasitengona are proposed on the basis of the detailed examination of anatomy of the excretory organ and midgut in the representatives of terrestrial mite families Trombiculidae and Microtrombidiidae, and in freshwater mite families Teutoniidae and Pionidae, on different developmental stages including parasitic larva. These scenarios explain possible ways of evolutionary transformation within the Parasitengona from one or several ancestor with the open digestive tract.
