

УДК 595.425:57.022

СЕКРЕТ ДЕРМАЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗ ВОДЯНЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARIFORMES, PARASITENGINA, HYDRACHNIDIA) И ЕГО СТРУКТУРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ

© 2023 г. А. Б. Шатров*

ФГБУН Зоологический институт РАН,
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: Andrey.Shatrov.1954@mail.ru

Поступила в редакцию 27.03.2023 г.

После доработки 28.06.2023 г.

Принята к публикации 01.07.2023 г.

Рассмотрены особенности процесса секреции дермальных желез водяных клещей (Acariformes, Parasitengonina, Hydrachnidia) и секрет, который продуцируется этими железами и который представляет собой нитчатую субстанцию – шелк. Процесс шелкопрядения и организация шелковой нити у водяных клещей проанализированы в сравнительном аспекте с другими членистоногими. Показано, что шелкопрядение широко распространено у водяных клещей, но, в связи с трудностью идентификации, ранее не было выявлено и зафиксировано. Данный процесс не связан с размножением, а предположительно обеспечивает поимку жертв водяных клещей – мелких членистоногих. Строение шелковой нити является простейшим среди всех известных типов шелка у насекомых и пауков и принципиально одинаково у изученных в этом плане водяных клещей. Шелк и шелкопрядение отсутствуют у всех других наземных паразитенгон и выработались у водяных клещей в связи с обитанием в водной среде в целях успешной конкурентной борьбы за ресурсы.

Ключевые слова: водяные клещи, дермальные железы, шелк, морфология, Hydrachnidia

DOI: 10.31857/S0031184723040038, **EDN:** KHCXRG

Членистоногие секретируют множество различных субстанций, среди которых существенное место занимает нитчатый волокнистый белковый продукт, называемый шелком (Rudall, Kenchington, 1971; Craig, 1997, 2003). Шелк секретируют представители многих группировок членистоногих, среди которых главное место занимают пауки (Kovoor, Zylberberg, 1980, 1982; Stubbs et al., 1992; Foelix, 1996; Vollrath et al., 1996; Craig et al., 2000; Knight, Vollrath, 2002; Vollrath, 2000; Bakker De et al., 2006; Spunner et al., 2007; Blackledge et al., 2009; Blackledge, 2013). Шелкопрядение также

свойственно ложноскорпионам (Hunt, 1970; Schaller, 1971; Kovoog, 1987; Annamalai, Jayaprakash, 2012), клещам (Wallace, Mahon, 1972; Alberti, Ehrnsberger, 1977; Bolland, 1983; Gerson, 1985; Manson, Gerson, 1996; Alberti, Coons, 1999), ракообразным (различные отряды и семейства) (Kakui, Hiruta, 2014; Kronenberger et al., 2012) и насекомым, включая многоножек (Akai, 1984; Sehnal, Akai, 1990; Akai et al., 2003; Yonemura et al., 2006; Sutherland et al., 2010; Ashton et al., 2011; Young, Merritt, 2003; Büsse et al., 2015; Hatano, Nagashima, 2015; Osborn Popp et al., 2016; и др.). Эти и другие авторы, используя разнообразные методы, внесли огромный вклад в изучение шелка членистоногих и отдельных их групп.

Показано, что шелк состоит преимущественно из фибриллярных белков, но может также содержать нейтральные и кислые полисахариды, в частности, у ручейников (Engster, 1976), а также другие углеводные компоненты (Kovoog, Zylberberg, 1980). Способность к шелкопрядению возникла в эволюции разных групп неоднократно и независимо, поэтому органы, вовлеченные в этот процесс, не являются гомологичными (Craig, 1997; Johnson et al., 2006; Sutherland et al., 2010). Считается, что чем раньше данная функция развилась в той или иной группе в ходе эволюции, тем более дифференцированы органы, ее обеспечивающие, и тем больший спектр жизненных «задач», осуществляемых тем или иным видом шелка (Craig, 1997, 2003). В круг этих задач, которые осуществляют органы шелкопрядения, входят строительство ловчих сетей для поимки жертвы, организация убежищ и выводковых камер для потомства, а также различного рода коммуникации и расселение. В целом, можно полагать, что способность к шелкопрядению значительно увеличивает жизненный потенциал членистоногого, расширяет пределы его взаимодействия со средой и усиливает его позиции в конкурентной борьбе за ресурсы.

В общей сложности, у членистоногих существуют всего четыре группы органов, участвующих в шелкопрядении. Во-первых, это уже имевшиеся ранее органы, но полностью или частично видоизменившие свои функции для осуществления новых функций. К таковым можно отнести трансформированные слюнные железы, связанные с ротовым аппаратом, что свойственно насекомым (Sehnal, Akai, 1990; Akai et al., 2003) и клещам (Alberti, Ehrnsberger, 1977), а также выделительные органы, а именно, мальпигиевы сосуды, соединенные с противоположным концом пищеварительного тракта, через который секреторные продукты могут выделяться во внешнюю среду, что наблюдается у насекомых (Sehnal, Akai, 1990). Органы, относящиеся ко второй группе, по-видимому, не имели предшественников в виде самостоятельных систем, которые ранее не были связаны с шелкопрядением и развивались в каждой группе *de novo*. Это, прежде всего, несколько видов абдоминальных паутинных желез пауков, которые могут секретировать до шести типов шелка одновременно (Craig et al., 2000),

а также генитальные, анальные и особые дермальные железы, которые характерны для ряда насекомых (Young, Merritt, 2003; Büsse, 2015) и клещей (см. далее). Весьма характерно и важно для дальнейшего рассмотрения проблемы, что каждый вид насекомого секретирует только один вид шелка для вполне определенной цели, тогда как у пауков таких целей может быть много, и для каждой используется особый тип шелка со своим типом белка (Craig et al., 2000).

Клещи

Среди клещей шелкопрядение свойственно представителям клады Acariformes, тогда как представители Parasitiformes полностью лишены данной функции. Секреция шелка у наземных акариформных клещей показана у представителей ряда семейств – Tetranychidae, Bdellidae, Cunaxidae, Camerobiidae и Eriophyidae (Wallace, Mahon, 1972; Alberti, Ehrnsberger, 1977; Bolland, 1983; Gerson, 1985; Manson, Gerson, 1996; Alberti, Coons, 1999; Clotuche et al., 2011; Kanazawa et al., 2011; Le Goff et al., 2011; Fernandez et al., 2012; Yano, 2012). У всех этих клещей, за исключением эриофиид, у которых источник шелка точно не определен, шелк секретируют модифицированные слюнные, так называемые паутинные железы, а выделяется он посредством терминальных отверстий на лапках пальп. В частности, у бделлид шелк используется для построения личинной камеры, яйцевого кокона, а также для захвата потенциальных жертв (Alberti, Ehrnsberger, 1977). Взрослые бделлиды обездвиживают своих жертв, прикрепляя их к субстрату отдельными шелковыми нитями, тогда как кунаксиды плетут подобие ловчей паутины, которая состоит из двух типов нитей (Alberti, Ehrnsberger, 1977).

Тетраниховые клещи секретируют большие объемы паутины для защиты колонии, а также используют отдельные нити для коммуникации и расселения. В последнем случае образуются клубки, которые состоят из ассоциаций нитей и самих клещей и которые разносятся потоками воздуха (Clotuche et al., 2011). Считается, что псевдоскорпионы (Kovoog, 1987; Annamalai, Jayaprakash, 2012) и клещи – это две группы, у которых шелкопрядение обеспечивается именно модифицированными слюнными железами (Gerson, 1985; Alberti, Coons, 1999). Шелковые нити, формируемые наземными акариформными клещами, отличаются гидрофобными свойствами, а также обладают адгезивными качествами, т.е. липкостью.

Паразитенгоны

Паразитенгоны – крупнейшая группировка высших акариформных клещей в ранге подотряда (hyporder Parasitengonina) (Dabert et al., 2016) и включает как наземные, так и пресноводные семейства. Последние объединены в группировку, или кладу пресноводных водяных клещей Hydrachnidia, которую часто трактуют в ранге фаланги. Все паразитенгоны, как наземные, так и пресноводные, характеризуются сложным жизненным циклом с чередованием активных и покоящихся стадий (Шатров, 2000).

Первая активная стадия в жизненном цикле паразитенгон – гетероморфная шестиногая личинка. Личинки семейства Trombiculidae паразитируют на наземных позвоночных, тогда как личинки других семейств, включая многочисленные семейства пресноводных клещей, паразитируют на насекомых и, реже, моллюсках. Активные дейтонимфы и взрослые клещи – хищники. По неизвестным пока причинам ни для одного из семейств наземных паразитенгон (паразитических личинок, свободноживущих дейтонимф и взрослых клещей) не характерно шелкопрядение. Можно предположить, что индивидуальная активность клещей этой группировки позволяет им быстро вступать во взаимодействие с жертвой или хозяином, а высокая плодовитость исключает необходимость в специальной защите кладок. Этот вопрос нуждается в дальнейшей как теоретической, так и практической проработке.

Водяные клещи

Водяные клещи (Hydrachnidiae), по данным Даберт с соавторами (Dabert et al., 2016), представляют собой крупнейшую, насчитывающую порядка 6000 видов, группировку паукообразных, которая населила пресноводные бассейны и активно распространилась в них около 235 миллионов лет назад. В настоящий исторический период водяные клещи успешно обитают в разнообразных пресноводных экосистемах Земного шара, причем отличаются огромным видовым разнообразием, а также морфологическими и экологическими специализациями. В частности, некоторые представители водяных клещей перешли к афагии на личиночной стадии развития и приступают к линьке на протонимфальную стадию без паразитического питания личинок (Вайнштейн, 1978). Другие, например представители семейства Unionicolidae, перешли к кругложизненному паразитизму на нимфальных и взрослой стадиях развития в мантийной полости и на жабрах двустворчатых моллюсков сем. Unionidae (Edwards, Vidrine, 2006). При этом личинки этих клещей паразитируют на личинках комаров-звонцов (Chironomidae). Существуют и другие разнообразные примеры экологических специализаций и определенных трансформаций жизненного цикла у водяных клещей (Вайнштейн, 1978).

Несмотря на многочисленность водяных клещей и их достаточное морфологическое и экологическое разнообразие, достоверных примеров активного шелкопрядения в целях осуществления жизненно важных функций ранее у них не было выявлено. Вместе с тем было показано, что у групп с непрямым процессом оплодотворения самцы вырабатывают так называемые направляющие нити (guiding threads) за счет деятельности специальных желез генитального аппарата, что, очевидно, предопределяет успешный поиск сперматофоров самками (Schaller, 1971; Witte, 1991; Proctor, 1992; Alberti, Coons, 1999; Witte, Döring, 1999). Этот процесс ограничивается периодом размножения клещей весной и ранним летом, причем у представителей родов

Limnochares и *Limnesia*, о которых речь пойдет ниже, наблюдается так называемое полное разобщение полов (complete dissociation), когда самцам для откладки сперматофоров не требуется присутствия самки или воздействия с ее стороны (Proctor, 1992). Кроме того, область покрытия субстрата направляющими нитями, в частности, у *Limnesia* не превышает области, на которой откладываются сперматофоры, что значительно снижает значение этих нитей в выявлении сперматофоров самками (Witte, 1991). Никаких других форм выработки шелка водяными клещами ранее не было обнаружено. Стоит отметить, что у всех паразитенгон, в т.ч. водяных клещей (как личинок, так и последующих стадий), имеются очень крупные слюнные железы. Открываясь своими протоками в субхелицеральное пространство, т.е. в область ротового аппарата, эти железы принимают участие исключительно в обработке пищи и ни в какой мере не могут быть использованы в процессах шелкопрядения.

Дермальные железы водяных клещей

Известно, что в отличие от всех прочих паразитенгон, взрослые водяные клещи, а, возможно, и нимфальные стадии, обладают особыми дермальными железами (Шатров, 2013). У разных видов водяных клещей их количество различно и может достигать 16 пар желез, расположенных по всему телу как с дорсальной, так и с вентральной стороны (Wiles, 1997). Происхождение дермальных желез, причем не только у водяных клещей, связывают с разрастанием эпидермиса и, в частности, клеток, окружающих рецепторные волоски (Sutherland et al., 2010; Young, Merritt, 2003; Büsse et al., 2015). Иными словами, эти структуры оказываются эволюционно связанными морфологически и функционально, но к настоящему времени, в частности, у водяных клещей, происходит их частичное или полное разобщение (Shatrov, 2008, 2013; Shatrov, Soldatenko, 2016, 2022; Shatrov et al., 2019). Несмотря на то, что эти железы называются дермальными, это очень крупные органы, занимающие довольно значительный объем в полости тела клещей наряду с другими органами системы – мозгом, слюнными и коксальными железами, средней кишкой, экскреторным органом и половой системой. Нужно подчеркнуть, что дермальные железы в равной степени выражены у обоих полов. В настоящее время известно по крайней мере два типа дермальных желез – «обычные» железы (common dermal glands), которые, собственно, и составляют основную их массу, и так называемые идиосомальные железы (idiosomal dermal glands), которые в количестве только одной пары расположены в вентральной области тела клещей (Shatrov, 2008). Секреторный продукт у этих двух типов дермальных желез принципиально разный. Существуют и отклонения от описанной закономерности в расположении и количестве дермальных желез. Так, в частности, примитивный водяной клещ *Limnochares aquatica* (L., 1758), относящийся к клade протогидрахнидий (Protohydrachnidia) (Dabert et al., 2016), обладает множественными

однотипными дермальными железами, имеющими крайне специфическую организацию (Shatrov et al., 2019). Идиосомальные железы у этого клеща не выражены.

На поверхность тела клещей дермальные железы открываются небольшими продолговатыми выводными отверстиями, которые в литературе по водяным клещам называются glandуляриями (glandularia). Расположение glandулярий на поверхности тела у разных групп водяных клещей строго закономерно, и в зависимости от этого glandулярии имеют различные обозначения (дорсо-glandулярии, вентро-glandулярии, латеро-glandулярии и т.д.) (Wiles, 1997). Закономерности в расположении и количестве glandулярий, вне зависимости от морфологии самих дермальных желез, принято рассматривать в качестве важного фактора в филогенетических построениях внутри клады водяных клещей (Wiles, 1997). Как правило, на поверхности тела клеща вблизи glandулярии либо даже у одного из ее полюсов расположен тонкий механорецепторный волосок. В ряде случаев, однако, такой волосок может отсутствовать либо может располагаться на некотором расстоянии от glandулярии, не имея с ней никакой видимой морфологической связи. Поскольку внутренняя кутикулярная арматура выводных отверстий всех дермальных желез достаточно близка по своей организации (исключение, пожалуй, составляет *L. aquatica*, у которых имеются некоторые особенности в строении выводного отверстия), можно с уверенностью полагать, что все дермальные железы происходят из одного источника и гомологичны друг другу (Шатров, 2013).

Среди паразитенгон дермальные железы выявлены пока только у водяных клещей. Можно допустить, что эти структуры являются синапоморфией и новоприобретением этой клады, возникшим после освоения ее представителями пресноводных бассейнов. Это произошло, как упоминалось выше, около 235 миллионов лет назад (Dabert et al., 2016). При этом, в связи с огромным разнообразием и численностью водяных клещей, остается не совсем ясным, все ли водяные клещи без исключения снабжены дермальными железами и каково их действительное морфологическое и функциональное разнообразие. Изученные в этом отношении к настоящему времени водяные клещи обнаруживают, при сходном строении выводного отверстия, довольно значительные различия в организации их секреторного отдела как в отношении общей морфологии секреторной альвеолы, так и тонкого строения самих секреторных клеток (Shatrov, 2008, 2013; Shatrov, Soldatenko, 2016, 2022; Shatrov et al., 2019). Тем не менее секреторный продукт дермальных желез водяных клещей, что можно видеть на тонких срезах, в основном представляет собой достаточно длинные тяжи однородного электронно-плотного вещества, секреторные гранулы, которые, после высвобождения из клеток, находятся во внутриаальвеолярной полости железы и ориентированы в сторону выводного отверстия. Важно отметить, что в стрессовых ситуациях, например, при фиксации, вынимании из воды, надавливании и т.д., клещ самопроизвольно вы-

деляет этот секрет в виде сравнительно коротких сильно скрученных однородных тяжей до 3 мкм в диаметре. В естественной водной среде, которую в известном смысле можно воспроизвести в лаборатории в небольших емкостях, клещи выделяют секрет совершенно иного рода, о чем будет говориться далее.

Точное функциональное назначение дермальных желез водяных клещей до настоящего времени остается не выясненным. Принимая во внимание общий объем этих желез во внутреннем пространстве клеща, очевидно, что их функциональная нагрузка достаточно велика. Ранее считалось и, наверное, считается по сей день, что дермальные железы, выделяя предположительно ядовитый секрет, служат для отпугивания хищников, в частности, рыб, когда те случайно или намеренно заглатывают клещей (Kerfoot, 1982; Smith, Hagman, 2002; Proctor, Garga, 2004). При этом раздражение волоска, который находится рядом с железой, в ротовой полости рыбы служит своего рода триггерным механизмом для высвобождения секрета из дермальных желез. По предположению других исследователей (Böttger, 1962; Proctor, 1991, 1992) дермальные железы выделяют половые феромоны, а машущие движения четвертой пары ног вдоль тела, что свойственно многим водяным клещам и является их характерной особенностью, способствует распространению пахучих веществ в воде либо увеличивает ток воды около рецепторных систем, ответственных за репродуктивное поведение (Smith, Hagman, 2002). Необходимо иметь в виду, что подобные машущие движения ног характерны для обоих полов и вне периода размножения. Существует довольно много аргументов как «за», так и «против» упомянутых версий функции дермальных желез, рассмотрение которых не входит в задачу этой статьи. Важно отметить, что в точности зафиксировать и продемонстрировать процесс секреции дермальных желез у водяных клещей как в лабораторных условиях, так, тем более, в природной среде в силу целого ряда технических и других сложностей пока не представляется возможным.

Шелк и шелкопрядение у водяных клещей

Ранее, в результате длительного содержания взрослых водяных клещей ряда видов, в частности, *Limnesia maculata* (O.F. Müller, 1776) (Limnesiidae), в культуре было обнаружено, что при одиночном содержании клещей через некоторое время после поминки в природе и помещении в контейнер с чистой водой вода в контейнере мутнеет, а через 10-15 дней в воде образуются отчетливые полупрозрачные беловатые хлопья. При высокой интенсивности подобного «процесса» помутнение воды можно было обнаружить в течение нескольких часов или даже минут, особенно, если клеща поместить в каплю воды на предметном стекле. Никакой бактериальной контаминации воды в контейнерах при этом обнаружено не было. После замены воды на чистую, подобное явление при наблюдении за одним и тем же клещом могло возобновляться

через произвольный промежуток времени – дни, недели или даже месяцы. При этом вода в контейнере оставалась чистой. Никакие частицы растений в качестве субстрата либо мелкие водные членистоногие в качестве потенциального корма в контейнер не вносили.

Изучение этой хлопьевидной субстанции с помощью светового микроскопа на предметном стекле позволяет обнаружить тончайшие нитевидные структуры, которые произвольно переплетаются в разных направлениях и которые представляет собой, очевидно, секреторный продукт клеща, когда он находится в относительно свободном состоянии. При этом, помимо таких нитей, секрет может в большей или меньшей степени содержать и другие не нитчатые более плотные и неоформленные компоненты. Подобные процессы секреции в той или иной степени наблюдаются у всех водяных клещей, содержащихся в лаборатории. Особенно отличился в этом плане взрослый клещ *Limnesia undulata* (O.F. Müller, 1776), который за один сезон секретировал в общей сложности огромное количество практически чистого нитчатого секрета. Высока степень подобной секреции и у клещей *L. aquatica*, которые могут производить большие массы беловатого хлопьевидного нитчатого продукта. Но такая ситуация может наблюдаться не всегда и не у всех клещей, и часто приходится ждать длительное время, прежде чем клещ начнет производить секрет, в котором чистого нитчатого продукта может и не быть.

Тем не менее подобные наблюдения не оставляют сомнения в том, что водяные клещи при определенных условиях секретировать нитчатый продукт, а именно, шелк, очевидно, обеспечивающий определенные процессы их жизнедеятельности (Shatrov et al., 2014, 2016). В связи с мелкими размерами клещей, незначительной общей массой шелка, его пространственной разобщенностью с самими клещами, а также незначительными временными интервалами его активной секреции, этот процесс ранее никем не наблюдался и не был отчетливо воспроизведен в экспериментах, тем более что клещи крайне редко содержались в лабораториях длительное время, достаточное для регистрации процесса шелкопрядения.

Сам процесс секреции, т.е. выведения во внешнюю среду нитчатой субстанции, или шелка, водяными клещами предположительно является активным процессом, наподобие того, как это происходит у пауков, в частности у водяного паука *Argironeta aquatica* (Clerck, 1757) (Aganeae, Cybaeidae) (Bakker et al., 2006), у которого несколько видов шелка служат для разных целей – перемещения, строительства водяного колокола, организации выводковых камер, прикрепления к субстрату и т.д. У водяных клещей этот процесс, вероятно, связан с уже упоминавшимися машущими движениями четвертой пары ног, которым, видимо, в какой-то мере помогают сходные движения и других пар. Не оспаривая другие, ранее высказанные версии машущего движения ног

у водяных клещей, не связанного с плаванием в толще воды, можно предположить, однако, что подобными движениями клещ, в т.ч. способствует очищению поверхности тела, формированию и организации шелковых нитей, выделяющихся из выводных отверстий дермальных желез. Таким образом, осуществляется настоящий, т.е. истинный процесс активного шелкопрядения. Клещ как бы смахивает с себя производимый им секреторный продукт и вытягивает его при этом в бесконечно длинную и тонкую нить. Важно помнить, что машущие движения ногами производят как самцы, так и самки. Это может свидетельствовать против «феромонной теории», тем более, что дермальные железы в одинаковой степени свойственны обоим полам.

Среди ранее высказанных предположений относительно назначения шелка в жизнедеятельности клещей (Shatrov et al., 2016, 2019) версия о его назначении в качестве ловчего «инструмента» практически не упоминалась. Однако, в свете полученных данных, версия о том, что шелк, как и ловчие сети у пауков, представляет собой приспособление для отлова мелких водных организмов – потенциальных жертв водяных клещей – выглядит наиболее предпочтительной. Водяные клещи, не способные догнать активно передвигающихся мелких водных членистоногих, например, дафний, в природных водоемах, вынуждены прибегать к дополнительным средствам их отлова и обездвиживания. Косвенно об этом свидетельствует тот факт, что клещи активно производят шелк в раннелетний период, когда они активно участвуют в процессе размножения, и им для этого требуются энергетические ресурсы. В лаборатории весь этот процесс в комплексе воспроизвести довольно трудно. Так, внесение дафний *Daphnia magna* Strauss, 1820 в небольшие емкости с клещами, удобные для наблюдений, не провоцирует клещей к шелкопрядению, поскольку они в таких емкостях легко ловят своих жертв, не прибегая к вспомогательным средствам.

Строение шелковой нити

Детальные морфологические исследования шелковых нитей водяных клещей показывают, что отдельная нить представляет собой бесконечно длинную однородную не ветвящуюся полую трубку, иногда с остаточным содержимым, порядка 1–2 мкм в диаметре. Эти трубки совершенно произвольно переплетаются в водной среде, но могут при определенных условиях изгибаться, перегибаться под разными углами как пустой водяной шланг или даже обрываться. Такие трубки практически не способны к растяжению, но рвутся при этом с большим трудом, что определяет их высокий предел прочности (tensile strength), возможно, сопоставимый с таковым у пауков (Foelix, 1996), хотя нить паучьей паутины способна к растяжению.

Исследования шелка водяных клещей *Limnochares aquatica*, *Limnesia undulata* и *L. maculata* в просвечивающем электронном микроскопе (ТЕМ) (Shatrov et al., 2014, 2016) показывают, что шелковые трубки у этих видов имеют принципиально одина-

ковое строение и организованы крайне просто. Стенки трубок шириной 300-600 нм имеют волокнистое строение и образованы тончайшими филаментами, переплетающимися под различными углами к продольной оси трубок. На внутренней стороне поверхность стенки ровная, тогда как на наружной стороне стенки, обращенной к среде, филаменты ориентированы в основном перпендикулярно к поверхности и образуют довольно рыхлую зону. Кроме того, стенки трубки могут формировать 2-3 слоя, разделенных пустым промежутком либо могут истончаться с образованием сквозных отверстий. Никакие другие компоненты в стенках трубок не были выявлены. Внутреннее пространство трубок преимущественно свободно от каких-либо структур либо слабо-пузырчатое. Такие трубки при изучении их в сканирующем электронном микроскопе (SEM) или атомно-силовом микроскопе (AFM) выглядят как плоские реплики со спавшимися стенками. Гораздо реже внутреннее пространство трубок может содержать неоформленную электронно-плотную пузырчатую субстанцию, при этом трубки при исследовании образцов шелка в SEM или AFM имеют вид «наполненного водяного шланга» с соответствующим рельефом.

Рыхлая поверхность трубок создает, вероятно, некий адгезивный эффект, что способствует слипанию самих трубок при их переплетении с формированием своего рода сетчатой конструкции, а также прилипанию к такой сети потенциальных жертв. Это лишний раз подчеркивает высокую вероятность ловчего характера подобного рода шелка у водяных клещей. Поскольку вода является более вязкой средой, чем воздух, предполагаемая упругость переплетающихся шелковых нитей водяных клещей, т.е. способность их к растяжению, не имеет столь высокого значения, как упругость нитей ловчих сетей пауков в воздушной среде (Foelix, 1996), и должна быть скорее всего ниже упругости паучьей нити.

Сравнение тонкой морфологии шелка водяных клещей и паутины пауков (Stubbs et al., 1992; Vollrath et al., 1996; Spohner et al., 2007) показывает, что нить паутины устроена гораздо сложнее и организована по коаксиальному принципу, что, видимо, позволяет слоям такой нити перемещаться относительно друг друга, создавая значительную упругость и высокую прочность на разрыв. Можно полагать, что шелковая нить водяных клещей, в отличие от паучьей нити, обладает низкой упругостью, но, в то же время, высокой прочностью на разрыв. Эти факторы, наряду с липкостью, могут, очевидно, в высокой степени связывать движения потенциальных жертв водяных клещей.

Процесс секреции белковых компонентов шелка в шелковых железах у насекомых и пауков (Kovoor, Zylberberg, 1980, 1982; Sehnal, Akai, 1990; Knight, Vollrath, 2002; и др.) протекает сложнее, чем в дермальных железах водяных клещей. Шелк-секретирующие, или шелкопрядильные железы у насекомых и пауков обладают

сложным строением, часто подразделяются на отделы, а прекурсоры шелка, высвобождающиеся в просвет, имеют жидкокристаллическую природу (Kerkam et al., 1991; Vollrath, Knight, 2001; Sutherland et al., 2010; Ashton et al., 2011; и др.), значительно отличающуюся от крупных оформленных секреторных гранул водяных клещей. Выделяясь из выводных отверстий желез, такая полужидкая субстанция затвердевает на воздухе или претерпевает соответствующие изменения в воде, как у ручейников или водяных пауков, подвергаясь определенному биохимическому и(или) механическому процессингу по формированию нити со стороны самого животного (Sehnal, Akai, 1990; Craig, 1997, 2003). Наоборот, у водяных клещей секреторный продукт, находящийся в полости железы, уже имеет плотную консистенцию, что выглядит вполне оправданно в условиях окружающей водной среды. Выделяясь из выводных отверстий, такой секрет для того, чтобы превратиться в полую трубку, должен быть подвергнут определенному и весьма сильному механическому воздействию со стороны клеща, активные манипуляции которого мы и наблюдаем.

Биохимические аспекты организации шелка водяных клещей

Биохимическая сторона изучения шелковых волокон водяных клещей еще находится в стадии разработки, хотя в этом отношении был предпринят ряд экспериментов.

Учитывая уникальность такого явления, как продукция паутины клещами, можно предположить, что белки паутины клещей являются независимым эволюционным приобретением и примером параллелизма в эволюции, а возможное сходство аминокислотного состава фибриллярных белков определяется только физико-химическими принципами. Для решения этой задачи необходимо прежде всего идентифицировать белки паутины клещей и сравнить аминокислотные последовательности с известными белками паутины, шёлка и другими секреторируемыми фибриллярными белками членистоногих.

С целью идентификации белковых компонентов шелковых нитей водяных клещей был проведён анализ образцов паутины *L. aquatica* методом ВЭЖХ-МАЛДИ тандемной масс-спектрометрии. Образцы паутины *L. aquatica* визуально представляют собой однородное волокнистое вещество, гидролизуемое трипсином и другими протеазами без остатка. Для образца *L. aquatica* было получено около двух тысяч спектров фрагментации, однако, ввиду отсутствия видоспецифичной белковой базы данных, не удалось идентифицировать ни одного белка. Поэтому отсутствие видоспецифичной базы аминокислотных последовательностей остаётся главным препятствием к идентификации белков паутины водяных клещей. Однако, исходя из того, что белки паутины *L. aquatica*, в отличие от паутины наземного растительноядного клеща *Tetranychus urticae* (С.Л. Koch, 1836), успешно гидролизуются ферментами, можно сделать вывод о значительном различии аминокислотного состава белков паутины у *L. aquatica*

и *T. urticae* (неопубликованные данные). Для дальнейшего биохимического анализа паутины водяных клещей необходимо получение видоспецифичной базы данных, например, путём прочтения транскриптома клеща, активно продуцирующего паутину, что представляется весьма сложной и неоднозначной задачей.

Кроме того, были предприняты и другие попытки биохимического исследования белков паутины водяных клещей. Так, например, SDS-электрофорез паутины *L. aquatica* в полиакриламидном геле выявил 15 белковых линий с молекулярным весом от 20 до 170 kDa с массой 0.5-1.0 нг на линию (Shatrov et al., 2019). Указанные значения молекулярного веса белков паутины существенно выше значений, полученных ранее относительно секрета дермальных желез этого же вида (около 30 kDa) (Kirstein, Martin, 2009, 2010), и значительно ниже молекулярного веса паутины паука-кругопряда *Argiope aurantia* (Lucas, 1833) (до 200 kDa) (Stubbs et al., 1992). Эти данные могут свидетельствовать о полимеризации белков в процессе их трансформации в нить после выведения секрета во внешнюю среду.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Водяные клещи демонстрируют высокую пластичность адаптаций к различным условиям водной среды. Важная роль в реализации жизненной стратегии водяных клещей принадлежит, вероятно, в т.ч. их дермальным железам, морфологическое разнообразие которых, как можно полагать, настолько велико, насколько разнообразны их жизненные задачи. Это эволюционное приобретение, по-видимому, оказалось чрезвычайно удачным и прочно закрепилось в этом филетическом стволе, обеспечивая водяным клещам высокую степень успешности в борьбе за существование в водной среде. Вместе с тем, по одному лишь признаку расположения glandularий на теле, судить о гомологии и эволюции самих желез и водяных клещей в целом нельзя, пока не изучена их тонкая внутренняя морфология у возможно большего числа видов. Важно, что дермальные железы, будучи эктодермальными производными, погружаются в полость тела и становятся органами внутренней морфологии.

По признаку наличия дермальных желез водяные клещи, как уже говорилось выше, отличны от прочих Acariformes, у которых для производства паутины в основном служат видоизмененные слюнные железы (Alberti, Coons, 1999) и сходны с пауками и некоторыми насекомыми, у которых для этих целей используются специализированные абдоминальные либо также дермальные железы (Foelix, 1996; Craig, 2003). Все эти железы возникают в разных группах независимо и часто *de novo*.

Биохимический состав и точное функциональное назначение шелка водяных клещей пока неизвестны. Считается, что первичной функцией шелка была репродук-

тивная (Craig, 2003) и только потом защитная. Можно полагать, что в случае водяных клещей дермальные железы возникли заново как специализированные органы и основная их функция, как и выделяемого ими шелка, как раз защитная, понимаемая в широком смысле. В эту функцию можно включить и поимку жертв для питания, т. е. более эффективный способ добывания пищи для целей выживания. Паразитические личинки водяных клещей, как и всех прочих Parasitengonina, лишены дермальных желез и никаких нитей не выделяют. Анализ возможных функций шелка в природной (водной) среде чрезвычайно затруднителен. Вместе с тем полученные данные показывают, что биологические нанотрубки, возникающие в эволюции независимо, могут использоваться животными в природной среде в различных целях, значение которых еще предстоит выяснить.

В заключение можно отметить, что открытие нового типа шелка артропод, а именно шелка водяных клещей, имеющего достаточно простую организацию, вносит определенные коррективы в представление о спектре морфологии и функций подобных образований у членистоногих и расширяет наши знания о таком важном аспекте их жизнедеятельности. Наличие шелка значительно повышает жизненный потенциал водяных клещей в их конкурентной борьбе за ресурсы. Производящие этот шелк дермальные железы за миллионы лет прошли длительный путь эволюции, трансформировались в крупную органную систему и, возможно, являются полифункциональными образованиями с частными специализациями в разных группах водяных клещей. К сожалению, в связи с недостаточностью данных о строении и разнообразии дермальных желез пока невозможно наметить тенденции в их эволюционной динамике.

В практическом аспекте описанная организация шелковых трубок со взаимным переплетением волокон в своих стенках, еще даже не будучи исследованной и описанной, уже нашла свое применение в изготовлении многих материалов и инструментов, в частности разнообразных водопроводящих шлангов с переплетающимися армирующими волокнами в их стенках. В этом смысле техническая мысль сыграла прогностическую роль и опередила открытие подобной конструкции в природе.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит к.б.н., с.н.с. Е.В. Солдатенко (ЗИН РАН) за важные инициативы в работе с водяными клещами, их сборы и содержание в лаборатории, а также к.б.н., с.н.с. С.В. Шабельникова (ИНЦ РАН) за содействия по протеомному анализу шелка.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работы выполнена по теме Госзадания № 122031100263-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вайнштейн Б.А. 1978. Определитель обитающих в почве клещей. Trombidiformes. М., Наука, 269 с. [Vainshtein B.A. 1878. Opredelitel' obitayushchikh v pochve kleshchei Trombidiformes. Moscow, Nauka, 269 pp. (In Russian)].
- Шагров А.Б. 2000. Краснотелковые клещи и их паразитизм на позвоночных животных. Санкт-Петербург, Изд-во СПбГУ, 276 с. [Shatrov A.B. 2000. Krasnotelkovye kleshchi i ikh parasitizm na pozvonochykh zhivotnykh. SPb GU, 276 pp. (in Russian)].
- Шагров А.Б. 2013. Дermalные железы водяных клещей (Acariformes: Parasitengona: Hydrachnidia) и их возможное эколого-физиологическое значение. Паразитология 47 (3): 235–244. [Shatrov A.B. 2013. Dermal glands of aquatic mites (Acariformes: Parasitengona: Hydrachnidia) and their possible ecological and physiological significance. Parazitologiya 47 (3): 235–244. (In Russian)].
- Akai H. 1984. The ultrastructure and functions of the silk gland cells of *Bombyx mori*. In: King R.C., Akai H. (eds). Insect Ultrastructure, v. 2. New-York, London, Plenum Press, 323–364.
- Akai H., Hakim R.S., Kristensen N.P. 2003. Labial glands, silk and saliva. In: Niels P. Kristensen (ed.). Lepidoptera, Moth and Butterflies. Vol. 2: Morphology, Physiology, and Development. Berlin, New York, Walter de Gruyter, 377–388.
- Alberti G., Coons L.B. 1999. Acari: Mites. In: Harrison F.W., Foelix R.F. (eds.). Microscopic Anatomy of Invertebrates, v. 8C. New York, Wiley-Liss, 515–1217.
- Alberti G., Ehrnsberger R. 1977. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen zum spinnvermögen der Bdelliden und Cunaxiden (Acari, Prostigmata). Acarologia 19: 55–61.
- Ashton N.N., Taggart D.S., Stewart R.J. 2011. Silk tape nanostructure and silk gland anatomy of Trichoptera. Biopolymers 97: 432–445. <https://doi.org/10.1002/bip.21720>
- Annamalai M., Jayaprakash K. 2012. Structural studies on silk protein fibre from pseudoscorpion. International Journal of Life Science & Pharma Research 2: 49–54.
- Blackledge T.A. 2013. Spider silk: molecular structure and function in webs. In: Nentwig W. (ed.). Spider Ecophysiology. Berlin, Heidelberg, Springer Verlag, 267–280.
- Blackledge T.A., Scharff N., Coddington J.A., Szűts T., Wenzel J.W., Hayashie C.Y., Agnarsson I. 2009. Reconstructing web evolution and spider diversification in the molecular era. PNAS 106: 5229–5234. https://doi.org/10.1073_pnas.0901377106
- Bakker De D., Beatens K., Van Nimmen E., Gellynck K., Mertens J., Van Langenhove L., Kiekens P. 2006. Description of the structure of different silk threads produced by the water spider *Argyroneta aquatica* (Clerck, 1757) (Araneae: Cybaeidae). Belgian Journal of Zoology, 136: 137–143.
- Bolland H.R. 1983. A description of *Neophyllobius aesculi* n. sp. and its developmental stages (Acari: Camerobiidae). Entomologische Berichten 43: 42–47.
- Böttger K. 1962. Zur Biologie und Ethologie der einheimischen Wassermilben *Arrenurus (megaluracarus) globator* (Müll.), 1776, *Piona nodata nodata* (Müll.), 1776, und *Eylais infundibulifera meridionalis* (Thon), 1899 (Hydrachnellae, Acari). Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere 89: 501–584.
- Büsse S., Hörnschemeye T., Hohn K., McMillan D., Ederly J.S. 2015. The spinning apparatus of web-spinners – functional-morphology, morphometrics and spinning behavior. Scientific Report 5: 9986. <https://doi.org/10.1038/srep09986>

- Clotuche G., Mailleux A.-C., Astudillo F.A., Deneubourg J.-L., Detrain C., et al. 2011. The formation of collective silk balls in the spider mite *Tetranychus urticae* Koch. *PLoS ONE* 6: e18854. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018854>
- Craig C.L. 1997. Evolution of arthropod silks. *Annual Review of Entomology* 42: 231–267.
- Craig C.L. 2003. *Spiderwebs and silk: Tracing evolution from molecules to genes to phenotypes*. Oxford, Oxford University Press Inc. 256 pp.
- Craig C.L., Riekel C., Herberstein M.E., Weber R.S., Kaplan D., Pierce N.E. 2000. Evidence for diet effects on the composition of silk proteins produced by spiders. *Molecular Biology and Evolution* 17: 1904–1913. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026292>
- Dabert M., Proctor H., Dabert J. 2016. Higher-level molecular phylogeny of the water mites (Acariformes: Prostigmata: Parasitengonina: Hydrachnidia). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 101: 75–90. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.05.004>
- Edwards D.D., Vidrine M. F. 2006. Host specificity among *Unionicola* spp. (Acari: Unionicolidae) parasitizing freshwater mussels. *Journal of Parasitology*, 92 (5): 977–983.
- Engster M.S. 1976. Studies on silk secretion in the Trichoptera (F. Limnephilidae). I. Histology, histochemistry, and ultrastructure of the silk glands. *Journal of Morphology* 150: 183–212.
- Foelix R.F. 1996. *Biology of Spiders*. Oxford, Oxford University Press Inc. 326 pp.
- Fernandez A.A., Hance T., Clotuche G., Mailleux A.-C., Deneubourg J.L. 2012. Testing for collective choices in the two-spotted spider mite. *Experimental and Applied Acarology* 58: 11–22. <https://doi.org/10.1007/s10493-012-9558-5>
- Gerson U. 1985. Webbing. In: Helle W., Sabelis M.W. (eds.) *Spider mites. Their biology, natural enemies and control*, v. 1A. Amsterdam, Elsevier, 223–232.
- Hatano T., Nagashima T. 2015. The secretion process of liquid silk with nanopillar structures from *Stenopsyche marmorata* (Trichoptera: Stenopsychidae). *Scientific Reports* 5: 9237. <https://doi.org/10.1038/srep09237>
- Hunt S. 1970. Amino acid composition of silk from the pseudoscorpion *Neobisium maritimum* (Leach): a possible link between the silk fibroins and the keratins. *Comparative Biochemistry and Physiology* 34: 773–776.
- Johnson M.-L., Merritt D.J., Cribb B.W., Trent C., Zalucki M.P. 2006. Hidden trails: visualizing arthropod silk. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 121: 271–274. <https://doi.org/10.1111/j.1570-8703.2006.00447.x>
- Kakui K., Hiruta C. 2014. Diverse pereopodal secretory systems implicated in thread production in an apseudomorph tanaidacean crustacean. *Journal of Morphology* 275: 1041–1052. <https://doi.org/10.1002/jmor.20281>
- Kanazawa M., Sahara K., Saito Y. 2011. Silk threads function as an 'adhesive cleaner' for nest space in a social spider mite. *Proceedings of the Royal Society – biological sciences* 278: 1653–1660. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1761>
- Kerfoot W.C. 1982. A question of taste: crypsis and warning coloration in freshwater zooplankton communities. *Ecology* 63 (2): 538–554.
- Kerkam K., Viney C., Kaplan D., Lombardi S. 1991. Liquid crystallinity of natural silk secretion. *Nature* 349: 596–598.
- Kirstein K.-G., Martin P. 2009. Die glandularien der Wassermilben (Hydrachnidia, Acari) – ihre Funktion als Wehrdrüsen. *Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL), Erweiterte Zusammenfassungen der Jahrestagung 2008 (Konstanz), Hardegsen, 2009: 571–575.*

- Kirstein K-G., Martin P. 2010. Die glandularien der Wassermilben (Hydrachnidia, Acari) – Die Wehrdrüsensekrete im Vergleich. Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL), Erweiterte Zusammenfassungen der Jahrestagung 2009 (Oldenburg), Hardegsen, 2010: 433–437.
- Knight D.P., Vollrath F. 2002. Spinning an elastic ribbon of spider silk. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, 357: 219–227. <https://doi.org/10.1098/rstb.2001.1026>
- Kovoor J. 1987. Comparative structure and histochemistry of silk-producing organs in Arachnids. In: Nentwig W. (ed.). *Ecophysiology of Spiders*. Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag, 160–186.
- Kovoor J., Zylberberg L. 1980. Fine structural aspects of silk secretion in a spider (*Araneus diadematus*). I. Elaboration in the pyriform glands. *Tissue and Cell* 12: 547–556.
- Kovoor J., Zylberberg L. 1982. Fine structural aspects of silk secretion in a spider. II. Conduction in the pyriform glands. *Tissue and Cell* 14: 519–530.
- Kronenberger K., Moore P.G., Halcrow K., Vollrath F. 2012. Spinning a marine silk for the purpose of tube-building. *Journal of Crustacean Biology* 32: 191–202. <https://doi.org/10.1163/193724011X615532>
- Le Goff G.J., Hance T., Detrain C., Deneubourg J.-L., Clotuche G., Mailleux A.-C. 2011. Impact of starvation on the silk attractiveness in a weaving mite, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Journal of Ethology* 30: 125–132. <https://doi.org/10.1007/s10164-011-0305-x>
- Manson D.C.M., Gerson U. 1996. Web spinning, wax secretion and liquid secretion by eriophyoid mites. In: Lindquist E.E., Sabelis M.W., Bruin J. (eds) *Eriophyoid mites – their biology, natural enemies and control*. BV, Elsevier, 251–258.
- Osborn Popp T.M., Addison J.B., Jordan J.S., Damle V.G., Rykaczewski K., Chang S.L.Y., Stokes G.Y., Edgerly J.S., Yarger J.L. 2016. Surface and wetting properties of embiopteran (webspinner) nanofiber silk. *Langmuir*. 32: 4681–4687. <https://doi.org/10.1021/acs.langmuir.6b00762>
- Proctor H.C. 1991. Courtship in the water mite *Neumania papillator*: males capitalize on female adaptations for predation. *Animal Behavior* 42: 589–598.
- Proctor H.C. 1992. Mating and spermatophore morphology of water mites (Acari: Parasitengona). *Zoological Journal of Linnean Society* 106: 341–384.
- Proctor H., Garga N. 2004. Red, distasteful water mites: did fish make them that way? *Experimental and Applied Acarology* 34: 127–147.
- Rudall K.M., Kenchington W. 1971. Arthropod silks: the problem of fibrous proteins in animal tissues. *Annual Review of Entomology* 16: 73–96.
- Schaller F. 1971. Indirect sperm transfer by soil arthropods. *Annual Review of Entomology* 16: 407–446.
- Sehnal F., Akai H. 1990. Insect silk glands: their type, development and function, and effects of environmental factors and morphogenetic hormones on them. *Internal Journal of Insect Morphology and Embryology* 19: 79–132.
- Shatrov A.B. 2008. Organization of unusual idiosomal glands in a water mite, *Teutonia cometes* (Teutoniidae). *Experimental and Applied Acarology* 44 (5): 249–263.
- Shatrov A.B. 2013. Anatomy and ultrastructure of dermal glands in an adult water mite, *Teutonia cometes* (Koch, 1837) (Acariformes: Hydrachnidia: Teutoniidae). *Arthropod Structure and Development* 42: 115–125. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2012.10.006>
- Shatrov A.B., Soldatenko E.V. 2016. Dermal glands in freshwater mites *Limnesia undulata* (O.F. Müller, 1776) and *L. fulgida* (C.L. Koch, 1836) (Acariformes, Limnesiidae). *Arthropod Structure and Development* 45: 341–355. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2016.05.003>

- Shatrov A.B., Soldatenko E.V. 2022. Organization of dermal glands and characteristic of secretion in the freshwater mite, *Limnesia maculata* (O.F. Muller, 1776) (Acariformes, Limnesiidae). *Journal of Morphology* 283: 346–362. <http://doi.org/10.1002/jmor.21447>
- Shatrov A.B., Soldatenko E.V., Gavrilova O.V. 2014. Observation on silk production and morphology of silk in water mites (Acariformes: Hydrachnidia). *Acarina* 22: 133–148.
- Shatrov A.B., Soldatenko E.V., Gavrilova O.V. 2016. Morphology of tube-like threads related to *Limnochares aquatica* (L., 1758) (Acariformes: Hydrachnidia: Limnocharidae) in the laboratory. *Journal of Natural History* 50: 2199–2214. <https://doi.org/10.1080/00222933.2016.1193643>
- Shatrov A.B., Soldatenko E.V., Stolbov V.A., Smirnov P.A., Petukhova O.A. 2019. Ultrastructure and functional morphology of dermal glands in the freshwater mite *Limnochares aquatica* (L., 1758) (Acariformes, Limnocharidae). *Arthropod Structure and Development* 49: 85–102. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2018.11.010>
- Smith B.P., Hagman J. 2002. Experimental evidence for a female sex pheromone in *Arrenurus manubriator* (Acari: Hydrachnida; Arrenuridae). *Experimental and Applied Acarology* 27: 257–263. <https://doi.org/10.1023/a:1023328428716>
- Sponner A., Vater W., [...], Weisshart K. 2007. Composition and hierarchical organisation of a spider silk. *PLoS ONE* 2: e998. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000998>
- Stubbs D.G., Tillinghast E.K., Townley M.A. 1992. Fibrous composite structure in a spider silk. *Naturwissenschaften* 79: 231–234.
- Sutherland T.D., Young J.H., Weisman S., Hayashi C.Y., Merritt D.J. 2010. Insect silk: one name, many materials. *Annual Review of Entomology* 55: 171–188. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-112408-085401>
- Vollrath F. 2000. Strength and structure of spiders' silks. *Biotechnology and Molecular Biology Reviews* 74: 67–83. [https://doi.org/10.1016/s1389-0352\(00\)00006-4](https://doi.org/10.1016/s1389-0352(00)00006-4)
- Vollrath F., Knight D.P. 2001. Liquid crystalline spinning of spider silk. *Nature* 410: 541–548. <https://doi.org/10.1038/35069000>
- Vollrath F., Holtet T., Thøgersen H.C., Frische S. 1996. Structural organization of spider silk. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 263: 147–151.
- Wallace M.M.H., Mahon J.A. 1972. The taxonomy and biology of Australian Bdellidae (Acari). I. Subfamilies Bdellinae, Spinibdellinae and Cytinae. *Acarologia* 14: 544–580.
- Wiles P.R. 1997. The homology of glands and glandularia in the water mites (Acari: Hydrachnidia). *Journal of Natural History* 31: 1237–1251.
- Witte H. 1991. Indirect sperm transfer in prostigmatic mites from a phylogenetic viewpoint. In: Schuster R., Murphy P.W. (eds). *The Acari: Reproduction, Development and life history strategies*. London, Chapman & Hall, 173–178.
- Witte H., Döring D. 1999. Canalized pathways of change and constraints in the evolution of reproductive modes of microarthropods. *Experimental and Applied Acarology* 23: 181–216.
- Yano S. 2012. Cooperative web sharing against predators promotes group living in spider mites. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. Available from: <http://hdl.handle.net/2433/153051>
- Yonemura N., Sehnal F., Mita K., Tamura T. 2006. Protein composition of silk filaments spun under water by caddisfly larvae. *Biomacromolecules* 7: 3370–3378. <https://doi.org/10.1021/bm060663u>
- Young J.H., Merritt D.J. 2003. The ultrastructure and function of the silk-producing basitarsus in the Hilarini (Diptera: Empididae). *Arthropod Structure and Development* 32: 157–165. [https://doi.org/10.1016/S1467-8039\(03\)00006-9](https://doi.org/10.1016/S1467-8039(03)00006-9)

SECRETION OF DERMAL GLANDS IN FRESHWATER MITES
(ACARIFORMES, PARASITENGOININA, HYDRACHNIDIA)
AND ITS STRUCTURAL CHARACTERISTICS

A. B. Shatrov

Keywords: water mites, dermal glands, silk, morphology, Hydrachnidia

SUMMARY

Freshwater mites, single possessors of dermal glands in Parasitengonina, demonstrate production of special filamentous substance, which may be characterized as silk. The silk secretion and silk stricture in water mites are described and analyzed in comparison with other arthropods. A single silk thread has the simplest organization among that of other arthropods – it is an infinitely long unbranched uniform hollow tube, the walls of which are composed of fine fibrils crossing at different angles to each other. Although silk in water mites does not form a structural organized web as in spiders, it is highly likely that in mass production it serves for capturing prey – small water arthropods. This kind of silk – is a new discovered type of arthropod silk, and the ability of silk production has elaborated in water mites after their ancestors have invaded and mastered the aquatic environment. This property greatly expands the possibilities in the competition for resources.