

УДК 576.895.425

**СТРОЕНИЕ ГЛАЗ КРАСНОТЕЛКОВЫХ КЛЕЩЕЙ
(ACARIFORMES: TROMBIDIOIDEA)**

© С. А. Леонович, А. Б. Шатров

Методами просвечивающей электронной микроскопии исследованы глаза личинок *Euschoengastia rotundata*, *Hirsutiella zachvatkini* и *Camerotrombidium pexatum*, а также личинок и взрослых клещей *Platytrombidium fasciatum*. Кроме того, в растровом электронном микроскопе были изучены указанные виды клещей, а также личинки *Odontacarus efferus*, *Ericotrombidium hasgelum* и *Walchia chinensis*, и взрослые *E. rotundata* и *H. zachvatkini*. Глаза личинок неинвертированы, характеризуются наличием эпикутанкулярной ламеллярной линзы, под которой располагается группа фоторецепторных клеток с типичной для хелицероидной организации рабдомеров, подостланных пигментным бокалом. Глаза взрослых клещей инвертированы, перикарионы фоторецепторных клеток располагаются между линзой и рабдомером; между пигментным бокалом и рабдомером располагается тапетум. Светочувствительность глаз личинок соответствует таковой основных (первичных) глаз наземных пауков.

Среди кровососущих паразитических клещей органами зрения обладают некоторые иксодидные клещи (надсемейство Ixodoidea), представители Parasitiformes, и большинство видов клещей-краснотелок, относимых к надсемейству Trombidioidea (Acariformes) (Леонович, 1987; Шатров, 2000). Глаза иксодовых клещей, как выяснилось в ходе наших исследований (Леонович, 1979, 1986), обладают весьма специфическими чертами, отличающими их как от глаз исследованных видов акариформных клещей (Nuzzaci, 1981; Baker, 1988; Alberti e. a., 1991), так и от глазков (ocelli) насекомых и органов зрения изученных видов Chelicerata (Vanfleteren, Coomans, 1976; Land, 1985). Глаза краснотелковых клещей до нашего исследования оставались неизученными. Вместе с тем имеющиеся в литературе данные косвенно свидетельствуют о том, что глаза паразитирующих на позвоночных личинок сем. Trombiculidae могут играть роль в нападении на прокормителя (Jones, 1950). Таким образом, изучение строения глаз краснотелковых клещей представляет несомненный интерес как в общезоологическом плане (заполнение пробела в наших знаниях о строении органов зрения в одной из основных групп клещей, характеризующихся паразитизмом на личиночной фазе), так и в плане паразитологическом (выяснение вопроса, насколько специфика строения глаз связана с паразитизмом).

Предлагаемое исследование стало возможным во многом благодаря тому, что один из авторов (А. Б. Шатров) владеет методикой культивирования краснотелковых клещей сем. Trombiculidae в лаборатории. Именно это обстоятельство позволило исследовать строение глаз методами электронной микроскопии как у личинок, так и у взрослых клещей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Всего в настоящей работе были исследованы семь видов краснотелковых клещей надсемейства Trombidioidea из двух семейств: *Odontacarus efferus* Kudryashova, 1976, *Ericotrombidium hasgelum* Kudryashova, 1986, *Hirsutiella zachvatkini* (Schluger, 1948),

Euschoengastia rotundata (Schluger, 1955), *Walchia chinensis* (Chen et Hsu, 1955) (Trombiculidae), *Platytrombidium fasciatum* (C. L. Koch, 1836) и *Camerotrombidium pexatum* (C. L. Koch, 1837) (Microtrombidiidae). Личинки клещей-тромбикулид паразитируют на позвоночных животных, тогда как взрослые клещи обитают в почве и лишены пигментации. Взрослые клещи подавляющего большинства известных видов глаз не имеют. Микротромбидии на личиночной фазе являются паразитами беспозвоночных, в основном членистоногих, взрослые клещи — свободноживущие хищники, имеющие, как правило, яркую пигментацию и хорошо развитые глаза.

В трансмиссивном электронном микроскопе (ТЭМ) исследованы личинки *E. rotundata*, *H. zachvatkini*, *C. pexatum* и *P. fasciatum*, а также взрослые клещи *P. fasciatum*. В растровом электронном микроскопе (РЭМ) исследованы личинки и взрослые клещи *C. pexatum* и *P. fasciatum*, а также личинки *E. rotundata*, *H. zachvatkini*, *O. efferus*, *Er. hasgelum* и *W. chinensis*.

Методы и источники получения материала, фиксации объектов и изготовления препаратов клещей-тромбикулид *E. rotundata*, *H. zachvatkini*, *O. efferus*, *E. hasgelum* и *W. chinensis* изложены в статье Леоновича (1993) и в монографии Шатрова (2000). Микротромбидии были собраны с поверхности почвы в весенне-летний период 1996 г. в Кировском р-не Ленинградской обл. Взрослые клещи помещались в плотно закрывающиеся пластиковые чашки с субстратом в виде частиц почвы, где через две недели появлялись кладки яиц и затем голодные личинки. Изучали как взрослых клещей, так и личинок. Изготовленные препараты исследовали и фотографировали в ТЭМ Tesla BS-500 и LEO-900 и в РЭМ Hitachi S-570.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Строение глаз у личинки и взрослого краснотелкового клеща по данным электронной микроскопии (на примере клеща *Platytrombidium fasciatum*) схематически представлено на рис. 1 и 2 и проиллюстрировано электронными микрофотографиями (рис. 3 и 4; см. вкл.).

Строение глаз личинок

Лишь отдельные, редкие виды тромбикулид (сем. Trombiculidae) обладают глазами на фазах нимфы и имаго (Vergammen-Grandjean, 1963), в то время как большинство личинок характеризуются присутствием двух (в редких случаях — одной) пар глаз, располагающихся на дорсальной стороне идиосомы (рис. 1), как правило, вблизи трихоботрий — органов виброрецепции (Леонович, 1993). Глазные линзы полусферической формы, кутикула линз иногда при изготовлении препаратов спадается (рис. 3, а, б), что показывает ее большую чувствительность к обезвоживанию по сравнению с кутикулой покровов. На рис. 3 представлены основные варианты строения глазных линз, обнаруживаемые у краснотелок, — пара линз, близких по размеру (рис. 3, б); пара линз, сильно различающихся по размеру (рис. 3, а) или сливающихся (рис. 3, в); либо единственная линза (рис. 3, г). Такая же организация глаз наблюдается и у личинок микротромбидиид. На срезах видно, что линза имеет преимущественно эпикутикулярную природу (в районе линзы все слои кутикулы выражены достаточно очевидно, но при этом как количество ламелл, так и, главным образом, расстояние между ламеллами, заполненное менее электронно-плотным, чем сами ламеллы, веществом, увеличены) (рис. 3, д). Ламеллы пространственно изогнуты таким образом, что на поперечных или косых срезах через линзу выглядят как система концентрических окружностей (рис. 4, а). Можно не без оснований предположить, что особенности ориентации ламелл глазной линзы (cornea) играют важную роль в проведении света из среды к фоторецепторным клеткам. Тонкий слой корнеагенных клеток отделяет фоторецепторные клетки от линзы (рис. 1).

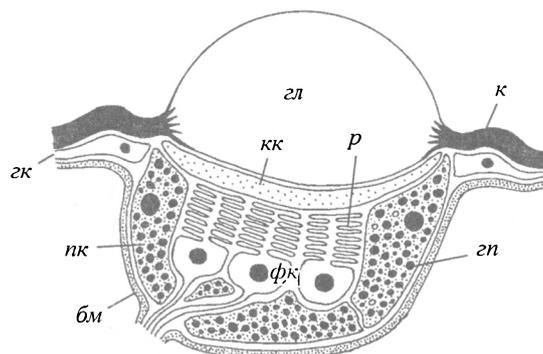


Рис. 1. Строение глаза личинки *Platytrombidium fasciatum* по данным электронной микроскопии. бм — базальная мембрана; гк — гиподермальная клетка; гл — глазная линза; гп — гранулы пигмента; к — кутикула покровов; кк — корнеагенная клетка, пк — пигментная клетка; р — рабдомер; фк — фоторецепторная клетка.

Fig. 1. Structure of eye in the *Platytrombidium fasciatum* larva according to electron microscopy data.

Клеточные элементы глаза четко ограничены базальной мембраной (рис. 1; 4, а). Фоторецепторные (светочувствительные) клетки примерно цилиндрической формы ориентированы перпендикулярно глазной линзе (рис. 4, а) и более или менее отчетливо разделяются на 2 отдела: базальный ядросодержащий отдел и дистальный отдел, формирующий рабдомер — систему содержащих зрительный пигмент микроворсинок, ориентированных поперечно продольной оси клетки (рис. 1; 4, а). Глаза личинки неинвертированы, т. е. световой поток, прошедший через линзу (и корнеагенную клетку), попадает непосредственно на микроворсинки рабдома. Характерной чертой строения глаз личинки является их выраженная асимметричность: фоторецепторные клетки располагаются не под центром глазной линзы, а смещены в каудальном направлении (рис. 4, а). Общий, морфологически обособленный рабдом в данном случае отсутствует: зачастую перикарионы одних фоторецепторных клеток находятся

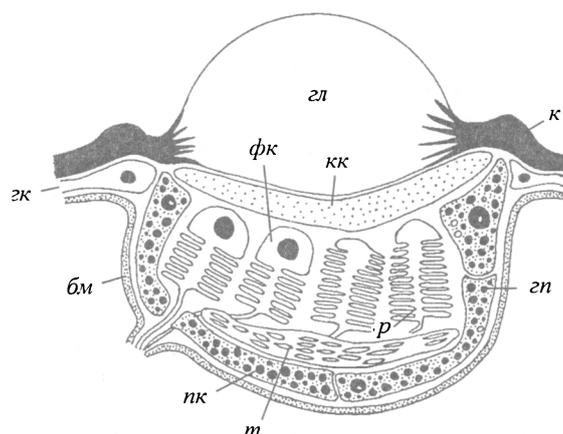


Рис. 2. Строение глаза взрослого клеща *Platytrombidium fasciatum* по данным электронной микроскопии.

т — тапетум.

Остальные обозначения, как на рис. 1.

Fig. 2. Structure of eye in the *Platytrombidium fasciatum* adult according to electron microscopy data.

на уровне рабдомера других (рис. 4, а). Группа фоторецепторных клеток со всех сторон окружена пигментными клетками, формирующими мощный пигментный бокал (рис. 1; 4, а).

Межвидовые различия в строении глаз личинок крайне незначительны.

Строение глаз взрослых краснотелок (на примере микротромбидиид)

Линза взрослого клеща устроена совершенно идентично линзе глаза личинки. Основное отличие в строении глаз взрослых клещей заключается в морфологии фоторецепторных клеток и наличии так называемого тапетума (зеркальца) (рис. 2). В отличие от глаз личинки, в глазах взрослых краснотелок область перикариона фоторецепторных клеток располагается между областью микроворсинок (рабдомом) и корнеагенной клеткой (рис. 2; 4, в), а не в базальном отделе фоторецепторной клетки ниже рабдомера, как у личинок (рис. 1; 4, а). Иными словами, глаза взрослых краснотелок (по крайней мере у исследованного нами *P. fasciatum*) являются инвертированными, что резко отличает их от глаз личинок (всех исследованных нами видов). Аксоны фоторецепторных клеток в данном случае отходят не от области перикариона, как у личинок (рис. 1), а от области рабдома, формируя общий зрительный нерв (рис. 4, б, в). При этом типичный для инвертированных глаз пауков промежуточный сегмент, отделяющий область перикариона от места отхождения аксона (Blest, 1985), не выражен. Второе существенное отличие — наличие тапетума (зеркальца) — особой системы светоотражающих кристаллов, имеющих форму чечевицы, образующихся в цитоплазме особых клеток, непосредственно подстилающих микроворсинки рабдома инвертированных фоторецепторных клеток (рис. 2; 4, в). Группа фоторецепторных клеток и клеток тапетума окружена пигментными клетками, которые, как и у личинок, образуют плотный пигментный бокал (рис. 2; 4, б, в).

ОБСУЖДЕНИЕ

Как показало наше исследование, по своей морфологии глаза личинок краснотелковых клещей сходны с глазами ряда других изученных видов акариформных, в частности тромбидиформных клещей (подотр. Actinedida): *Tetranychus urticae* (Tetranychidae) (Nuzzaci, 1981), *Protzia constans* (Hydryphantidae) (Baker, 1988) и *Cyta latirostris* (Bdellidae) (Alberti e. a., 1991). Во всех случаях основными чертами строения являются: наличие эпикуттикулярной линзы ламеллярного строения; неинвертированные фоторецепторные клетки; отсутствие общего морфологически обособленного рабдома; пигментный бокал, окружающий группу фоторецепторных клеток (рис. 1). Сходные неинвертированные фоторецепторные клетки характерны и для передних медиальных глаз пауков (Blest, 1985).

В то же время глаза взрослых краснотелок (*Platytrombidium fasciatum*) обладают рядом резких отличий от глаз личинки, а именно: фоторецепторные клетки в данном случае инвертированы и имеется тапетум (зеркальце). В то же самое время сохраняются и ламеллярная линза, и пигментный бокал, характерные для личинки (рис. 2). Инвертированные фоторецепторные клетки и тапетум присутствуют в побочных, или вторичных (secondary), глазах пауков (Blest, 1985). Интересно, что именно тапетум вызывает блеск вторичных глаз пауков (основные глаза у пауков темные). Глаза взрослых краснотелковых клещей также блестящие, в отличие от глаз личинок. Удивительно также то, что глаза взрослых краснотелок по своему строению сходны с глазами *Neocarus texanus* — представителя Opilioacaridae, довольно обособленной группы клещей, часто выделяемой в отдельный отряд и характеризующейся своеобразной специализацией и одновременно наличием множества примитивных особенностей строения (Alberti e. a., 1991). Это единственный случай (кроме взрослых красно-

телок), когда у клещей обнаружены инвертированные фоторецепторные клетки и зеркальце.

Таким образом, в процессе сложного индивидуального развития краснотелок структура глаз претерпевает сильные и притом принципиальные изменения, что отличает краснотелок от других изученных видов клещей. Так, например, у иксодовых клещей строение глаз неполовозрелых и половозрелых фаз идентично (Леонович, 1979, 1987).

Интересным представляется оценить диапазон наиболее вероятной чувствительности глаз краснотелок по методике Ланда (Land, 1981, 1985), что позволило бы косвенно судить о возможной роли глаз в поиске прокормителя. Этот метод, разработанный для вторичных глазков пауков и широко применяемый на практике, основан на морфологическом и морфометрическом анализе составляющих глаз структурных элементов, а также исследовании физиологии глаза. Его использование позволяет оценить светочувствительность, базируясь только на анатомо-морфологических данных, по формуле

$$S = \frac{F_{p(abs)}}{L} = \left(\frac{\pi}{4}\right)^2 \times \left(\frac{D}{f}\right)^2 \times d_r^2 \times (l - e^{-kl}),$$

где S — коэффициент чувствительности; $F_{p(abs)}$ — световой поток, абсорбированный рецептором; L — световой поток от источника раздражения; D — диаметр глазной линзы, f — длина фокуса [рассчитываемая как частное от деления радиуса кривизны линзы на значение индекса рефракции без единицы; последнее значение для линз описанного нами типа обычно принимается как среднее ($n \approx 1.4$) между показателем индекса рефракции воды ($n = 1.333$) и хитина ($n = 1.52$)]; d_r — диаметр рецепторной клетки; l — длина рецепторной клетки, а k — коэффициент экстинкции фотопигмента в рецепторе (для рецепторов рабдомерного типа, к которому относятся исследованные нами рецепторы, равный 0.67 %). Из формулы $S = \frac{F_{p(abs)}}{L}$ очевидно, что при одной и той же яркости объекта тем большее количество фотонов будет поглощено фоторецепторными клетками глаза, чем большим будет значение коэффициента светочувствительности S . Используя для оценки усредненные данные (диаметр глазной линзы 4—7 мкм, радиус кривизны 2—4 мкм, диаметр рецепторной клетки 2 мкм, длина рецепторной клетки 2—3 мкм) и округляя, получаем для глаз краснотелок значения коэффициента, колеблющиеся в пределах 16—20, что сопоставимо со значением чувствительности глаз у пауков-волков (Lycosidae) [8.2 у тарантула (Land, 1985)] — это существенно выше, чем чувствительность глаз у пауков-скакунов (сем. Salticidae) [0.09 у *Portia* (Williams, McIntyre, 1980) и *Phidippus* (Land, 1985)], но на порядок меньше, чем у тенетников сем. Dinopidae (387) (Blest, Land, 1977). Таким образом, чувствительность глаз краснотелковых клещей следует, видимо, оценивать как среднюю, соответствующую чувствительности глаз пауков, ведущих наземный образ жизни. По нашему мнению, такая чувствительность позволяет использовать затенение как один из возможных стимулов реакции на прокормителя, а также ориентироваться на поверхности почвы по свето-теневым параметрам.

Благодарности. Авторы выражают искреннюю признательность инженерам отделения электронной микроскопии Лаборатории паразитологии Зоологического института РАН А. М. Игнатьеву (ныне покойному), А. Э. Тенисону и П. И. Генкину за высококвалифицированное техническое содействие при проведении электронно-микроскопических исследований. Приносим также свою благодарность за неоценимую помощь в определении клещей микротромбидии д-ру Дж. Макол (J. Makol) из Вроцлавского сельскохозяйственного университета (Польша). Осуществление настоящего исследования во многом стало возможным благодаря финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту № 00-04-48885.

Список литературы

- Леонович С. А. Ультраструктура глаз иксодового клеща *Hyalomma asiaticum* // Зоол. журн. 1979. Т. 58, вып. 3. С. 437—439.
- Леонович С. А. Ориентационное поведение иксодового клеща *Hyalomma asiaticum* в условиях пустыни // Паразитология. 1986. Т. 20, вып. 6. С. 431—440.
- Леонович С. А. Поискные рецепторы кровососущих клещей отряда Parasitiformes // Паразитол. сб. 1987. Т. 34. С. 83—96.
- Леонович С. А. Механорецепторные сенсиллы краснотелковых клещей семейства Trombiculidae // Паразитология. 1993. Т. 27, вып. 6. С. 399—404.
- Шатров А. Б. Краснотелковые клещи и их паразитизм на позвоночных животных. СПб., 2000. 276 с.
- Alberti G., Kaiser T., Fernandez N. A. Fine structure of photoreceptor organs in Acari // Modern Acarology / Eds F. Dusbabek, V. Bukva. Vol. 2. 1991. P. 343—348.
- Baker J. T. Ultrastructure of the lateral eye of *Protzia constans* (Marshall) (Acarina: Hydryphantidae) // Boll. Zool. 1988. Vol. 55, N 3. P. 133—137.
- Blest A. D. The fine structure of spider photoreceptors in relation to function // Neurobiology of arachnids / Ed. F. G. Barth. Springer Verlag, Berlin; Heidelberg; N. Y., 1985. P. 79—102.
- Blest A. D., Land M. F. The physiological optics of *Dinopis subrufus* L. Koch: a fish lens in a spider // Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B. 1977. Vol. 196. P. 198—222.
- Jones B. M. The sensory physiology of the harvest mite *Trombicula autumnalis* Shaw. // J. Exp. Biol. 1950. Vol. 27, N 3—4. P. 461—494.
- Land M. F. Optics and vision in invertebrates // Handbook of sensory physiology. Vol. VII, 6B / Ed. H. Antrum. Springer Verlag, Berlin; Heidelberg; N. Y., 1981. P. 471—592.
- Land M. F. The morphology and optics of spider eyes // Neurobiology of arachnids / Ed. F. G. Barth. Springer Verlag, Berlin; Heidelberg; N. Y., 1985. P. 53—78.
- Nuzzaci G. Osservazioni ultrastrutturali sugli organi fotorecettori del *Tetranychus urticae* Koch (Acarina Tetranychidae) // Mem. Soc. Ent. Ital. Genoa, 1981. Vol. 60. P. 269—272.
- Vanfleteren J. R., Coomans A. Photoreceptor evolution and phylogeny // Z. f. zool. Systematik und Evolutionsforschung. 1976. Bd 14, H 3. S. 157—169.
- Vercammen-Grandjean P. H. Valuable taxonomic characters of Trombiculidae, including correlations between larvae and nymphs // Advances in Acarology / Ed. J. A. Naegele. N. Y.: Ihtaca, 1963. P. 399—407.
- Williams D. S., McIntyre P. The principal eyes of a jumping spider have a telephoto component // Nature. London, 1980. Vol. 288. P. 578—580.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 20.12.01

STRUCTURE OF EYES IN TROMBIDIOID MITES (ACARIFORMES: TROMBIDIOIDEA)

S. A. Leonovich, A. B. Shatrov

Key words: Trombidioidea, adult, larva, morphology, eye.

SUMMARY

The eyes or ocelli of trombidioid mite larvae of *Euschoengastia rotundata*, *Hirszutiella zachvatkini* and *Camerotrombidium pexatum*, and larvae and adults of *Platytrombidium fasciatum* were studied by means of transmission electron microscopy. These species together with larvae of *Odontacarus efferus*, *Ericotrombidium hasgelum*, *Walchia chinensis* and adult *E. rotundata* and *H. zachvatkini* were also studied under scanning electron microscope. The eyes of larvae are not inverted and characterized by an epicuticular lamellar lens. The group of phoreceptor cells with rhabdomeres arranged typically of Chelicerata is underlaid by a pigment cup. The eyes of adult mites are inverted, perikarions of photoreceptor cells are situated between the lens and rhabdomeres; tapetum occupies the space between the pigment cup and rhabdomeres. Sensitivity of eyes to light is similar to that of primary eyes of spiders dwelling on soil surface.

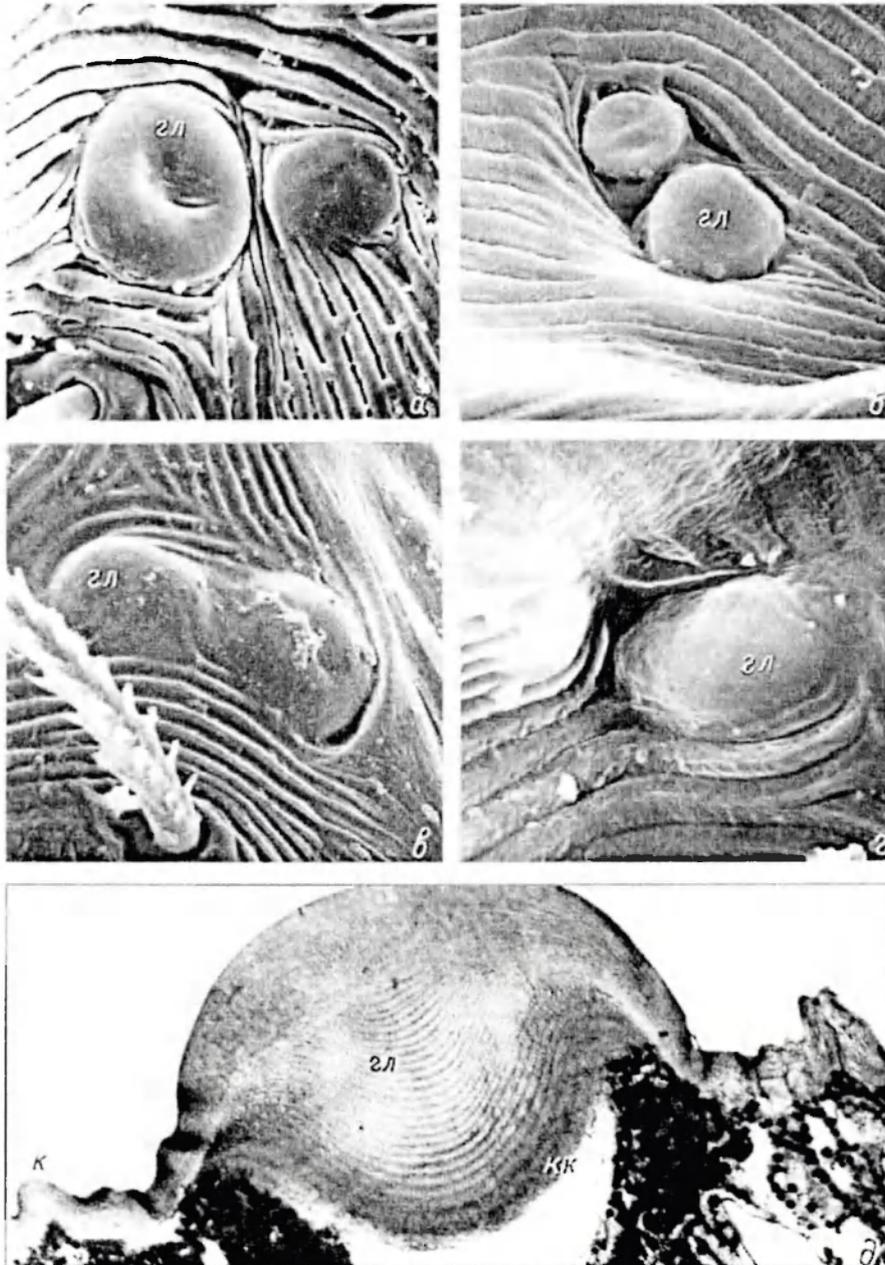


Рис. 3. Строение глаз личинок краснетелковых клещей. Внешний вид глазных линз в растровом электронном микроскопе (а—д).

а — *Euschoengastia rotundata*; б — *Odontacarus efferus*; в — *Hirsutiella zachvatkini*; г — *Walchia chinensis*; д — срез через глазную линзу *P. fasciatum*.

Обозначения, как на рис. 1, 2.

Fig. 3. Eyes of the trombidoid mites. External view of lenses in a scan electron microscope (а—г) and ultrathin section through the lens (д).

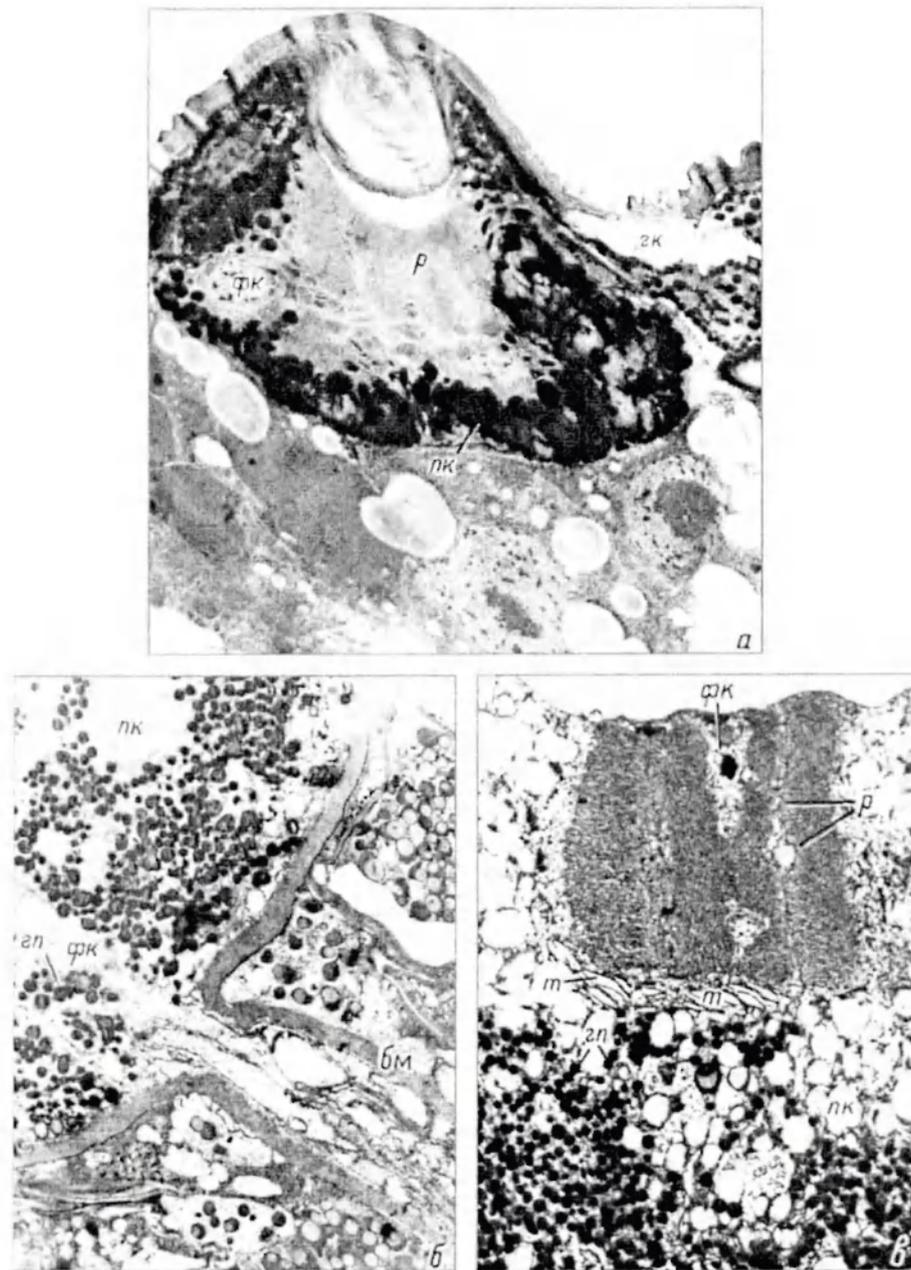


Рис. 4. Детали строения клеточных элементов глаз краснетелковых клещей.

a — продольный срез через глаз личинки *Platytrombidium fasciatum* в районе рабдомера; *б, в* — взрослый клещ *P. fasciatum*: *б* — начало зрительного нерва, *в* — фоторецепторные клетки, клетки тапетума, и пигментные клетки.

Остальные обозначения, как на рис. 1, 2.

Fig. 4. Details of cell elements of eyes of the trombidoid mites.