

УДК 576.895.42 : 591.4

УЛЬТРАСТРУКТУРА  
ТАРЗАЛЬНОГО РЕЦЕПТОРНОГО КОМПЛЕКСА  
ГАМАЗОВОГО КЛЕЩА *HIRSTIONYSSUS CRICETI*  
(*HIRSTIONYSSIDAE*)

С. А. Леонович

Методами растровой и просвечивающей электронной микроскопии подробно исследован основной дистантный чувствительный орган *H. criceti*, содержащий 6 типов сенсилл, включающих дистантные (обладающие пористыми толсто- и тонкостенными волосками сенсиллы — органы обоняния, и двухслойными волосками двух разновидностей — вероятные хемо-терморецепторы), а также вкусовые сенсиллы и микрохеты. Ресничный комплекс всех сенсилл содержит, в отличие от ранее изученных членистоногих, 13 пар периферических фибрилл. Сравнительный анализ строения сенсилл кровососущих клещей и насекомых-гемофагов позволил установить, что кровососущие *Gamasina* и *Ixodoidea* обладают сходным набором гомологичных дистантных сенсилл, являющимся, по-видимому, специфической адаптацией этих клещей к кровососанию.

Существующие в литературе данные по тонкому внутреннему строению органов чувств гамазовых клещей ограничены работами по 1 виду — хищному клещу *Macrocheles muscaedomesticae* (Coons, Axtell, 1973, и другие работы этих же авторов). Вместе с тем эта обширная группировка мезостигматических клещей, включающая около 40 семейств, требует к себе пристального внимания. В ней обнаруживаются обширные группы (13 семейств) кровососов и паразитов, в ряде случаев независимо перешедшие к кровососанию. Органы чувств, как одна из главенствующих систем, определяющих нахождение животного объекта питания, при подобном рода переходах, вероятнее всего, подвергались изменениям, изучая которые мы можем проследить пути становления гемофагии и паразитизма, а также пояснить некоторые вопросы эволюции отдельных групп гамазовых клещей. Ранее нами с использованием методов растровой электронной микроскопии было изучено внешнее строение органов чувств в ряде семейств кровососущих гамазовых клещей (Леонович, Троицкий, 1981; Леонович, 1984). Настоящее сообщение содержит результаты исследования внутреннего строения органов чувств, выполненного методами просвечивающей электронной микроскопии на модельном объекте — клеще-гемофаге *Hirstionyssus criceti* (Sulz.).

Среди всего набора рецепторов гамазовых клещей главенствующая роль в дистантной рецепции принадлежит так называемому тарзальному рецепторному комплексу (Леонович, Троицкий, 1981). Поэтому изучение именно этого образования является ключевым для понимания адаптации клещей к тому или иному типу питания, в том числе к кровососанию.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использовались живые клещи, преимущественно самки *H. criceti*, собранные с грызунов в виварии. Часть материала заключали в жидкость Фора на предметных стеклах для определения. Остальных клещей (всего 28 экз.) фиксировали 2.5 %-ным глютаральдегидом на 0.1 М фосфатном буфере, с последующей постфиксацией 1 %-ным раствором четырехокси осмия. Контрастиро-

вание проводили фосфорно-вольфрамовой кислотой и уранилацетатом (в ку-  
сочке), а также по Рейнольдсу (на сеточках и блендах). Серии ультратонких  
срезов изучали и фотографировали в электронном микроскопе Тесла-БС500.  
Методика исследования в растровом электронном микроскопе изложена  
в работе Леоновича и Троицкого (1981). Высушивание клещей проводили  
методом критической точки в самодельной установке с использованием в ка-

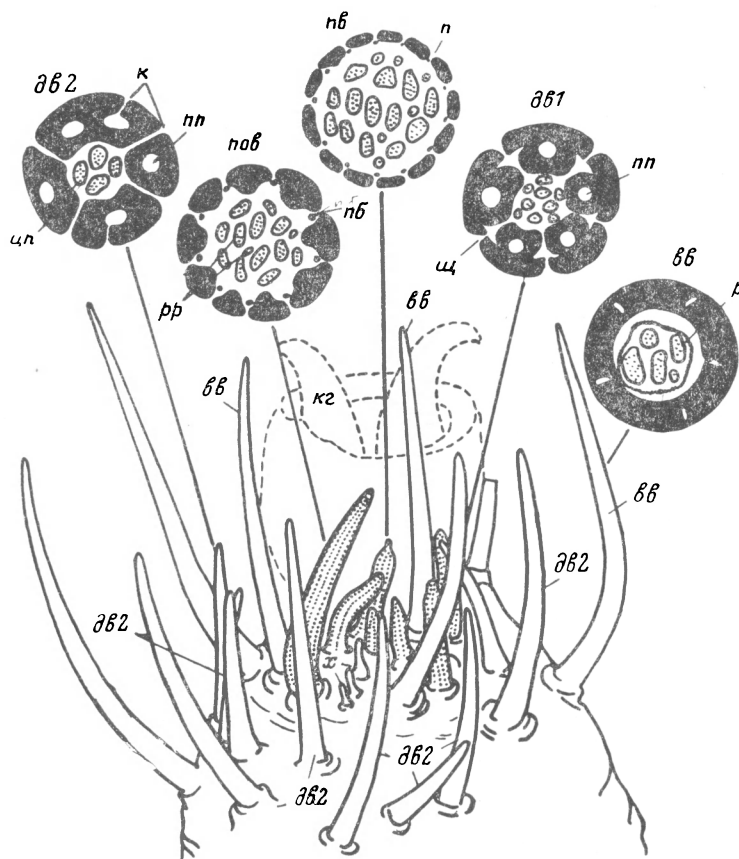


Рис. 1. Общая схема расположения сенсилл в тарзальном рецепторном комплексе *H. criceti* и строение их волосков.

лс — волосок вкусовой сенсиллы, дс1 — двухслойный волосок 1-го типа, дс2 — двухслойный волосок 2-го типа, к — каналец, к2 — коготки, п — пора, пб — поровая бляшка, пв — пористый тонкостенный волосок обонятельной сенсиллы, пов — пористый толстостенный волосок обонятельной сенсиллы, пп — периферическая полость, р — реснички, рр — разветвленные реснички, х — микрохеты, цп — центральная полость, щ — щель.

честве рабочего агента жидкой углекислоты. Наклеенные на столики и напы-  
ленные золотом препараты изучали в растровом электронном микроскопе  
«Стереоскан-2А» (Кембридж).

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Полученные данные по микроморфологии тарзального рецепторного комп-  
лекса проиллюстрированы на рис. 1 и 2, а также на микрофотографиях (рис. 3 и  
4; см. вклейку).

Тарзальный рецепторный комплекс представляет собой компактную группу  
чувствительных кутикулярных волосков, сидящих на дорсальной поверхности  
проксимальных отделов тарзусов обеих передних ног клеща возле коготков  
(рис. 1; 3, 1). Каждый такой волосок (рис. 3, 1, 2) является наружным отделом  
элементарного чувствительного органа — сенсиллы. Все сенсиллы устроены  
по общему плану и включают в себя биполярные чувствительные нейроны, по-  
сылающие аксон в ножной нерв (рис. 3, 3), а дендрит — к основанию кутику-

лярного волоска. Периферический отдел дендрита здесь, как и у всех изученных членистоногих, представлен ресничкой (рис. 3, 4—6), однако строение реснички вблизи базального тельца отличается интересной особенностью: число периферических фибрилл составляет здесь 13 пар, при отсутствии центральных фибрилл, т. е. ресничная формула выглядит как  $13 \times 2 + 0$  (рис. 3, 4, 5).

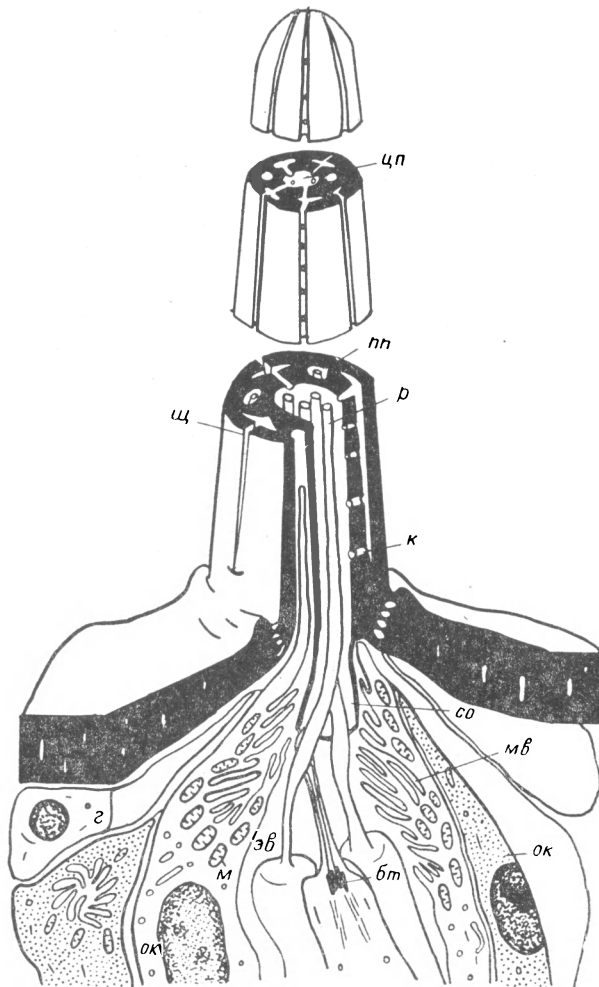


Рис. 2. Детали строения воспринимающего отдела (двухслойного волоска 1-го типа) вероятной хемо-терморесепторной сенсиллы.

бт — базальное тельце, г — гиподермальная клетка, м — митохондрии, мв — микроворсинки, ок — оберточная клетка, со — сколоподная оболочка, эв — экстраклеточная вакуоль. Остальные обозначения, как на рис. 1.

Интересно отметить, что у всех изученных насекомых, в том числе у кровососов, данные по некоторым из которых приведены в таблице, в ресничке имеется только 9 пар периферических фибрилл, у клещей разных групп отмечены как 9, так 10, 11 и 12 пар (см. таблицу). Добавим, что все известные отклонения в строении ресничек у многоклеточных (не принимая во внимание реснички сперматозоидов), обнаружены пока только у клещей.

Трофика рецепторных нейронов во всех сенсиллах обеспечивается особыми оберточными клетками (рис. 3, 3; 4, 1). Последние, видимо, так же, как у насекомых, обеспечивают проведение импульса по рецепторному нейрону, создавая динамическое постоянство ионного состава вокруг дендритов. Этой цели служит экстраклеточная вакуоль — выстланная микроворсинками полость, подлежащая под этими микровиллами митохондриями (рис. 4, 1).

Ресничка (апикальная часть дендрита) следует к кутикулярному волоску и формирует в совокупности с ним так называемый воспринимающий аппарат

Наборы фибрилл в ресничках рецепторных нейронов некоторых кровососущих членистоногих

Вид	Ресничная формула	Автор
Насекомые		
Комар <i>Culex pipiens molestus</i>	9×2+2	Елизаров, Чайка, 1972
Слепень <i>Haematopota pluvialis</i>	9×2+2	Чайка, 1975
Блоха <i>Ceratophyllus sciurorum</i>	9×2+2	Чайка, 1980a
Клоп <i>Rhodnius prolixus</i>	9×2+2	Чайка, 1980b
Можка <i>Boophilora erythrocephala</i>	9×2+0	Елизаров, Чайка, 1975
Вошь <i>Pediculus humanus</i>	9×2+0	Чайка, 1981
Клещи иксододные		
<i>Ixodes persulcatus</i>	9×2+0	Леонович, 1977
<i>Argas tridentatus</i>	9×2+0	Леонович, 1979
<i>Boophilus microplus</i>	10×2+0	Wallade, Rice, 1977
<i>Hyalomma asiaticum</i>	11×2+0	Леонович, 1978
<i>Amblyomma variegatum</i>	12×2+0	Hess, Vlimant, 1982
Клещи гамазовые		
<i>Hirstionyssus criceti</i>	13×2+0	Леонович, наст. работа

сенсиллы, т. е. тот отдел, где энергия определенного внешнего воздействия трансформируется в энергию импульсов, поступающих в ганглии. Морфология воспринимающего аппарата корректируется модальностью (функцией) данной сенсиллы.

Ранее нами на основании изучения внешнего строения и сколов кутикулярных волосков тарзального комплекса гамазин было проведено разделение волосков на типы и указана возможная функция каждого типа сенсиллы (Леонович, Троицкий, 1981). Исследование внутренней ультраструктуры волосков на срезах в целом подтвердило высказанные предположения и показало адекватность применения метода сколов при классификации типов сенсилл.

В наиболее дистальной области тарзального комплекса размещаются 2 пары вкусовых сенсилл типичного строения, обладающих полым волоском, в полости которого до вершины следуют реснички 4 клеток (рис. 4, 3). Здесь так же, как и у иксододных клещей, в состав вкусовой сенсиллы входят 2 механорецепторные клетки, реснички которых образуют в месте прикрепления у основания волоска трубчатые тельца — типичные структуры тактильных механорецепторов (рис. 4, 2).

Основу компактной группы сенсилл, формирующих как бы центральное ядро комплекса, составляют пористые волоски двух типов: толсто- и тонкостенные (рис. 1; 3, 2; 4, 4—6). У *H. criceti* разница в толщине стенок и наружной форме волосков выражена менее отчетливо, чем, например, у клещей-хем гамазид (Леонович, 1984), но все же имеется (ср. рис. 4, 5 и рис. 4, 6). Характерный признак этих сенсилл — наличие многочисленных перфораций (пор) по всей длине стенок полого волоска и обильные ветвления ресничек 4—7 рецепторных нейронов в его полости (рис. 4, 4—6) — доказывает обонятельную функцию. Небольшие электронноплотные тельца, обнаруживаемые в расширении канала каждой поры (рис. 4, 5), тракуются нами как структуры, соответствующие поровым бляшкам иксододных клещей (Леонович, 1980b). У *H. criceti* поры сидят в продольных бороздках (рис. 3, 2), почему и обнаруживаются только на срезах.

Кроме пористых, в состав тарзального рецепторного комплекса входят «двухслойные» волоски, названные нами так потому, что, кроме центральной полости, в которой проходят реснички рецепторных нейронов, эти волоски обладают системой периферических полостей, создающих как бы две стенки внутри волосков (рис. 1; 2; 4, 7, 8). Один двухслойный волосок размещается в группе пористых, его строение представлено на рис. 2. Оно сильно отличается от такового остальных двухслойных волосков, помещающихся проксимальнее

группы пористых (рис. 1; 3, 1), целым рядом особенностей: ветвлением реснички в полости волоска, наличием щелевидных полостей, расширяющихся в продольный канал, куда и открываются каналцы из центральной полости волоска, отсутствием сообщения периферических полостей со средой (рис. 1; 2). Все это заставило нас разделить двухслойные волоски на 2 отдельных типа.

Функции волосков двухслойного плана строения пока окончательно не выяснены. Подробному рассмотрению этого вопроса, равно как и вопроса об эволюционных связях между пористыми и двухслойными волосками у клещей и про-

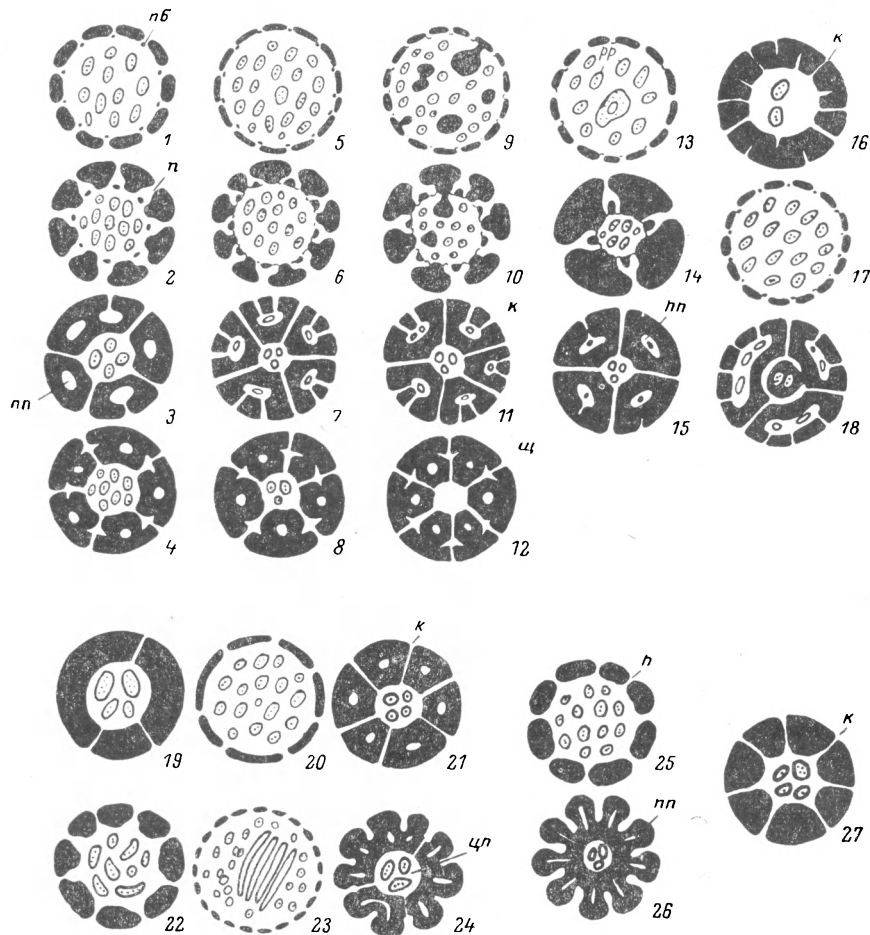


Рис. 5. Ультраструктура волосковых отделов основных типов дистантных сенсилл у некоторых кровососущих членистоногих.

1—18 — паразитиформные клещи. 1—4 — гамазовый клещ *Hirstionyssus criceti*; 5—8 — основные типы сенсилл органа Галлера иксодового клеща *Ixodes persulcatus* (по: Леонович, 1977); 9—12 — то же, у клеща *Hyalomma asiaticum* (по: Леонович, 1978); 13—15 — то же, *Argas tridentatus* (по: Леонович, 1979); 16—18 — то же, *Alveonanus lahorensis* (по: Леонович, 1980a). 19—27 — насекомые; 19—21 — антеннальные сенсиллы клопа *Rhodnius prolixus* (по: Чайка, 1980б); 22—24 — сенсиллы антенн и максиллярных пальцев комара *Culex pipiens molestus* (по: Елизаров, Чайка, 1972); 25—26 — сенсиллы антенн мошки *Voophthora erythrocephala*; 27 — антеннальная сенсилла человеческой вши *Pediculus humanus* (по: Чайка, 1981). Рисунки по работам Елизарова и Чайки (1972, 1975), а также Чайки (1981) выполнены с микрофотографий из указанных работ. Реальные относительные размеры (диаметры волосков) не соблюдены для облегчения их восприятия на схеме.

Обозначения, как на рис. 1.

исхождению этих типов рецепторов нами посвящена специальная работа, находящаяся в настоящее время в печати. Здесь отметим только, не вдаваясь в подробный разбор, что наиболее вероятной является комплексная хемотерморцепторная функция сенсилл подобного типа.

Кроме отмеченных 5 типов сенсилл, в состав комплекса входят 3 маленьких волоска (микрочеты) (рис. 1; 3, 1, 2), почти лишенных внутренних полостей и несущих черты редуцированности в строении клеточных элементов сенсилл.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Представляет интерес сравнить полученные в настоящей работе данные со сведениями о строении тарзальных рецепторов у единственного исследованного хищника — *Macrocheles muscaedomesticae* (Coons, Axtell, 1973). У последнего, кроме вкусовых сенсилл, в состав тарзального комплекса входят еще 2 типа сенсилл: с двухслойными волосками, сходными с таковыми второго типа *H. criceti* (рис. 1), а также сенсиллы с интересными волосками, также двухслойными, но представляющими собой как бы нечто среднее между пористыми и двухслойными волосками 1-го типа: их стенки довольно тонки, так что каналы в промежутках между периферическими полостями выглядят как поры (Coons, Axtell, 1973). Иными словами, набор сенсилл в тарзальном комплексе у кровососущего *H. criceti* более разнообразен и включает 2 типа двухслойных и 2 типа пористых волосков. Заметим, что в данном случае речь идет о сенсиллах дистантных: обонятельных и хемо-терморцепторных.

Сравнивая наборы дистантных сенсилл в тарзальном комплексе *H. criceti* с наборами сенсилл в органах Галлера иксодоидных клещей (рис. 5, 1—18), мы обнаруживаем поразительное сходство. У иксодоидных клещей одновременно имеются тонкостенные пористые волоски (волоски капсулы — рис. 5, 5, 9, 13, 17); толстостенные пористые волоски (волоски передней группы сенсилл и дистальные — рис. 5, 6, 10, 14); двухслойные волоски 1-го типа (в передней группе сенсилл — рис. 5, 7, 11, 15, 18) и двухслойные волоски 2-го типа (посткапсулярные волоски — рис. 5, 8, 12). Возникает вопрос, отражает ли такое совпадение в наборе дистантных рецепторов филогенетическое родство иксодоидей и кровососущих гамазид, либо это есть адаптация рецепторного аппарата к паразитизму.

Анализируя имеющиеся данные по строению органов чувств кровососущих насекомых, мы видим, что основу рецепторной системы их антенн (иногда и щупиков) составляют те же принципиальные типы сенсилл: пористые толсто- и тонкостенные волоски и двухслойные волоски (рис. 5, 19—26), причем это касается в основном свободноживущих кровососов<sup>1</sup> (например, комаров — рис. 5, 22, 24) и гнездо-норовых кровососов (например, клопов-триатомин — рис. 5, 19—21). У мошек (рис. 5, 25, 26) на антеннах обнаружены только толстостенные пористые и двухслойные волоски, однако, по нашим неопубликованным данным, тонкостенные пористые у них имеются в составе так называемого Лаутерборнова органа на щупиках (у комаров тонкостенные пористые волоски также размещаются на щупиках — рис. 5, 23). Для постоянных безотрывных эктопаразитов (вшей — рис. 5, 27) характерен один тип толстостенных волосков с редкими каналами. Иными словами, мы обнаруживаем сходство в наборе сенсилл у кровососущих насекомых и клещей-гемофагов, в тех случаях, когда принципиальный характер отыскания ими прокормителей в общем сходен (безотрывные эктопаразиты в отыскании хозяина не нуждаются). Отметим, что для насекомых (не гемофагов) обычно типичен более разнообразный набор антеннальных сенсилл, содержащих многообразные типы рецепторов, в которые могут входить и указанные типы, либо они обладают меньшим набором сенсилл отличающегося от описанного строения. Именно вышеуказанный набор сенсилл (отличающихся, кстати, и числом рецепторных нейронов), принципиально сходный с таковым клещей-гемофагов, характерен и для кровососущих насекомых. Отсюда можно сделать вывод, что данный набор независимо возник как специфическая адаптация к кровососанию.

Сравнивая детали ультраструктуры сенсилл, мы видим, что, несмотря на принципиальное сходство в наборе сенсилл между клещами и насекомыми, здесь имеются существенные различия в строении между сенсиллами одного типа. Это касается, в частности, принципиально иного строения пор в пористых волосках иксодоидей (Леонович, 1980б) и гамазовых клещей в сравнении с порами насекомых (см. Елизаров, Чайка, 1972, 1975; Чайка, 1975, 1980а, 1980б и мн. др. работы). Интересно, что на тарзусах I некоторых аргасовых клещей, обладающих редуцированной передней группой сенсилл органа Галлера,

<sup>1</sup> Классификация типов паразитизма членистоногих дается по Балашову (1982).

лишенной пористых толстостенных волосков, развиваются (вне органа Галлера) толстостенные волоски с простыми порами (канальцами) (Леонович, 1980а), где отсутствуют типичные для иксодоидей поровые структуры (рис. 5, 16). Это, на наш взгляд, дополнительно свидетельствует о том, что сходный набор сенсилл в органах Галлера иксодоидей и тарзальных органах гамазин развивался и на сходной основе. Дополнительным доказательством гомологии основных типов сенсилл между указанными группами клещей служит и характер их относительного взаиморасположения на лапках передних ног.

Таким образом, кровососущие гамазины и иксодоидные клещи обладают сходным набором гомологичных сенсилл, независимо развившимся как специфическая адаптация этих клещей к гемофагии.

#### Л и т е р а т у р а

- Б а л а ш о в Ю. С. Паразито-хозяйственные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л., Наука, 1982. 320 с.
- Е л п з а р о в Ю. А., Ч а й к а С. Ю. Ультраструктурная организация обонятельных сенсилл антенн и пальп комаров *Culex pipiens molestus* (Diptera, Culicidae). — Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 11, с. 1665—1674.
- Е л п з а р о в Ю. А., Ч а й к а С. Ю. Электронно-микроскопическое исследование вкусовых и обонятельных сенсилл мошки *Boopthora erythrocephala* (De Geer) (Simuliidae: Diptera). — Вест. МГУ, сер. Биология, почвоведение, 1975, № 5, с. 3—11.
- Л е о н о в и ч С. А. Электронно-микроскопическое исследование органа Галлера клеща *Ixodes persulcatus* (Ixodidae). — Паразитология, 1977, т. 11, вып. 4, с. 340—347.
- Л е о н о в и ч С. А. Тонкое строение органа Галлера иксодового клеща *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et E. Schl. (Parasitiformes, Ixodidae, Amblyomminae). — Энт. обзор., 1978, т. 57, № 1, с. 221—226.
- Л е о н о в и ч С. А. Ультраструктурные исследования органа Галлера аргасовых клещей *Argas tridentatus* (Argasinae). — Паразитология, 1979, т. 13, вып. 5, с. 483—487.
- Л е о н о в и ч С. А. Ультраструктурные исследования органа Галлера аргасовых клещей *Ornithodoros moubata* и *Alveonatus lahorensis* (Argasidae). — Паразитология, 1980а, т. 14, вып. 5, с. 376—385.
- Л е о н о в и ч С. А. Ультраструктура пор в обонятельных сенсиллах иксодоидных клещей. — В кн.: Хеморецепция насекомых. № 5. Вильнюс, 1980б, с. 85—92.
- Л е о н о в и ч С. А. Тарзальные рецепторные комплексы гамазовых клещей семейства Naemogamasidae. — Паразитология, 1984, т. 18, вып. 6, с. 451—458.
- Л е о н о в и ч С. А., Т р о и ц к и й В. А. Рецепторные органы на передних конечностях гамазовых клещей (Acarina, Gamasina). — Тр. ЗИН АН СССР, 1981, т. 106, с. 34—46.
- Ч а й к а С. Ю. Некоторые закономерности эволюции обонятельного аппарата двукрылых. — Журн. общ. биол., 1975, т. 36, № 6, с. 870—877.
- Ч а й к а С. Ю. Хеморецепторные органы антенн и максиллярных пальп блох (*Siphonaptera*). — Паразитология, 1980а, т. 14, вып. 4, с. 319—325.
- Ч а й к а С. Ю. Ультраструктура антеннальных сенсилл клопа *Rhodnius prolixus* (Hemiptera, Reduviidae). — Паразитология, 1980б, т. 14, вып. 6, с. 486—492.
- Ч а й к а С. Ю. Ультраструктура хеморецепторных сенсилл антенн платяной вши *Pediculus humanis corporis* De Geer (Pediculidae, Anoplura). — Вест. МГУ, сер. 16, биология, 1981, № 4, с. 19—25.
- С о о n s L. B., А х t e l l R. C. Sensory setae of the first tarsi and palps of the mite *Macrocheles muscaedomesticae*. — Ann. Ent. Soc. Amer., 1973, vol. 66, N 3, p. 539—544.
- Н e s s E., V l i m a n t M. The tarsal sensory system of *Amblyomma variegatum* Fabricius (Ixodidae, Metastriata). 1. Wall pore and terminal pore sensilla. — Rev. Suisse Zool., 1982, T. 89, fasc. 3, p. 713—729.
- W a l l a d e S. W., R i c e M. J. The sensory nervous system of the adult cattle tick *Boophilus microplus* (Canestrini), Ixodidae. Part 3. Ultrastructure and electrophysiology of cheliceral receptors. — J. Austral. Ent. Soc., 1977, vol. 16, p. 441—453.

ЗИН АН СССР, Ленинград

Поступила 21 XII 1984

FINE STRUCTURAL INVESTIGATION OF TARSAL RECEPTOR COMPLEX  
IN THE MITE HIRSTIONYSSUS CRICETI (HIRSTIONYSSIDAE)

*S. A. Leonovich*

S U M M A R Y

The main distant receptor organ of *H. criceti*, situated on the tarsus of each first leg, was studied by scanning and transmitting electron microscopy. The organ contains 6 types of sensilla, including 4 distant ones (two types of olfactory sensilla, differing in wall thickness, and 2 types of probable chemo-thermosensitive sensilla, possessing different double-walled hairs), and also taste organs of common structure and microchaeta. Cilia of all the sensilla contain 13 pairs of peripheral fibers. Comparative analysis of fine structure of distant sensilla in bloodsucking insects, ticks and mites made it possible to show, that blood-sucking gamasids and ticks possess similar number of homologous sensillar types, that formed on a common ground as the specific adaptation to blood-sucking.

---



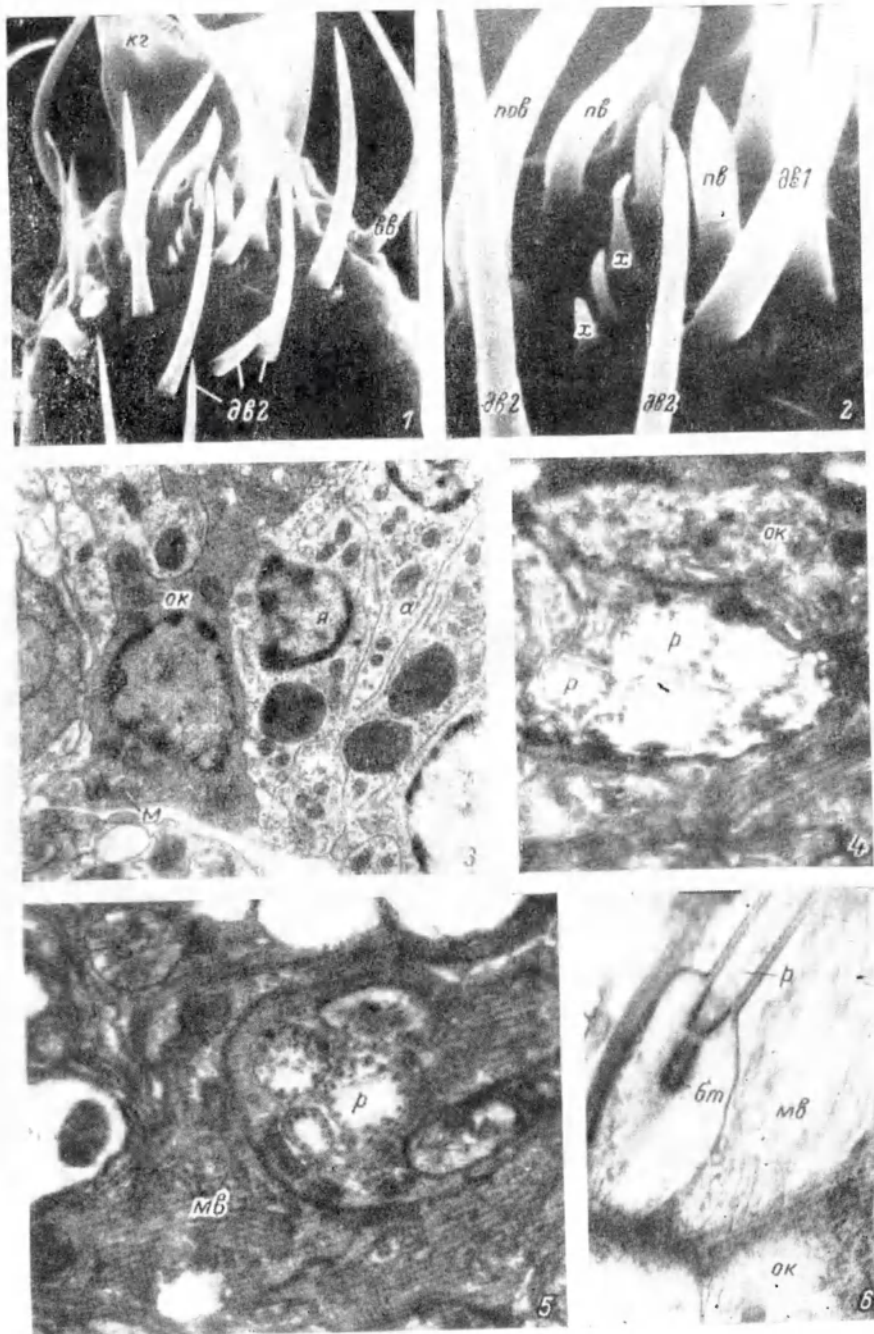


Рис. 3. Детали строения тарзальных сенсилл клеща-хиритиониссуса, по данным электронной микроскопии.

1 — общий вид дорсального дистального отдела передней лапки в растровом микроскопе. Ув. 2600; 2 — то же, деталь. Ув. 5300; 3 — среза слоя рецепторных нейронов в районе перикарионов. Ув. 9000, 4—5 — поперечные срезы ресничек дендритов. Ув. 28 000; 6 — продольный срез реснички. Ув. 27 000. *я* — ядро. Остальные обозначения, как на рис. 1, 2.

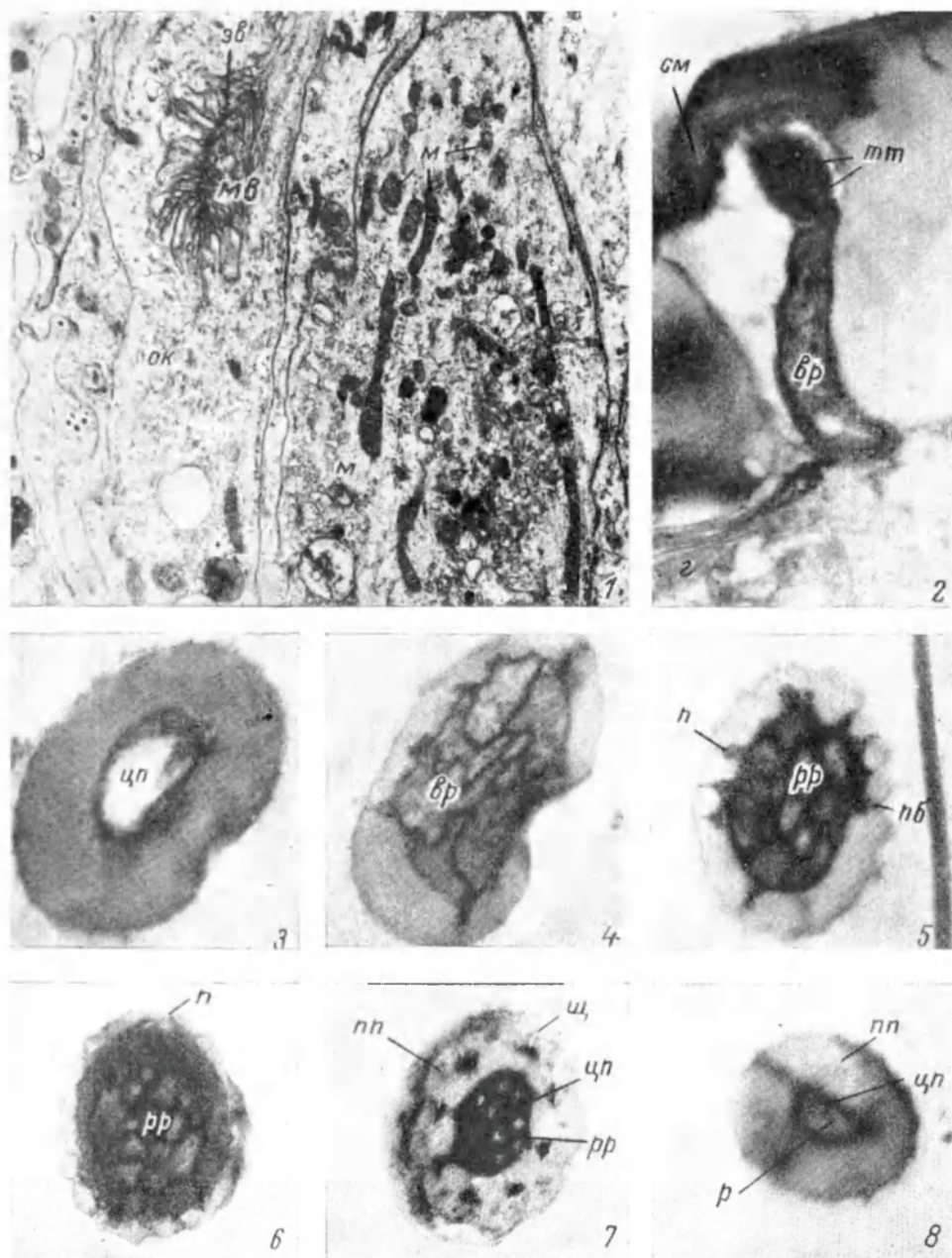


Рис. 4. Строение сенсилл клеща—хирстониисуса, по данным электронной микроскопии. 1 — оберточные клетки. Ув. 10 000; 2 — видоизмененные реснички и трубчатые тельца (*mm*) механорецепторных клеток у основания вкусового волоска. Ув. 16 000; 3 — срез волоска вкусовой сенсиллы. Ув. 26 000; 4 — срез тонкостенного пористого волоска у самого основания. Ув. 24 000; 5—6 — срезы толстостенного (5) и тонкостенного (6) пористых волосков. Ув. 30 000; 7 — двухслойный волосок 1-го типа. Ув. 26 000; 8 — двухслойный волосок 2-го типа вблизи вершины. Ув. 40 000. см — сочленовная мембрана. Остальные обозначения, как на рис. 1—3.