

Ю. С. Балашов

СТРОЕНИЕ ПОКРОВОВ АРГАСОВЫХ КЛЕЩЕЙ (PARASITIFORMES,
ARGASIDAE)

[J. S. BALASHOV. ON THE STRUCTURE OF INTEGUMENTS OF ARGASID TICKS
(PARASITIFORMES, ARGASIDAE)]

Значительная устойчивость к действию многих инсектицидов, способность к длительному выживанию при очень низкой относительной влажности и сильное увеличение объема тела во время кровососания — все эти особенности требуют детального изучения строения и функций покровов клещей сем. *Argasidae*.

Изучению строения кутикулы членистоногих, в основном насекомых, посвящено значительное число исследований, выполненных с применением современных морфологических и физиологических методов (Richards, 1951; Dennell, 1958). Установлено, что она состоит из двух основных слоев — наружной эпикутикулы и внутренней прокутикулы. Толщина первого слоя обычно не превышает 1 м. Он состоит из нескольких химически отличных слоев, часто не дифференцируемых обычными гистологическими методами. В целом для него характерно отсутствие хитина и нерастворимость в щелочах и неорганических кислотах. Несмотря на незначительную толщину, он играет основную роль в обеспечении водонепроницаемости покровов.

Прокутикула, иногда достигающая в толщину несколько десятков микрон, в зависимости от степени затвердевания и химического состава дифференцируется на 3 слоя: экзокутикулу, мезокутикулу и эндокутикулу. По характеру развития описанных слоев различают три основных типа кутикулы (Blower, 1951; Richards, 1951; Sewell, 1955): твердую, полностью склеротизованную; гибкую и растяжимую; сочленовные мембраны.

Покровы изученных *Acarina* в основных чертах сходны с остальными членистоногими (Hughes, 1959). Затруднения связаны лишь с гомологизацией отдельных слоев у разных видов ввиду отсутствия единой терминологии. Данные о строении покровов аргасид очень скудны и ограничиваются в основном описанием их внешней морфологии (Павловский и Лотоцкий, 1948; Поспелова-Штрот, 1953). Очень краткое гистологическое описание покровов *Argas persicus* Океп приводится Робинсоном и Давидсоном (Robinson and Davidson, 1913), но оно не касается подразделения на слои и их состава. Довольно детально изучено лишь строение эпикутикулы *Ornithodoros moubata* Murr., состоящей из 4 слоев: кутикулинового, полифенолового, воскового и цементного (Less, 1947).

В настоящей работе приводятся результаты гистологического и гистохимического изучения кутикулы аргасовых клещей в связи с ее физиологическими функциями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Нами исследовано строение покровов трех видов: *Ornithodoros papillipes* Bir., *Alveonatus lahorensis* Neum. и *Argas persicus* Океп на всех фазах жизненного цикла. Изучение проводилось по срезам и на целых клещах в отраженном свете с помощью опакиллюминатора. Для фиксации использовались смеси Карнуа, Буэна, Ценкера и нейтральный 10%-й формалин. Клещи заливались через метилбензоат — целлоидин—парафин или чистый целлоидин. Для гистохимических целей часть срезов из-

готавливалась на замораживающем микротоме. Срезы окрашивались азокармином по Гейденгайну, по Миллоту и железным гематоксилином с подкраской эозином или световым зеленым. Было проведено гистохимическое выявление хитина, белков, липоидов, ароматических веществ и нуклеиновых кислот по описанным ранее методикам (Балашов, 1960). Тонкое строение отдельных слоев кутикулы и расположение поровых канальцев изучались методами фазового контраста и в поляризованном свете.

СТРУКТУРА ПОВЕРХНОСТИ

Вследствие различной степени склеротизации у аргасовых клещей, как и у других членистоногих, развиты три типа кутикулы. Большая часть тела покрыта у них гибкой и растяжимой кутикулой, из твердой построены конечности, гнатосома и рудименты склеритов. Твердые и эластичные участки для обеспечения взаимной подвижности соединяются сочленовными мембранами.

Гибкая и растяжимая кутикула идиосомы в зависимости от видовой принадлежности окрашена в серый, коричневатый или желтоватый цвет, а поверхность ее покрыта многочисленными бугорками, складками и дисками для прикрепления мышц. В отраженном свете при средних увеличениях (100—300) четко выявляются три типа поверхностной структуры.

Бугорчатый покров развит в родах *Ornithodoros* и *Argas* (Поспелова-Штром, 1953) (рис. 1, 1, 3). Поверхность кутикулы образована многочисленными бугорками неправильной звездчатой, многоугольной или почти овальной формы. Они шире у основания и сужаются к уплощенной вершине. Боковые ребра бугорков переходят в складки, имеющие сверху вид сильно изломанных линий. У голодных особей бугорки сближены, а изломы складок увеличиваются, так что общая поверхность тела уменьшается. У насосавшихся клещей складки растянуты, а вершины бугорков уплощены. Высота бугорков у голодных самок *O. papillipes* достигает 25—40, у *A. persicus* 25—35 μ , а у насосавшихся соответственно 15—25 и 20—30 μ (рис. 1, 2, 4).

Вершины многих бугорков несут щетинки, основание которых окружено более твердым кольцом кутикулы, сочленяющимся с хетой тонкой мембраной. Лишенные щетинок вершины испещрены многочисленными мельчайшими ямочками (диаметр не более 0.5 μ) и складочками, создающими шероховатость поверхности. У *A. persicus* ряды бугорков, идущие вдоль ранта, сильно увеличены в размерах и несут толстые конусовидные хеты, погруженные в чашевидное углубление.

Местами на поверхности идиосомы расположены более гладкие участки неправильно многоугольной или овальной формы, соответствующие местам прикрепления мышц. Особенно сильно они развиты у *A. persicus*, достигая 200—250 μ в диаметре. Снаружи они окружены приподнятым валиком кутикулы и располагаются довольно правильными рядами (рис. 1, 2). У *O. papillipes* мышечные диски развиты слабее (диаметр до 50—100 μ), не столь резко отграничены от окружающей кутикулы, а поверхность их разбита на многочисленные многоугольные площадки, придающие им мозаичный вид (рис. 1, 4). У некоторых видов рода *Ornithodoros* (*coniceps* Can., *capensis* Neum.) диски по своим размерам и структуре напоминают таковые в роде *Argas*.

У *A. lahorensis*, обладающего ямчато-гребенчатым покровом, от ямок и углублений расходятся преимущественно радиально сильно изгибающиеся складки, называемые гребешками (рис. 1, 5).

Высота их увеличивается с каждой нимфальной линькой и достигает у самок 30—50 μ . Диски для прикрепления мышц имеют мозаичную поверхность и лежат на дне углублений. На дне части ямок находятся хеты. При кровососании происходит расправление складок-гребней и поверхность тела становится более гладкой. У голодных особей гребни сильно сближены и придают кутикуле морщинистую структуру (рис. 1, 6).

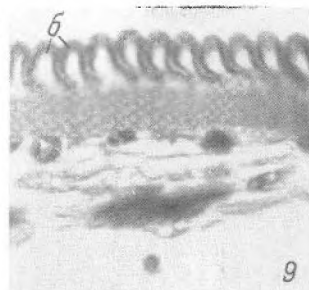
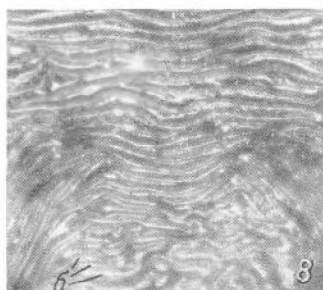
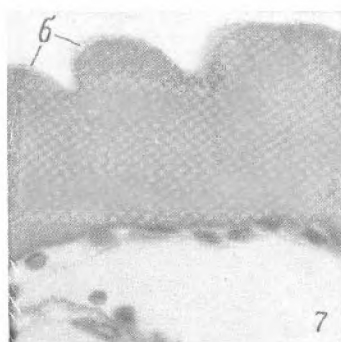
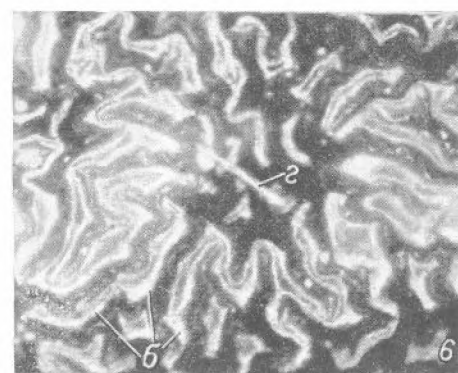
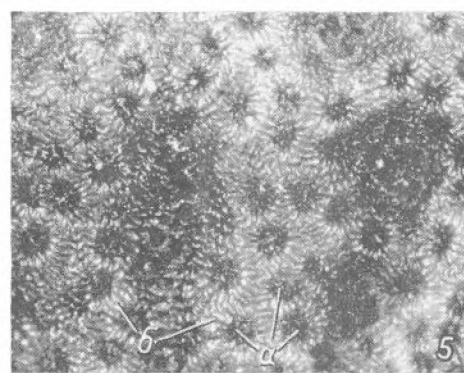
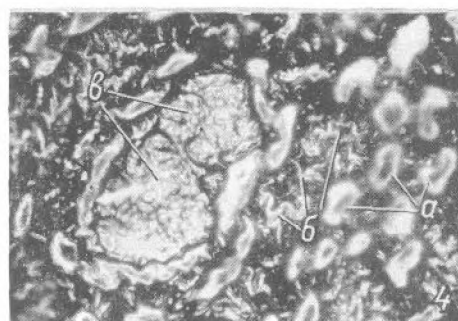
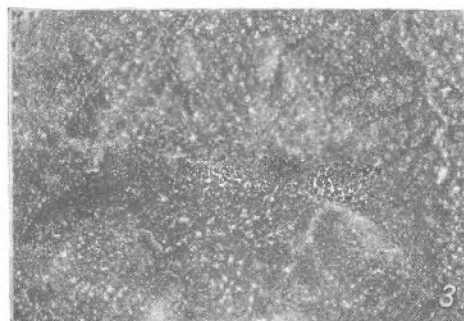
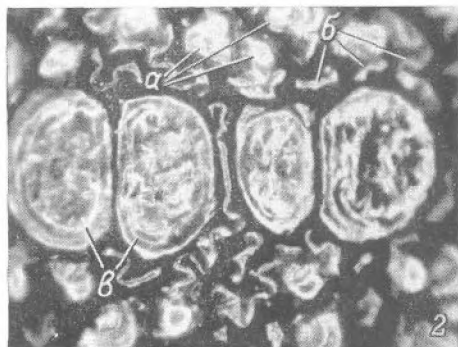
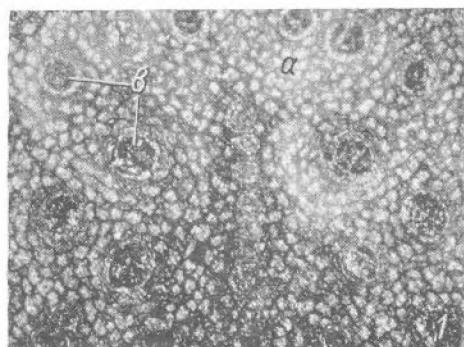


Рис. 1. Строение дорсальной поверхности идиосомы самок *Argas persicus* Oken (1, 2) и *Ornithodoros papillipes* Bir. (3, 4); самок (5, 6) и личинок (8) *Al. lahorensis* Neum.; поперечные срезы через те же участки покровов самки (7) и личинки (9) *Al. lahorensis* Neum. Микрофотографии в падающем свете: 1, 3 и 5 — $\times 20$; 2, 4 и 6 — $\times 110$; 8 — $\times 250$; 7 — $\times 600$ и 9 — $\times 1350$.

а — бугорки; б — складки; в — мышечные диски; г — щетинки.

Кроме нескольких типов щетинок, на поверхности покровов, главным образом у оснований бугорков или в ямках, открываются окруженные кольцевыми валиками отверстия дермальных желез.

У личинок всех изученных видов поверхность идиосомы, за исключением рудимента спинного щитка, собрана в правильные ряды параллельных друг другу складок. У *O. papillipes* их высота достигает 3, у *A. lahorensis* 5—6.5 и у *A. persicus* 5—6 μ . Они идут преимущественно перпендикулярно к продольной оси тела, но делают многочисленные изгибы, увеличивающие возможность их растяжения. Расстояние между соседними складками составляет 2—4 μ (рис. 1, 8).

У разных видов наблюдается широкая вариация в расположении и сочетании описанных структурных элементов, в ряде случаев используемых как систематические признаки (Поспелова-Штрот, 1953; Филиппова, 1963).

На срезах покровы нимф и половозрелых особей выглядят значительно однороднее. Их наружная поверхность зубчато-гребнистая (рис. 3—5). Зубцы и гребни отвечают бугоркам и складкам, а углубления — впадинам между ними. У насосавшихся особей зубцы и гребни понижаются, а местами даже сглаживаются.

ЭПИКУТИКУЛА

На обычных парафиновых срезах эпикутикула выглядит двуслойной (рис. 3, 1). Внутренний слой толщиной в 2—3 μ обладает собственной янтарно-желтой окраской. Он окрашивается железным гематоксилином и азокармином, а при окраске по Миллоту остается бесцветным. Он очень сходен с кутикулиновым слоем у иксодовых клещей и, вероятно, гомологичен последнему.

Снаружи от кутикулинового располагается очень тонкий (меньше 0.5 μ) слой, часто отслаивающийся от остальной кутикулы и очень слабо окрашивающийся световым зеленым или эозином. При больших увеличениях (1500—2000) в нем можно различить довольно правильное чередование утолщенных и нормальных участков. По своему положению этот слой, по-видимому, соответствует цементному.

При приготовлении срезов на замораживающем микротоме сохраняется восково-липидный слой, расположенный между кутикулиновым и цементным и интенсивно чернящийся черным суданом. Морфологически самостоятельный слой, гомологичный полифеноловому (Lees, 1947), нам обнаружить не удалось.

Восково-липидный слой эпикутикулы наземных членистоногих играет основную роль в обеспечении водонепроницаемости покровов и обладает упорядоченной молекулярной ориентацией, усиливающей его гидрофобность. При подъеме температуры кутикулы выше определенного значения («критическая температура») межмолекулярная структура нарушается и проницаемость для воды резко увеличивается (Beament, 1961).

При изучении потери воды самцами *O. papillipes* при 0% относительной влажности мы также обнаружили подобную «критическую точку» при 50° (рис. 2). Во всех опытах по изучению проницаемости покровов *O. papillipes* клещи убивались парами аммиака, не нарушающего целостность восково-липоидного слоя. Дыхальца закрывались вакуумной за-

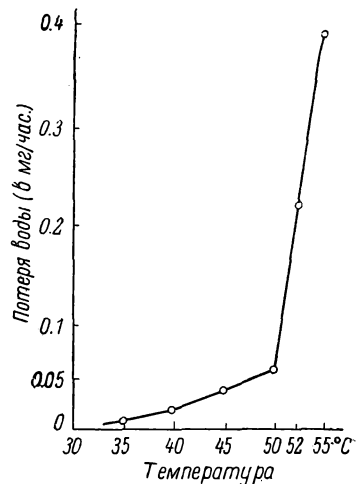


Рис. 2. Потеря воды самцами *O. papillipes* Vir., убитыми парами аммиака, при разных температурах. Средний вес 15 клещей для каждой точки.

мазкой, так что испарение происходило только через наружные покровы.

Обработка насекомых растворителями липоидов или абразивами, нарушающими целостность эпикутикулы, также резко усиливает потерю воды путем испарения, причем наличие поверхностного защитного цементного слоя несколько ослабляет действие этих факторов (Lees, 1947).

Из результатов наших опытов (табл. 1) видно, что у *O. rapillipes* обработка парами хлороформа увеличивает скорость испарения лишь в 2 раза по сравнению с контролем. Экстракция в холодном хлороформе повышала потерю воды в 7 раз, а в горячем — в 45 раз. Относительно небольшое увеличение проницаемости при воздействии паров хлороформа свидетельствует о наличии цементного слоя. При экстракции хлороформом

Таблица 1

Потери в весе за 24 часа самцами *O. rapillipes* Vir. при 0 % относительной влажности и 26° (средние для 25 клещей в каждом опыте)

Метод обработки	Средний вес клещей (в мг)		Потери в весе в % к исходному
	исходный	в конце опыта	
контроль	10.50	10.40	0.95
Пребывание 1 час в парах хлороформа при 20°	9.88	9.72	1.62
Пребывание 1 час в хлороформе при 20°	9.56	8.90	6.90
Пребывание 15 минут в хлороформе при 50°	7.06	3.90	44.76
Обтирание покровов алюминиевым порошком	10.06	8.10	19.50

или воздействию алюминиевого порошка цементный слой уже не может предотвратить разрушения восково-липоидного слоя и скорость испарения катастрофически возрастает.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что структурные и функциональные свойства эпикутикулы орнитодорин сходны с таковыми других членистоногих.

ПРОКУТИКУЛА

Строение прокутикулы одинаково при бугорчатом и гребенчатом типах покровов. В растяжимой идииosome это гомогенный слой, достигающий у взрослых особей 15—30 м толщины, с отсутствием горизонтальной слоистости. Лишь на границе с гиподермой сохраняется очень тонкая зона (табл. 2), сохраняющая пластинчатое строение. На неокрашенных препаратах в фазовом контрасте в прокутикуле видны тончайшие поровые каналцы, неразличимые лишь в самом внутреннем слое и заканчивающиеся в кутикулиновом. При окраске азокармином она приобретает красный цвет и лишь на границе с гиподермой сохраняется узкая синяя зона толщиной в 1—3 м. Лучше всего она развита у *Al. lahorensis*, тогда как у половозрелых *O. rapillipes* часто вообще неразличима (рис. 3, 5). У нимф младших стадий она выражена лучше, чем у старших. При окраске по Миллоту она становится зеленоватой, а железный гематоксилин ее почти не окрашивает. По особенностям окраски и наличию горизонтальной слоистости она несомненно является эндокутикулой.

Основная толща прокутикулы сходна с мезокутикулой иксодовых клещей. Однако она значительно тверже и обеспечивает более надежную механическую защиту тела. При постепенном оттягивании азокармина

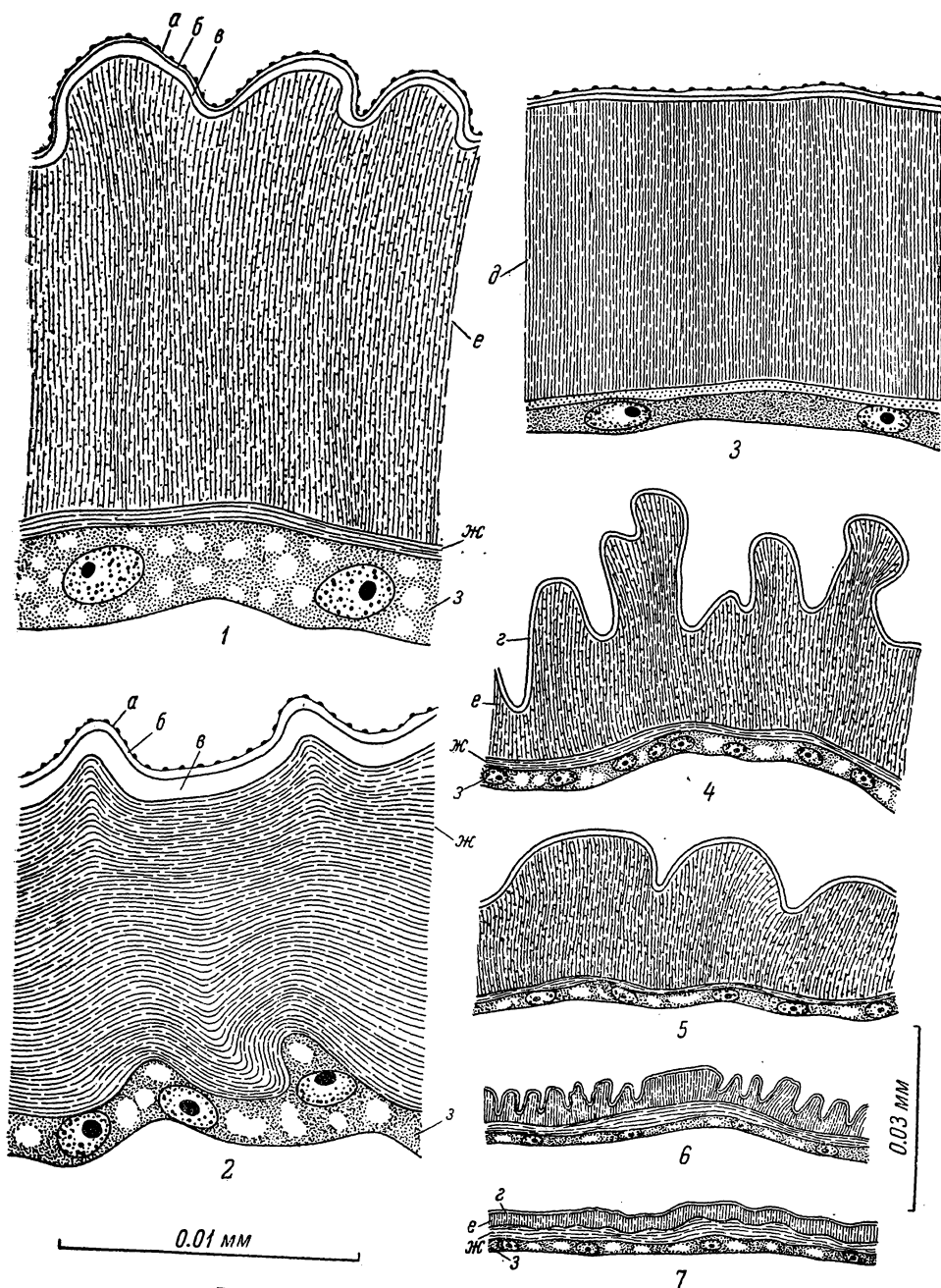


Рис. 3. Строение покровов *O. papillipes* Виг.

1 — растяжимый участок идиосомы; 2 — сочленовная мембрана и 3 — твердая кутикула конечности самки; 4 — растяжимая кутикула голодной нимфы I; 5 — растяжимая кутикула насосавшейся нимфы I; 6 — то же у голодной и 7 — насосавшейся личинки. а — цементный; б — восково-липидный и в — кутикулиновый слой эпикуткулы (e); д — экзокутикула; е — мезокутикула; ж — эндокутикула и з — гиподерма.

Таблица 2

Толщина и растяжимость кутикулы идиосомы аргасовых клещей (среднее 100 промеров для каждой точки, толщина в μ)

В и д		Состояние	Общая тол-щина кути-кулы без складок	Эндокути-кула	Мезокути-кула	Эндокути-кула	Высота скла-док	Гиподерма
Самки	<i>Ornithodoros papillipes</i> Bir.	Голодные	28	2	27	1	36	3
		Насосавшиеся	23	2	22	1	17	3
	<i>Alveonassus lahorensis</i> Neum.	Голодные	38	3	35	3	44	5
		Насосавшиеся	36	3	33	3	23	5
Личинки	<i>Argas persicus</i> Oken.	Голодные	19	2	17	2	32	4
		Насосавшиеся	18	2	16	2	19	4
	<i>O. papillipes</i> Bir.	Голодные	5.5	0.5	2.0	3.0	3.0	2.0
		Насосавшиеся	4.5	0.5	2.0	2.0	0.5	2.0
	<i>Al. lahorensis</i> Neum.	Голодные	5.5	0.5	2.0	3.0	6.0	2.5
		В середине крово-сосания	12.5	0.5	4.0	8.0	3.0	12.0
		Насосавшиеся	8.0	0.5	4.0	4.5	1.0	5.0
	<i>A. persicus</i> Oken.	Голодные	5.0	0.5	3.0	1.5	5.0	3.0
		В середине крово-сосания	12.5	0.5	4.0	8.0	3.0	19.0
		Насосавшиеся	8.5	0.5	6.0	2.0	1.0	5.0

или железного гематоксилина узкая наружная зона в несколько микрон сохраняет более интенсивную окраску, так же как и слой на границе с эндокутикулой. Возможно, эта особенность связана количественными различиями в градиенте концентрации импрегнирующих компонентов. В отличие от насекомых, после непродолжительной обработки диафанолом мезокутикула сохраняет способность краситься в красный цвет азокармином, а после длительной — вообще перестает краситься. Кутикулиновый слой эпикутикулы по-прежнему сохраняет красный цвет.

На границе между кутикулой и гиподермой лежит очень тонкий слой (0.2—0.4 μ), сходный по структуре с базальной мембраной. Он дает интенсивную положительную реакцию на углеводы, слабую на белки и отрицательную на хитин (табл. 3). При окраске по Миллоту он становится зеленым, а азокармином по Генденгайну — синим. Вероятно, он гомологичен субкутикуле насекомых.

Кутикулу пронизывают протоки дермальных желез и каналы сенсилл, выстланные изнутри продолжением кутикулинового слоя эпикутикулы (рис. 4, 3). У *A. persicus* в ней, кроме того, резко выделяются склеротизованные участки мышечных дисков (рис. 4, 1).

Гиподерма состоит из уплотненных клеток с неясными границами высотой в 3—5 μ . Ядра слабо овальные, размером 3×5 μ и содержат небольшие рибонуклеиновые нуклеолы. Митотические деления, за исключением периода линьки, не наблюдаются. Цитоплазма свободна от включений и лишь слабо базофильна. Около протоков располагаются парные более крупные клетки дермальных желез (рис. 4, 3) с почти сферическими ядрами диаметром 5—6 μ . Внутри отдельных клеток иногда удается рассмотреть следы спавшейся полости. У закончивших линьку особей дермальные железы находятся в покоящемся состоянии.

Твердая кутикула развита лишь в конечностях, гнатосоме, перитреме, рудименте спинного щитка личинок (*A. persicus*, *Al. lahorensis*) и дисках для прикрепления мышц (*A. persicus*).

В конечностях и гнатосоме эндокутикула и мезокутикула отсутствуют, и они состоят из одной экзокутикулы янтарно-желтого цвета, пронизанной поровыми канальцами. Она почти не окрашивается железным гема-

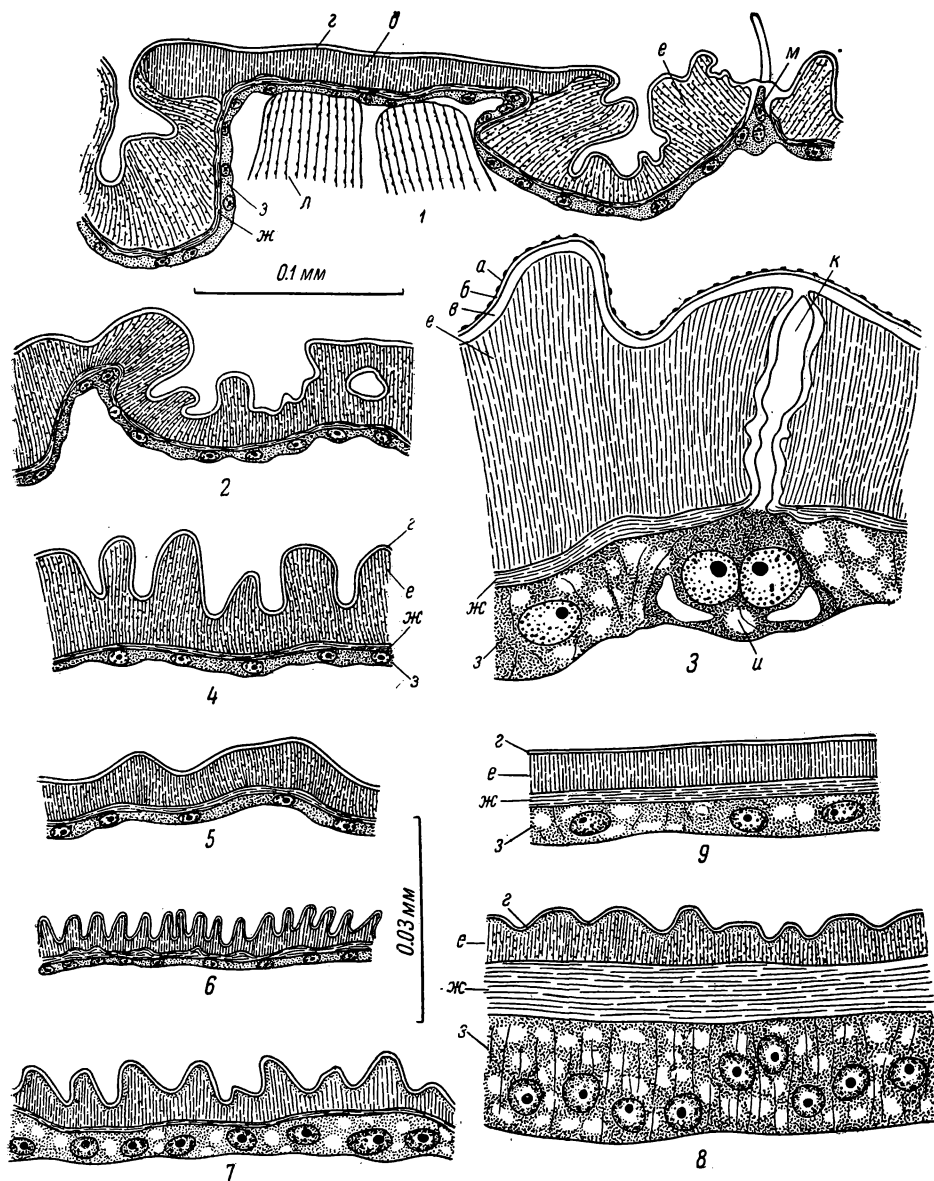


Рис. 4. Строение покровов *A. persicus* Oken.

1 — мышечный диск; 2 — отдельный бугорок; 3 — растяжимый участок идиосомы самки; 4 — голодная и 5 — насосавшаяся нимфа I; 6 — голодная личинка; 7 — недавно начавшая питаться личинка; 8 — личинка, заканчивающая стадию роста; 9 — полностью насосавшаяся личинка. а — цементный; б — восково-липидный и в — кутикулиновый слой эпикутикулы (э); д — экзокутикула мышечных дисков; е — мезокутикула; ж — эндокутикула; з — гиподерма; и — дермальная железа и к — ее проток; л — дорзо-вентральные мышцы; м — щетинка.

токсилином и азокармином. Красится лишь очень тонкая (2 μ) зона на границе с гиподермой. Общая толщина экзокутикулы составляет 15—30 μ . Гиподермальный слой немного тоньше обычного (рис. 3, з). В рудиментарном спинном щитке личинок, достигающем у *Al. lahorensis* 5—6 μ

Таблица 3

Гистохимические реакции растяжимой и твердой кутикулы аргасовых клещей

Слои кутикулы	Растворимость в концентрированной HNO_3	Растворимость в КОН	Хитин	Белки		Ароматические вещества		Липоиды	Сера	Полисахариды
			хитиновая проба	биуретовая реакция	бромфеноловый синий в сулеме	ксантопротеиновая и миллиновая реакции	аргентафин-новая реакция	судан чер-ный	нитропруссидная реакция	пифф-иодная кислота
Эпи-кутикула	Восково-липидный . . .	—	—	—	—	—	—	+++	—	—
	Кутикулиновый	—	—	±	±	+++	+++	—	++	—
Про-кутикула	Экзокутикула	+++	—	+++	+	+++	+	—	++	+
	Мезокутикула	+++	—	+++	+	++	—	—	+	—
	Эндокутикула	+++	—	+++	+	—	—	—	—	—
Субкутикула	+++	±	—	—	+	—	—	—	—	+++

Примечание. + слабая реакция; ++ средняя; +++ интенсивная положительная; — отрицательная реакция; ± результат неопределенный.

толщины, экзокутикула неоднородна и состоит из наружной и внутренней зон, различающихся по интенсивности окрашивания азокармином. Под ними располагается эндокутикула в 1.5—2 μ (рис. 5, 4). В дисках *A. persicus* также сохраняется тонкий слой эндокутикулы (рис. 4, 1).

Сочленовные мембраны развиты в подвижных суставах ног и гнато-сомы. Они не подвергаются склеротизации и состоят из относительно толстой (3—4 μ) эпикутикулы со слегка зубчатой поверхностью и однородной эндокутикулы (20—30 μ). В последней очень четко выступает пластинчатая структура. Отдельные слои связаны между собой слабо, так что иногда при фиксации происходит их расслоение (рис. 3, 2).

РАСТЯЖЕНИЕ И РОСТ КУТИКУЛЫ ЛИЧИНОК

Эпикутикула личинок, как и у иксодовых клещей, собрана в складки, придающие ей гофрированную структуру. Под ней лежит тонкая мезокутикула, интенсивно окрашивающаяся азокармином, кислым фуксином и железным гематоксилином. Она, повторяя форму эпикутикулы, входит в состав поверхностных складок. Под мезокутикулой располагается относительно толстая эндокутикула обычного пластинчатого строения. Она хорошо окрашивается анилиновым синим, световым зеленым и эозином. У быстро питающихся видов (*O. papillipes*) при кровососании складки расправляются, а эндокутикула растягивается, так что объем тела заметно увеличивается (рис. 3, 6, 7).

У личинок *A. persicus* и *O. lahorensis* питание продолжается несколько суток и сопровождается ростом кутикулы (рис. 4, 6—9; 5, 5—7). Процессы роста идут параллельно с растяжением, причем большую часть периода питания первые интенсивнее вторых. В середине периода питания общая толщина кутикулы больше, чем у голодных, в 2 раза (табл. 2). За 12—24 часа перед отпаданием растяжение происходит быстрее синтеза новых слоев. Толщина покровов начинает уменьшаться и одновременно заканчивается расправление складок.

Рост кутикулы связан с подъемом секреторной активности гиподермальных клеток. Высота их увеличивается с 3 до 19 μ у *A. persicus* и с 2.5 до 12 μ у *Al. lahorensis*. Уплотнение их происходит лишь в самом конце кровососания. Диаметр ядер увеличивается в 2—2.5 раза, а диаметр рибсо-

нуклеинового ядрышка еще больше. На высокую секреторную активность указывает также повышение содержания рибонуклеиновой кислоты в цитоплазме. У голодных личинок она лишь слегка базофильна, а во время питания начинает интенсивно окрашиваться пиронином. На контрольных

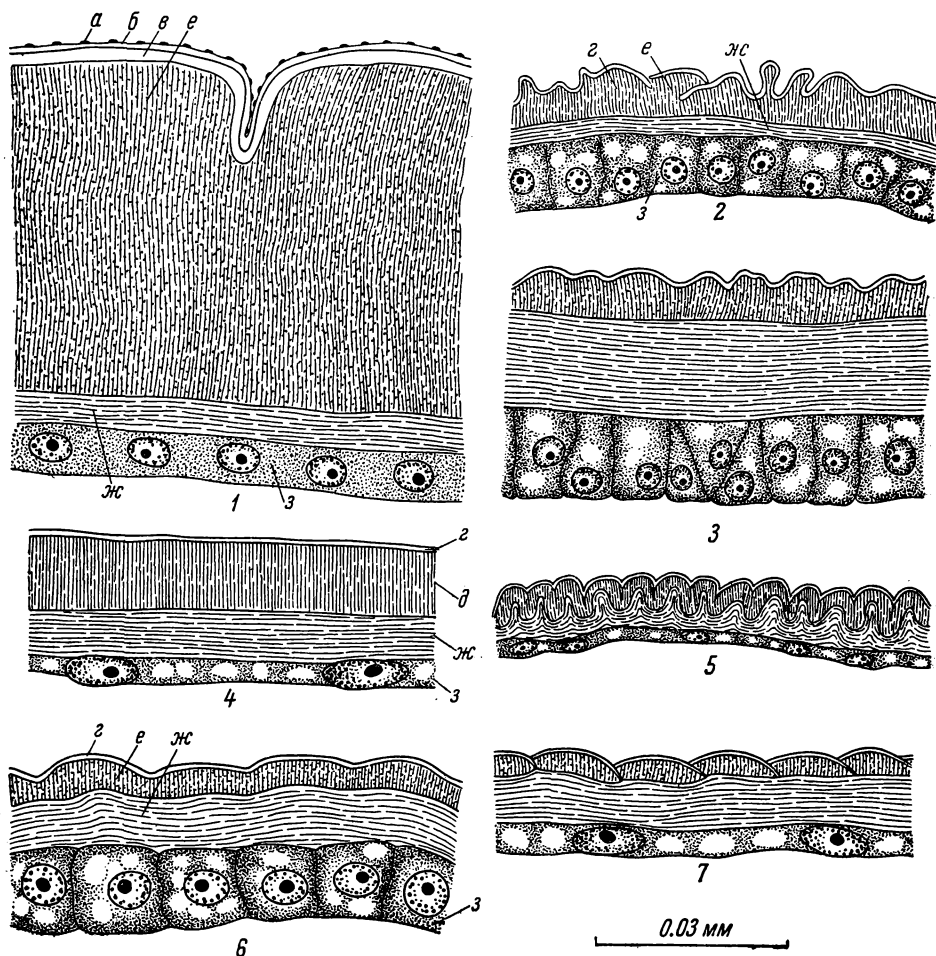


Рис. 5. Строение покровов *Al. lahorensis* Neum.

1 — растяжимый участок идиосомы самки; 2 — голодная и 3 — насосавшаяся нимфа I; 4 — спинной щиток; 5 — растяжимая кутикула голодной личинки; 6 — растяжимая кутикула частично насосавшейся личинки; 7 — растяжимая кутикула полностью насосавшейся личинки. а — цементный, б — восково-липоидный и в — кутикулярный слой эпикутикулы (э); ж — мезокутикула; з — эндокутикула; з — гиподерма.

срезах, обработанных рибонуклеазой, окраска отсутствует. В начале кровососания наблюдается волна митотических делений гиподермальных клеток, и в них часто видны различные стадии митозов.

Рост идет путем отложения новых слоев эндокутикулы на границе с гиподермой. На границе же с мезокутикулой эндокутикула, наоборот, превращается в последнюю. Этот процесс хорошо виден благодаря постепенному изменению синей окраски эндокутикулы в красную мезокутикулы на препаратах, окрашенных азокармином. Толщина эпикутикулы остается постоянной.

У нимф *Al. lahorensis* кровососание также продолжается несколько суток и связано с ростом кутикулы. Этот процесс в основном сходен с личиночным, хотя поверхность покровов уже гребчатого типа (рис. 5, 2, 3).

Однако в связи с линьками на теле хозяина и очень короткими промежутками между ними у гиподермальных клеток отсутствуют периоды покоя и они постоянно обнаруживают признаки секреторной активности.

ГИСТОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Гистохимическое изучение покровов аргазид показало, что, как и у других членистоногих, одним из основных различий между эпикутикулой и прокутикулой является отсутствие в первой хитина. В прокутикуле он легко выявляется хитозановой реакцией. Окраска срезов раствором иода в хлористом цинке после обработки диафанолом или общая реакция на полисахариды не дают положительного результата (табл. 3). Лишь в отдельных случаях слабое окрашивание наблюдается в экзокутикуле конечностей и гнатосомы. Вероятно, у аргасовых клещей, как и у иксодовых (Балашов, 1960), молекулы хитина очень прочно связаны в гликопротеиновом комплексе и не выявляются без полного разрушения последнего.

Присутствие белков в прокутикуле легко выявляется окраской бромфеноловым синим и биуретовой реакцией. Особенно четкие результаты дает первый метод. Интенсивность окраски максимальна в мезокутикуле. При этом в бугорках и гребнях часто развивается не обычное синее, а яркое фиолетовое окрашивание, связанное с метахромазией. Эндокутикула красится только в синий цвет и значительно слабее, а экзокутикула практически не окрашивается, приобретая лишь очень слабый синеватый оттенок. Эпикутикула всегда дает отрицательный результат. Отрицательная реакция в склеротизованных участках и эпикутикуле связана не с отсутствием в них белков, а с блокированием их реактивных групп в сложных комплексах вследствие процессов дубления.

Значительный интерес представляет распределение в кутикуле веществ, содержащих ароматические группы. Очень интенсивную окраску приобретают при миллоновой и ксантопротеиновой реакциях кутикулиновый слой, экзокутикула и наружная мезокутикула. От эпикутикулы к гиподерме окраска мезокутикулы убывает, вероятно, отражая градиент концентрации. Эндокутикула дает отрицательный результат.

Аргентаффиновая реакция дает результаты, сходные с двумя предыдущими. Аммиачный раствор серебра особенно интенсивно восстанавливается до металлического в кутикулиновом слое и значительно слабее в экзокутикуле и наружной мезокутикуле. Во внутренней зоне мезокутикулы и эндокутикулы, за исключением протоков дермальных желез и хет, почернения не наблюдается.

В связи с анализом распределения ароматических веществ, встает вопрос о существовании особого полифенолового слоя эпикутикулы, описанного Лисом (Lees, 1947) у *O. moubata* Murr. и *Ixodes ricinus* L. На наших препаратах ароматические вещества и полифенолы выявлялись во всем кутикулиновом слое, а не только на границе его с восково-липидным. Вероятно, повышенная концентрация этих веществ на поверхности кутикулинового слоя отражает лишь определенную стадию формирования эпикутикулы или даже может быть артефактом, так как Лис в основном работал с плоскостными препаратами, а не со срезами. Между тем, аргентаффиновая реакция малостабильна и металлическое серебро может легче выпадать в осадок на поверхности раздела, чем в глубине слоя. В связи с этим мы считаем, что самостоятельный полифеноловый слой вряд ли является постоянным компонентом эпикутикулы клещей.

На срезах, изготовленных на замораживающем микротоме после формалиновой фиксации, липоиды окрашиваются суданом черным лишь в среднем слое эпикутикулы. Судя по их высокой критической точке, они несомненно обладают высокой температурой плавления. В прокутикуле липоиды выявляются лишь после обработки диафанолом. Последний наряду с разрушением ароматических колец освобождает также связан-

ные липоиды. После подобной обработки они начинают окрашиваться суданом в кутикулиновом слое, экзокутикуле и в меньшей степени в мезокутикуле.

Характерной особенностью кутикулы клещей является высокое содержание серы. Нитропруссидная реакция на дисульфидные группы дает особенно интенсивное окрашивание в кутикулиновом слое и экзокутикуле. Мезокутикула дает неопределенный, а эндокутикула — отрицательный результат.

Из приведенных данных видно, что химический состав кутикулы аргасовых клещей в основном сходен с насекомыми и изученными паукообразными. Прокутикула построена из хитонпротеиновых макромолекул-мицелл, в которых хитин связан с белком прочными ковалентными связями (Наскман, 1959), так что без их разрушения он обычно не выявляется. Прокутикула импрегнируется липоидами и белками, соединяющимися в липопротеиновый комплекс. Существенным компонентом кутикулы являются ароматические вещества. Максимальная их концентрация в кутикулиновом слое и экзокутикуле, являющихся наиболее склеротизованными зонами, указывает на сходство затвердевания покровов у клещей и насекомых. Вероятно, при соединении свободных аминокислотных групп липопротеинового комплекса с хинонами происходит химическое дублирование кутикулы — завершающий этап склеротизации.

Возможно, что у клещей, как и у скорпионов (Кеннаух, 1959), в затвердевании покровов и особенно кутикулинового слоя, определенную роль играет образование дисульфидных мостиков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По своему строению покровы аргасовых клещей не отличаются чем-либо существенным от остальных членистоногих. Особенно много общих черт у них с кровососущими гамазовыми и иксодовыми клещами. Склеротизованные участки и сочленовные мембраны имеют одинаковое строение у всех представителей отряда *Parasitiformes*. Главные различия проявляются в структуре покровов идиосомы. Для кровососущих клещей одним из основных направлений морфологических адаптаций в эволюции является максимальное увеличение объема тела при кровососании. В строении идиосомы наблюдаются прогрессивные морфологические ряды редукции склеритов и увеличения площади растяжимых участков, образование нескольких типов систем расправляющихся складок и приобретение способности к росту кутикулы в период питания.

У свободно живущих гамазовых клещей или неспециализированных факультативных паразитов большая часть площади покровов представлена щитками, занимающими у *Eulaelaps stabularis* Koch. 83% поверхности идиосомы. У облигатного кровососа *Ornithonyssus bacoti* Hirst. склеротизованные участки занимают лишь 35% поверхности, а гибкая и растяжимая кутикула собрана в довольно правильные ряды параллельных эпикутикулярных складок (Белозеров, 1960). При кровососании они расправляются, обеспечивая увеличение веса тела в 8—11 раз (Нельзина, 1951).

У личинок иксодовых и аргасовых клещей большая часть идиосомы покрыта правильными рядами эпикутикулярных складок растяжимой кутикулы. Твердая кутикула представлена лишь спинным щитком. Однако у некоторых видов аргасовых клещей (*O. papillipes*, *O. verrucosus* Ol., Sass. et Fen., *O. tartakovskyi* Ol.) исчезают последние следы скутума. Высота складок зависит от общих размеров тела и толщины покровов, но несомненно, что у личинок аргасовых клещей они относительно выше, чем у остальных кровососов. Так, у *O. bacoti* при общей толщине кутикулы в 8 μ (без складок) высота складок достигает 2—3 μ , у личинок *Hyalomma*

asiaticum P. Sch. et E. Schl. соответственно 7 и 2 μ , у *O. papillipes* — 5.5 и 3 μ , а у *Al. lahorensis* — 5.5 и 6 μ .

У быстро питающихся нимф и половозрелых аргазид увеличение объема тела происходит лишь за счет расправления радиальных складок, образующих систему локальных очагов растяжения. Несмотря на меньшие возможности в увеличении объема (увеличение в весе при питании не превышает 6—10 раз; Балашов, 1961), подобная конфигурация имеет два преимущества по сравнению с параллельной складчатостью иксодовых клещей.

Расправившиеся при кровососании звездчато-радиальные складки и гребни в силу механической эластичности легко возвращаются к исходному положению и могут находиться в любом промежуточном состоянии. Расправление достаточно развитых параллельных складок иксодид, напротив, необратимо и возможно только при однократном питании на данной фазе.

Растяжение покровов не должно существенно уменьшать их механическую прочность. Даже при значительном растяжении поверхность, расчлененная утолщениями из бугорков и гребней, обладает по законам сопротивления ориентированных полимеров много большей прочностью, чем ровная поверхность той же общей толщины.

Наиболее прогрессивным механизмом увеличения размеров тела при кровососании является рост кутикулы, обеспечивающий у ряда видов иксодовых клещей увеличение в весе в 100 и более раз (Балашов, 1960). Рост покровов во время питания, однако, связан с длительным нахождением на теле хозяина, иногда превышающем 10—12 суток. Среди аргасовых клещей этой способностью обладают личинки некоторых видов (*A. persicus*, *O. coniceps*), выполняющие расселительную функцию. Они питаются 4—8 суток и увеличиваются в весе в 15—20 раз. Для сравнения отметим, что у питающихся несколько минут личинок *O. papillipes* вес тела увеличивается в 10—12 раз.

Рост кутикулы в период питания наблюдается также у личинок и нимф трибы *Otobiini*, и, в частности, у *Al. lahorensis*. Жизненный цикл их очень сходен с однохозяинными иксодовыми клещами. Благодаря росту покровов в межличиночный период они успевают за несколько недель и всего с 3 нимфальными линьками достигнуть половозрелой фазы, отличающейся очень крупными размерами и способной к автогенному развитию яиц.

ЛИТЕРАТУРА

- Балашов Ю. С. 1960. Рост и растяжение покровов тела иксодовых клещей при кровососании. Паразитолог. сб. Зоол. инст. АН СССР, XIX : 263—290.
- Балашов Ю. С. 1961. Строение органов пищеварения и переваривание крови аргасовыми клещами. Паразитолог. сб. Зоол. инст. АН СССР, XX : 185—225.
- Белозеров В. Н. 1960. Строение покровов гамазовых клещей (Parasitiformes, Gamasoidea). Энтом. обзор., XXXIX, 4 : 850—859.
- Нельзина Е. Н. 1951. Крысиный клещ. Изд. Акад. мед. наук СССР : 1—100.
- Павловский Е. Н. и Б. В. Лотоцкий. 1948. Наружная морфология переносчика клещевого возвратного тифа в Средней Азии клеща *Ornithodoros papillipes*. Паразитолог. сб. Зоол. инст. АН СССР, IX : 125—146.
- Поспелова-Штром М. В. 1953. Клещи-орнитодорины и их эпидемиологическое значение. Изд. Акад. мед. наук СССР. М.
- Филиппова Н. А. 1963. О клещах рода *Ornithodoros* Koch, паразитирующих на птицах. Паразитолог. сб. Зоол. инст. АН СССР, XXI.
- Beament J. W. 1961. The water relations of insect cuticle. *Biolog. Rev.*, XXXVI, 3 : 281—320.
- Blower G. 1951. A comparative study of the Chilopod and Diplopod cuticle. *Quart. Journ. micr. Sci.*, IXC, 2 : 141—161.
- Dennell R. 1958. The hardening of insect cuticles. *Biolog. Rev.*, XXXIII, 2 : 178—196.
- Hackman R. H. 1959. Biochemistry of insect cuticle. *Proc. 4th Internat. Congr. Biochem.*, 12 : 48—62.
- Hughes T. E. 1959. Mites or the acari. Univ. London. The Athlone Press.

- K e n n a u g h G. 1959. An examination of the cuticles of two scorpions, *Pandinus imperator* and *Scorpiops hardwickii*. Quart. Journ. micr. Sci., C, 1 : 41—50.
- L e e s A. D. 1947. Transpiration and the structure of the epicuticle in ticks. Journ. Exp. Biolog., XXIII, 3—4 : 373—410.
- R i c h a r d s A. G. 1951. The integument of arthropods. Univ. Minnesota Press.
- R o b i n s o n L. E. and G. D a v i d s o n. 1913. The anatomy of *Argas persicus*, I. Parasitolog., VI, 1 : 20—48.
- S e w e l l M. T. 1955. The histology and histochemistry of the cuticle of a spider, *Tegenaria domestica* L. Ann. Ent. Soc. Amer., IIL, 3 : 107—118.

Зоологический институт
Академии наук СССР,
Ленинград.

SUMMARY

The surface of integuments of the Argasid ticks differs in the considerable variety of the structure and pattern of tubercles and folds. However, their histological structure is very similar, they are formed by two main layers, epicuticle and procuticle. Epicuticle consists of external cement, waxlipid and cuticulin layers. Procuticle is sclerotized only in hard parts of integuments. In extensible idiosome it consists nearly of only mesocuticle and a very thin layer of endocuticle. In joint membranes procuticle is represented by very thick endocuticle. The high contents of sulphur which appears to take part in the processes of sclerotization is characteristic of the Argasid ticks.

In quickly sucking nymphs and mature ticks the increase of the volume of the body in bloodsucking is provided by stretching the system of local radial — star-like folds. In larvae and nymphs with long bloodsucking an intensive growth of cuticle carries out during bloodsucking.
