

УДК 591.488 : 576.895.425

© 1993

МЕХАНОРЕЦЕПТОРНЫЕ СЕНСИЛЛЫ КРАСНОТЕЛКОВЫХ КЛЕЩЕЙ СЕМЕЙСТВА TROMBICULIDAE

С. А. Леонович

Приведены результаты исследования тактильных сенсилл и трихоботрий личинок 12 видов и имаго 3 видов из 3 подсемейств краснотелковых клещей, выполненного методами растровой и просвечивающей электронной микроскопии.

Краснотелки-тромбикулиды — весьма интересная и важная в практическом отношении группа клещей, почвенных хищников, личинки которых питаются эксудатами тканей позвоночных животных. Столь разные поведенческие задачи при поиске объекта питания, стоящие перед различными фазами развития клеща, поднимают перед исследователем вопрос об особенностях строения сенсорной системы краснотелок и об ее возможных трансформациях в ходе жизненного цикла.

Топография и форма чувствительных хет идиосомы и конечностей широко используются в систематике краснотелок, на этих признаках базируется большинство определительных таблиц. Вместе с тем современными морфологическими методами эти органы чувств у краснотелок до сих пор не исследовались. Все данные ограничены описанием внешнего вида в световой оптике тех или иных чувствительных образований, имеющих таксономическое значение. Таким образом, информация о морфофункциональных особенностях строения данных образований необходима для более уверенного обоснования значимости таксономических признаков.

Настоящая статья открывает цикл работ, посвященных изучению органов чувств клещей-краснотелок и содержит результаты исследования механорецепторных сенсилл, составляющих самую обширную в количественном отношении группу органов, включающую сенсиллы органа осязания, проприоцепторы и органы восприятия вибраций — трихоботрии.¹

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

В растровом электронном микроскопе были исследованы 12 видов клещей сем. *Trombiculidae*, относящиеся к 10 родам 3 основных подсемейств. В списке

¹ Считаю своим приятным долгом выразить искреннюю признательность Н. И. Кудряшовой (Зоомузей МГУ, Москва) за предоставление в мое распоряжение коллекционных препаратов личинок краснотелок, и А. Б. Шатрову (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) за возможность использовать в работе живых клещей из лабораторной культуры.

после каждого изученного вида в скобках указаны исследованные фазы и хозяин-прокормитель личинок.

1. Подсем. Trombiculinae Ewing, 1929.

1. Триба Trombiculini

1. *Ericotrombidium hasgelum* Kudryashova, 1986 (личинки, рептилии)
2. *Eutrombicula wishmanni* (Oudemans, 1905) (личинки, мелкие млекопитающие)
3. *Microtrombicula azerbaijanica* (Muljarskaja et al., 1970) (личинки, мелкие млекопитающие)
4. *Leptotrombidium smirnovi* Kudryashova et Rybin, 1974 (личинки, мелкие млекопитающие)
5. *Myotrombicula hexasternalis* Schlug. et Kudr., 1969 (личинки, рукокрылые)
6. *Hirzutiella zachvatkini* (Schluger, 1948) (личинки, имаго, мелкие млекопитающие)

2. Триба Schoengastiini

7. *Euschoengastia rotundata* Schluger, 1955 (личинки и имаго, мелкие млекопитающие)
8. *Euschoengastia* sp. (личинки и имаго, мелкие млекопитающие)
9. *Ascoschoengastia indica* (Hirst, 1915) (личинки, мелкие млекопитающие)
10. *Helenicula lukshumiae* Nadsh. et Traub, 1971 (личинки, мелкие млекопитающие)

2. Подсем. Gahrlepiinae Womersley, 1952.

11. *Walchia chinensis* Chen et Hsu, 1955 (личинки, мелкие млекопитающие)

3. Подсем. Leeuwenhoeikiinae Womersley, 1945.

12. *Odontacarus efferus* Kudryashova, 1976 (личинки, мелкие млекопитающие)

Для исследования в растровом электронном микроскопе (РЭМ) препараты клещей на предметных стеклах (в таком виде краснотелки хранятся в коллекции, на стеклах проводится и их определение) отмачивались в теплой дистиллированной воде в течение суток и более, после чего клещи обезживались в серии спиртов, переводились в ацетон и высушивались методом критической точки на установке Hitachi-НСП-2 с использованием жидкой углекислоты в качестве рабочего агента. Высушенные препараты закреплялись на столике-подложке при помощи двусторонне-липкой ленты, напылялись платиной в вакуумной установке Eiko-5 и фотографировались в РЭМ Hitachi-S-570.

Для изучения внутреннего тонкого строения органов чувств в трансмиссивном электронном микроскопе (ТЭМ) при фиксировании целых живых клещей либо по методу Шестранда (1%-ным раствором четырехокси осмия на веронал-ацетатном буфере), либо в 2.5%-ном глютаральдегиде на 0.1 М фосфатном буфере, с последующей промывкой в буфере и постфиксацией в 2%-ном растворе четырехокси осмия, делался надрез за последними коксами. Препараты заливались в смесь смол Аралдит, тонкие срезы изготавливались на ультратоме LKB-3, контрастировались цитратом свинца по Рейнольдсу и перманганатом калия по Лауну; просмотр и фотографирование проводились в ТЭМ Tesla-BS-500. В ТЭМ были исследованы личинки клещей *E. rotundata* и *H. zachvatkini*.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Систематики выделяют среди органов чувств краснотелок глаза, сенсиллы (псевдостигмальные органы), неспециализированные сетки идиосомы и придатков тела, а также специализированные сетки пальп и конечностей. Согласно современной общезоологической морфофункциональной классификации, все перечисленные разновидности органов чувств (кроме глаз) относятся к сенсиллам, а выделяемые у краснотелок в противовес сеткам «сенсиллы» — не что иное, как трихоботрии (см. ниже). Это разъяснение представляется мне необходимым, так как я буду использовать общепринятый термин «сенсилла» для обозначения всех чувствительных образований соответствующего типа.

Сенсиллой называется элементарный орган, план строения которого включает три взаимосвязанных и четко отграниченных компонента: биполярные рецепторные нейроны, вспомогательные (оберточные) клетки и кутикулярную часть, чаще всего представленную гладким, перистым, зубчатым и т. п. волоском в сочлененной ячейке.

Механорецепторные сенсиллы краснотелок, как показали исследования их ультраструктуры, включают трихоботрии и «неспециализированные сетки» идиосомы и придатков тела.

НЕСПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫЕ СЕТКИ: ТАКТИЛЬНЫЕ СЕНСИЛЛЫ

Основанием для отнесения к данной разновидности сенсилл вне зависимости от внешней формы и местоположения послужили признаки ультраструктурной организации, характерные для тактильных механорецепторных сенсилл членистоногих, прежде всего строение воспринимающего аппарата (Леонovich, 1987). Такие сенсиллы при анализе их строения на ультраструктурном уровне в совокупности составили выделяющуюся систематиками группу «неспециализированных сет».

Каждая сенсилла данного типа включает в свой состав 2 биполярные рецепторные клетки типичного строения, образующие характерные для воспринимающего аппарата тактильных сенсилл структуры.

Внешне в РЭМ сенсиллы подобного типа обладают волоском сложной формы, чаще всего — зубчатым (рис. 1, 1—3; см. вкл.), но вне зависимости от формы сплошным, стержневидным (рис. 1, 4). Иллюзия наличия внутренней полости в таких волосках возникает благодаря тому, что их наружный слой образован плотным эпикутикулярным слоем, в то время как внутреннее пространство заполнено менее электронноплотной мезокутикулой (рис. 1, 4). Рецепторные реснички дендритов каждой из двух рецепторных клеток сенсиллы в районе воспринимающего аппарата образуют трубчатые тельца (рис. 1, 5—8). В районах проксимальнее базальных телец реснички характеризуются наличием $10 \cdot 2 + 0$ бивалентов и заканчиваются у основания волосковых частей в собственной сколопидной оболочке (рис. 1, 5—6, 8), образуя так называемые трубчатые тельца — расширения, заполненные многочисленными, плотно прилегающими микротрубочками (рис. 1, 5, 6). Как правило, в одной из ресничек трубчатые тельца характеризуются высокой плотностью тесно прилегающих микротрубочек, в другой — микротрубочки образуют цепочки. В районе расположения трубчатых телец к сколопидной оболочке, окружающей реснички, причленяется дополнительная волосковая мембрана (рис. 1, 6). Перечисленные ультраструктурные особенности в настоящее время служат надежным морфологическим идентификатором тактильной механорецепторной функции данной сенсиллы (McIver, 1985).

По ультраструктурным особенностям сенсиллы конечностей и идиосомы отличаются местом фиксации трубчатых телец: идиосомальные тактильные

сенсиллы слабо поляризованы, их волоски направлены чаще всего перпендикулярно поверхности кутикулы (рис. 1, 1—3), и трубчатые тельца расположены у основания стержня (рис. 1, 5). Сенсиллы конечностей более поляризованы: волосок их наклонен, как правило, в проксимальном направлении, и трубчатые тельца крепятся на гребне волоска, ближе к той его части, которая образует острый угол с поверхностью кутикулы (рис. 1, 6).

Для каждого изученного вида характерно однотипное внешнее строение кутикулярной части тактильных сенсилл вне зависимости от места расположения: так называемые гладкие неспециализированные сенсиллы конечностей несут мелкие зубчики, выявляемые в РЭМ, причем характер их расположения и форма типичны для зубчатых или перистых сенсилл идиосомы.

Интересно отметить, что обнаруженная пока только у паразитиформных клещей особенность — отклонение в числе бивалентов рецепторных ресничек (Леонович, 1985) имеется и у краснотелок.

ТРИХОБОТРИИ: ОРГАНЫ ВИБРОРЕЦЕПЦИИ

Термин «трихоботрия» происходит от греческого «трихос» (волос) и латинского «ботриум» (чашечка) и очень наглядно обозначает основные внешние признаки сенсилл данного типа (рис. 2, 1—4; см. вкл.). Обширное углубление внутри сочленовной ячейки, в котором располагается волосок сенсиллы трихоботриального типа, позволяет без труда различать трихоботрии среди прочих сенсилл (рис. 2, 1).

У личинок краснотелок трихоботрии (в количестве двух) помещаются обычно вблизи краев скутума, в непосредственной близости от каждой из пар глаз (рис. 1, 2).

Форма волоска трихоботрии часто служит одним из таксономических признаков. Волоски могут быть нитевидными (трихоидными) (рис. 2, 1—2),

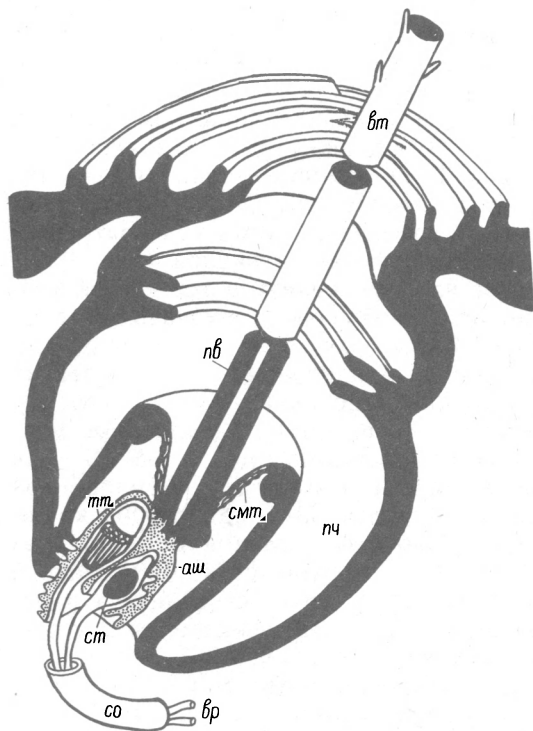


Рис. 3. Схема строения трихоботрии личинки краснотелки *Hirzutiella zachvatkini*, по данным электронной микроскопии.

Обозначения как на рис. 1 и 2.

Fig. 3. Scheme of trichobotria structure of the larva *Hirzutiella zachvatkini* basing on data of electron microscopy.

с гладкой поверхностью (*Myotrombicula*), зубчиками (*Hirzutiella*), опушенными в дистальной области (*Leptotrombidium*), булавовидными (*Ascoschoengastia* и *Helenicula*). При этом, однако, основной морфологический признак внешнего строения трихоботрии — чашечка, остается отчетливо выраженным.

Волосок трихоботрии, полый в базальной области (рис. 2, 5), крепится к кутикуле покровов очень сложным образом (рис. 2, 5; 3). Углубление кутикулы образует внутреннюю полость чашечки, разделенную на внутреннюю и наружную камеры. На дне внутренней камеры располагается цилиндрической формы вырост, в дистальном углублении которого на тонкой мембране прилагается основание волоска трихоботрии (рис. 2, 5; 3). В состав сенсиллы входят 2 рецепторные клетки и оберточные клетки обычного строения, формирующие экстраклеточную вакуоль, выстланную микроворсинками (рис. 2, 5). Реснички рецепторных нейронов вблизи места окончания формируют два типа морфологических структур: трубчатое тельце и субтерминальное электронноплотное тельце (рис. 2, 5), заключенные в особой апикальной шапочке, соединяющий упомянутые структуры рецепторных клеток с основанием волоска трихоботрии и со стенками цилиндрического выроста дна чашечки в его базальной области (рис. 2, 5; 3). Характернейшая черта строения трихоботрий у изученных автором на срезах двух видов — это морфологическая поляризация трихоботрий, выражающаяся в том, что среди всех возможных направлений отклонений волоска морфологическими структурами — апикальной шапочкой, кутикулярными мембранами, формой отверстия и другими — закреплено одно, преимущественное. Снаружи направление поляризации обнаруживается по овалу отверстия трихоботрии (рис. 2, 2), по расположению ребер жесткости на кутикуле (рис. 2, 3) и другим признакам. Во внутреннем строении поляризация выражается в разной толщине сочленованной мембраны трихоботрии: она наиболее тонкая, напоминающая скорее не сочленованную, а дополнительную волосковую мембрану тактильных сет, только с двух противоположных сторон волоска (рис. 2, 5). Очевидно, что любые, даже самые небольшие по силе и амплитуде воздействия в плоскости поляризации будут вызывать колебания волоска в этой плоскости и передаваться на реснички рецепторных нейронов.

В большинстве случаев плоскости поляризации пары трихоботрий ориентированы таким образом, что образуют некоторый угол с сагиттальной плоскостью, проходящей через ось симметрии тела, и сходятся перед клещом на расстоянии, равном приблизительно одной—четырем длинам тела у разных видов.

Ряд принципиальных черт в строении трихоботрий краснотелок типичен для органов, воспринимающих вибрации, и сближают морфологию трихоботрий краснотелок с таковой прочих паукообразных (Reissland, Görner, 1985). Наибольшее сходство можно обнаружить между трихоботриями краснотелок и изученного ранее протигматического клеща *Microcaeculus* (Haupt, Coineau, 1975), однако имеется здесь и одно, но весьма существенное различие, а именно — электронноплотное тельце в субтерминальном утолщении реснички одной из клеток. Подобные структуры у паукообразных пока не обнаружены, но типичны для некоторых разновидностей так называемых хордотональных сенсилл насекомых (Леонович, Иванов, 1978). Хордотональные сенсиллы, содержащие рецепторные нейроны с субтерминальными утолщениями в ресничках, у насекомых входят в состав джонстонова органа в педицеллуме антенны и в состав органов слуха, — т. е. также воспринимают вибрации. Следует отметить, правда, что такая характерная для хордотональных сенсилл структура, как сколопаль, в трихоботриях краснотелок отсутствует. У краснотелок, таким образом, мы обнаруживаем два типа виброрецепторов в составе трихоботрии, в то время как у прочих изученных паукообразных только один тип — с трубчатым тельцем (Reissland, Görner, 1985). К сожалению, оста-

ются неизученными электронно-микроскопически трихоботрии почвенных клещей-орибатид, где у некоторых видов волосок трихоботрии S-образно изогнут, утолщен на конце и полностью погружен в углубление чашечки, образуя «пробную массу». Такой волосок недоступен для тактильных воздействий извне, но колеблется при вибрациях почвы (Tarman, 1959).

Подводя итоги, можно отметить следующее. Все неспециализированные сетки у личинок и имаго краснотелок являются тактильными механорецепторными сенсиллами и образуют несколько морфологических разновидностей, становление которых, видимо, определялось особенностями обитания в почве. Трихоботрии краснотелок принципиально не отличаются у личинок и имаго, по морфологии их следует отнести к органам виброрецепции. Краснотелки на данный момент являются единственной группой паукообразных, где в составе трихоботрий обнаружены 2 типа рецепторных нейронов, из которых один характерен для трихоботрий паукообразных и насекомых, а второй пока обнаружен только в хордотональных сенсиллах насекомых. Поляризация трихоботрий позволяет заключить, что при помощи этих органов клещ способен определять направление на источник вибрации, причем наиболее оптимально — с расстояний, соизмеримых с размерами тела самого клеща.

Список литературы

- Леонович С. А. Ультраструктура тарзального рецепторного комплекса гамазового клеща *Hirstionyssus criceti* (Hirstionyssidae) // Паразитология. 1985. Т. 19, вып. 6. С. 456—463.
- Леонович С. А. Поисковые рецепторы кровососущих клещей отряда Parasitiformes // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. Л., 1987. Т. 34. С. 83—96.
- Леонович С. А., Иванов В. П. Тонкое строение джонстонова органа *Panorpa communis* L. (Mecoptera, Panorpidae) // Зоол. журн. 1978. Т. 57, вып. 2. С. 214—221.
- Haupt J., Coineau Y. Trichobothrien und Tastborsten der Milbe *Microcaeculus* (Acari, Prostigmata, Caeculidae) // Z. Morph. Tiere. Bd 81. S. 305—322.
- McIver S. B. Mechanoreception // Comparative Insect Physiol. Biochem. and Pharmacology. Oxford. 1985. Vol. 6. P. 71—132.
- Reissland A., Görner P. Trichobotria // Neurobiology of arachnids. Berlin, 1985. P. 138—161.
- Tarman K. Trichobotrialni organ acarini // Raspr. slov. acad. znan. umetn. Class. 4. 1959. T. 5. S. 183—234.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург

Поступила 3.02.1993

MECHANORECEPTIVE SENSILLA IN CHIGGERS (TROMBICULIDAE)

S. A. Leonovich

Key words: Mechanoreceptive sensilla, chiggers, Trombiculidae.

SUMMARY

Mechanoreceptive sensilla in chiggers include nonspecialized setae (tactile mechanosensitive sensilla) of several morphophysiological types, and trichobotriae (vibrareceptor organs). Trichobotria (or pseudostigmal organ) contains two types of mechanoreceptive neurons. The first type forms a tubular bodies in dilatation near the apex of sensory cilium, the second one forms an electron-dense bodies in the same region. So, trichobotria of chiggers combine features of chordotonal sensilla of insects and of usual trichobotria of insects and arachnids.

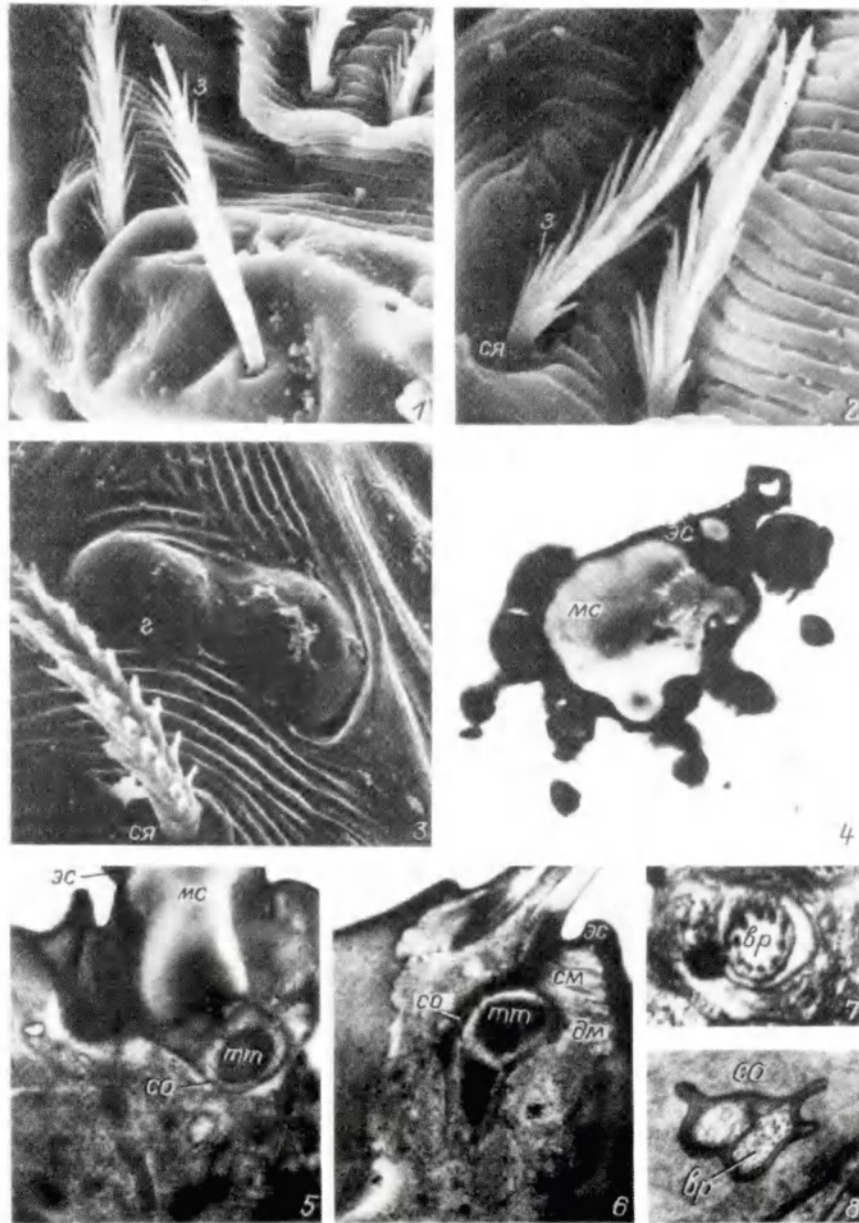


Рис. 1. Строение «неспециализированных сет» — тактильных механорецепторных сенсилл у клещей-краснотелок.

1—2 — сеты на идиосоме личинки *Ericotrombidium hasgelum*, 1 — ув. 1800, 2 — ув. 3000; 3 — окологлазная идиосомальная сетка личинки *Hirzutiella zachvatkini*, ув. 16 000; 4—8 — личинка *Euschoengastia rotundata*, 4 — поперечный срез через волосок, ув. 16 000; 5 — продольный срез через основание волоска на идиосоме, ув. 24 000; 6 — то же, на передней ноге, ув. 24 000; 7—8 — поперечные срезы рецепторных ресничек на разных уровнях, 7 — ув. 38 000, 8 — ув. 30 000; з — глаз; ся — видоизмененная рецепторная ресничка; мм — дополнительная волосковая мембрана; з — зубчик; мс — мезокутикулярный слой; см — сочленовная мембрана; со — сколопоидная оболочка; тр — трубчатое тельце; эс — эпикутикулярный слой.

Fig. 1. Structure of «nonspecialized setae», tactile mechanoreceptive sensillae in chiggers.

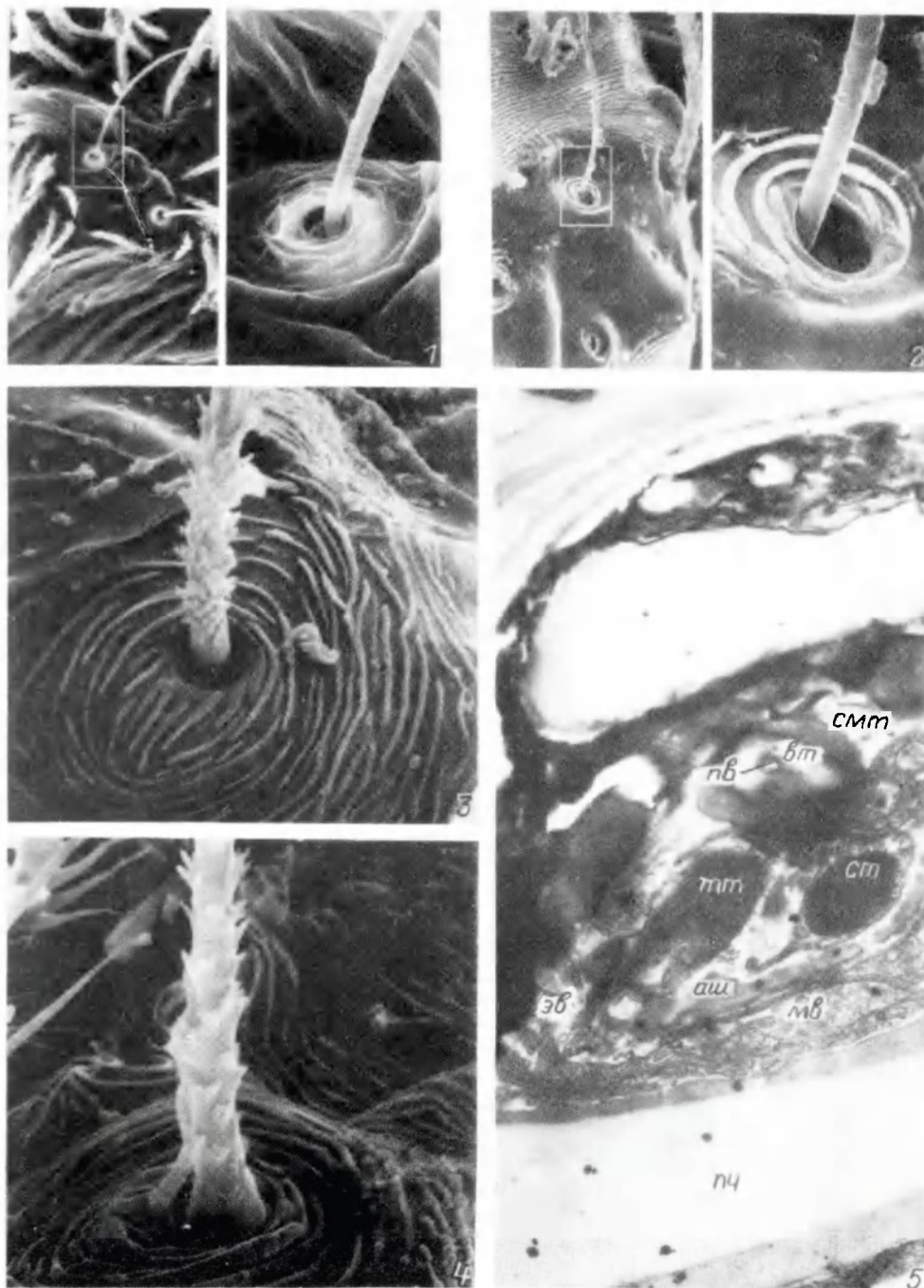


Рис. 2. Строение трихоботрий краснотелковых клещей.

1 — имаго *Euschoengastia* sp., ув. слева 1800, справа — 9000; 2 — личинка *H. zachvatkini*, ув. слева 3000, справа 15 000; 3 — тот же вид, взрослый клещ, ув. 17 000; 4 — имаго *E. rotundata*, ув. 18 000; 5 — срез через основание волоска трихоботрии личинки *H. zachvatkini*, ув. 24 000; аш — апикальная шапочка; вт — волосок трихоботрии; мв — микроворсинки; пв — полость волоска; пч — полость чашечки; смт — сочленовная мембрана волоска трихоботрии; см — субтерминальное электронноплотное тельце; эв — экстраклеточная вакуоль.

Остальные обозначения, как на рис. 1.

Fig. 2. Structure of trichobotria in chiggers.