

ХРОНИКА

УДК 576.895

ТРИДЦАТЬ ЛЕТ ЭЛЕКТРОННО-МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ЗООЛОГИИ И ПАРАЗИТОЛОГИИ В ЗООЛОГИЧЕСКОМ ИНСТИТУТЕ РАН

© А. Б. Шатров

В статье кратко рассмотрена история электронной микроскопии в Зоологическом институте РАН (ЗИН) с начала 70-х годов XX века, а также отмечены успехи сотрудников ЗИН в изучении паразитических и многих других групп животных, достигнутые к настоящему времени.

Прошло чуть более тридцати лет с начала эксплуатации электронных микроскопов в Зоологическом институте РАН на рубеже 60-х и 70-х годов XX века. К тому времени электронная микроскопия достигла значительных результатов во многих экспериментальных и описательных областях биологии, поэтому остро встал вопрос о применении электронных микроскопов уже непосредственно для целей зоологии, а именно в морфологии и систематике животных, как паразитических, так и непаразитических. Зоологический институт РАН, являясь ведущим центром в разработке проблем систематики и эволюции животного мира, не мог остаться в стороне от нового прогрессивного метода исследований. Да и где, как не в Зоологическом институте, надлежало разрабатывать вопросы тонкой морфологии и диагностики животных организмов.

Прежде чем остановиться на успехах Зоологического института в области электронной микроскопии, оценим коротко историю этого метода и его значение в биологии.

Со времени разработки теории электронной микроскопии в 20—30-х годах XX века и внедрения электронных микроскопов в практику биологических исследований, что в широком масштабе произошло уже в послевоенные годы (Хейденрайх, 1966), применение электронного микроскопа произвело подлинную революцию в науке, дав толчок к изучению структурной организации животных и растительных организмов на клеточном и субклеточных уровнях. Это определяется тем обстоятельством, что предельное разрешение современных электронных микроскопов (0.15—0.2 нм) на несколько порядков превосходит разрешающую способность любого светооптического микроскопа (0.1—0.2 мкм), в том числе конфокального, активно использующегося в последнее время в экспериментальной биологии. К 60-м годам, когда окончательно установилась методика фиксации и заливки образцов тканей, позволяющая сохранять большинство внутриклеточных мембранных структур и получать ультратонкие тканевые срезы, электронная микроскопия прочно завоевала место

в практике биологических институтов и лабораторий. На эти же годы приходится внедрение в практику исследований сканирующей электронной микроскопии, изучающей поверхностные структуры образцов (Preston, 1958; Woods, Turner, 1972, и др.).

Электронные микроскопы для Зоологического института РАН были приобретены в начале 70-х годов. В 1971 г. был установлен просвечивающий (или трансмиссивный) электронный микроскоп (TEM) Tesla BS-613 чешского производства, а в 1972 г. — сканирующий электронный микроскоп (SEM) Stereoscan 2A английской фирмы Cambridge Instrument Company. В это же время были приобретены 2 ультрамикротомы шведской фирмы LKB для приготовления ультратонких срезов и другое оборудование. Фирмы-поставщики в то время проводили инструктаж и обучение сотрудников на совершенно новой тогда технике, поэтому научный и технический персонал оперативно приобретал практические навыки. В 1978 г. появился новый Tesla BS-500, а затем еще один такой же микроскоп. В середине 80-х годов был приобретен японский SEM Hitachi S-570, а в 1999 г. — немецкий TEM LEO-900. В 1991 г. подразделения института из Буддийского храма переехали в здание на Английском пр., 32 (бывшее здание Института цитологии РАН), где в настоящее время и находятся электронные микроскопы. Таким образом, в Зоологическом институте сложилась собственная база высокоточной электронно-микроскопической техники, причем с самого начала акцент был сделан на комплексное освоение методик электронной микроскопии, как просвечивающей, так и сканирующей, по исследованию разнообразных зоологических объектов, в том числе и не в последнюю очередь паразитических.

С самого начала для эксплуатации электронных микроскопов (ЭМ) и разработки проблем электронно-микроскопической морфологии животных организмов при дирекции ЗИН была создана группа электронной микроскопии под руководством Ю. С. Балашова. В нее вошел ряд научных сотрудников, а также технический персонал по обслуживанию ЭМ и обработке фотоматериалов. При этом предусматривалось, что ЭМ доступны любому сотруднику ЗИН, изъявившему желание на них работать. Необходимо отметить, что первоначально электронные микроскопы рассматривались как чудо техники, а работа на них приравнивалась к священнодействию. Лишь спустя некоторое время, по мере привыкания к электронным микроскопам, они стали восприниматься как совершенно необходимый и даже обычный инструмент исследований в стенах Зоологического института.

Заслуживает особого внимания тот факт, что огромную энергию и блестящую квалификацию по обслуживанию электронных микроскопов — стереоскана и Hitachi с первых дней их эксплуатации проявили инженеры Н. Е. Миккау и А. М. Игнатьев, к сожалению, уже ушедшие из жизни.

Исторически так сложилось, что первоначально электронно-микроскопические исследования были сконцентрированы в основном на изучении паразитических членистоногих, в частности иксодовых клещей, в чем за короткий срок были достигнуты превосходные результаты. По своей сути эти работы явились продолжением целого направления в зоологии по изучению паразитических и непаразитических членистоногих, которое долгое время возглавлял в Зоологическом институте академик Е. Н. Павловский, но на совершенно новом электронно-микроскопическом уровне. Уже в 1979 г. под редакцией Ю. С. Балашова был выпущен «Атлас электронно-микроскопической анатомии иксодовых клещей», остающийся до сих пор морфологической энциклопедией этих паукообразных, и переведенный на английский язык в США, а также вышел в свет ряд сборников, в которых приняли участие сотрудники Группы электронной микроскопии Л. И. Амосова, В. П. Иванов, С. А. Леоно-

вич, А. С. Рейхель (см. Ультраструктурные особенности..., 1978; Атлас..., 1979, и др.). В этих изданиях впервые в мировой научной литературе подробно рассматриваются и анализируются все органные и тканевые системы иксодовых клещей на примере нимф *Hyalomma asiaticum*, их функциональная динамика и возможное значение в циркуляции и передаче возбудителей трансмиссивных инфекций.

Вот что писал в то время Ю. С. Балашов в предисловии к сборнику, опубликованному в 1978 г. (с. 3): «Современная морфология членистоногих животных в значительной степени опирается на методы электронной микроскопии. Применение электронного микроскопа позволило сократить разрыв между описательными морфологическими работами и экспериментальным изучением функций отдельных органов и клеток. Наконец, растровый электронный микроскоп нашел особенно широкое применение в исследованиях систематики многих групп насекомых и клещей, особенно для форм с мелкими размерами тела...».

«Эти работы направлены, в первую очередь, на раскрытие морфологических аспектов проблемы паразитизма у наземных членистоногих, но могут представлять и самостоятельное значение для понимания филогенетических связей между отдельными эволюционными линиями членистоногих». Актуальность этого высказывания не утрачена и по сей день.

Основываясь на опыте использования сканирующего электронного микроскопа, Ю. С. Балашовым и С. А. Леоновичем в 1984 г. было опубликовано методическое руководство по применению растровой (сканирующей) электронной микроскопии в зоологии (Балашов, Леонович, 1984). Данные, полученные в ходе электронно-микроскопических исследований иксодовых клещей на протяжении многих лет в Зоологическом институте, в значительной степени обобщены в монографии Ю. С. Балашова «Иксодовые клещи — паразиты и переносчики инфекций» (1998).

В последнее время в лаборатории паразитологии, которую возглавляет чл.-корр. РАН Ю. С. Балашов, создано особое структурное подразделение — отделение электронной микроскопии. Оно состоит из сотрудников лаборатории, наиболее близко занимающихся различными аспектами электронной микроскопии паразитических и непаразитических членистоногих (Л. И. Амосова, В. П. Иванов, С. А. Леонович, С. А. Филимонова, А. Б. Шатров), и призвано координировать штатную эксплуатацию электронных микроскопов. Причем, как и ранее, сотрудники других лабораторий могут точно так же проводить электронно-микроскопические исследования на совершенно равных условиях. Непосредственное техническое обслуживание микроскопов осуществляют инженеры: А. Э. Тенисон — просвечивающих (Tesla BS-500, LEO-900), Т. К. Цогоев — сканирующего (Hitachi S-570), тогда как обработку фотоматериалов производит П. И. Генкин.

Более чем за 30 лет эксплуатации электронных микроскопов в Зоологическом институте на ТЕМ и SEM было проведено огромное количество исследований самых различных направлений сотрудниками из лабораторий паразитологии, систематики насекомых, морских исследований, млекопитающих, эволюционной морфологии, экспериментальной энтомологии, орнитологии и герпетологии, протозоологии, Беломорской биологической станции, группы паразитических червей. В результате этих исследований были получены неопределимые данные по субмикроскопической организации различных групп животных, установлены принципиальные связи между различными ультраструктурными признаками животных организмов и их функциями, разработаны новые направления изучения животного мира. Спектр исследований простирался от простейших до волос мамонта и шлифов зубов млекопитающих.

Так, например, на просвечивающих электронных микроскопах с ноября 1971 г. по май 2002 г. всего работали 33 сотрудника одного только Зоологического института, а общее число рабочих часов превысило 37 000. По результатам этих работ были опубликованы десятки статей, защищены множество кандидатских и докторских диссертаций, опубликованы сборники, монографии и определители с использованием электронно-микроскопических данных. В настоящее время примерно 20 сотрудников Зоологического института в той или иной степени используют электронную микроскопию, как ТЕМ, так и SEM, в своих исследованиях, что определяет достаточно большую нагрузку на уже далеко не новые электронные микроскопы.

Электронно-микроскопические исследования вносят большой вклад в изучение цитологических основ рецепции и закономерностей эволюции сенсорных органов на клеточном и субклеточном уровнях организации. Эти исследования, проводимые В. П. Ивановым, составляют один из важных разделов эволюционной морфологии и выявили наличие модальностеспецифичных ультраструктурных признаков в ольфакторных, тактильных, слуховых, вкусовых и других типах рецепторов членистоногих. Кроме того, эти работы имеют немаловажное значение также в решении проблем систематики, выяснении филогенетических отношений видов и таксонов надвидового ранга. В монографии «Органы чувств насекомых и других членистоногих» (Иванов, 2000), которая впервые обобщает данные о рецепторных органах членистоногих, обсуждаются проблемы классификации рецепторов, рассматриваются некоторые вопросы эволюции сенсорных органов и образуемых ими сенсорных зон и анализируются многие другие проблемы, связанные с изучением сенсорных систем членистоногих.

Использование электронной микроскопии, как сканирующей, так и просвечивающей, позволило С. А. Леоновичу детально исследовать органы чувств в основных группах кровососущих паразитических клещей (орган Галлера, пальпальный орган, сенсиллы хетомы и конечностей, глаза иксододных клещей; тарзальный и пальпальный орган гамазовых клещей, сенсиллы и глаза краснотелок, и другие), проанализировать их важнейшие функциональные особенности. Сравнительный анализ строения сенсорных систем исключительно важен также в познании эволюции паразитических клещей и других членистоногих, в оценке их сложных поведенческих реакций. Кроме того, в результате ультраструктурных исследований появилась возможность применить данные по тонкой организации одной из важнейших систем органов в систематике и филогении этой группы паукообразных.

Практически с первых дней эксплуатации электронных микроскопов в Зоологическом институте, сканирующая электронная микроскопия была использована Н. А. Филипповой в исследованиях по классической систематике иксодовых клещей. Этот метод оказался весьма перспективным и актуальным для поиска дифференциальных признаков среди структур ультра малого размера, таких как особенности расщепления сенсилл в разных их группах на туловище и конечностях клещей; топография и размеры перфорации перитрем; форма и размеры элементов бахромы апрона; морфологический состав «пунктировки» твердых покровов, и др. Ценные результаты были получены для дифференциации близких видов из родов *Rhipicephalus*, *Haemaphysalis*, *Dermacentor*. Крайне важно, что видовая специфика некоторых из этих структур сохраняется на протяжении онтогенеза, тогда как другие подвержены внутривидовой изменчивости на всех фазах развития, что определяет трудоемкость проводимых исследований. После детальной проработки методами SEM эти структуры удалось дифференцировать уже на светооптическом уровне и использовать в повседневной практике определения и диаг-

ностики близкородственных видов. Все эти данные вошли в монографию Н. А. Филипповой из серии Фауна России — «Иксодовые клещи подсем. Amblyomminae» (1997).

Что касается ультратонкой морфологии систем органов и тканей иксодовых клещей, то, как указывалось выше, она была детально исследована уже в первые годы эксплуатации электронных микроскопов Л. И. Амосовой и А. С. Райхелем. Так, в частности, Л. И. Амосовой впервые была изучена ультраструктура покровов иксодовых клещей на примере нимф *H. asiaticum* в периоды голодания, питания и линьки. Проанализированы изменения, происходящие в кутикуле и гиподерме во время многодневного кровососания. Исследованы процессы аполизиса и образования имагинальной кутикулы, в том числе формирование многослойной эпикутикулы и поровых каналов, что невозможно сделать при светооптических исследованиях. Впервые проведено ультратонкое исследование дермальных желез и тканей внутренней среды — жирового тела, нефроцитов и гемоцитов иксодовых клещей в периоды голодания, на различных этапах кровососания и линьки. На основе данных электронной микроскопии предложена классификация форменных элементов гемолимфы иксодовых клещей. Полученные посредством ЭМ результаты, которые вошли составной частью в «Атлас...» (1979), коренным образом пересмотрели предшествующие светооптические данные по этим членистоногим.

В настоящее время Л. И. Амосова проводит ультраструктурные исследования гамазовых клещей в связи с особенностями становления паразитизма в этой группе паукообразных. Так, исследовано и проанализировано ультратонкое строение субэпидермальной ткани свободноживущих и паразитических гамазовых клещей в сравнительном аспекте, играющей важную роль в процессе вителлогенеза и являющейся аналогом жирового тела иксодовых клещей и других наземных членистоногих. Получены новые данные об ультраструктурной организации спермиев, а также этапах развития яйцеклеток в ходе вителлогенеза и образования яйцевых оболочек у гамазовых клещей из родов *Hypoaspis* и *Parasitus*. Кроме того, под руководством Ю. С. Балашова методом электронной микроскопии Л. И. Амосова исследовала возбудителя иксодового клещевого боррелиоза в организме переносчика, иксодового клеща *Ixodes persulcatus*. Показаны возможные пути миграции возбудителя из кишечника в полость тела (перемещение боррелий по межклеточникам и проникновение в клетки кишечного эпителия). Получено морфологическое подтверждение трансвариальной передачи патогена и способность этих микроорганизмов к размножению в цитоплазме ооцитов.

Исключительное значение электронная микроскопия приобретает при изучении акариформных клещей (отряд Acariformes) — биологически чрезвычайно разнообразной, многочисленной и практически важной группы членистоногих, в основном характеризующейся крайне мелкими размерами своих представителей.

Так, методами ТЕМ и SEM А. Б. Шатровым были впервые исследованы морфологические аспекты паразитизма личинок краснотелковых клещей (сем. Trombiculidae) — переносчиков возбудителя лихорадки цуцугамуши (риккетсии *Orientia tsutsugamushi*) — на позвоночных животных. Исследован уникальный процесс индивидуального развития этих клещей, установлены принципиальные особенности их жизнедеятельности и морфологической организации по сравнению с другими близкородственными группами. Результаты этих исследований обобщены в монографии А. Б. Шатрова «Краснотелковые клещи и их паразитизм на позвоночных животных» (2000). Проводимое автором в настоящее время изучение клещей-паразитенгон сем. Microtrombididae, личинки которых паразитируют на беспозвоночных, выявили уни-

кальные особенности их морфо-функциональной организации, что подчеркивает важность использования электронной микроскопии для целей сравнительной и функциональной анатомии.

С. А. Филимоновой подробно исследована ультраструктурная анатомия представителя другой эволюционной ветви акариформных клещей — *Myobia murismusculi* (Acariformes, Myobiidae), паразитирующего на мышах. Изучено тонкое строение кишечника, выделительной и половой систем, тканей внутренней среды. Уникальным явилось обнаружение в дистальной зоне саккулюса коксальных желез миобий разновидности ресничных клеток, которые, как считалось до настоящего времени, во внутренних эпителиях членистоногих полностью отсутствуют.

Были исследованы также и другие группы паразитических организмов.

Так, С. Г. Медведевым на протяжении ряда лет методами сканирующей электронной микроскопии было проведено комплексное исследование морфологии представителей более 50 родов и подродов блох и получено большое количество фотографий различных структур всех 3 тагм тела этих паразитических насекомых. Сочетание методов сканирующей и световой микроскопии позволило оценить признаки структур, имеющих сложную трехмерную конфигурацию и небольшие размеры. В итоге были получены более точные представления об организации различных органов и структур блох, данные о многообразии форм их строения. На этой основе были построены эволюционные морфологические ряды и установлены основные направления эволюции отряда, предложена его оригинальная классификация.

Значительные успехи были достигнуты также при исследовании паразитических и непаразитических представителей других групп животного мира, особенно форм с мелкими размерами тела или труднодифференцируемыми признаками, для которых данные световой микроскопии оказываются малоэффективными. Отметим в этой связи лишь 2 издания — монографии М. Г. Петрушевской (1981) по радиолариям отряда Nasselaria из серии Определители по фауне СССР и В. Н. Танасийчука (1986) по мухам-серебрянкам (Chamaemyiidae) в серии Фауна СССР, где широко использованы данные сканирующей электронной микроскопии в целях дифференциации и описания различных морфологических признаков.

Исключительно важный вклад в изучение проблемы становления многоклеточных животных и эволюционной роли основных планов строения тела внесли сотрудники Лаборатории эволюционной морфологии, которую долгое время возглавлял академик РАН А. В. Иванов, а в настоящее время — проф. Ю. В. Мамкаев. Лаборатория проводит ультраструктурные исследования, в основном с использованием ТЕМ, с самого начала эксплуатации электронных микроскопов в Зоологическом институте. В ходе длительной и кропотливой работы исследованы различные аспекты ультраструктурной организации бескишечных турбеллярий — принципы строения и функционирования их пищеварительной паренхимы, кожных желез, в том числе сакситоцистов и их дифференциации, фоторецепторов, статоциста, спермиев, синаптических контактов, а также их эмбриональное развитие (Ю. В. Мамкаев, Т. Г. Маркосова, О. И. Райкова); развитие схизоцельных и вторичных полостей у прямокишечных турбеллярий, трофика при живорождении за счет эпителия матки (Ю. В. Мамкаев); ультраструктурные особенности паренхимы с экстрацеллюлярным матриксом, погруженного эпидермиса и прото-нефридиев у турбеллярий-лецитоэпителиат (Ю. В. Мамкаев, И. М. Дробышева); ультраструктурные особенности эпидермиса у турбеллярий-пролецитофор (Ю. В. Мамкаев, И. М. Дробышева); особенности организации целома у динофилид (Ю. В. Мамкаев, Р. В. Селиванова); ультраструктурные особенности

нервных и эндокринных элементов кишечных эпителиев в различных группах животных (М. Ю. Пунин, С. А. Филимонова). Было также проведено описание папилл и щетинок погонофор с помощью SEM (Р. В. Смирнов), а также описание щетинок у полихет-комменсалов (Р. В. Смирнов, Г. Н. Бужинская).

В частности, по данным И. М. Дробышевой, ультраструктурные признаки используются для выяснения путей эволюции Plathelminthes и подтверждают, или существенно уточняют схемы, полученные ранее на основе светооптических данных, открывая новые связи между отдельными группами плоских червей уже на клеточном или субклеточном уровнях организации. Например, характерные комплексы ультраструктурных особенностей покровов рассматриваются как признаки независимых линий в филогенезе плоских червей. Так, у эпидермальных клеток филогенетическая значимость признается за составом и структурой секреторных включений, устройством корешковой системы и кончиков ресничек, степенью мультиресничности, характером терминальной сети. ЭМ исследования эпидермиса слабоизученных групп турбеллярий, как например *Lecithoepitheliata*, может способствовать уточнению положения этой своеобразной группы в системе Plathelminthes.

Электронно-микроскопическое изучение морфологии свободноживущих и паразитических плоских червей (Plathelminthes) позволило Е. Е. Корнаковой, в свою очередь, выявить структуры, важные для анализа филогении этой интересной группы беспозвоночных. Были обнаружены воротничковые рецепторы у катенулид, а также многоресничные рецепторы у ботриопландид, возникающие на основе слияния множества воротничковых рецепторов. Показано, что такие признаки, как строение циртоцитов и характер спермиогенеза у *Neodermata* — группы классов паразитических плоских червей — являются плезиоморфными признаками, а не апоморфными, как считалось ранее. Обнаружение у турбеллярий отряда *Fecampiida* реверсивного спермиогенеза позволило рассматривать их, как наиболее близких к предкам *Neodermata*. Точно также, изучение эмбриогенеза цестод обнаружило целый ряд закономерностей эмбрионального развития, важных при анализе сухопутного жизненного цикла.

Впервые методами ТЕМ И. М. Подвизная исследовала строение основных систем органов у ряда представителей надсем. *Lecithodendroidea* — малоизученной группы трематод. Уточнены детали морфологии этих чрезвычайно мелких паразитов, в том числе таксономически важные признаки (вооружение генитального атриума, строение сумки цирруса и т. д.). На основе данных электронной микроскопии внесены изменения в диагнозы родов *Prosthodendrium* и *Acanthatrium* и уточнено систематическое положение родов *Prosthodendrium* и *Allassogonoporus*; внесены изменения в диагнозы семейств *Lecithodendriidae* и *Allassogonoporidae* и доказана их филогенетическая разобщенность. Полученные данные значительно расширили представление о путях эволюции высших трематод и об особенностях их тонкой организации. В ходе исследований были выявлены общие для трематод закономерности ультраструктурных преобразований экскреторных протоков в процессе развития выделительной системы, а также было впервые показано, что у плоских паразитических червей тегумент на разных участках тела может формироваться различными путями.

В протистологии электронно-микроскопические исследования в последнее время получили чрезвычайно широкое распространение. Достаточно сказать, что описание новых таксонов протистов не обходится без применения методов электронной микроскопии. На основе сравнительно-морфологических исследований пересматриваются филогенетические отношения между различными таксонами простейших, в частности комплексное сравнительно-морфологическое исследование кинетопластид, выполненное в Зоологи-

ческом институте А. О. Фроловым и М. Н. Малышевой, позволило по-новому взглянуть на филогению этой группы. Оказалось, что по целому ряду признаков гетероксенные кровепаразиты — трипаносомы, считавшиеся ранее высшими, гораздо ближе к двужгутиковым кинетопластидам, чем гомоксенные (традиционно низшие) паразиты насекомых.

Цитологические исследования крайне важны также для выяснения процессов клеточной физиологии и аспектов регуляции жизненного цикла различных организмов, что также является одним из направлений исследований Зоологического института РАН.

Так, Э. Е. Кулаковским была исследована ультраструктура цереброплеврального ганглия мидии (*Mytilus edulis* L.) в связи с особенностями нейроэндокринной регуляции жизненного цикла этого важного объекта марикультуры на Белом море. Электронно-микроскопические исследования двух зон ганглия, выявленных методом флуоресцентной микроскопии и содержащих моноаминэргические нейроны, дало возможность идентифицировать 4 типа нервных и нейросекреторных нейронов. Типичные синапсы обнаружены только в зоне нейропиля и отсутствуют на телах клеток. Полученные данные свидетельствуют о том, что наряду с пептидэргической секрецией в регуляции жизненного цикла мидий принимают участие и моноаминэргические элементы.

Возвращаясь к SEM, нужно отметить, что эти исследования неопределимы для очень многих групп организмов как с точки зрения установления частных особенностей их организации и функционирования, так и в их систематике и таксономии.

Так, например, современные малакологи, изучающие панцирных моллюсков — хитонов (класс Polyplacophora), для получения достоверных отличий, используют в первую очередь независимые признаки раковины, радулы и перинотума. Тонкая структура верхнего слоя раковины, общий вид и детали отдельных зубов радулы и элементов вооружения перинотума весьма важны для таксономии этих моллюсков. Использование в этих целях сканирующей электронной микроскопии позволило Б. И. Сиренко получить качественные изображения мелких деталей важных морфологических структур, что дает возможность решать трудные таксономические проблемы и приблизиться, в частности, к построению естественной системы класса Polyplacophora.

Достаточно широко в настоящее время сканирующая электронная микроскопия используется в изучении голотурий (Holothurioidea) — своеобразного класса иглокожих, в том числе в Зоологическом институте А. В. Смирновым. По его свидетельству, микроскопические скелетные элементы голотурий — спикулы, являются одним из основных таксономических признаков видового и иногда родового уровня. Спикулы имеют довольно сложную пространственную структуру, которую зачастую трудно выявить светооптическими методами. Использование электронного микроскопа дает возможность получить более точную информацию о морфологии спикул, уточнить видовые диагнозы и находить различия между близкими видами. Так, применение сканирующего микроскопа позволило А. В. Смирнову установить эволюционные этапы развития этих структур и использовать эти данные для систематических построений. Кроме того, сканирующий электронный микроскоп используется для выяснения деталей строения более крупных скелетных элементов голотурий, в частности сегментов известкового окологлоточного кольца.

Исследования мшанок (Bryozoa) методом сканирующей электронной микроскопии, проводимые В. И. Гонтарь, начались в Зоологическом институте практически сразу со времени начала эксплуатации электронных микроскопов. Это дало ей возможность описать детали строения мшанок, которые были недоступны при обычных методах исследования, у большого числа их видов.

Например, анализ микрофотографий дал ключ для понимания эволюционных преобразований различных структур у представителей древнего ордовикского отряда Cyclostomata, а также прояснить вопрос о происхождении членистых колоний как особых жизненных форм. В настоящее время любые исследования мшанок обязательно подразумевают использование электронной микроскопии, что позволяет проводить детальное изучение организации этих животных в целях обоснования их положения в системе.

Не могли остаться в стороне от применения электронной микроскопии и энтомологи, хотя в последнее время интенсивность исследований различных групп насекомых в отличие от более раннего периода освоения этого метода несколько снизилась.

Так, исключительно использование сканирующего ЭМ для изучения ультраструктуры экзохориона яиц и личинок 1-го возраста двукрылых насекомых впервые позволило С. Ю. Кузнецову показать видоспецифичность морфологических признаков экзохориона на примере сем. Syrphidae, уточнить систему и прояснить филогенетические взаимоотношения в пределах надсем. Syrphoidea. Эти исследования впервые доказали монофилетичность и самостоятельность одних надродовых таксонов в этой группе двукрылых и искусственность и полифилетичность других.

В герпетологии электронная микроскопия, в частности SEM, обусловила кардинально новый подход и возможности в изучении покровов и кожной рецепции земноводных и пресмыкающихся, а пик этих исследований как раз совпал с началом применения сканирующей электронной микроскопии, в частности в Зоологическом институте, сразу же открывшей новые горизонты в этой области. Так, впервые Н. Б. Ананьевой с сотрудниками были исследованы особенности микроструктуры покровов чешуйчатых рептилий, создана новая область знаний, которая анализирует и интерпретирует данные ЭМ в экологическом и эволюционном аспектах. Еще одна область исследования, которая стремительно развивается исключительно с применением методов SEM, — это кожные рецепторы чешуйчатых рептилий в их структурном и функциональном разнообразии. На основе данных сканирующей электронной микроскопии пересмотрены представления об основных типах рецепторов и их топографии в покровах чешуйчатых, особенно в зонах сенсорных полей, что внесло серьезный вклад в трактовку филогенетических взаимоотношений основных групп этих животных.

Несмотря на значительные успехи, достигнутые в исследовании ряда видов животных и их структур методами ЭМ, в том числе — в Зоологическом институте РАН, основная проблема современной электронно-микроскопической морфологии остается прежней — это инвентаризация новых данных и выработка подходов их сравнительно-морфологического, функционального и эволюционного анализа. В ряде случаев только электронная микроскопия способствует выяснению сущности эволюционных взаимоотношений внутри разных групп животных и тем самым может помочь систематикам, использующим разнообразные признаки, включая молекулярно-генетические.

В отличие от систематиков-популяционистов, работающих с выборками организмов, и экспериментальных морфологов, использующих в основном стандартные модельные объекты, зоолог-морфолог работает преимущественно на организменном уровне ограниченного числа представителей тех или иных групп, поэтому его основная задача — прежде всего дать подробное концептуальное описание морфологической структуры и оценить ее роль в жизнедеятельности организма и эволюции группы. Это, в свою очередь, крайне важно как для классической систематики, так и для различных экспериментальных дисциплин.

Зоологический институт РАН является крупнейшим научным центром России, а также базой для изучения животных организмов методами электронной микроскопии по обобщению этих данных в систематике и филогении. При достаточно широком охвате тем и объектом, конечно, нет необходимости распространять подобные исследования решительно на все группы животных, особенно такие, которые обладают крупными размерами и хорошо изученной анатомией и морфологией. Очень часто, однако, без электронно-микроскопических исследований не обойтись.

Трудности, переживаемые ныне нашим обществом и фундаментальной наукой, в частности, не могли не отразиться на институтских проблемах. Хотелось бы думать, что немалые сложности в технической эксплуатации и поддержании приборов в работоспособном состоянии, будут рано или поздно преодолены, а коллектив Зоологического института найдет в себе силы успешно продолжать проводимые исследования.

Перспективы электронной микроскопии в зоологии далеко не исчерпаны. Представления о классической морфологии и сравнительной анатомии будут постепенно и неизбежно пересматриваться на основе данных электронной микроскопии все большего числа видов, что приведет к существенной корректировке системы животного мира. Точно также многие разделы экспериментальной зоологии будут дополнены данными ЭМ. За электронной микроскопией — будущее, а эпоха «сверхмикроскопии» только начинается. Остается только пожелать, чтобы Зоологический институт РАН всегда оставался в числе первых.

Автор благодарит сотрудников Зоологического института РАН Л. И. Амосову, Н. Б. Ананьеву, В. И. Гонтарь, И. М. Дробышеву, В. П. Иванова, Е. Е. Корнакову, С. Ю. Кузнецова, Э. Е. Кулаковского, С. А. Леоновича, М. Н. Малышеву, Ю. В. Мамкаева, С. Г. Медведева, И. М. Подвязную, Ю. И. Сиренко, А. В. Смирнова, С. А. Филимонову, Н. А. Филиппову, А. О. Фролова за любезно предоставленные материалы по электронной микроскопии изучаемых ими объектов. Многие электронно-микроскопические исследования, являясь затратными, проводятся при финансовой поддержке РФФИ. В частности, исследования паразитических акариформных и паразитиформных клещей, осуществляемые автором с сотрудниками, а также во многом и написание настоящей публикации оказалось возможным при поддержке РФФИ по проекту № 03-04-49081.

Список литературы

- Атлас электронно-микроскопической анатомии иксодовых клещей. Под ред. Ю. С. Балашова. Л.: Наука, 1979. 256 с.
- Балашов Ю. С. Иксодовые клещи — паразиты и переносчики инфекций. СПб.: Наука, 1998. 287 с.
- Балашов Ю. С., Леонович С. А. Методы применения растровой электронной микроскопии в зоологии. Л.: Наука, 1984. 71 с.
- Иванов В. П. Органы чувств насекомых и других членистоногих. М.: Наука, 2000. 279 с.
- Петрушевская М. Г. Радиоларии отряда Nasselaria Мирового океана (В серии: Определители по фауне СССР. № 128). Л.: Наука, 1981. 405 с.
- Танасийчук В. Н. Мухи-серебрянки (Chamaemyiidae) (В серии: Фауна СССР. Новая сер., № 134. Двукрылые. Т. 14, вып. 7). Л.: Наука, 1986. 335 с.
- Ультроструктурные особенности наземных членистоногих. Зоологический институт АН СССР. Л., 1978. 76 с.
- Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсем. Amblyomminae (В серии: Фауна России и сопредельных стран. Новая сер., № 145. Паукообразные. Т. 4, вып. 5). СПб.: Наука, 1997. 436 с.
- Хейденрайх Р. Основы просвечивающей электронной микроскопии. М.: Мир, 1966. 471 с.

- Шатров А. Б. Краснотелковые клещи и их паразитизм на позвоночных животных. СПб.: Изд-во СПб. университета, 2000. 276 с.
- Preston R. D. Electron microscopy in biology // Nature. London, 1958. Vol. 182, N 4647. P. 1402—1405.
- Woods R. D., Turner R. H. Electron microscopy in biology // PANS. 1972. Vol. 18, N 4. P. 373—385.
- Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург.
- Поступила 20 III 2003

THIRTY YEARS OF THE ELECTRON MICROSCOPE INVESTIGATIONS
IN ZOOLOGY AND PARASITOLOGY IN THE ZOOLOGICAL INSTITUTE
OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

A. B. Shatrov

Key words: zoology, parasitology, morphology, systematic, electron microscope investigations, scanning and transmission electron microscopy.

SUMMARY

The history of the electron microscope investigations in zoology and parasitology in the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences and progress in scanning and transmission electron microscope investigations in this field of biology to the moment are briefly accounted.
