

УДК 576.895.42

**РЕЦЕПТОРЫ ПАЛЬП И ПЕРЕДНИХ ЛАПОК  
ГАМАЗОВЫХ КЛЕЩЕЙ (PARASITIFORMES, RHINONYSSIDAE) —  
ПАРАЗИТОВ НОСОВОЙ ПОЛОСТИ СИНИЦЫ,  
СИЗОГО ГОЛУБЯ И ЛЫСУХИ**

© С. А. Леонович, И. Димов

Зоологический институт РАН  
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034  
E-mail: leonnsa@mail.ru  
Поступила 16.08.2012

Методом растровой электронной микроскопии исследованы основные сенсорные образования (пальпальный рецепторный орган и тарзальный рецепторный комплекс) у паразитов носовой полости большой синицы *Parus major* (*Ptilonyssus sairae*, *Ptilonyssus pari*), сизого голубя *Columba livia* (*Mesonyssus melloi*) и лысухи *Fulica atra* (*Rallinyssus caudistigmus*). Показано, что различия в топографии рецепторов передней лапки отражают филогенетические связи родов и видов, в то время как различия в строении пальпального органа не связаны с таксономическим положением и отражают, видимо, экологические особенности паразитирования.

*Ключевые слова:* Rhinonyssidae, *Ptilonyssus sairae*, *Ptilonyssus pari*, *Mesonyssus melloi*, *Rallinyssus caudistigmus*, органы чувств, растровая электронная микроскопия.

Особенности строения и функционирования рецепторов в значительной степени определяют экологическую специализацию клещей, включая эндопаразитов (Леонович, 2005). Ориентация, определение оптимального сочетания параметров, определяющих место для постоянного нахождения в организме хозяина, и в особенности поиск полового партнера, осуществляются органами чувств. Основные сенсиллы, обеспечивающие ориентацию клещей во внешней среде, расположены на пальпах и передних лапках клещей (Alberti, Coons, 1999; Леонович, 2005).

Сведения о строении основных чувствительных образований паразитов носовой полости птиц представителей сем. Rhinonyssidae остаются крайне фрагментарными (Alberti, Coons, 1999; Леонович, Станюкович 2002; Леонович, 2008; Leonovich, Stanyukovich, 2011). Основная причина такой ситуации заключается в методических трудностях, связанных как со сложностями подготовки препаратов, так и с ограниченным материалом. Один из авторов данной публикации (И. Димов) в процессе изучения ринониссид, паразитирующих в носовых полостях птиц Ленинградской обл., собрал

материал, часть которого могла быть использована для исследования основных рецепторных образований в растровом электронном микроскопе.

Авторы выбрали в качестве объекта исследований 3 вида птиц (голубь, синица, лысуха), относящихся к разным отрядам и, кроме того, отличающихся особенностями поведения. Изучение особенностей строения основных органов чувств риноннисид, паразитирующих в носовых полостях этих птиц, позволило бы заполнить еще один пробел в наших знаниях об этой группе паразитов. К сожалению, методика сбора клещей-риноннисид в полевых условиях делает практически невозможной качественную фиксацию клещей для исследования в трансмиссивном электронном микроскопе. Поэтому мы ограничились изучением их рецепторных образований только в растровом микроскопе.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Носовые паразиты большой синицы *Parus major* Linnaeus, 1758 были собраны 07.12.2010. Мертвые птицы были предоставлены их хозяевами, по их словам, купившими их на Кондратьевском рынке г. Санкт-Петербурга; эти птицы жили у хозяев вплоть до их (птиц) естественной смерти. Всего было исследовано 9 птиц, из носовых полостей которых было извлечено 16 клещей. Эти клещи были определены как *Ptilonyssus sairae* Castro, 1948 (5 особей) и *Ptilonyssus pari* Fain and Hyland, 1963 (11 особей). Все определения проводились И. Димовым.

Особь сизого голубя *Columba livia* (Gmelin, 1789) были собраны на дороге (предположительно, сбитые автомобилями) 12.05.2010 в Ленинградской обл., возле дер. Войбокало (59°52' с. ш., 31°47' в. д.). Всего было изучено 4 голубя, из которых удалось получить 18 клещей, определенных как *Mesonyssus melloi* (Castro, 1948).

Три экземпляра лысух *Fulica atra* (Linnaeus, 1758) были предоставлены в наше распоряжение жителями пос. Сосновый Бор (Ленинградская обл.). Из этих птиц были извлечено 9 особей клещей, определенных как *Rallinysus caudistigmus* Strandtmann, 1948.

Все клещи непосредственно после экстракции из носовых полостей были помещены в 70%-ный раствор этилового спирта; в дальнейшем часть клещей была использована для изготовления препаратов на предметных стеклах для определения.

Для исследования в растровом электронном микроскопе (РЭМ) спиртовой материал был предварительно очищен в ультразвуковой ванне (D-300, Россия). После этого клещей обезвоживали в серии спиртов, переводили в ацетон и высушивали в установке Critical Point Dryer НСР-2 (Япония) с использованием жидкой углекислоты в качестве рабочего агента. Высушенных клещей наклеивали на столики-подложки при помощи двусторонней липкой ленты, напыляли платиной (Eiko-5, Япония) и исследовали в сканирующем электронном микроскопе Hitachi S-570. Запись осуществляли непосредственно на цифровые носители. Материалы работы проиллюстрированы электронными микрофотографиями (рис. 1, 2) и схемами (рис. 3, 4).

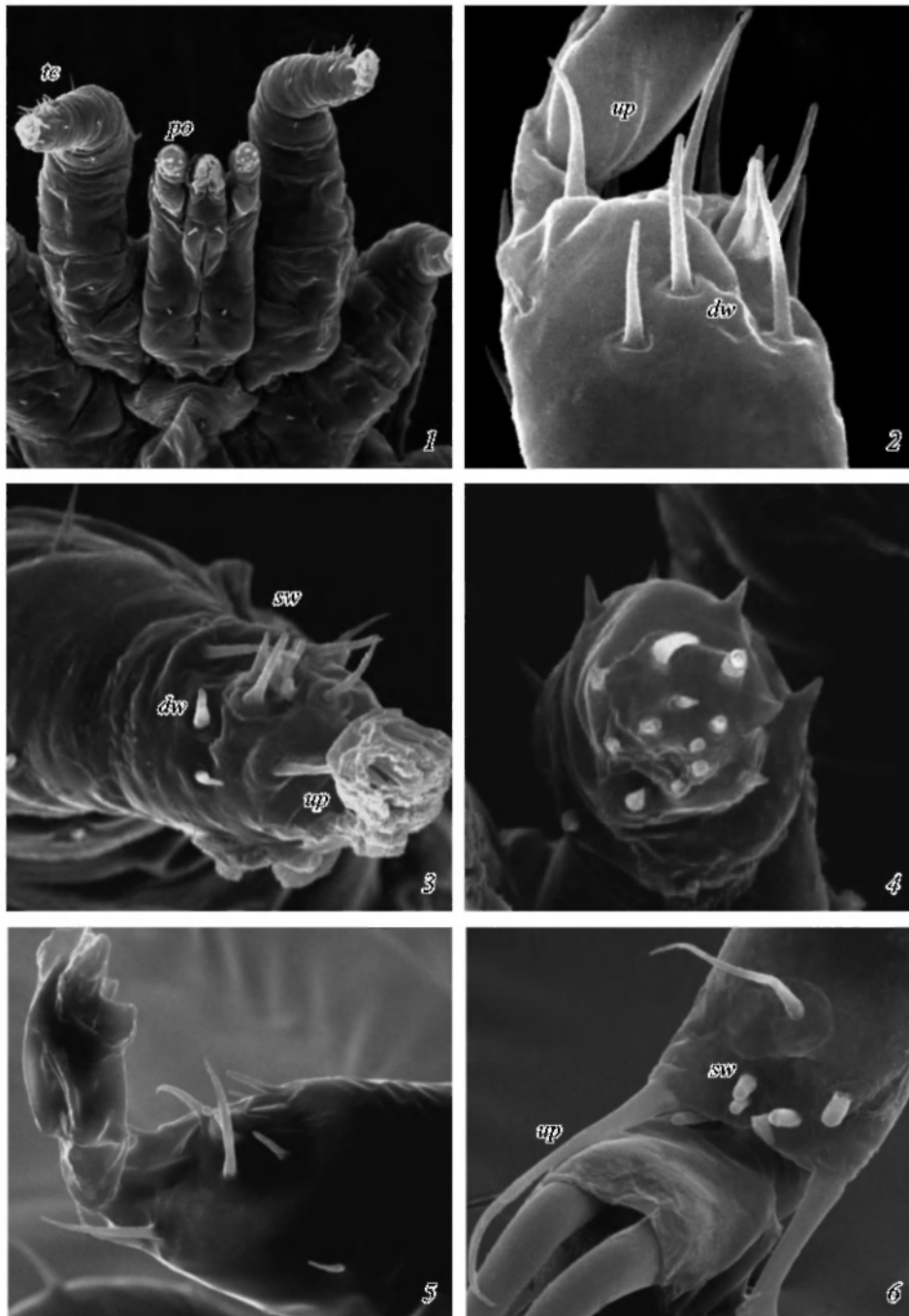


Рис. 1. Рецепторы пальп и передних лапок ринониssid *Ptilonyssus sairae* (1—4), *Ptilonyssus pari* (5) и *Mesonyssus melloi* (6).

1 — передняя часть тела с вентральной стороны; 2, 3, 5, 6 — тарзальный рецепторный комплекс; 4 — палепа. Увеличение: 1 — 700; 2 — 3400; 3 — 4000; 4 — 5000; 5 — 3500; 6 — 3000. Условные обозначения: *dw* — сенсилла с периферическими полостями, *po* — пальпальный орган, *sw* — пористая однополостная сенсилла, *tc* — тарзальный комплекс, *up* — хеморецепторная сенсилла с верхушечной порой.

Fig. 1. Receptors on palps and fore tarsi in rhinonyssid mites *Ptilonyssus sairae* (1—4), *Ptilonyssus pari* (5) and *Mesonyssus melloi* (6).

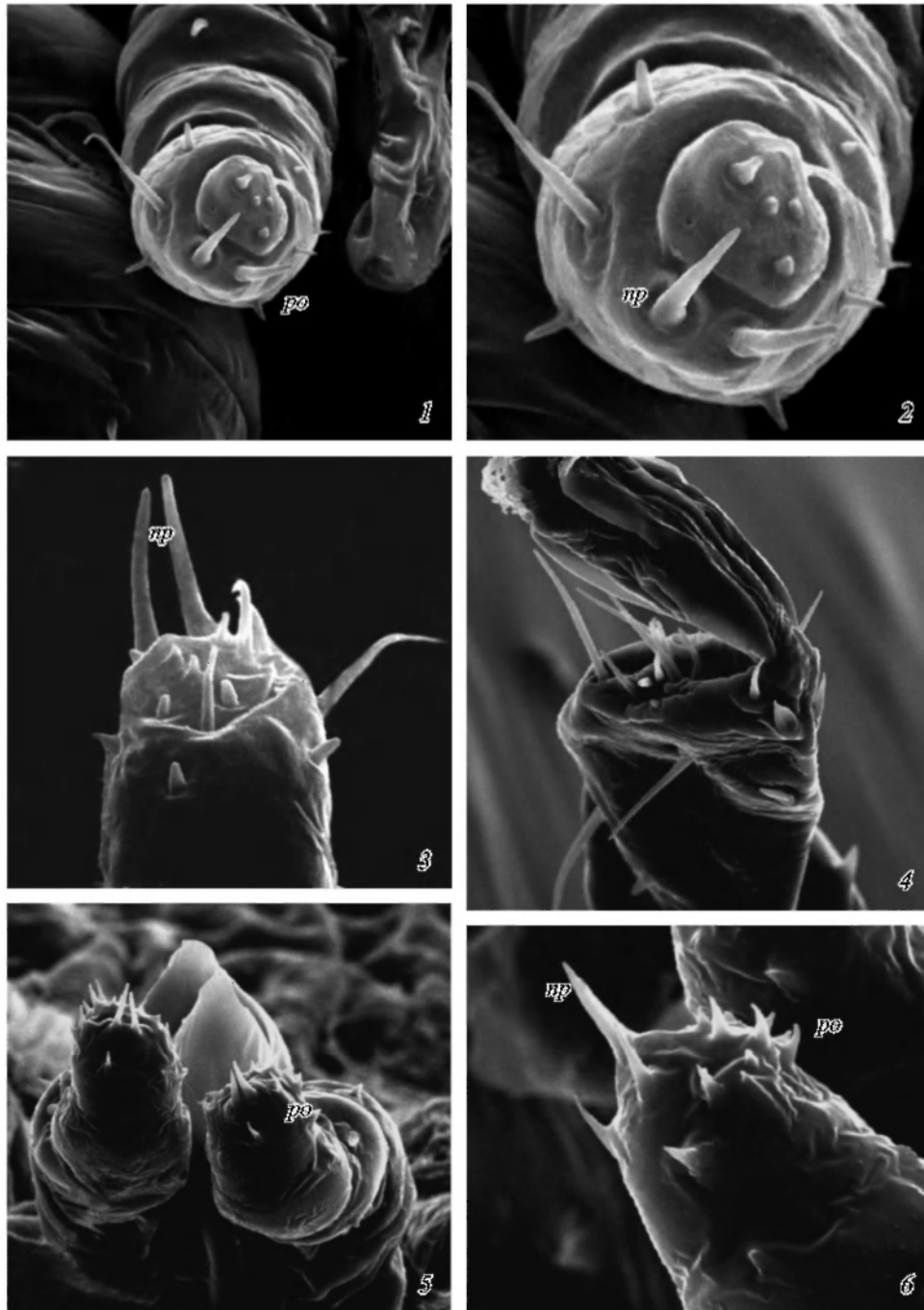


Рис. 2. Рецепторы пальп риноссид *Mesonyssus melloi* (1—3) и *Rallinyssus caudistigmus* (4—6). Увеличение: 1 — 5000; 2 — 8500; 3 — 1800; 4 — 5000; 5 — 1000; 6 — 3600. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 2. Receptors on palps in rhinonyssid mites *Mesonyssus melloi* (1—3) and *Rallinyssus caudistigmus* (4—6).

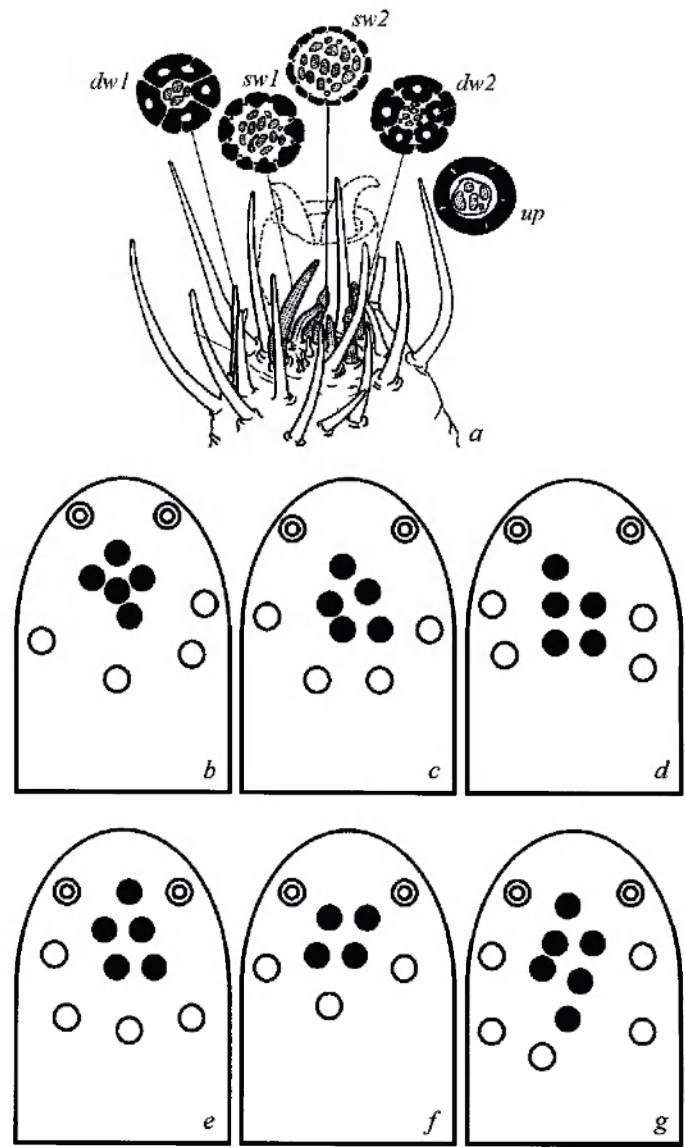


Рис. 3. Типы рецепторов (а) и схемы топографии сенсилл в составе тарзального органа.  
*a* — *Hirstionyssus criceti*, основные типы сенсилл и их расположение на тарзусе (из: Леонович, 2005); *b* — *Ptilonyssus sairae*; *c* — *Pt. pari*; *d* — *Pt. motacillae* (по: Леонович, Станюкович, 2002); *e* — *Pt. regulae* (по: Леонович, 2008); *f* — *Mesonyssus melloi*; *g* — *Rallinyssus caudistigmus*. Сплошной кружок обозначает пористые тонко- и толстостенные сенсиллы (*a* — типы *sw1* и *sw2*); простой кружок — типы *dw1* и *dw2*; двойной кружок — тип *up* на рис. 3, *a*. Пояснения в тексте.

Fig. 3. Types of receptors (*a*) and topographic schemes of the arrangement of sensilla on fore tarsus.

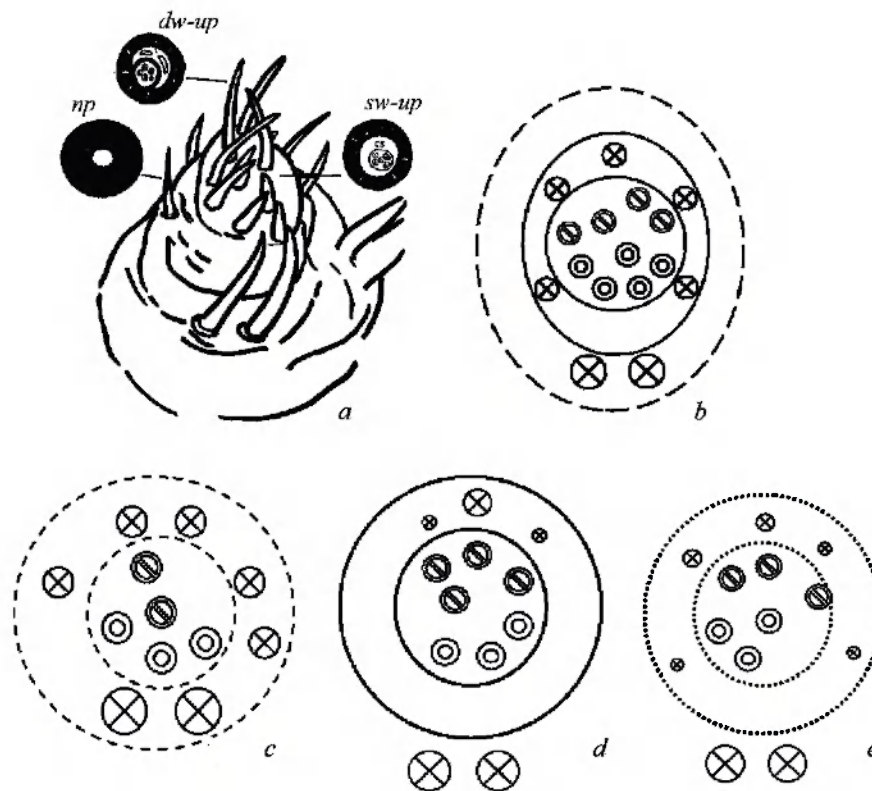


Рис. 4. Типы рецепторов (a) и схемы топографии сенсилл последнего членика пальп. a, b — *Dermanyssus gallinae*, основные типы сенсилл (a) и их расположение (b) (по: Леонович, 2007); c — *Ptilonyssus sairae*; d — *Mesonyssus melloi*; e — *Rallinyssus caudistigmus*. Двойной кружок — двустенные хемосенсиллы *dw-up*; двойной перечеркнутый кружок — одностенные хемосенсиллы *sw-up*; кружок с крестом — тактильные механосенсиллы типа пр. Пояснения в тексте.

Fig. 4. Types of receptors (a) and schemes of their arrangement on the ultimate palpal segment.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Основные дистантные рецепторы у безглазых мезостигматических клещей расположены на лапках передних ног и последних члениках пальп (рис. 1, I). Расположенная на дорзальной поверхности тарзуса совокупность сенсилл получила название «тарзальный рецепторный комплекс» (Леонович, 1989) (рис. 1, I). Внутреннее строение тарзального комплекса подробно исследовано на двух модельных видах: *Hirstionyssus criceti* (Леонович, 1985) и *Dermanyssus gallinae* (Leonovich, 2006). Рецепторы пальп подробно изучены в трансмиссивном электронном микроскопе у клеща *Dermanyssus gallinae* (Леонович, 2007).

У исследованных нами эндопаразитических клещей безошибочная непосредственная идентификация сенсилл по чисто внешним ультраструктурным признакам очень затруднена. Несколько объективных причин объясняют такую ситуацию. Во-первых, сохранение материала в спирте иногда в течение достаточно долгого времени приводит к тому, что мелкие

детали строения поверхности сенсилл (поры и бороздки) настолько сильно загрязняются, что в большинстве случаев с трудом выявляются в РЭМ, несмотря на применение современных методов очистки препаратов ультразвуком. Поэтому в большинстве случаев требуется исследование массового материала (несколько десятков экземпляров), чтобы по деталям поверхностного строения отдельных волосков воссоздать полную картину. В нашем случае материал был весьма ограничен. Но главная причина заключается в том, что многие волоски сенсилл сильно редуцированы, и на уменьшенной в размерах поверхности сенсиллы часто бывает возможным только чисто случайно выявить ультраструктурный признак, позволяющий даже на сильно загрязненном препарате четко идентифицировать сенсиллу.

Рецепторы передней лапки представлены пятью основными типами сенсилл (рис. 3, *a*). Подробное строение этих сенсилл у свободноживущих и паразитических клещей содержится в монографии Леоновича (2005). Наиболее дистально вблизи коготка по обеим его сторонам на дорзальной поверхности лапки помещается две пары сенсилл, обладающих самыми длинными волосками и характерной формой сочленованной ячейки, позволяющей хорошо идентифицировать данный тип (рис. 1, 2, 3; 3, *a*). По своим ультраструктурным признакам это однополостные однопоровые контактные хемо-механорецепторные (вкусовые) сенсиллы (Leonovich, 2006). За ними, проксимальнее, более или менее компактной группой размещаются однополостные пористые обонятельные сенсиллы двух подтипов: толстостенные и тонкостенные (рис. 3, *a*) (Леонович, 2005). В нашем случае разделить их на эти подтипы не представлялось возможным, мы основывались только на общей форме и признака наличия пор на отдельных препаратах (рис. 1, 3, *b*; 2, 4). На рисунках и схемах (рис. 1, 2, 3, 6; 3) эти сенсиллы обозначены как *sw* (single-wall wall-pore sensilla) без подразделения на подтипы.

Еще проксимальнее, часто охватывая пористые волоски обонятельных сенсилл в виде полукольца, располагаются бороздчатые волоски 2 типов: 1-й тип — это погруженнопоровая многополостная пористая сенсилла (терминология всех типов сенсилл приведена согласно: Леонович, 2005); 2-й тип относится к каналцевым многополостным пористым сенсиллам. Такие сенсиллы относятся к хемо-термо- (гигро?) механорецепторным (рис. 3, *a*) (Леонович, 2005). Как и в случае с пористыми сенсиллами, разделить их на подтипы не представилось возможным. Еще проксимальнее по ходу членика размещаются тактильные механорецепторные сенсиллы, не имеющие непосредственного отношения к тарзальному комплексу; эти сенсиллы, четко выявляемые по внешним морфологическим признакам и встречающиеся на всех члениках всех конечностей, в наш анализ не включены.

Пальпальный рецепторный орган у всех изученных видов *Mesostigmata*, за исключением эндопаразитических видов (см. ниже), включает 14 сенсилл, располагающихся на апикальном членике пальп (рис. 4, *a, b*). На апикальной поверхности этого членика размещаются 9 сенсилл: 5 одностенных (single-walled) и 4 двустенных (double-walled) сенсилл с верхней порой (рис. 4, *a, b*). На латеральной поверхности членика размещено 5 механорецепторных тактильных сенсилл (на рис. 4, *b* сплошные большие круги обозначают апикальную и латеральную поверхность апикального членика). Две крупные тактильные механорецепторные сенсиллы распола-

гаются на более базальном членике (рис. 1, 4; 2, 1, 2, 5, 6; 4, а, b); не входя в состав собственно пальпального органа, они очень важны для идентификации остальных типов, учитывая крайнюю степень редукции сенсилл пальпы у эндопаразитических видов (рис. 1, 4; 2, 2, 6).

Строение тарзального рецепторного комплекса и топография основных типов сенсилл у исследованных нами носовых паразитов представлено на рис. 1, 2, 3 и 3, b (*Ptilonyssus sairae*), 1, 5 и 3, c (*Pt. pari*), 1, 6 и 3, f (*Mesonyssus melloi*), 2, 4 и 3, g (*Rallinyssus caudistigmus*). Видно, что степень редукции обонятельных сенсилл в составе тарзального комплекса представителей рода *Ptilonyssus* незначительна, в то же время набор сенсилл сильно олигомеризован. У *Mesonyssus melloi* редуцированы и сами сенсиллы. У *Rallinyssus* количество сенсилл типа sw больше, чем у остальных изученных видов, но размеры их значительно меньше. Обращает на себя внимание различие в строении окологотковых сенсилл up — от огромных, значительно превышающих размерами все остальные сенсиллы комплекса у *M. melloi*, до сравнимых размерами с остальными сенсиллами (*Ptilonyssus*) и далее вплоть до сильно редуцированных у *Rallinyssus*.

Значительно большее разнообразие обнаружено нами в строении набора рецепторов на вершине последнего сегмента пальпы. У свободноживущих видов и у постоянных эктопаразитов, таких как куриный клещ *Dermanyssus gallinae* (рис. 4, а, b), границы между члениками пальпы хорошо выражены, как выражена и форма членика, позволяющая точно отграничить сенсиллы, располагающиеся на апикальной поверхности, от сенсилл, расположенных на латеральной поверхности последнего членика, довольно четко отграничены. У изученных нами представителей рода *Ptilonyssus* последние сегменты пальпы слиты настолько, что пара тактильных сенсилл у большинства изученных видов, не входящая в состав пальпального органа, смещена практически на самую вершину, а границы последнего членика, смещенного вентрально, практически не различимы (рис. 1, 4; 4, c). У *Mesonyssus melloi* граница между члениками выражена отчетливо, при этом 2 тактильные сенсиллы на предпоследнем членике развиты очень сильно (рис. 2, 1, 2). Крайнее смещение сенсилл, располагающихся на апикальной поверхности последнего членика, наблюдается у *Rallinyssus*; тесная группа этих крайне редуцированных сенсилл смещена настолько базальнее вершины слившихся апикальных сегментов пальпы, что выглядит как некий набор сенсилл на дорзо-латеральном бугорке (рис. 2, 5, 6). Несмотря на весьма затрудненную идентификацию типов сенсилл, мы все же составили топографические схемы пальпального органа (отдавая отчет в том, что некоторые из этих схем, возможно, в будущем будут уточнены и модифицированы). Эти схемы представлены на рис. 4, c—e.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее (Леонович, 1989) нами было показано, что набор обонятельных сенсилл, составляющих основу тарзального комплекса гамазовых клещей, а также их взаимное расположение не зависят от экологических особенностей, но определяются исключительно филогенией (точнее, таксономической близостью или удаленностью видов). При сравнении топографии



сенсилл в составе тарзального комплекса у изученных нами в данной работе *Ptilonyssus sairae* и *Pt. pari* с топографией сенсилл у изученных ранее *Pt. motacillae* (Леонович, Станюкович, 2002) и *Pt. regulae* (Леонович, 2008) видно, что как набор, так и топография сенсилл могут служить надежными дополнительными таксономическими признаками. Отметим, что такие признаки, как набор и топография сенсилл в составе тарзального комплекса до сих пор никак не использовались (и не используются) ни при описании видов, ни при таксономическом анализе. И тем не менее характерный для рода тип топографии сенсилл не вызывает сомнений (рис. 3, *b–e*). В то же время представители других родов (*Mesonyssus* и *Raillinyssus*) характеризуются специфическими наборами сенсилл комплекса, отличными от такового *Ptilonyssus* (рис. 4).

В отличие от тарзального комплекса пальпальные сенсиллы не сохраняют ни малейших признаков, позволяющих идентифицировать таксономическую принадлежность их хозяев. Особенно четко это проявляется у представителей рода *Ptilonyssus*: если у *Pt. sairae* (рис. 1, 4; 4, *c*) вершинные сегменты пальпы слиты и набор апикальных сенсилл редуцирован до 5 (3 однополостных и 2 двуполостных хеморецепторных сенсиллы), то у *Pt. motacillae* при четких границах сегментов набор сенсилл соответствует стандартному (примерно такому же, как показано на рис. 4, *b* для *D. gallinae*) (Леонович, Станюкович, 2002).

К сожалению, мы плохо представляем себе условия, в которых клещ обитает в носовой полости птицы. В нескольких морфологических работах строение носовой полости птиц изучено, впрочем, у весьма ограниченного числа видов (Bang, Wenzel, 1985; Cevik-Demirkan et al., 2007, и др.). Однако даже из цитированных работ видно, что в пределах того же вида (например, у изученного Cevik-Demirkan (2007) немого перепела) условия в разных отделах носовой полости существенно отличаются. Возможно, этим объясняется совместное паразитирование представителей разных родов и даже видов одного рода в носовой полости того же самого вида хозяина, например, в лысухе — *Sternostoma fulicae* и *Raillinyssus caudistigmus* (Бутенко, 1976) или *Pt. sairae* и *Pt. pari* (в носовой полости большой синицы, данная работа). Несомненным нам представляется одно — в отличие от тарзального комплекса, отражающего филогенетические связи, строение пальпального органа отражает экологические особенности видов клещей. При этом можно предположить, что условия обитания в носовой полости трясогузки, где паразитирует *Pt. motacillae*, и синицы (*Pt. sairae*, *Pt. pari*) отличаются мало. К сожалению, наши знания о возможности паразитов активно или пассивно покидать носовую полость хозяина весьма недостаточны. Только в определителе Брегетовой, опубликованном в середине прошлого века (Брегетова, 1956), содержится упоминание, что клещи *Pt. motacillae* иногда обнаруживаются вне хозяина, в его гнезде. И именно у этого вида среди всех представителей рода *Ptilonyssus*, исследованных в отношении рецепторов, пальпальный орган не редуцирован в отличие от остальных видов; при этом строение тарзального комплекса практически идентично (рис. 3). Таким образом, мы можем с определенной долей уверенности предположить, что у всех изученных видов клещей, вне зависимости от видовой принадлежности хозяина, передача паразитов от особи к особи совершается исключительно пассивно.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны инженеру Т. К. Цогоеву за техническую помощь в выполнении работы на растровом электронном микроскопе.

Данное исследование выполнено при помощи гранта поддержки ведущих научных школ НШ-5563.2006.4.

## Список литературы

- Alberti G., Coons L. B. 1999. Acari: Mites. P. 515—1215. In: Harrison F. W. and Foelix R. F (eds). Microscopic Anatomy of Invertebrates. Vol. 8C. Chelicerate Arthropoda. Wiley et Sons, Chichester.
- Çevik-Demirkan A., Kurtul I., Haziroglu R. M. 2007. Gross morphological features of the nasal cavity in the Japanese quail. Ankara University Vet. Fak. Derg. 54 : 1—5.
- Leonovich S. A. 2006. Sensory organs and sensory behavior of the poultry red mite *Dermanyssus gallinae* (De Geer) (Gamasina, Dermanyssidae). Acarina. 14 (2) : 195—202.
- Брегетова Н. Г. 1956. Гамазовые клещи (Gamasoidea). Определители по фауне СССР, изданные ЗИН АН СССР. Л.: Наука. 247 с.
- Бутенко О. М. 1976. Клещи-ринониисиды (Gamasoidea, Rhinonyssidae) — паразиты пастушковых птиц района Ленкоранской зимовки. Паразитология. 10 (1) : 72—77.
- Леонович С. А. 1985. Ультраструктурное исследование тарзального рецепторного комплекса гамазового клеща *Hirstionyssus criceti* (Hirstionyssidae). Паразитология. 19 (6) : 456—463.
- Леонович С. А. 1989. Тарзальный рецепторный комплекс и систематика гамазовых клещей (Parasitiformes, Mesostigmata, Gamasina). Паразитология. 23 (6) : 469—479.
- Леонович С. А. 2005. Сенсорные системы паразитических клещей. СПб.: Наука. 236 с.
- Леонович С. А. 2007. Пальпальный рецепторный орган куриного клеща *Dermanyssus gallinae* (Acari: Dermanyssidae). Паразитология. 41 (3) : 218—223.
- Леонович С. А. 2008. Адаптации сенсорных систем гамазовых клещей (Acari: Gamasina) к обитанию в различных экологических средах. Паразитология. 42 (4) : 271—279.
- Леонович С. А., Станюкович М. К. 2002. Сравнительное исследование сенсорной системы гамазовых клещей *Rhinonyssus rhinolethrum*, *Rh. subrhinolethrum* и *Ptilonyssus motacillae* (Mesostigmata, Gamasina, Rhinonyssidae), паразитов носовой полости птиц. Паразитология. 36 (7) : 390—395.
- Bang B. G., Wenzel B. M. 1985. Nasal cavity and olfactory system. P. 195—225. In: Form and Function in Birds (A. S. King and J. McLelland, eds.) Vol. 3. Academic Press, London.
- Leonovich S. A., Stanyukovich M. K. 2011. Sensory organs of mesostigmatic mites (Acarina, Mesostigmata) dwelling in body cavities of mammals and birds. Proceedings of the Zool. Inst. RAS. 315 (3) : 263—273.

SENSE ORGANS ON PALPS AND FORE TARSI OF GAMASID MITES  
(PARASITIFORMES, RHINONYSSIDAE), PARASITES OF THE NASAL CAVITY  
OF THE GREAT TIT, THE ROCK DOVE, AND THE EURASIAN COOT

S. A. Leonovich, I. Dimov

*Key words:* Rhinonyssidae, *Ptilonyssus sairae*, *Ptilonyssus pari*, *Mesonyssus melloi*, *Rallinyssus caudistigmus*, sense organs, scanning electron microscopy.

SUMMARY

The main sensory organs (the palpal organ and the tarsal sensory complex) were examined by scanning electron microscopy method in parasites of the nasal cavity of the great tit *Parus major* (*Ptilonyssus sairae*, *Ptilonyssus pari*), the rock dove *Columba livia* (*Mesonyssus melloi*), and the Eurasian coot *Fulica atra* (*Rallinyssus caudistigmus*). It was shown that differences in the topography of sensilla within the tarsal complex correspond to the taxonomic relations between species and genera, whereas differences in the structure of the palpal organ are not associated with the taxonomy and, probably, reflect ecological peculiarities of parasitism.

---