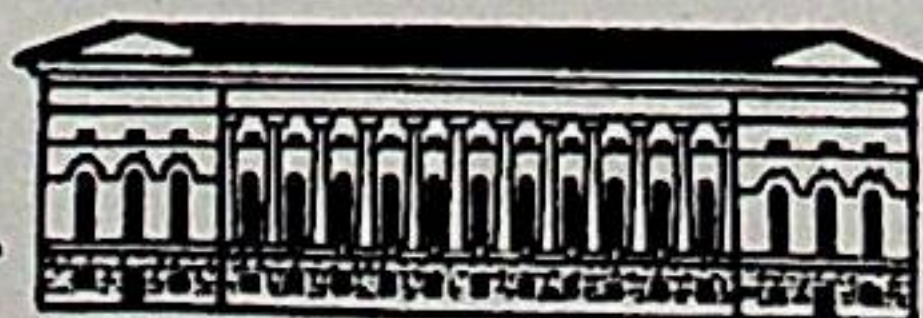
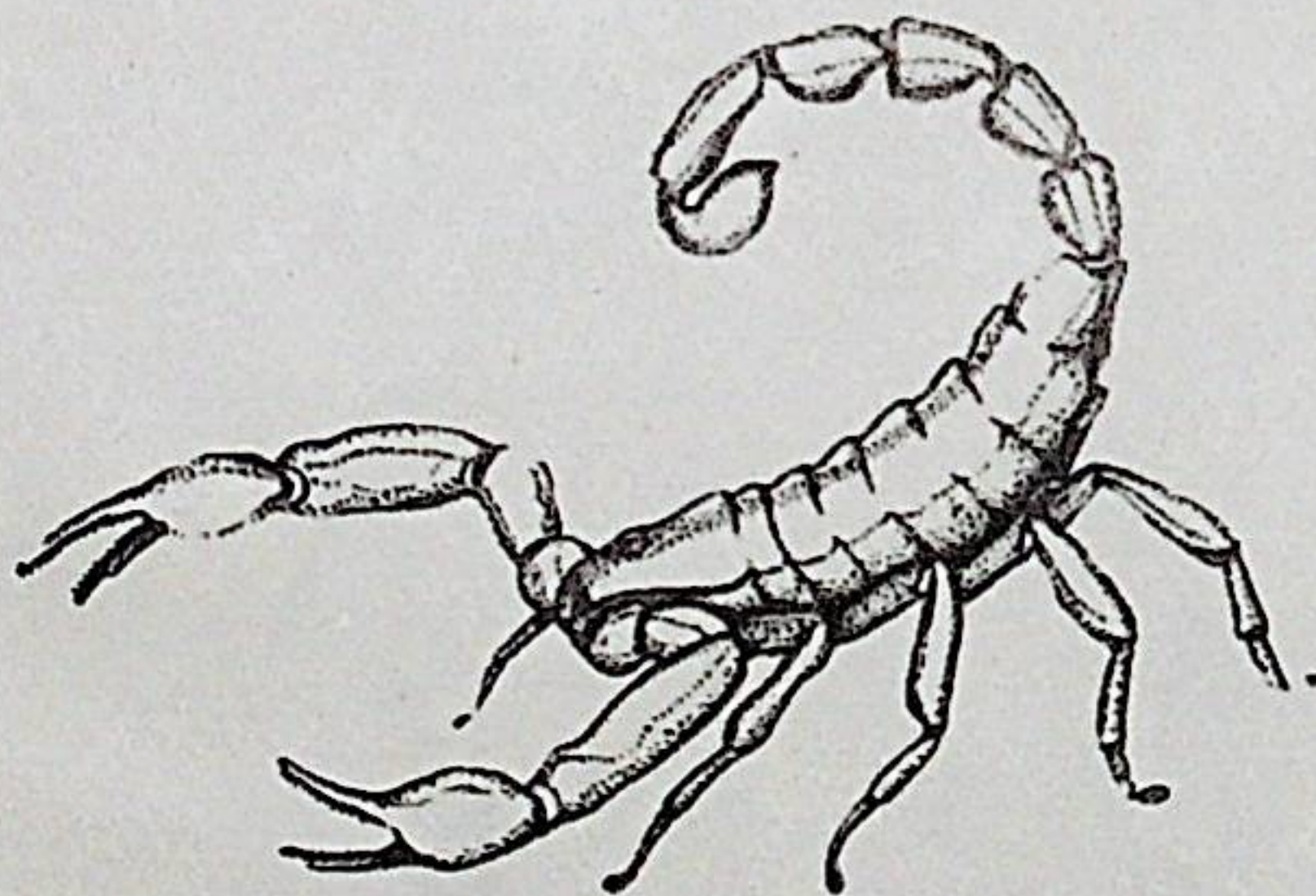


П-58
106

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ КЛЕЩЕЙ
И ПАУКООБРАЗНЫХ**



А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 106

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ КЛЕЩЕЙ
И ПАУКООБРАЗНЫХ

Под редакцией Ю. С. Балашова

ЛЕНИНГРАД

1981

MORPHOLOGICAL PECULIARITIES OF ACARINA AND ARACHNIDA

Главный редактор:
директор Зоологического института АН СССР

О. А. Скарлато

Редакционная коллегия:

А. Н. Световидов (редактор серии), *Я. И. Старобогатов* (зам. редактора),
И. С. Даревский, *В. А. Заславский*, *И. М. Кержнер*, *Л. А. Кутикова*,
В. А. Тряпцын, *К. А. Юдин*



П/000006

Книга является сборником научных работ, выполненных в лаборатории паразитологии Зоологического института АН СССР. В нее включены работы по изучению ультраструктурных и функциональных особенностей рецепторов паукообразных, исследования ультраструктуры эпидермальных желез иксодовых клещей и работы с описанием новых видов гамазовых, акаридных и панцирных клещей.
Сборник может быть интересен широкому кругу зоологов, интересующихся вопросами морфологии, фауны и экологии наземных членистоногих.

2001060000—010
М— Без объявления
055(02)3—81

© Зоологический институт АН СССР, 1981

Предисловие

За последние годы обширный класс паукообразных привлекает все большее внимание исследователей как из-за большого прикладного значения некоторых групп этих животных (клещи, пауки), так и благодаря сочетанию в их организации некоторых исключительно архаичных черт со многими признаками высокой специализации. Лаборатория паразитологии Зоологического института выпускает уже четвертый том трудов ЗИН, посвященный различным сторонам морфологии и систематики Arachnida. В этом томе публикуется монографическое исследование В. П. Иванова об органах чувств скорпионов, в котором приводятся оригинальные данные об ультраструктурных особенностях гребневидного органа, трихоботрий и других рецепторов. Статья С. А. Леоновича и В. А. Троицкого посвящена строению и локализации волосковидных сенсилл на первой паре ног у представителей различных семейств гамазовых клещей. В статье В. И. Овчаренко на примере одного из видов пауков оценивается возможность использования данных растровой электронной микроскопии по строению хетома для целей систематики. В работе Л. И. Амосовой рассмотрены особенности ультраструктурной организации дермальных желез иксодовых клещей. Три статьи (Н. Г. Брегетова и В. А. Троицкий, Л. Г. Ситникова, В. И. Волгин) содержат описания новых видов клещей ржанкообразных Куршской косы. Можно надеяться, что публикация настоящего тома трудов ЗИН АН СССР привлечет внимание широкого круга специалистов арахнологов и акарологов, а также морфологов, интересующихся вопросами тонкого строения и эволюции рецепторов членистоногих.

Заведующий лабораторией паразитологии
Зоологического института АН СССР
Ю. С. Балашов

В. П. Иванов

ОРГАНЫ ЧУВСТВ СКОРПИОНОВ (SCORPIONES)

Как показали результаты светооптических исследований, выполненных в конце прошлого и начале текущего столетия (Grenacher, 1879; Lankester et al., 1883; Parker, 1891; Police, 1907; Schröder, 1908 и др.), у скорпионов имеется несколько морфологически различающихся типов чувствительных образований. В медиальной области просомы находится пара глаз; по бокам от них располагается еще несколько пар глаз (Grenacher, 1879; Lankester et al., 1883; Parker, 1891; Police, 1907; Bedini, 1967). В последние два десятилетия были опубликованы исследования, посвященные изучению ультраструктурных и функциональных особенностей трихоботрий (Hoffmann, 1967; Игнатъев и др., 1976, 1977) и вкусовых волосков (Иванов и др., 1980), дано подробное описание характера местоположения трихоботрий (Vachon, 1973) и некоторых других разновидностей волосковых рецепторов (Abushama, 1964). Наряду с чувствительными волосками — наиболее характерными для членистоногих рецепторами, у скорпионов были обнаружены и изучены с применением современных методов исследования щелевидные рецепторы (Pringle, 1955; Barth et al., 1975) и гребневидные органы (Schröder, 1908; Cloudsley-Thompson, 1955; Carthy, 1966, 1968; Иванов и др., 1979). Кроме того, было предпринято гистологическое и электрофизиологическое изучение проприорецепторов ходильных ног скорпионов (Rao, 1964; Laverack, 1966); недавно у *Centruroides gracilis* в постабдоминальных сегментах Боверман (Bowerman, 1972a) описал мышечные рецепторные органы.

На протяжении последних нескольких лет нами проводилось изучение ультраструктурных и функциональных особенностей рецепторов скорпионов *Buthus eupeus* и *Buthus caucasicus*; в этой статье подводятся некоторые итоги этих исследований. В статье приводятся, кроме уже опубликованных нами (Игнатъев и др., 1976; Иванов и др., 1979, 1980) результатов исследований, новые электронно-микроскопические и электрофизиологические данные, полученные при изучении рецепторов *B. eupeus* и *B. caucasicus*. В статье дается также описание структурно-функциональной организации щелевидных рецепторов, мышечных рецепторных органов и органов зрения, основанное на опубликованных другими исследователями данных, с целью по возможности полнее охарактеризовать современное состояние исследований в области изучения периферической нервной системы скорпионов.

Волосковые рецепторы

Волоски имеются почти на всех сегментах тела скорпионов и его придатков; особенно многочисленны волоски на педипальпах, хелицерах и ногах. Абушамма (Abushama, 1964) у *Leiurus quinquestriatus*

выделяет несколько разновидностей волосков: волоски, имеющие длину 0,2 мм и расположенные на постабдоминальных сегментах, ногах и педипальпах; тонкие волоски, характеризующиеся длиной около 1 мм и встречающиеся преимущественно на постабдоминальных сегментах, ногах, педипальпах и на строге гребневидного органа; короткие волоски, длиной 0,5—1,0 мм, локализованные на лапках ног; изогнутые волоски, имеющие длину от 1 до 1,5 мм и обнаруживаемые на лапках ног.

По данным, полученным нами при электронно-микроскопическом изучении волосковых рецепторов скорпионов, у *B. eupeus* количество морфологически различающихся разновидностей волосков значительно больше по сравнению с выделенными Абушаммой (Abushama, 1964) у *L. quinquestriatus*. На хелицерах *B. eupeus* имеются, по меньшей мере, две разновидности волосков: длинные, изогнутые в верхней части волоски, обозначаемые здесь волосками *v1*, и тонкие, более короткие волоски — волоски *v2* (рис. 1—3).

Несколько разновидностей волосков обнаруживается на педипальпах *B. eupeus*: волоски *v3—v7* на рис. 4—17. Как было показано (Иванов и др., 1980), некоторые из этих разновидностей волосков, расположенных на педипальпах, выполняют функции вкусовых рецепторов: волоски *v3—v6* на рис. 4—9, 12—14, 16, 17 и волоски, представленные на рис. 10, 11, 15. На вершине некоторых разновидностей этих волосков в электронно-растровом микроскопе было обнаружено углубление (рис. 10, 11, 15), соответствующее, очевидно, сквозному каналу (поре) в стенке волоска; наличие поры на вершине волоска является у членистоногих одним из наиболее характерных признаков вкусовых волосковых рецепторов (см.: Иванов, 1969, 1978; Slifer, 1970). На педипальпах *B. eupeus*, кроме вкусовых волосковых рецепторов, имеются многочисленные волоски, не реагирующие на раздражение вкусовыми стимулами: 0,01—0,5 М NaCl и 0,01—0,5 М сахарозой (Иванов и др., 1980). К этим волоскам относятся, в частности, волоски *v7*, представленные на рис. 8 и 9.

На ногах *B. eupeus* находится несколько разновидностей волосков. На лапках и предлапках обнаружены тонкие волоски (волоски *v8*, рис. 18—23), относящиеся к вкусовым рецепторам (Иванов и др., 1980), и еще, по меньшей мере, две разновидности волосков, являющиеся, по-видимому, механорецепторными: волоски *v9* и *v10* на рис. 18—21, 23. Сегменты ног скорпионов обозначены здесь в соответствии с номенклатурой, принятой Бартом (Barth et al., 1975). Волоски *v9* относительно длинные и слегка изогнутые; волоски *v10* иглоподобные и более короткие (рис. 18—21, 23).

Наряду с рассмотренными здесь волосками, расположенными на хелицерах, педипальпах и ногах, волоски имеются также на просоме, постабдоминальных сегментах и других отделах тела скорпионов. Все разновидности этих волосков, или во всяком случае абсолютное их большинство, связаны, по-видимому, с выполнением каких-либо рецепторных функций. К волосковым рецепторам относятся также расположенные на педипальпах трихоботрии (рис. 17) и короткие, лишь незначительно выступающие над наружной поверхностью кутикулярных покровов волоски гребневидного органа. Описание структурно-функциональной организации трихоботрий и волосковых рецепторов гребневидного органа приведено в соответствующих разделах статьи.

Таким образом, в предложенной Абушаммой (Abushama, 1964) классификации волосков скорпионов учтены лишь некоторые имеющиеся у них разновидности волосковых рецепторов. Морфологические признаки, использованные Абушаммой (Abushama, 1964) при выделении разновидностей волосков, не обнаруживают отчетливой корреляции с функциональными особенностями волосковых рецепторов.

Вкусовые рецепторы

До недавнего времени местонахождение вкусовых рецепторов скорпионов оставалось невыясненным. Абушама (Abushama, 1964) на основании данных, полученных им при изучении поведенческих реакций *Leiurus quinquestriatus*, приходит к заключению, что скорпионы обладают хорошо развитыми органами вкуса, и приписывает функцию вкусовых рецепторов волоскам, расположенным на вентральной поверхности второго членика хелицер. Александер и Эвер (Alexander et al., 1957), основываясь на результатах полевых наблюдений и изучении поведения скорпионов в лабораторных условиях, склоняются к мнению, что у *Opisthophthalmus latimanus* вкусовыми рецепторами служат кутикулярные чешуйки, находящиеся на базальных члениках хелицер.

По нашим данным (Иванов и др., 1980), полученным при электрофизиологических исследованиях чувствительных волосков *V. eireus*, волосковые вкусовые рецепторы находятся на педипальпах и дистальных сегментах ног. В этих экспериментах для регистрации биоэлектрической активности волосковых вкусовых рецепторов была использована методика Ходжсона и Родера (Hodgson et al., 1956), в которую нами были внесены некоторые изменения. Внесение изменений было предпринято с целью увеличения продолжительности периода пребывания препарата в состоянии нормальной жизнеспособности, а также для стандартизации температурных условий проведения экспериментов и контролирования в ходе опыта концентрации вкусовых стимулов. Это позволило добиться хорошей воспроизводимости получаемых результатов и способствовало значительному повышению точности измерения используемых при анализе биоэлектрической активности количественных показателей реакции вкусовых рецепторов. Подробное описание методики регистрации биоэлектрических реакций вкусовых рецепторов *V. eireus* было дано в предыдущей нашей работе (см. Иванов и др., 1980).

Расположенные на хелицерах *V. eireus* длинные волоски (волоски *в1*, рис. 2, 3) не реагировали на 0,1М NaCl (Иванов и др., 1980). Что же касается находящихся на хелицерах коротких, тонких волосков (волоски *в2*, рис. 2), пока оказались безуспешными попытки зарегистрировать их биоэлектрическую реакцию, поскольку эти волоски находятся в окружении затрудняющих к ним доступ многочисленных длинных волосков. В нескольких экспериментах, в которых наблюдалось вытекание 0,1М NaCl из кончика микропипетки активного электрода и смачивание этим раствором наружной поверхности хелицеры, было обнаружено появление биоэлектрической импульсной активности (Иванов и др., 1980). Причины возникновения этой активности остаются невыясненными; возможно, она была связана с реакцией на 0,1М NaCl вкусовых рецепторов хелицер.

Биоэлектрическая реакция на 0,1 М NaCl была зарегистрирована у нескольких разновидностей рецепторных волосков, расположенных на педипальпах *V. eireus* (Иванов и др., 1980). При раздражении растворами NaCl биоэлектрическая активность была обнаружена у волосковых рецепторов, локализованных на вершине клешней педипальп: волоски *в3*, *в4* на рис. 6, 7. Эти волосковые рецепторы располагаются в небольшом углублении кутикулы в виде морфологически обособленной от остальных рецепторов клешни группы волосков (рис. 4, 6, 7). На NaCl реагировали также некоторые волосковые рецепторы, находящиеся на наружной боковой поверхности клешней педипальп; к ним относятся относительно длинные, тонкие волоски и более короткие, тонкие волоски: волоски *в5* и *в6* на рис. 5, 8, 9, 12. На рис. 24 *а*, *б* приведены записи осциллограмм биоэлектрической импульсной реакции на 0,1 М NaCl длинного, изогнутого волоска (волосок *в5*, рис. 6),

расположенного на наружной боковой поверхности клешни, и волоскового рецептора (волосок *в3*, рис. 6, 7), локализованного на вершине клешни. Аналогичные волосковые рецепторы были обнаружены также на других сегментах, в частности на бедре педипальп: волоски *в5* и *в6* на рис. 13, 14, 16. В электронно-растровом микроскопе при достаточно больших увеличениях на вершине некоторых из этих волосков отчетливо прослеживается местоположение поры, т. е. узкого канала в стенке волоска (рис. 10, 11, 14, 15).

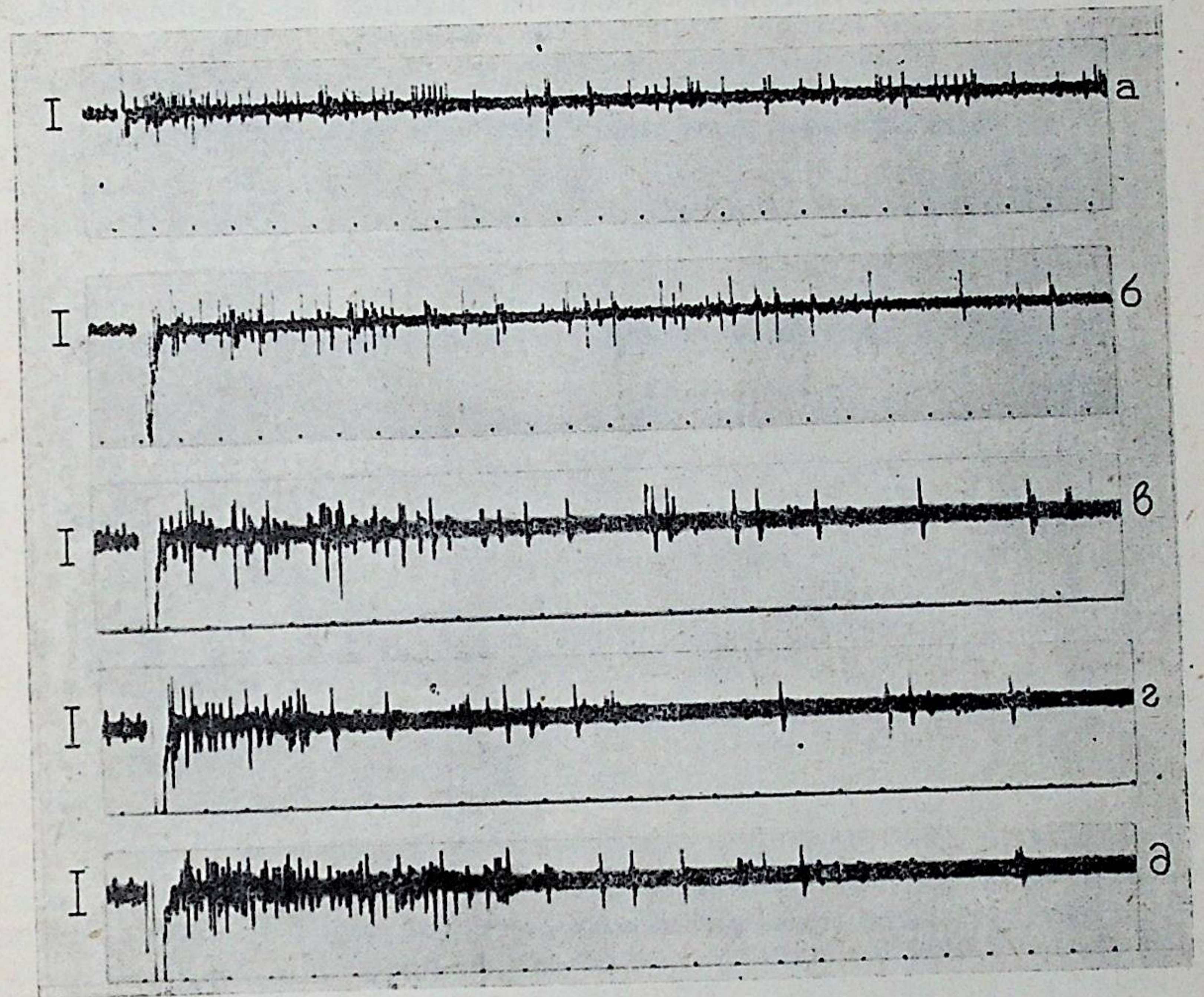


Рис. 24. Реакция вкусовых волосковых рецепторов скорпиона *V. eireus*, расположенных на педипальпах, на 0,1М NaCl (*а*, *б*) и зависимость биоэлектрической активности вкусовых волосковых рецепторов, находящихся на ногах *V. eireus*, от концентрации NaCl (*в-д*). Раздражение: 0,1М NaCl (*в*), 0,25М NaCl (*г*), 0,5М NaCl (*д*); калибровка амплитуды импульсов 0,5 мв, отметка времени 50 мсек.

На дистальных сегментах трех пар ног (I, II и III пары) *V. eireus*, а именно на лапках (tarsus) и предлапках (basitarsus), на NaCl реагировали тонкие, изогнутые волоски: волоски *в8* на рис. 18—23 (Иванов и др., 1980). Сходные в морфологическом отношении волоски имеются также на лапке и предлапке четвертой пары ног *V. eireus*. Биоэлектрическая реакция на NaCl волоскового рецептора, расположенного на предлапке первой пары ног *V. eireus*, и зависимость частоты импульсов этого рецептора от концентрации NaCl приведены на рис. 24, *в-д*. При увеличении концентрации стимула от 0,01 М NaCl до 0,5 М NaCl наблюдалось увеличение частоты разряда импульсов (рис. 24, *в-д*; 25, *а-в*).

Были обнаружены различия в функциональных свойствах вкусовых рецепторов, расположенных на ногах *V. eireus* (Иванов и др., 1980). Эти различия касаются, в частности, скорости адаптации вкусовых рецепторов. При реакции некоторых из этих рецепторов на раз-

дражение NaCl наблюдалось относительно быстрое уменьшение частоты импульсов, которое следовало сразу после первоначального разряда, характеризующегося высокой их частотой (рис. 24, в—д). Другие вкусовые волоски имеют по сравнению с относительно быстро адаптирующимися рецепторами значительно меньшую скорость адаптации; частота импульсов этих рецепторов остается относительно высокой в течение одной и более секунд периода стимуляции (рис. 25, а—в). Различия в функциональных свойствах вкусовых рецепторов *V. eireus* касаются также их реакции на сахарозу (Ива-

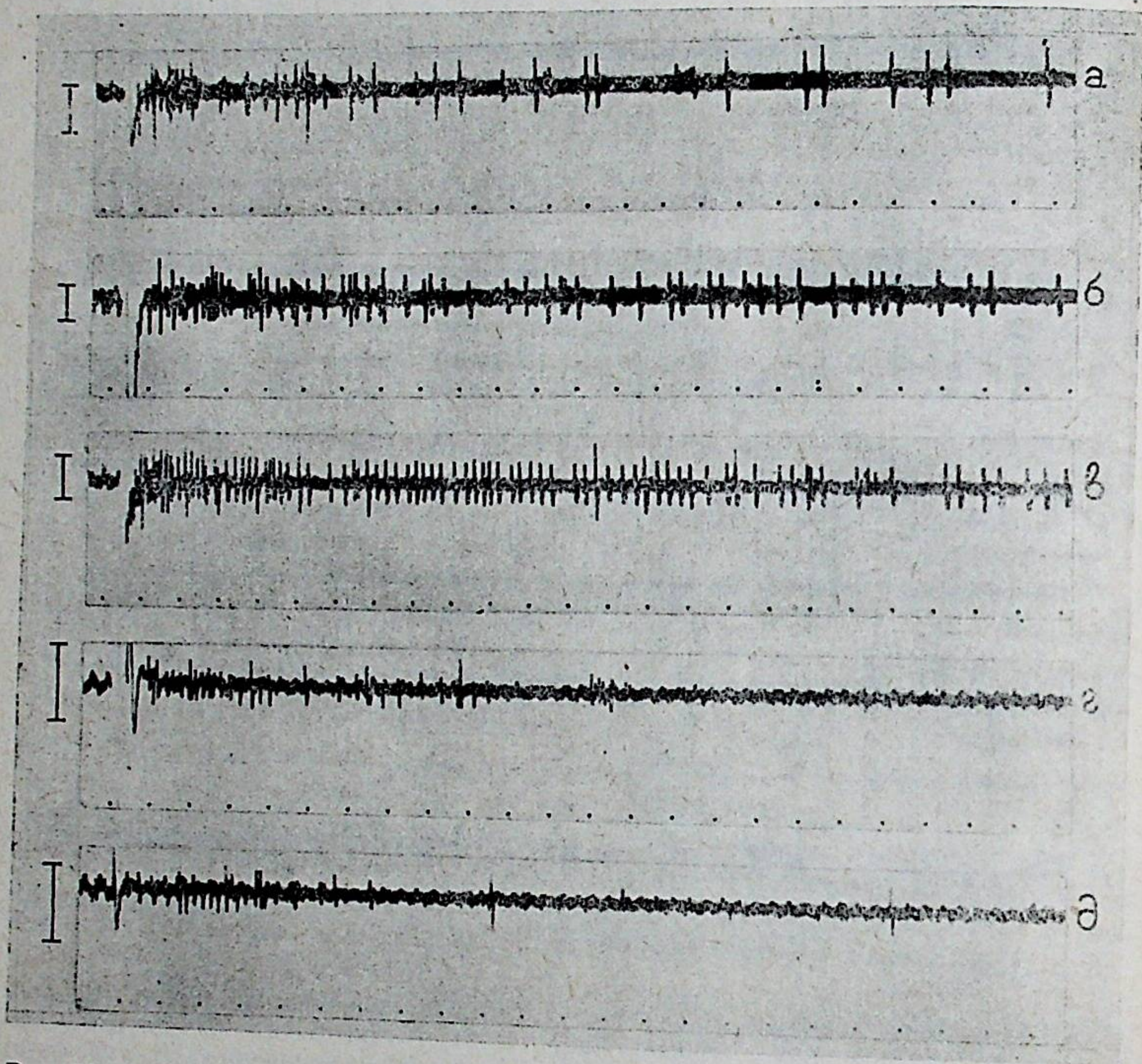


Рис. 25. Реакция вкусовых волосковых рецепторов, расположенных на ногах скорпиона *V. eireus*, на 0,01M NaCl (а), 0,1M NaCl (б), 0,5M NaCl (в), 0,1M сахарозу (д). Калибровка амплитуды импульсов 0,5 мв, отметка времени 50 мсек.

нов и др., 1980). Отчетливая ответная реакция при раздражении этих рецепторов сахарозой наблюдалась лишь у некоторых из изученных нами вкусовых волосков *V. eireus*. Это свидетельствует о том, что рецепторные клетки, способные реагировать на сахарозу, имеются, очевидно, только в некоторых волосковых вкусовых рецепторах. При раздражении вкусовых волосков 0,1 M—0,5 M сахарозой амплитуда импульсов биоэлектрической реакции этих рецепторов была значительно меньше, чем при стимуляции 0,1 M—0,5 M NaCl, и не превышала обычно 100 мкв (рис. 25, г, д).

Трихоботрии

У скорпионов трихоботрии находятся на педипальпах; характер их локализации на поверхности педипальп является специфичным для важнейших таксономических групп скорпионов и используется в си-

стематике как один из основных диагностических признаков (см. Vachon, 1973). Изучение поведенческих реакций скорпионов (Linsenthal, 1968) и электрофизиологические исследования трихоботрий (Hoffmann, 1967; Игнатъев и др., 1976) показали, что эти рецепторы способны реагировать на незначительные перемещения воздушной среды и играют, по-видимому, важную роль в период размножения, при определении местонахождения добычи и т. п.

Трихоботрия имеет вид нитевидного волоска, характеризующегося крупной и сложнее устроенной по сравнению с остальными волосковыми рецепторами скорпионов сочленовой ячейкой (рис. 17). Сочленовная ячейка чашевидная, отграничена от окружающей ее поверхности кутикулы относительно высоким и широким сочленовным валиком (рис. 26—30). Наружная поверхность чашевидной капсулы сочленовной ячейки снабжена многочисленными, упорядоченно расположенными кутикулярными ребрышками и выглядит в электронно-растровом микроскопе сетчато-ребристой (рис. 29, 30). У скорпионов было обнаружено две разновидности трихоботрий, различающихся длиной их волосков (Vachon, 1973; Игнатъев и др., 1976).

Ультраструктурные особенности. Ультраструктурная организация трихоботрий была изучена у скорпиона *V. eireus*. По нашим данным (Игнатъев и др., 1976), в трихоботриях *V. eireus* имеется от 6 до 7 рецепторных клеток. От апикального и базального полюсов перикариона этих клеток отходят периферический отросток (дендрит) и центральный отросток (аксон), (рис. 26, 27). Периферические отростки несут на своих вершинах по одной видоизмененной ресничке (рис. 26—28, 31—33). Реснички окружены тонкой кутикулярной оболочкой, которая соединена в области своей вершины с основанием волоска трихоботрии (рис. 26—28, 32).

Волосок снабжен узким волосковым каналом (рис. 26—30); этот канал прослеживается на ультратонких срезах в электронно-просвечивающем микроскопе почти до вершины волоска. Волосок соединен с поверхностью кутикулы посредством сочленовной мембраны (рис. 26—28, 31, 32). Под сочленовной мембраной обнаруживаются волокнистая мембрана и апикальное тельце (рис. 27, 28, 32): структурные элементы сочленовной ячейки, состоящие из тонких кутикулярных волоконцев и характерные для большинства разновидностей волосковых механорецепторов членистоногих (см. Иванов, 1973, 1978; McIver, 1975; Gaffal et al., 1975).

Перикарионы, или ядродержащие тела, рецепторных клеток располагаются в виде компактной группы под волоском трихоботрии в базальной области гиподермы (рис. 27). Диаметр перикариона одной из рецепторных клеток 30—40 мкм, остальные рецепторные клетки имеют диаметр от 10 мкм до 15 мкм. Центральную часть перикариона занимает крупное, округлое ядро (рис. 27, 34, 35). Вокруг ядра располагаются митохондрии, комплексы аппарата Гольджи, микротрубочки, цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума и другие компоненты цитоплазмы (рис. 34, 35). В цитоплазме периферического отростка в области его вершины находится базальное тельце реснички (рис. 27). В проксимальной области реснички обнаруживаются расположенные в периферической зоне ее цитоплазмы 9 пар периферических фибрилл; дистальная часть реснички характеризуется наличием здесь в ее цитоплазме большого количества микротрубочек (рис. 28, 33).

Перикарионы рецепторных клеток и их периферические отростки окружены оберточными клетками (рис. 27, 34, 35). Эти клетки образуют относительно крупную, расположенную в их апикальной зоне экстраклеточную вакуоль (рис. 27, 31, 32). Поверхность оберточных клеток, граничащая с этой вакуолью, несет микроворсинки. Базальная

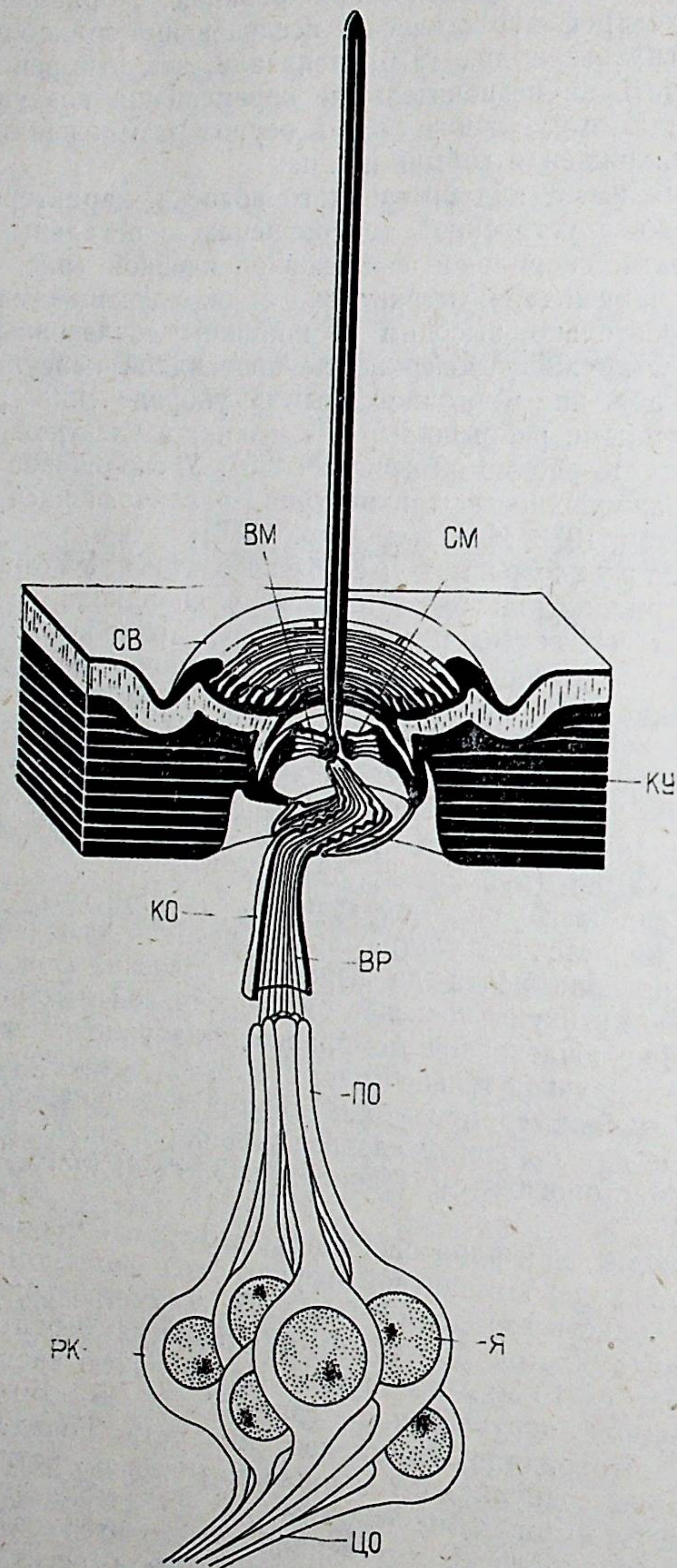


Рис. 26 Трихоботрия скорпиона *Buthus eupeus*.
 вр — видоизмененная ресничка рецепторной клетки, вл — волокнистая мембрана, ко — кутикулярная оболочка, ку — кутикула, по — периферический отросток рецепторной клетки, рк — рецепторная клетка, св — сочленовный валик, см — сочленовная мембрана, цо — центральный отросток рецепторной клетки, я — ядро.

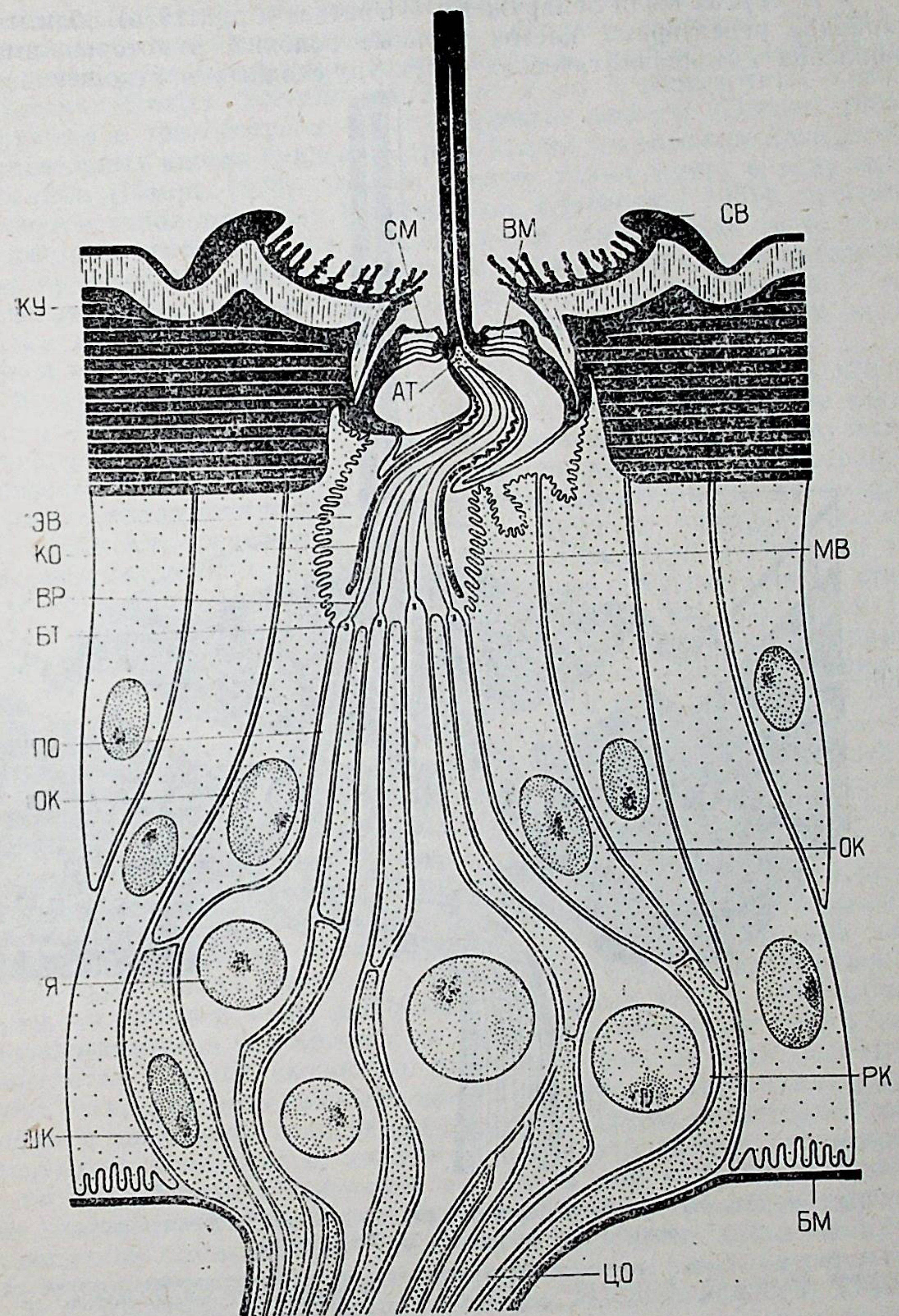


Рис. 27. Ультраструктурная организация трихоботрии скорпиона *Buthus eupeus*.

ат — апикальное тельце, бм — базальная мембрана, бт — базальное тельце реснички, вл — волокнистая мембрана, вр — видоизмененная ресничка рецепторной клетки, ко — кутикулярная оболочка, ку — кутикула, мв — микроворсинки, ок — оберточная клетка, по — периферический отросток рецепторной клетки, рк — рецепторная клетка, св — сочленовный валик, см — сочленовная мембрана, цо — центральный отросток рецепторной клетки, шк — шванновская клетка, эв — экстраклеточная вакуоль, я — ядро. (По: Игнатьев и др., 1976, с изменениями).

поверхность оберточных клеток, т. е. поверхность этих клеток, примыкающая к базальной мембране гиподермы, образует многочисленные складки (рис. 27).

У *B. eireus* были обнаружены (Игнатъев и др., 1976) вблизи перикарионов рецепторных клеток нервные волокна, в которых имеются скопления цитоплазматических структур, сходных в отношении своих

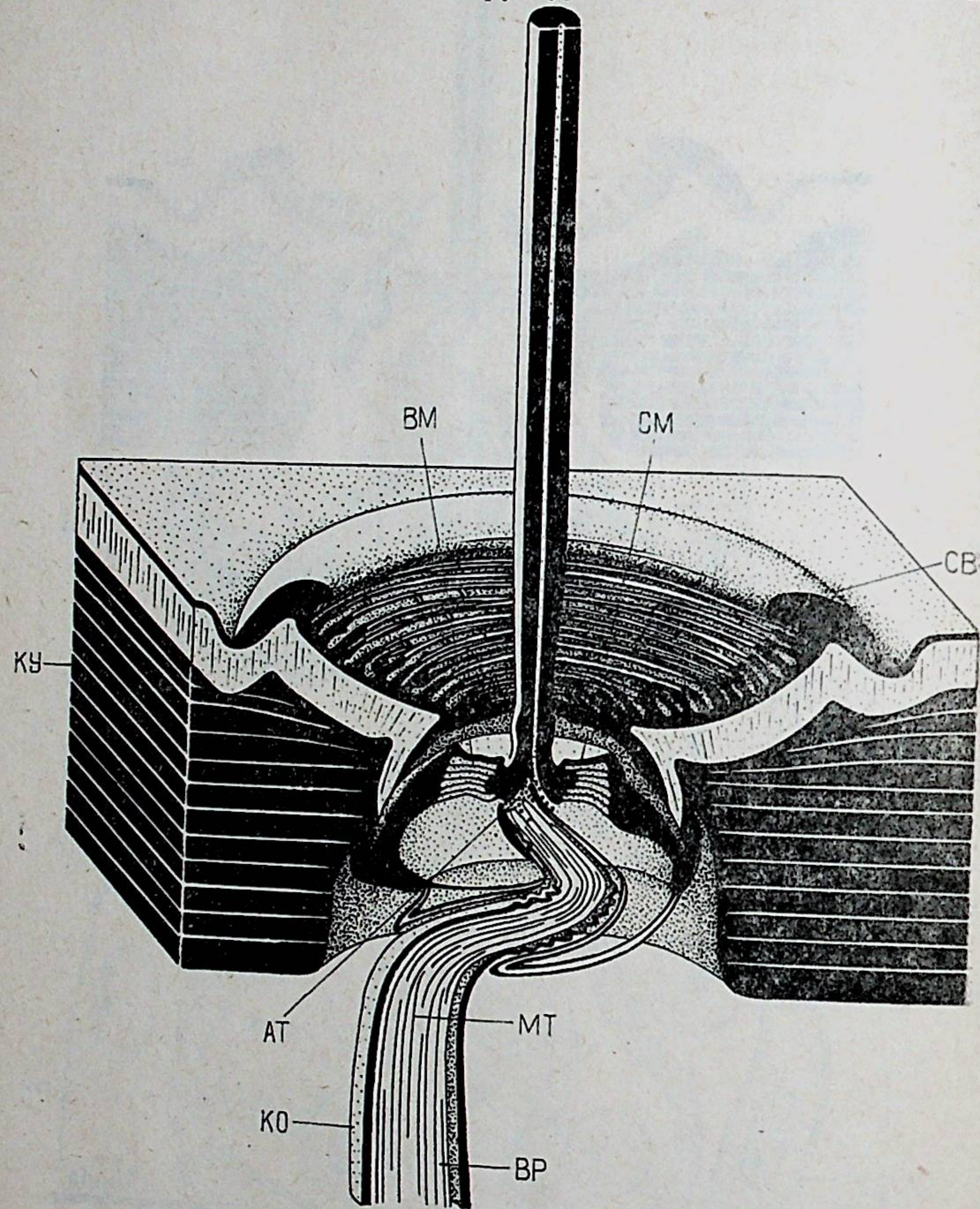


Рис. 28. Ультраструктурная организация сочленовной ячейки волоска трихоботрии скорпиона *Buthus eireus*.

ат — апикальное тельце, вл — волокнистая мембрана, вр — видоизмененная ресничка рецепторной клетки, ко — кутикулярная оболочка, ку — кутикула, мт — микротрубочки, св — сочленовный валик, см — сочленовная мембрана.

размеров и других морфологических особенностей с синаптическими пузырьками (рис. 27, 36, 37). Показано (Игнатъев и др., 1976), что нервные волокна могут прилегать к плазматической мембране перикариона рецепторных клеток (рис. 36, 37). Функциональное значение этих нервных волокон остается в настоящее время невыясненным. Возможно, эти нервные волокна связаны с эфферентной или афферентной иннервацией трихоботрий *B. eireus*.

В отличие от трихоботрий *B. eireus*, в которых имеется от 6 до 7 рецепторных клеток, в трихоботрии *E. carpathicus* Хоффманном

(Hoffmann, 1967) была обнаружена на его гистологических препаратах одна рецепторная клетка. Это отличие трихоботрий *E. carpathicus* от трихоботрии *B. eireus* может быть связано с видовыми различиями скорпионов. Известно, что число рецепторных клеток в трихоботриях членистоногих может варьировать в довольно широких пределах: у сверчка *Cryllus bimaculatus* в трихоботрии имеется одна рецепторная клетка (Gnatzy, Schmidt, 1971), от 2 до 3 рецепторных клеток обнаружено в трихоботриях паука *Tegenaria derhami* (Görner, 1965), 16 рецепторных клеток найдено в трихоботрии многоножки *Scutigera immaculata* (Haupt, 1970). Однако следует также иметь в виду несовершенство использованных Хоффманном (Hoffmann, 1967) современных методик, основанных на избирательном окрашивании гистологическими красителями нервных элементов. Очевидно для окончательного выяснения вопроса о числе рецепторных клеток в трихоботриях *E. carpathicus* необходимо проведение электронно-микроскопических исследований этих рецепторов.

Функциональные особенности. Согласно электрофизиологическим данным Хоффманна (Hoffmann, 1967), рецепторные клетки трихоботрий *E. carpathicus* проявляют биоэлектрическую импульсную активность только в период перемещения волоска трихоботрии из одного его положения в другое; параметры, характеризующие импульсную активность рецептора, зависят от скорости движения волоска. При экстраклеточной регистрации биоэлектрической активности трихоботрий *B. eireus* и *B. caucasicus*, вызванной их механической стимуляцией, наблюдалось несколько типов реакций этих рецепторов (Игнатъев и др., 1976). Некоторые реакции трихоботрий характеризовались относительно низкой скоростью адаптации рецепторов (рис. 38, а, б). Были получены также записи осциллограмм, на которых отчетливо видна фазная реакция рецепторов: разряд импульсов имеет небольшую длительность и наблюдается только в первоначальный период раздражения (рис. 38, в). Наряду с реакциями, характеризующимися импульсами одинаковой амплитуды (рис. 38, а — в), получены записи осциллограмм, на которых обнаруживаются импульсы двух-трех видов, отличающиеся по амплитуде (рис. 38, г, д). Эти результаты свидетельствуют, очевидно, о проявлении биоэлектрической активности одновременно двух или большего числа рецепторных клеток трихоботрии. Таким образом, в трихоботрии *B. eireus* имеется, очевидно, по меньшей мере, два типа рецепторных клеток, отличающихся физиологическими особенностями. Одни из рецепторных клеток характеризуются высокой скоростью адаптации; они, по всей вероятности, могут регистрировать скорость или какие-либо другие параметры, связанные с движением волоска трихоботрии. Другие рецепторные клетки адаптируются медленнее; возможно, они контролируют положение волоска трихоботрии в состоянии его покоя или в процессе движения. Как и в электрофизиологических экспериментах, при электронномикроскопическом исследовании трихоботрий *B. eireus* было обнаружено два типа рецепторных клеток; морфологические различия рецепторных клеток касаются, в частности, размеров их перикарионов. Таким образом, в трихоботрии *B. eireus* имеется отчетливая корреляция морфологических и физиологических особенностей рецепторных клеток этих рецепторов. Однако остается невыясненным, какие из рецепторных клеток трихоботрии характеризуются теми или другими физиологическими свойствами; для выяснения этого необходимо проведение дальнейших исследований.

Если раздражать волоски трихоботрий потоками воздуха, имеющими даже незначительную скорость, они начинают совершать маятниковобразные движения, осуществляемые приблизительно в одной плоскости. Угол, который может составлять плоскость движений во-

лоска с основной его плоскостью движения, у *V. eireus* не превышает ориентировочно 30°. Направление основной плоскости движения волоска трихоботрий, т. е. угол, составляемый этой плоскостью с продольной осью сегмента педипальпы, на котором они расположены, зависит от местоположения этих рецепторов на поверхности сегмента; у трихоботрий, находящихся даже на одном сегменте педипальпы, направления основной плоскости движения волоска значительно различаются. С наличием основной плоскости движения волоска связана

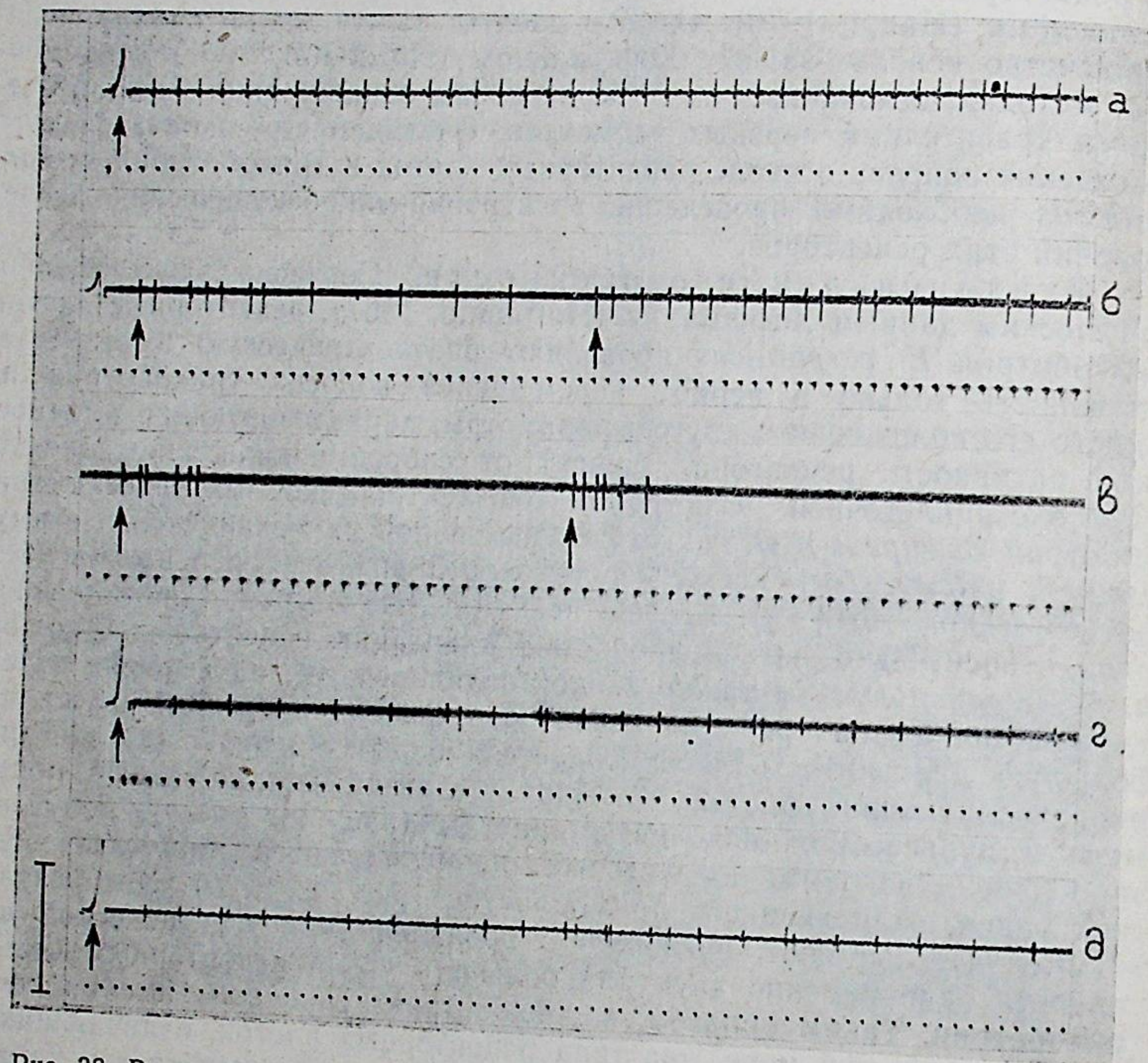


Рис. 38. Реакция трихоботрий скорпиона *V. eireus* на адекватное механическое раздражение.
Калибровка амплитуды импульсов 5 мв, отметка времени 25 мсек; стрелочками отмечено начало раздражения.

установленная в электрофизиологических экспериментах (Hoffmann, 1967) одна из важнейших функциональных особенностей трихоботрий: направленная чувствительность этих рецепторов, т. е. зависимость порога их реакции от направления действия адекватного стимула. Согласно электронно-микроскопическим данным (Игнатъев и др., 1976), кутикулярный аппарат трихоботрий *V. eireus* имеет только одну плоскость симметрии. Основная плоскость движения волоска трихоботрий *V. eireus* совпадает с плоскостью симметрии их кутикулярного аппарата.

Важнейшими структурными элементами кутикулярного аппарата трихоботрий *V. eireus* являются волосок, чашевидная капсула, апикальное тельце, сочленовная и волокнистая мембраны (рис. 26—28, 31, 32). Кутикулярный волосок можно рассматривать как структурный элемент трихоботрий, обладающий некоторой инерционной массой и прикрепленный к кутикуле посредством упругого подвеса — сочленовной мембраны.

На продольном разрезе через кутикулярный аппарат трихоботрии, проходящем в плоскости ее симметрии, сочленовная мембрана имеет вид двух симметрично расположенных, имеющих небольшую кривизну дуг, прикрепленных к основанию волоска и соединяющих его с поверхностью кутикулы (рис. 28). Наибольшая кривизна сочленовная плоскость симметрии трихоботрии. Всякое изменение положения волоска по отношению к его состоянию равновесия может сопровождаться, по-видимому, сгибанием сочленовной мембраны. При сгибании сочленовной мембраны ее область, имеющая наибольшую кривизну и расположенная в плоскости симметрии трихоботрии, должна, очевидно, характеризоваться по сравнению с остальной частью этой мембраны минимальной жесткостью и оказывать наименьшее механическое сопротивление при движении волоска. Таким образом, рассмотренные здесь данные о тонком строении кутикулярного аппарата трихоботрии позволяют объяснить, какими именно особенностями устройства этого аппарата может быть обусловлено наличие основной плоскости движения волоска.

В настоящее время остается невыясненным функциональное значение одного из важнейших и специфичных для трихоботрий ее структурных элементов — чашевидной капсулы сочленовной ячейки. Обращают на себя внимание прежде всего следующие две основные особенности чашевидной капсулы: необычная для сочленовных ячеек механорецепторных волосков членистоногих форма капсулы (см., например, Иванов, 1978) и строение ее наружной поверхности, снабженной многочисленными, упорядоченно расположенными кутикулярными ребрышками, образующими своеобразную систему небольших ячеек (рис. 26—31). Возможно, благодаря наличию относительно глубокой чашевидной капсулы, наружная поверхность которой представляет собой систему небольших ячеек, осуществляется аэродинамическое демпфирование движений волоска трихоботрии, обусловленных однократным адекватным раздражением. Кроме того, ребрышки капсулы, примыкающие непосредственно к волоску (рис. 26—28, 30), могут служить ограничителями амплитуды его движений. Таким образом, функциональное значение чашевидной капсулы трихоботрий может состоять также в том, чтобы обеспечивать эффективную защиту наиболее важных структур сочленовной ячейки, главным образом сочленовной мембраны, от повреждений при превышающих предельно допустимую для рецептора интенсивность механических воздействий.

Один из наиболее важных вопросов, связанных с выяснением особенностей функции трихоботрий, касается механизма преобразования адекватного стимула в кутикулярном аппарате рецептора. На основании анализа электронно-микроскопических данных, полученных при изучении трихоботрий *V. eireus*, можно предположить, что при движении волоска трихоботрии, соединенного с кутикулярной оболочкой, внутри которой находятся реснички рецепторных клеток, должно происходить растяжение-сжатие ресничек в области их вершин или их изгибание.

Щелевидные рецепторы

Щелевидные рецепторы имеются как у скорпионов, так и некоторых других таксономических групп паукообразных (Gaubert, 1890, 1892; Hansen, 1893, 1894; Hansen et al., 1904; Pringle, 1955; Edgar, 1963; Barth et al., 1976). В более ранних исследованиях этим рецепторам приписывали обычно хеморецепторную (McIndoo, 1911; Kaston, 1935) или механорецепторную (Vogel, 1923) функции. Показано (Barth, 1971, 1972a, b, 1973), что у пауков щелевидные рецепторы являются механорецепторными. По данным исследований Прингла (Pringle, 1955), ще-

левидные рецепторы скорпионов также способны реагировать на механические стимулы.

В последнее время были подробно изучены (Barth et al., 1975a) особенности местоположения щелевидных рецепторов, расположенных на ногах скорпиона *Androctonus australis*. У *A. australis* обнаружены одиночные щелевидные рецепторы и группы щелевидных рецепторов

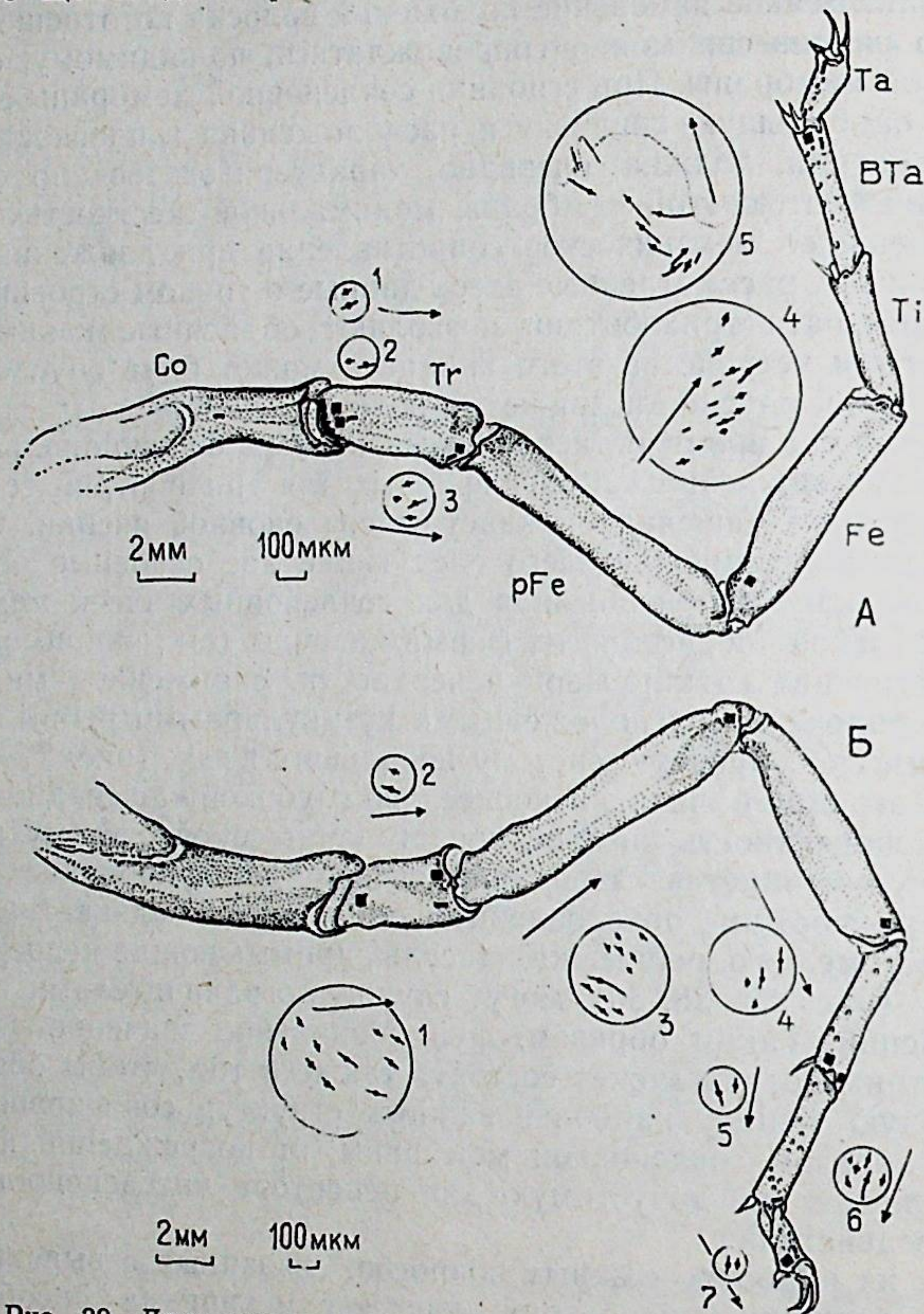


Рис. 39. Локализация щелевидных рецепторов на четвертой паре ног скорпиона *Androctonus australis*. Вид с передней (А) и задней (Б) стороны.

Квадратами отмечено местоположение групп щелевидных рецепторов, прямоугольниками — одиночных щелевидных рецепторов, длина щели которых больше 30 мкм. Цифрами 1—7 обозначены группы щелевидных рецепторов; на схематическом изображении характера локализации и ориентации щелей в группах рецепторов 1—7 отмечена зачерненным кружком область прикрепления к щели дендрита рецепторной клетки.

Bta — basitarsus (предлапка), Fe — femur (бедро), pFe — prefemur (предбедро), Ta — tarsus (лапка), Ti — tibia (голень). (По: Barth et al., 1975).

(рис. 39). К одиночным щелевидным рецепторам Барт (Barth et al., 1975a) относит рецепторы, наименьшее расстояние от которых до ближайшего соседнего щелевидного рецептора превышает 100 мкм. Группа щелевидных рецепторов, согласно определению Барта (Barth et al., 1975a), состоит из двух или более рецепторов, длина щели, по крайней мере, одного из которых составляет не меньше 30 мкм и расстояние между рецепторами не превышает 100 мкм. У *A. australis* не было найдено групп щелевидных рецепторов, щели у всех из которых были бы

короче 30 мкм. Длина щелей щелевидных рецепторов у этого вида скорпионов варьирует от 9,5 мкм до 152 мкм (Barth et al., 1975a). При электронномикроскопическом исследовании особенностей строения наружной поверхности кутикулярных покровов скорпиона *B. eurus* нами также были обнаружены одиночные щелевидные рецепторы и их группы (рис. 12, 19, 21, 23).

У *A. australis* (Barth et al., 1975a) щелевидные рецепторы имеются на всех сегментах ног, в том числе и на тех частях кокс их передней пары, которые принимают участие в формировании преоральной полости скорпионов. Основная часть этих рецепторов находится на латеральных поверхностях ног. Исключение в данном отношении составляют только две группы щелевидных рецепторов: одна из них располагается на дорсальной стороне голени, другая группа рецепторов локализована на вентральной поверхности вертлуга (Barth et al., 1975a). Одиночные щелевидные рецепторы, имеющие короткие щели (длина их щелей короче 30 мкм), не обнаруживают отчетливых скоплений в каких-либо участках ног; рецепторы, характеризующиеся более длинными щелями, и группы щелевидных рецепторов сконцентрированы в дистальном и проксимальном отделах сегментов ног (Barth et al., 1975a). Длинная ось щели у большинства щелевидных рецепторов расположена приблизительно параллельно продольной оси сегментов ног (рис. 39); угол, составляемый длинной осью щелей рецепторов с продольной осью сегментов, не превышает у основной части щелевидных рецепторов 45° (Barth et al., 1975a).

Были обнаружены (Barth et al., 1975a) небольшие различия в количестве и местоположении щелевидных рецепторов, обусловленные индивидуальными особенностями скорпионов. Местоположение щелевидных рецепторов, имеющих короткие щели, варьирует в значительно большей степени, чем групп щелевидных рецепторов и рецепторов с длинными щелями (Barth et al., 1975a). У *A. australis* имеются некоторые различия, касающиеся числа и местоположения групп щелевидных рецепторов и рецепторов с длинными щелями, характеризующие разные пары ног одной особи. На первой паре ног *A. australis* обнаружены, например, отсутствующие на четвертой паре две группы рецепторов и одиночная длинная щель, расположенные на задней поверхности вертлуга, и группа рецепторов, локализованная на передней поверхности тазика (Barth et al., 1975a). Длина щелей щелевидных рецепторов, занимающих на разных парах ног одно и то же местоположение, может варьировать у *A. australis* до 17%.

Одна из групп щелевидных рецепторов *A. australis* обнаруживает некоторое сходство, как отмечает Барт (Barth et al., 1975a), с метатарзальным лировидным органом пауков. Длинные оси щелей рецепторов метатарзального лировидного органа ориентированы в отличие от остальных щелевидных рецепторов в направлении, перпендикулярном продольной оси сегментов ног. По данным физиологических исследований (Walcott et al., 1959; Liesenfeld, 1961), этот лировидный орган способен реагировать на вибрации субстрата. У *A. australis* была обнаружена группа щелевидных рецепторов, у некоторых из которых длинные оси щелей расположены, как и в метатарзальном лировидном органе пауков, перпендикулярно продольной оси сегмента ноги (Barth et al., 1975a).

Одной из наиболее характерных морфологических особенностей щелевидных рецепторов скорпионов является характер их местоположения; основная часть этих рецепторов локализована на латеральных сторонах ног и длинные оси щелей большинства рецепторов располагаются приблизительно параллельно продольной оси сегментов. Как показали результаты исследований распределения механических на-

пряжений в кутикулярных покровах ног пауков, при нормальных условиях ходьбы на латеральные поверхности ног действуют силы, направленные в основном перпендикулярно продольной оси их сегментов (Barth et al., 1975b). По данным электрофизиологических экспериментов (Barth, 1972a, b, 1973), щелевидные рецепторы пауков реагируют на механические стимулы, направленные перпендикулярно длинной оси щелей этих рецепторов; чувствительность рецептора, т. е. порог его реакции, зависит от направления действия механического стимула. Можно согласиться с мнением Барта (Barth et al., 1975a), что морфологические особенности щелевидных рецепторов скорпионов, касающиеся характера их местоположения, очевидно, также непосредственно связаны, как и у пауков, с контролем распределения механических напряжений в кутикулярных покровах сегментов ног при ходьбе и других видах двигательной активности.

Гребневидный орган

Гребневидный орган характеризуется сложным анатомическим устройством и находится на вентральной поверхности просомы на уровне кокс четвертых пар ног. Он состоит из двух гребешков, расположенных почти под прямым углом друг к другу и прикрепленных у основания к вентральной поверхности просомы; вершины гребешков направлены в каудально-латеральном направлении под углом 30—50° по отношению к основной оси тела скорпиона. Зубчики гребешков несут на своей наружной поверхности коротенькие конусовидные волоски (Schröder, 1908). У *Leiurus quinquestriatus* на каждом зубчике гребешка насчитывается до 1200 волосков (Carthy, 1968), у *Euscorpius carpathicus* — около 100 волосков (Hoffmann, 1964).

Подробный анализ более ранних работ, касающихся функций гребневидного органа, проведен Клоудслей-Томпсон (Cloudsley-Thompson, 1955). Шродер (Schröder, 1908) обнаружил, что волоски гребешков *Euscorpius* имеют на своих вершинах тонкие стенки, и на этом основании приписал им хеморецепторную функцию. Гаскелл (Gaskell, 1902) высказал предположение, что гребневидный орган — это орган слуха, и, возможно, может также служить в качестве органа равновесия. Ланкестер (Lankester, 1884), Покок (Pocock, 1893) и Лауренс (Lawrence, 1953) считали, что гребешки гребневидного органа выполняют механорецепторные функции. Клоудслей-Томпсон (Cloudsley-Thompson, 1955) на основании экспериментов, проведенных на *Androctonus australis*, приходит к заключению, что основная функция гребешков гребневидного органа — восприятие вибраций субстрата. Однако Абушамма и Кэрс (см.: Carthy, 1968) не смогли подтвердить данных, полученных Клоудслей-Томпсон (Cloudsley-Thompson, 1955). Как сообщает Кэрс (Carthy, 1968), поведение скорпионов с удаленными гребневидными органами в условиях действия на них вибраций не отличалось от поведения интактных скорпионов.

В последнее время, наряду с поведенческими экспериментами (Abushama, 1964), для выяснения функции гребневидного органа были применены современные методы исследования: регистрация биоэлектрических реакций рецепторов (Hoffmann, 1964), электронно-растровая и электронно-просвечивающая микроскопия (Carthy, 1966, 1968; Иванов и др., 1979). Хоффманн (Hoffmann, 1964) зарегистрировал биоэлектрическую активность рецепторов гребешков *Euscorpius carpathicus* при механической их стимуляции. Раздражение этих рецепторов химическими стимулами не приводило к появлению биоэлектрической активности (Hoffmann, 1964). Механорецепторную функцию приписывает также волосковым рецепторам гребешков и Кэрс (Carthy, 1968) на основании анализа данных проведенного им электронномикроскопиче-

ского исследования этих рецепторов у *L. quinquestriatus*. У *B. eupreus* при электронно-микроскопическом исследовании (Иванов и др., 1979) были обнаружены в волосковых рецепторах гребешков гребневидного органа два морфологически различающихся типа рецепторных клеток; эти рецепторы характеризуются ультраструктурными особенностями, свойственными как волосковым механорецепторам, так и хеморецепторам членистоногих, и способны, по-видимому, реагировать на химические и механические раздражения.

Ультраструктурная организация. Наиболее подробно была изучена ультраструктурная организация гребневидного органа у скорпиона *B. eupreus* (Иванов и др., 1979). На каждом гребешке гребневидного органа *B. eupreus* насчитывается 18—20 зубчиков. Они располагаются в один ряд, плотно прилегая один к другому, и прикреплены своими основаниями к строге гребешка (рис. 40—42). На строге гребешков имеется довольно большое количество относительно длинных и более коротких волосков: волоски *v11*, *v12* на рис. 40, 41, 43. Они находятся на латеральных сторонах строги гребешка (рис. 40) и на апикальных зубчиках гребешков (рис. 41). Эти волоски служат, по-видимому, для восприятия механических и, возможно, химических стимулов.

Кроме того, в верхней части каждого из зубчиков гребешка располагаются многочисленные коротенькие рецепторные волоски, лишь незначительно выступающие над наружной поверхностью кутикулы. Они находятся на одной из сторон зубчика, образуя здесь отчетливо выраженное волосковое рецепторное поле (рис. 44—46). Волоски конусовидные, слегка уплощенные и с округлой вершиной, на которой в световом (рис. 45) и электронно-растровом (рис. 46, 47) микроскопах видно небольшое щелевидное углубление. К волоскам подходят периферические отростки рецепторных клеток (рис. 48, 49). Перикарионы этих клеток располагаются в гиподерме, подстилающей кутикулярные покровы зубчиков гребешка. Периферические отростки рецепторных клеток несут на своих вершинах по одной видоизмененной ресничке (рис. 48—50). Реснички окружены кутикулярной оболочкой; вершина этой оболочки соединена с основанием рецепторного волоска (рис. 48, 50). От базального полюса перикарионов отходит центральный отросток — аксон; центральные отростки входят в нервное волокно, направляющееся к ганглию центральной нервной системы (рис. 48).

Волоски, расположенные на зубчиках гребешков, полые; волосок соединен с наружной поверхностью кутикулы посредством тонкой сочленованной мембраны (рис. 50). Под сочленованной мембраной находятся волокончатая мембрана и апикальное тельце, образованные тонкими кутикулярными волоконцами (рис. 50—56). Толщина кутикулярного покрова зубчиков гребешка в области локализации рецепторных волосков меньше, чем в остальных частях зубчиков; в кутикуле можно выделить несколько слоев — эпикутикулу, экзокутикулу и эндокутикулу (рис. 57—60).

Полость волоска разделена поперечной кутикулярной перегородкой на два отсека. В перегородке имеется щелевидное отверстие, и благодаря этому полости обоих этих отсеков оказываются сообщающимися (рис. 50—54). На вершине волоска имеется узкое отверстие — пора («щелевидная пора»). Она обнаруживается только на продольных срезах, проходящих через среднюю часть волоска (рис. 52—54), но не видна на продольных срезах через волосок вблизи его боковой поверхности (рис. 55) и на срезах через его боковую поверхность (рис. 56). На продольных срезах через его боковую поверхность недалеко от его боковой поверхности, в верхней стенке волоска было обнаружено еще несколько пор (рис. 54). Эти поры, в отличие от щелевидной поры, выглядят округлыми на тангенциальных срезах через вершину волоска;

их диаметр 20 нм. Наблюдались различия среди волосков, касающиеся особенностей строения щелевидного углубления, находящегося на их вершинах (рис. 46). Эти различия могут быть связаны с существованием двух морфологически различающихся разновидностей волосков, характеризующихся разным строением щелевидных пор, или наличием

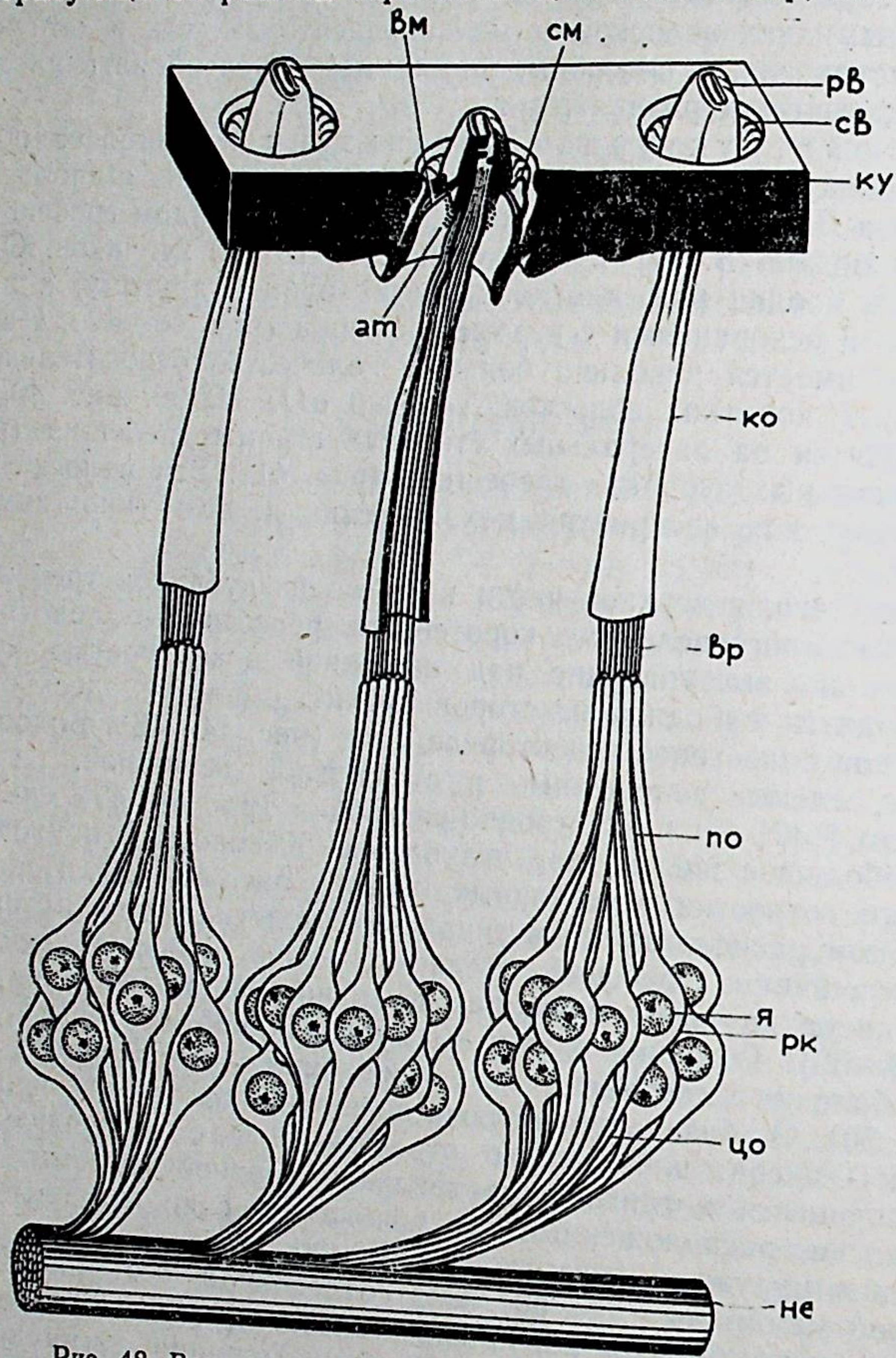


Рис. 48. Волосковые рецепторы гребневидного органа скорпиона *Buthus eupeus*.

ат — апикальное тельце, вл — волокнистая мембрана, вр — видоизмененная ресничка рецепторной клетки, ко — кутикулярная оболочка, ку — кутикула, не — нерв, по — периферический отросток рецепторной клетки, рв — рецепторный волосок, рк — рецепторная клетка, св — сочленовный валик волоска, см — сочленовная мембрана, цр — центральный отросток рецепторной клетки, я — ядро. (Из: Иванов и др., 1979).

механизма регулирования ширины щели щелевидного углубления. О возможности существования механизма регулирования ширины щелевидной поры свидетельствуют некоторые особенности строения волоска: отчетливо выраженное утончение верхней части его передней стенки и своеобразное строение вершины волоска в центральной ее области (рис. 51, 52).

Видоизмененные реснички, отходящие от периферических отростков рецепторных клеток, в проксимальной своей части содержат 9 пар периферических фибрилл; в средних и апикальных их отделах обна-

руживаются многочисленные микротрубочки (рис. 50, 61—63). Периферические отростки подходят к рецепторному волоску в виде двух морфологически обособленных пучков (рис. 64—68). Один из этих пучков (пучок I) образован тремя периферическими отростками, другой

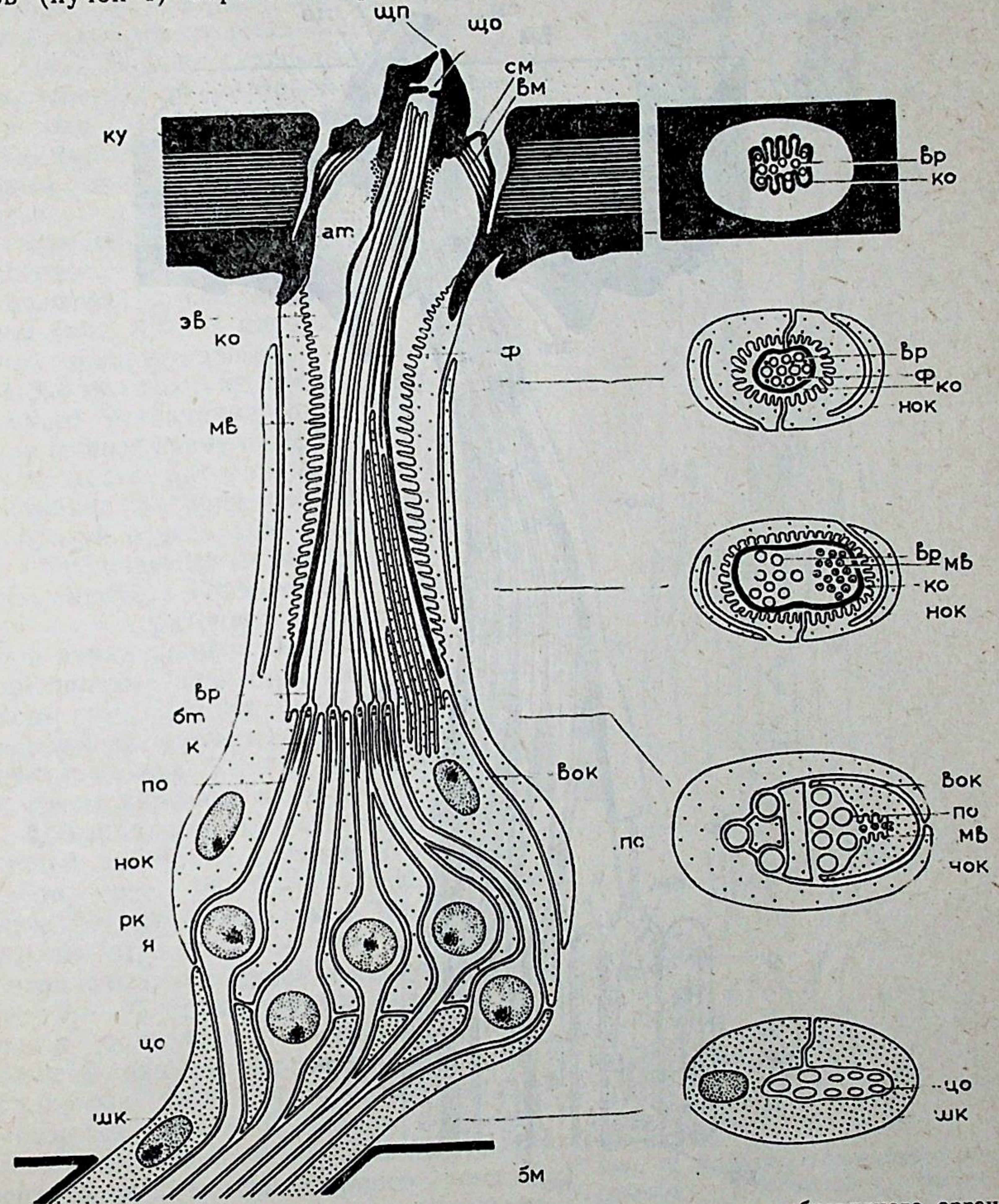


Рис. 49. Ультраструктурная организация волоскового рецептора гребневидного органа скорпиона *Buthus eupeus*.

ат — апикальное тельце, бм — базальная мембрана, бт — базальное тельце реснички, вл — волокнистая мембрана, вк — внутренняя оберточная клетка, вр — видоизмененная ресничка рецепторной клетки, к — корешок реснички, ко — кутикулярная оболочка, ку — кутикула, мв — микроворонной клетки, к — корешок реснички, ко — кутикулярная оболочка, по — периферический отросток рецепторной клетки, синки, но — наружная оберточная клетка, ф — фибриллы, цр — центральный отросток рецепторной клетки, см — сочленовная мембрана, цр — щелевидное отверстие в поперечной перегородке рецепторной клетки, шк — шванновская клетка, цр — щелевидное отверстие в поперечной перегородке волоска, цр — щелевидная пора волоска, эв — экстраклеточная вакуоль, я — ядро. (Из: Иванов и др., 1979).

пучок (пучок II) — 5—10 периферическими отростками. Периферические отростки пучка I изолированы один от другого и от периферических отростков пучка II отростками оберточной клетки. Периферические отростки пучка II не имеют таких окружающих их оболочек. Отличаются они от периферических отростков пучка I и в отношении

ультраструктуры цитоплазмы; митохондрий в них меньше и они менее крупные, чем в периферических отростках пучка I (рис. 64). На основании этих морфологических различий периферических отростков в во-

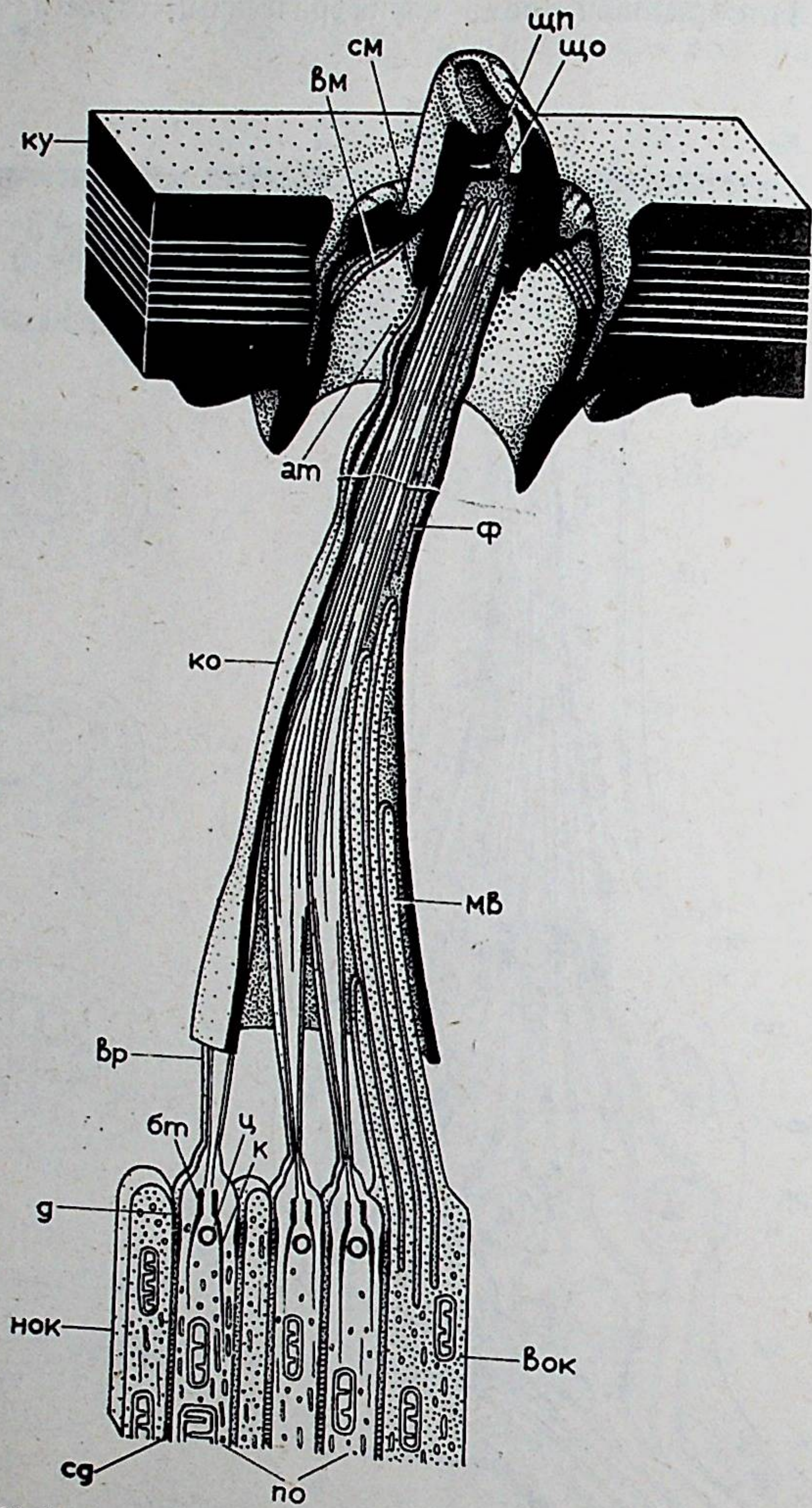


Рис. 50. Ультраструктурные особенности рецепторного волоска гребневидного органа скорпиона *Buthus eupeus*.

ат — апикальное тельце, бт — базальное тельце реснички, в м — волокончатая мембрана, вок — внутренняя оберточная клетка, в р — видоизмененная ресничка рецепторной клетки, д — десмосомы, к — корешок реснички, ко — кутикулярная оболочка, ку — кутикула, мв — микроворсинки, нок — наружная оберточная клетка, по — периферический отросток рецепторной клетки, сд — септированные десмосомы, см — сочленовная мембрана, ф — фибриллы, ч — центриоль, що — щелевидное отверстие в поперечной перегородке волоска, щп — щелевидная пора волоска. (Из: Иванов и др., 1979).

лосковых рецепторах гребневидного органа были выделены два типа рецепторных клеток. Были обнаружены также различия и между рецепторными клетками в каждом из этих двух их типов. Эти различия касаются диаметра периферических отростков и особенно отчетливо

были прослежены на рецепторных клетках первого типа. В волосковом рецепторе один из периферических отростков рецепторных клеток первого типа может быть тоньше, чем периферические отростки остальных рецепторных клеток (рис. 64). Наблюдались также волосковые рецепторы, в которых периферические отростки двух рецепторных клеток первого типа были тоньше периферического отростка третьей рецепторной клетки этого же типа (рис. 66) или все три рецепторные клетки первого типа имели одинаковый диаметр периферических отростков.

Перикарионы рецепторных клеток волоскового рецептора располагаются под волоском, в базальной области гиподермы (рис. 49). В цитоплазме перикариона обнаруживаются митохондрии, компоненты гранулярного эндоплазматического ретикулума, рибосомы, лизосомоподобные гранулы (рис. 69, 70); все эти элементы цитоплазмы относительно равномерно распределены вокруг ядра, не образуя отчетливых скоплений в каких-либо участках перикариона. Комплексы аппарата Гольджи чаще наблюдаются на ультратонких срезах в базальном и апикальном отделах перикариона. В цитоплазме перикарионов некоторых рецепторных клеток были обнаружены относительно крупные кристаллоподобные структуры (рис. 71, 72), напоминающие скопления вирусных частиц.

Центральные отростки следуют к базальной мембране в виде компактных пучков (рис. 48, 73—75). В каждом пучке насчитывается от 8 до 13 центральных отростков. От трех до четырех центральных отростков (обозначены на рис. 73—75 стрелочками) рецепторных клеток волоскового рецептора имеют больший диаметр по сравнению с центральными отростками остальных рецепторных клеток. В полном соответствии с этим в волосковых рецепторах три рецепторные клетки первого типа, а в некоторых рецепторах и одна рецепторная клетка второго типа, имеют больший диаметр периферических отростков по сравнению с остальными рецепторными клетками (рис. 64). Таким образом, рецепторные клетки, характеризующиеся более толстым периферическим отростком, имеют, очевидно, и центральный отросток большего диаметра.

В волосковых рецепторах гребешков *B. eupeus* имеется три оберточных клетки: внутренняя оберточная клетка, наружная оберточная клетка и шванновская клетка. Внутренняя оберточная клетка находится рядом с рецепторными клетками второго типа, окружая их периферические отростки (рис. 49, 64—66). На своей апикальной поверх-

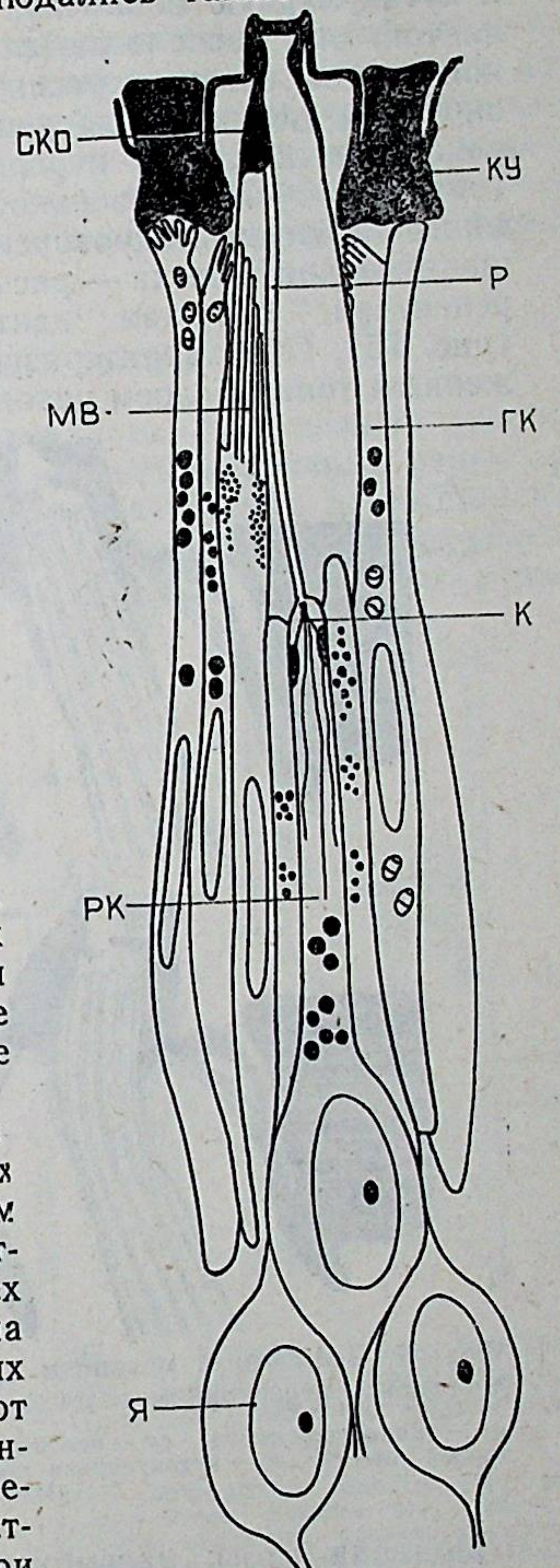


Рис. 76. Строение волоскового рецептора гребневидного органа скорпиона *Leiurus quinquestratus*.

гк — гиподермальная клетка, к — корешок реснички, ку — кутикула, мв — микроворсинки, р — реснички (ciliary strand) рецепторных клеток, рк — рецепторная клетка, ско — складка кутикулярной оболочки (pleat in membrane), я — ядро. (По: Carthy, 1968).

ности, расположенной почти на одном уровне с вершинами периферических отростков рецепторных клеток, внутренняя оберточная клетка несет пучок микроворсинок (рис. 49, 64—66). Микроворсинки входят в кутикулярную оболочку, в которой находятся реснички рецепторных клеток; они располагаются в кутикулярной оболочке в виде компактной группы сбоку от ресничек (рис. 61). Наружная оберточная клетка окружает перикарионы рецепторных клеток, периферические отростки рецепторных клеток первого типа и внутреннюю оберточную клетку (рис. 49, 66—70); поверхность этой клетки в апикальной области несет многочисленные микроворсинки (рис. 61). Третья оберточная клетка — шванновская клетка — располагается в базальной части волоскового рецептора, окружая центральные отростки рецепторных клеток (рис. 75). Она характеризуется относительно небольшим ядром, окруженным тонким слоем цитоплазмы.

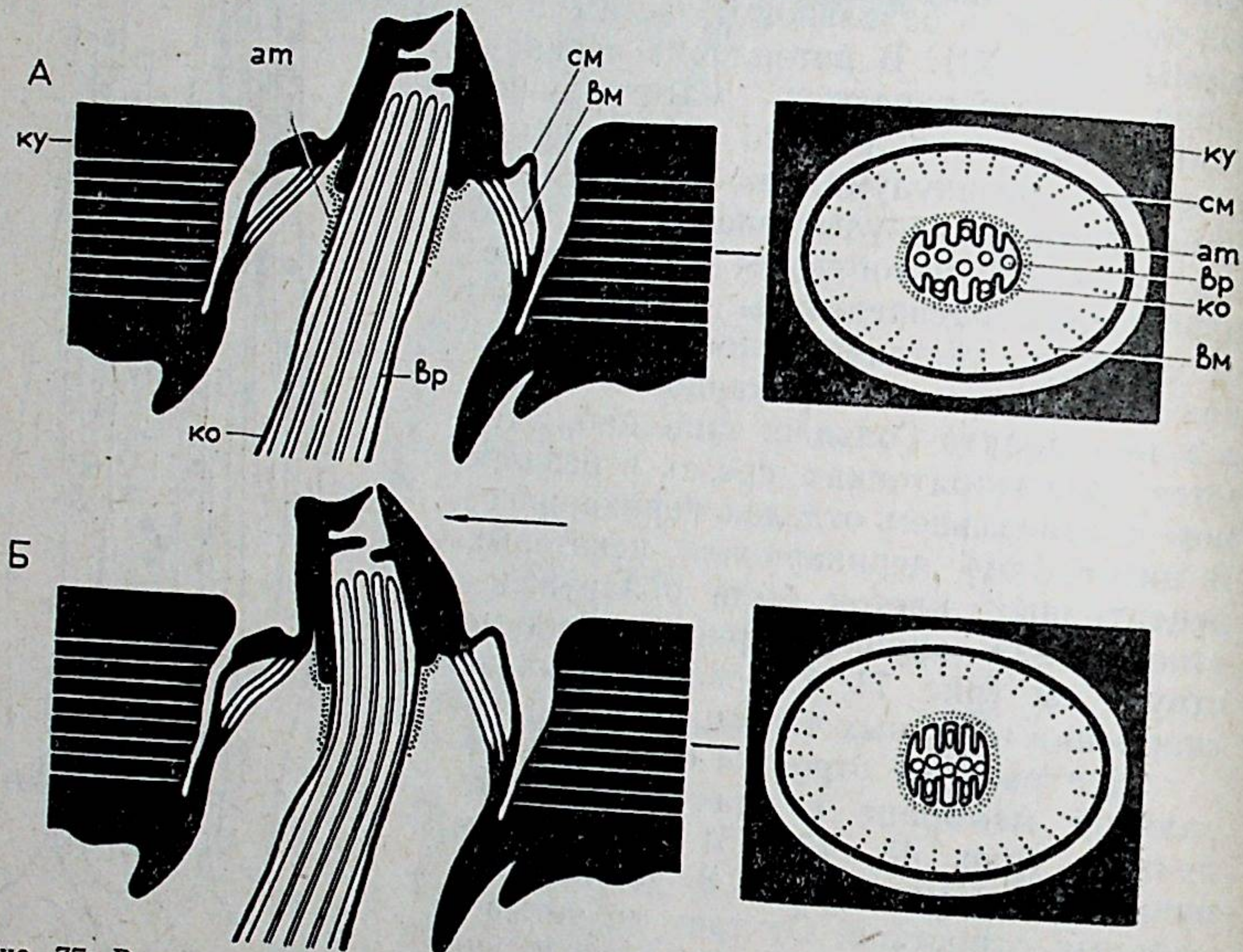


Рис. 77. Возможный механизм преобразования адекватного механического воздействия в рецепторном волоске гребневидного органа скорпиона *Buthus eupeus*. ат — апикальное тельце, вm — волокнистая мембрана, вp — видоизмененная ресничка рецепторной клетки, ко — кутикулярная оболочка, ку — кутикула, см — сочленовная мембрана. (Из: Иванов и др., 1979).

Подводя итоги рассмотрению данных, касающихся ультраструктурной организации волосковых рецепторов гребневидного органа *B. eupeus*, следует отметить, что, согласно описанию Кэрси (Carthy, 1966, 1968), имеется ряд отличий в ультраструктуре этих рецепторов у скорпиона *L. quinquestriatus*. К сожалению, некоторые особенности ультраструктурной организации волосковых рецепторов гребневидного органа *L. quinquestriatus*, отмеченные Кэрси (Carthy, 1966, 1968) в тексте его работы и на приведенном в ней схематическом изображении волоскового рецептора (рис. 76), не проиллюстрированы соответствующими электронными микрофотографиями. Поэтому в настоящее время остается невыясненным, в какой степени отличительные особенности гребневидного органа *L. quinquestriatus* могут быть связаны с видовыми различиями *L. quinquestriatus* и *B. eupeus*. Функциональные особенности основных структур сочленовой ячейки во-

лоска при его движении, обусловленном адекватной механической стимуляцией, представлен на рис. 77. Очевидно, изменение положения волоска при его движении может приводить к изгибанию кутикулярной оболочки в области ее верхней части. Изгибание кутикулярной оболочки, имеющей в поперечном сечении эллиптическую форму, должно сопровождаться изменением соотношения длины двух основных ее поперечных осей и сжатием продольных складок кутикулярной оболочки с расположенными внутри этих складок ресничками рецепторных клеток (рис. 77). Механическая деформация ресничек может служить первым звеном в цепи событий, приводящих к возникновению биоэлектрической реакции рецепторных клеток.

Мышечные рецепторные органы

В постабдоминальных сегментах скорпиона *Centruroides gracilis* Боверманом (Bowerman, 1972a, b) были описаны мышечные рецепторные органы, контролирующие двигательную активность постабдомена. Постабдомен способен к выполнению сгибательных и разгибательных движений, осуществляемых в дорзовентральной плоскости, проходящей

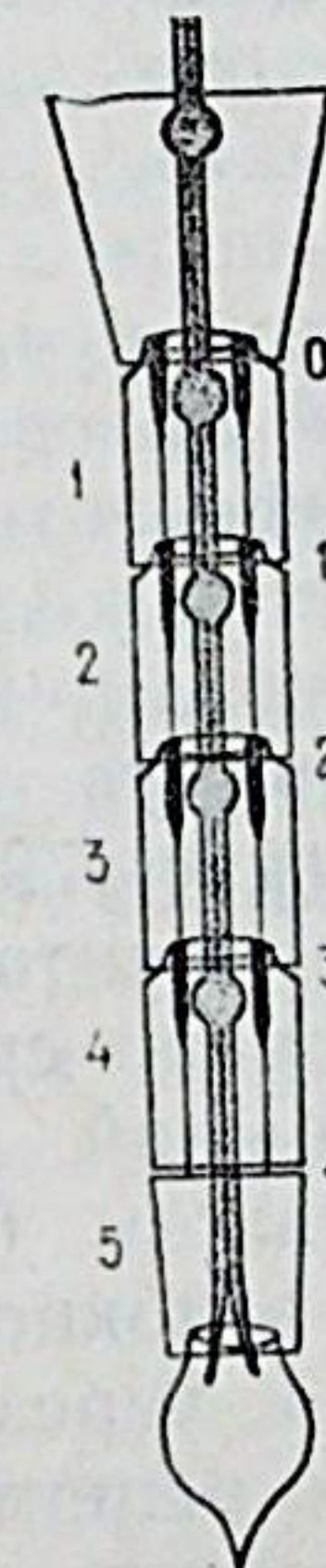


Рис. 78. Парные мышечные рецепторные органы в постабдоминальных сегментах скорпиона *Centruroides gracilis*.

Цифрами обозначены сегменты (1—5) и межсегментальные сочленения (0—4) постабдомена. (По: Bowerman, 1972a).

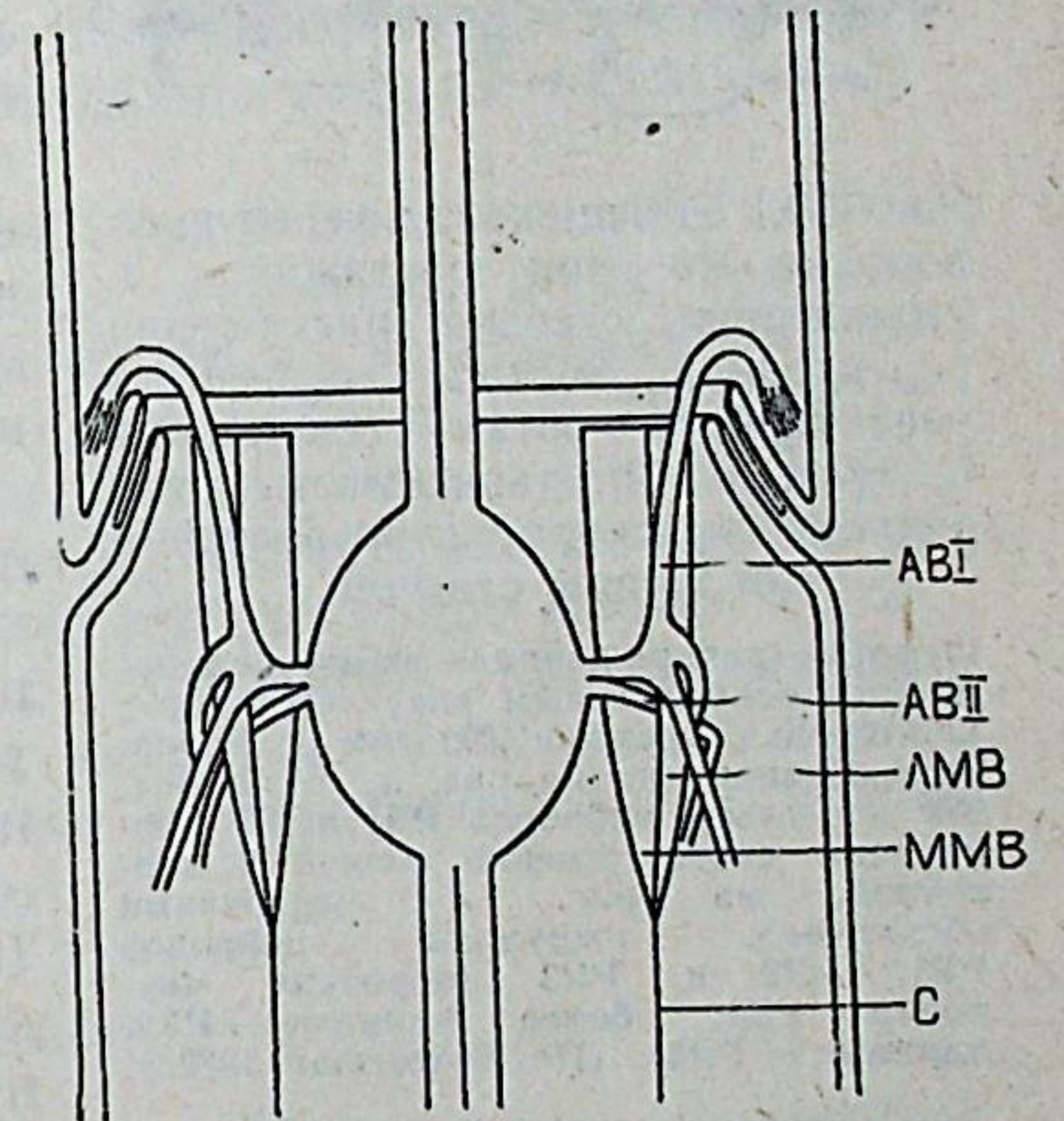


Рис. 79. Мышечные рецепторные органы в третьем постабдоминальном сегменте скорпиона *Centruroides gracilis*.

авI — «афферентное волокно I», авII — «афферентное волокно II», лmv — латеральное мышечное волокно рецепторной мышцы, мmv — медиальное мышечное волокно рецепторной мышцы. (По: Bowerman, 1972a).

через его продольную ось. Возможны также вращательные движения постабдоминальных сегментов по отношению к их продольной оси (Bowerman, 1972a). У скорпионов постабдомен выполняет несколько функций, и в частности, служит орудием нападения и средством защиты; терминальный сегмент постабдомена снабжен шиповидным кутикулярным выростом, у основания которого открываются протоки ядовитой железы.

Согласно описанию Бовэрмана (Bowerman, 1972a), мышечные рецепторные органы находятся в первых четырех сегментах постабдомена; в каждом из них имеется два таких рецепторных органа (рис. 78). Мышечный рецепторный орган состоит из рецепторной

мышцы и двух морфологически обособленных групп нейронов. Рецепторная мышца располагается в вентральной области сегмента постабдомена. Она крепится к проксимальному краю сегмента и соединена посредством длинного тонкого сухожилия с проксимальным краем следующего, расположенного дистальнее сегмента (рис. 78). Длина рецепторной мышцы около 1,5 мм при отсутствии механической нагрузки, приводящей к ее растяжению. Удлинение мышцы при сгибании постабдомена на 1° составляет 10 мкм (Bowerman, 1972a). Рецепторная мышца образована двумя пучками мышечных волокон — медиальным и латеральным, располагающимися параллельно продольной оси постабдоминального сегмента (рис. 79). Мышечные волокна медиального пучка по сравнению с латеральным имеют больший диаметр и характеризуются более длинными саркомерами (Bowerman, 1972a).

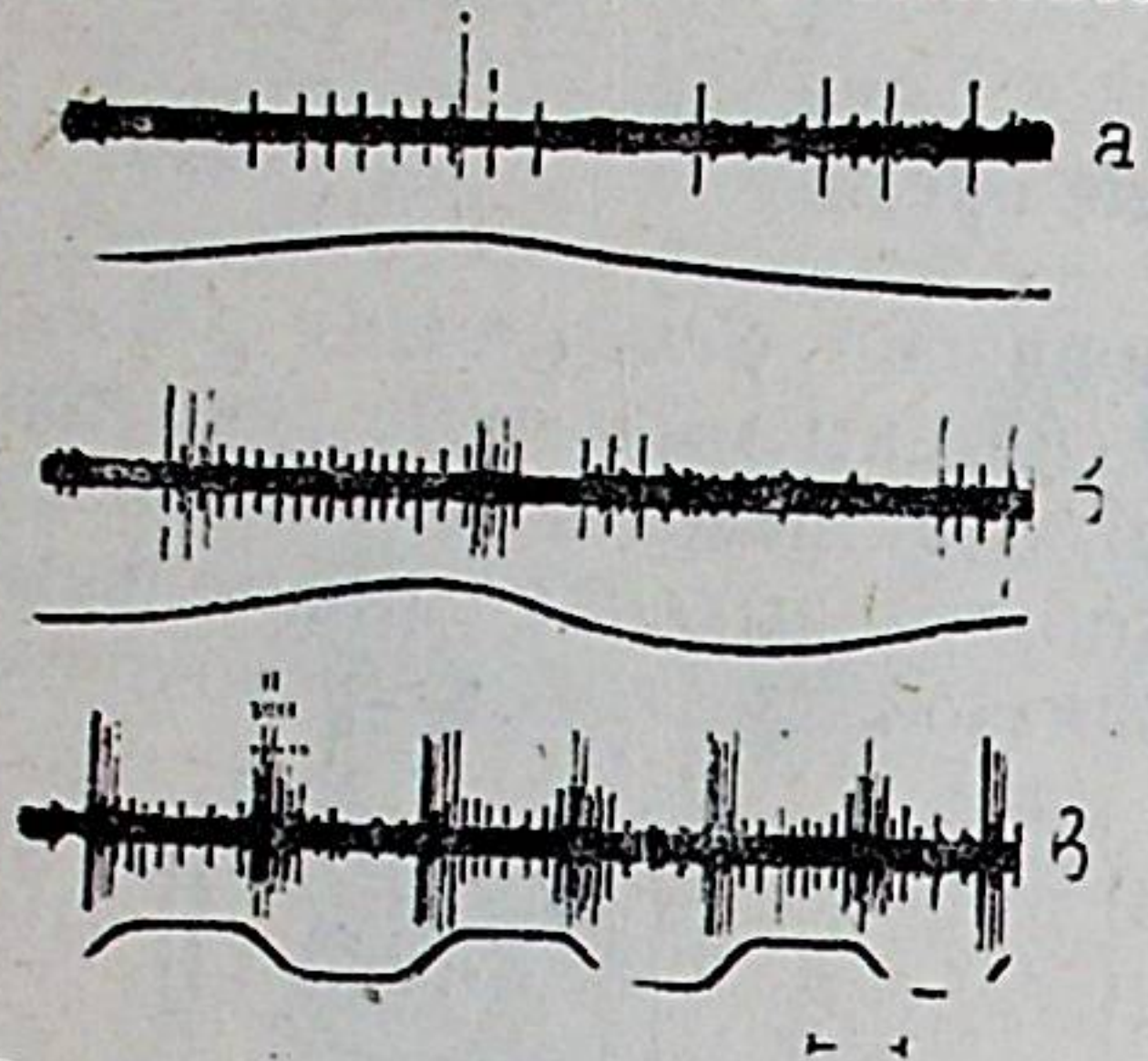


Рис. 80. Реакция «афферентного волокна I» при растяжении и уменьшении степени растяжения рецепторной мышцы мышечного рецепторного органа скорпиона *C. gracilis* и зависимость этой реакции от скорости возрастания величины стимула.

Отметка раздражения — линии под записями осциллограмм «а», «б» и «в»; калибровка времени 200 мсек. Условные обозначения на рис. а, в: на рис. 80а импульсы нейронов PS1 и TS обозначены соответственно точкой и черточкой, на рис. в черточками обозначены импульсы нейронов PR1, PR2 и PR3 (короткие черточки — PR1, более длинные — PR2, длинные — PR3). (По: Bowerman, 1972a).

Нейроны, иннервирующие мышечные рецепторные органы, находятся, как следует из описания Бовермана (Bowerman, 1972a), в вентральных веточках нервов, отходящих от постабдоминальных ганглиев. Одна из этих веточек нерва, имеющая больший диаметр, разделяется вблизи рецепторной мышцы на три пучка нервных волокон. Один пучок нервных волокон, обозначенный Боверманом (Bowerman, 1972a) «афферентным волокном I», следует к расположенному проксимальнее постабдоминальному сегменту; два других пучка направляются к кутикулярным покровам (рис. 79). Отходящая от ганглия вторая вентральная веточка нерва, имеющая по сравнению с первой веточкой меньший диаметр и обозначенная Боверманом (Bowerman, 1972a) «афферентным волокном II», проходит непосредственно через рецепторную мышцу мышечного рецепторного ор-

гана (рис. 79). В «афферентном волокне I», как сообщает Боверман, от 10 до 12 перикарионов нейронов, в «афферентном волокне II» насчитывается около 6 нейронов; местонахождение терминалей этих нейронов выявить не удалось.

При электрофизиологическом исследовании в «афферентном волокне I» при растяжении рецепторной мышцы были зарегистрированы тонические реакции нейронов, характеризующиеся относительно низкой скоростью адаптации (рис. 80). Частота разряда импульсов этих нейронов возрастала с увеличением скорости растяжения мышцы. Были зарегистрированы также реакции нейронов, характеризующиеся фазными свойствами, т. е. относительно высокой скоростью адаптации. Некоторые из этих нейронов реагировали только в период растяжения рецепторной мышцы (нейрон PS1, рис. 80), другие — при ослаблении натяжения предварительно растянутой мышцы (нейроны PR1, PR2 и PR3, рис. 80). Если скорость растяжения рецепторной мышцы была достаточно низкой, ответная реакция нейронов PS1 выражалась в виде лишь 1—2 импульсов (рис. 80, а). Увеличение скорости растяжения мышцы сопровождалось возрастанием частоты импульсов этого нейрона (нейрон PS1, рис. 80, б, в). Частота разряда импульсов нейронов PR1, PR2 и PR3 повышалась с увеличением скорости ослабления натяжения предварительно растянутой мышцы. Когда рецепторная

мышца находилась в состоянии лишь незначительного растяжения, разряд импульсов нейрона PR1 характеризовался меньшей скоростью адаптации, чем реакция нейронов PR2 и PR3. На этом основании Боверман (Bowerman, 1972a) рассматривает нейрон PR1 как фазнотонический. При растяжении рецепторной мышцы фазные и тонические реакции были зарегистрированы и в «афферентном волокне II» мышечного рецепторного органа (Bowerman, 1972a).

Органы зрения

Скорпионы имеют пару относительно небольших медиальных глаз и несколько, до 5 пар, меньших размеров латеральных глаз (Graberg, 1879; Grenacher, 1879; Lankester et al., 1883; Police, 1907; Scheuring, 1913; Bedini, 1967). Медиальные глаза находятся в медиальной части просомы; латеральные глаза располагаются в ее переднелатеральных областях. В медиальных глазах светопреломляющий аппарат представлен линзочкой (корнеолой) и стекловидным телом, в латеральных глазах — только линзочкой. Наиболее важным в функциональном отношении морфологическим отделом медиальных и латеральных глаз является сетчатая оболочка (ретины), в которой расположены светочувствительные клетки (Graberg, 1879; Grenacher, 1879; Lankester et al., 1883; и др.). Эти клетки объединены в небольшие группы, называемые ретинулами.

Дистальная область ретинулы является специализированной светочувствительной частью ретинулярных клеток ретинулы и называется рабдомом (Graberg, 1879; и др.). Рабдом состоит из нескольких рабдомеров; количество рабдомеров, образующих рабдом, соответствует числу входящих в состав ретинулы светочувствительных клеток. В медиальных глазах скорпионов, наряду с светочувствительными клетками ретинулы, были обнаружены также несколько других типов клеток (Graberg, 1879; Grenacher, 1879; Lankester et al., 1883; Police, 1907; Scheuring, 1913), однако в настоящее время среди исследователей нет единого мнения по вопросу о том, сколько имеется в действительности типов этих клеток.

Медиальные глаза

Наиболее детальные данные, в том числе и электронно-микроскопические, были получены (Bedini, 1967) при изучении структурной организации медиальных глаз скорпиона *E. carpathicus*. Основными отделами медиальных глаз *E. carpathicus* являются светопреломляющий аппарат, представленный линзочкой и стекловидным телом, и светочувствительная часть глаза: сетчатая оболочка (ретины) и окружающие ее пигментные клетки (рис. 81). Светочувствительный отдел глаза окружен относительно тонкой оболочкой, в которой выделяют преретинальную и постретинальную мембраны (рис. 81). Преретинальная мембрана отграничивает сетчатую оболочку глаза от стекловидного тела, толщина этой мембраны составляет около 1 мкм. Она образована базальными мембранами клеток стекловидного тела и пигментных клеток наружной поверхности сетчатой оболочки глаза (рис. 81). Промежуток между двумя этими базальными мембранами заполнен мелкими гранулами и фибриллами, имеющими диаметр около 50 нм. Постретинальная мембрана имеет толщину в среднем 3 мкм; она представлена слоем коллагеновых фибрилл, окружающим базальную область светочувствительной части глаза, и расположенными в этом слое клетками соединительной ткани.

Стекловидное тело состоит из одного слоя эпидермальных клеток (рис. 81). Характерной морфологической особенностью этих клеток

является наличие в их дистальной области относительно крупных вакуолей, несущих на своей поверхности многочисленные микроворсинки (Bedini, 1967). Ядра клеток стекловидного тела округлые; кариоплазма представлена мелкими гранулами хроматина, не образующими отчетливых скоплений в каких-либо зонах ядра. В окружающей ядро цитоплазме обнаруживается лишь относительно небольшое количество оргanelл (Bedini, 1967). Предполагается (Police, 1907), что в период эмбриогенеза клетки стекловидного тела принимают участие в образовании линзочек медиальных глаз. К такому же заключению приходит Бедини (Bedini, 1967) на основании анализа полученных им электронно-микроскопических данных. Бедини (Bedini, 1967) отмечает, что у скорпионов младших возрастов по сравнению с более старшими их

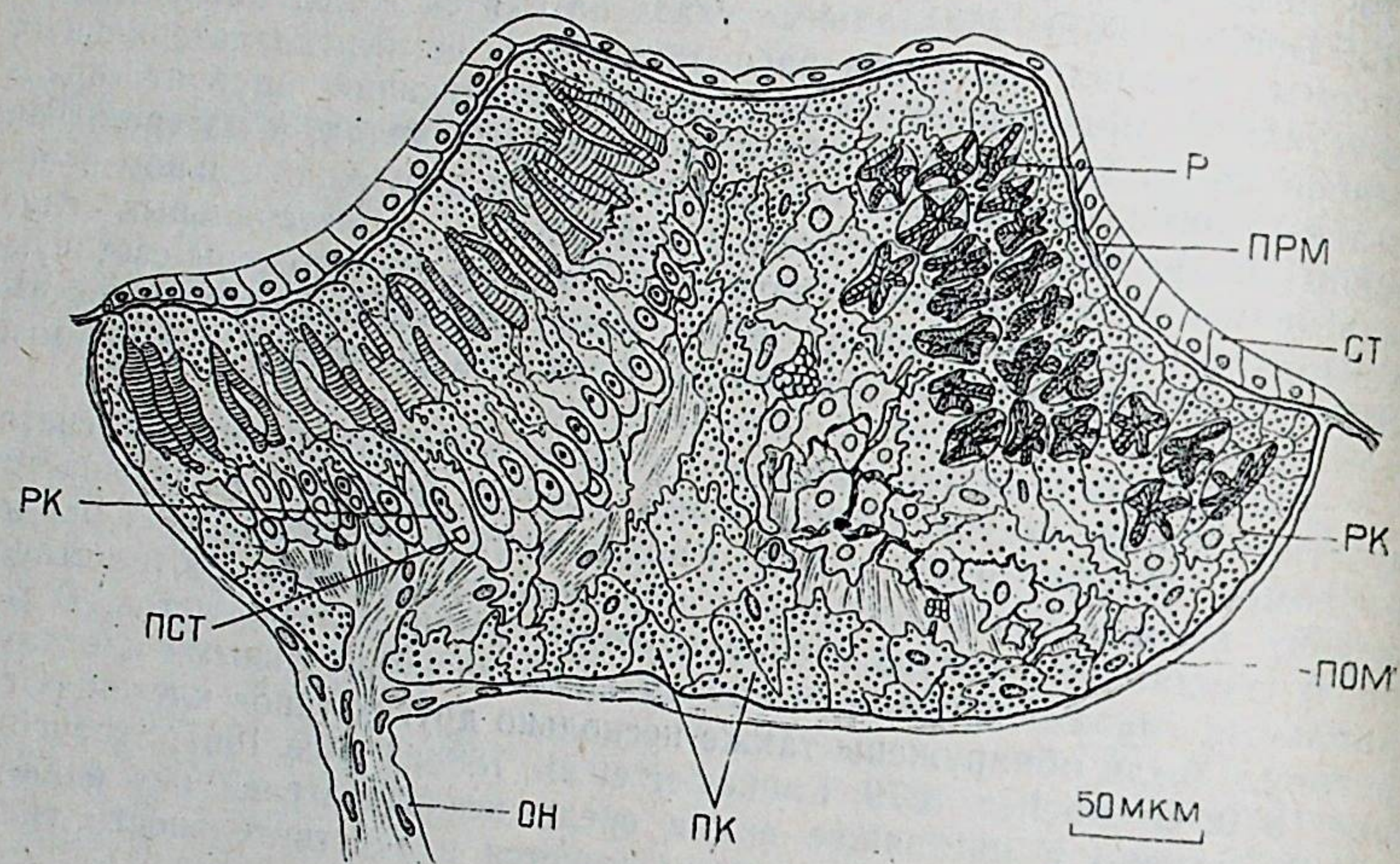


Рис. 81. Медиальные глаза скорпиона *Euscorpis carpathicus*.

Продольный и поперечный разрезы через медиальные глаза; линзочки (корнеолы) не изображены. он — оптический нерв, ПК — пигментные клетки, пом — постретинальная мембрана, прм — преретинальная мембрана, пст — плотное сферическое тельце (phaeosphere), р — рабдом ретинулы, рк — рецепторная (фоторецепторная) клетка, ст — стекловидное тело. (По: Bedini, 1967).

возрастами в клетках стекловидного тела лучше развит аппарат Гольджи, имеется больше вакуолей и эти вакуоли крупнее. Это свидетельствует о том, что у скорпионов младших возрастов клетки стекловидного тела могут принимать активное участие в секреторной деятельности (Bedini, 1967).

Ретинулы медиальных глаз *E. carpathicus* состоят из пяти светочувствительных (фоторецепторных) клеток (Bedini, 1967). В рабдоме ретинулы в соответствии с числом образующих ее рецепторных клеток обнаруживается пять рабдомеров; рабдом на поперечном разрезе имеет звездчатую форму (рис. 81). Рабдомер образован микроворсинками, имеющими длину 1—1,5 мкм и диаметр 50—70 нм. Микроворсинки располагаются вплотную одна к другой; продольные оси микроворсинок направлены под прямым углом к продольной оси рабдомера, являющейся одновременно и оптической осью ретинулы. В цитоплазме рецепторной клетки вблизи микроворсинок находятся пигментные гранулы, относительно большое число митохондрий и многочисленные трубчатые цистерны агранулярного эндоплазматического ретикулаума. В цитоплазме среднего отдела рецепторной клетки, наряду с митохондриями и другими цитоплазматическими компонентами, была обна-

ружена центриоль (Bedini, 1967). Она расположена у основания рабдомера, т. е. в самой дистальной части среднего отдела этой клетки. Ядро рецепторной клетки находится в базальной ее области. У *E. carpathicus* в цитоплазме вблизи ядра были обнаружены своеобразные цитоплазматические образования, которые при светооптических исследованиях на гистологических препаратах имеют вид округлых эозинофильных структур (Bedini, 1967). Аналогичные структуры были найдены в более ранних исследованиях в фоторецепторных клетках и у других видов скорпионов; они были названы Шеурингом (Scheuring, 1913) темными сферическими тельцами (phaeosphere). Согласно электронно-микроскопическим данным (Bedini, 1967), эти тельца у *E. carpathicus* имеют диаметр до 6 мкм и образованы скоплением мелких гранул и волоконцев, диаметр которых составляет 25 нм. Некоторые из этих телец, как отмечает Бедини (Bedini, 1967), содержат вакуоли, заполненные кристалловидной субстанцией. Функциональное значение сферических телец остается невыясненным. В более ранних светооптических исследованиях, посвященных изучению органов зрения скорпионов, их рассматривали в качестве дегенерировавших ядер (Patten, 1890; Parker, 1891) или рабдомероподобных структур (Lankester et al., 1883). Однако, как отмечает Бедини (Bedini, 1967), эти представления, касающиеся функции сферических телец, выглядят маловероятными. Бедини (Bedini, 1967) относит сферические тельца к разряду цитоплазматических структур, специфичных для фоторецепторных клеток.

По данным светооптических исследований, фоторецепторные клетки скорпионов имеют центральный отросток — аксон (Scheuring, 1913). Как сообщает Шеуринг (Scheuring, 1913), центральный отросток отходит от среднего отдела фоторецепторной клетки, т. е. между рабдомером и базальной ядросодержащей ее частью. При электронно-микроскопических исследованиях медиальных глаз *E. carpathicus* не удалось установить местонахождение аксонального бугорка фоторецепторных клеток, от которого отходит центральный отросток (Bedini, 1967). Следует, однако, отметить, что на одной из приведенных в работе Бедини электронных микрофотографий (рис. 11, Bedini, 1967), представлена рецепторная клетка ретинулы *E. carpathicus*, имеющая длинный, относительно тонкий отросток, который отходит от базального полюса перикариона этой клетки; этот отросток выглядит идентичным в морфологическом отношении центральным отросткам (аксонам) рецепторных клеток рецепторов членистоногих. Очевидно, для окончательного выяснения вопроса о том, от какого именно участка фоторецепторных клеток скорпионов отходит центральный отросток, необходимо проведение дальнейших электронно-микроскопических исследований.

В светочувствительном отделе медиальных глаз *E. carpathicus* под сетчатой оболочкой обнаруживаются пучки нервных волокон, отходящие от рецепторных клеток ретинулы (Bedini, 1967). В этих пучках содержится от 20 до 40 нервных волокон; нервные волокна имеют диаметр от 1 мкм до 3 мкм. В их цитоплазме находятся нейрофиламенты, митохондрии, пигментные гранулы. Нервные волокна изолированы от расположенных рядом с ними нервных волокон отростками глиальных клеток.

Пигментные клетки занимают значительную часть светочувствительного отдела глаза, располагаясь между ретинулами сетчатой оболочки и среди пучков нервных волокон (рис. 81), (Bedini, 1967). Ядра этих клеток менее крупные по сравнению с ядрами рецепторных клеток. В пигментных клетках обнаруживаются многочисленные пигментные гранулы и лишь небольшое количество митохондрий и других компонентов цитоплазмы (Bedini, 1967).

Латеральные глаза

Изучению строения латеральных глаз было посвящено несколько работ, выполненных с применением светоптических (Graber, 1879; Lankester et al., 1883; Parker, 1891; Police, 1907; Scheuring, 1913) и электронномикроскопических (Bedini, 1967) методов исследования. Светочувствительный отдел латеральных глаз окружен оболочкой, в ко-

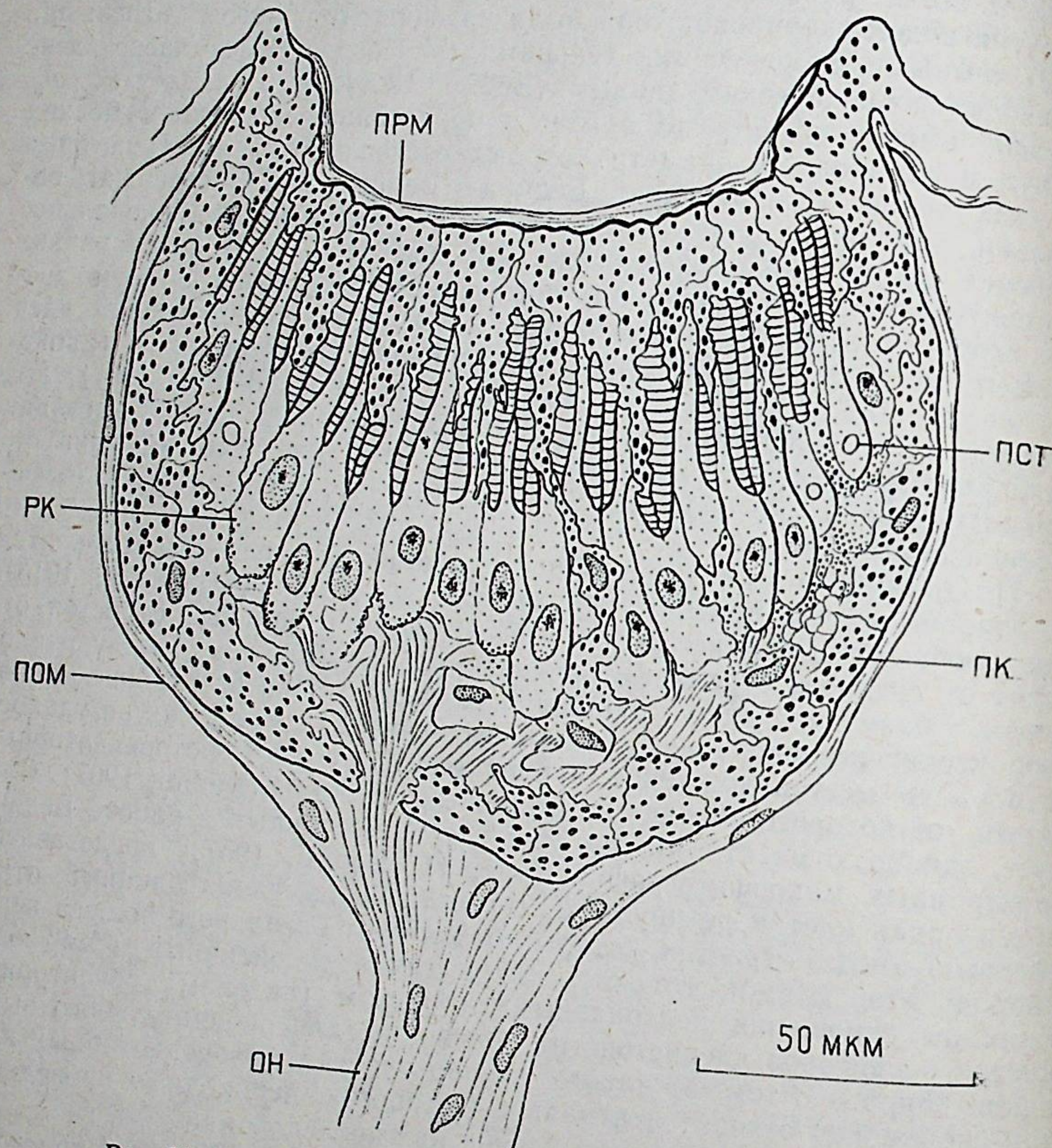


Рис. 82. Латеральный глаз скорпиона *Euscorpium carpathicus*.

Продольный разрез через глаз; линзочка (корнеола) не изображена. он — оптический нерв, лк — пигментная клетка, пом — постретинальная мембрана, прм — преретинальная мембрана, пст — плотное сферическое тельце (phaeosphere), рк — рецепторная (фоторецепторная) клетка. (По: Bedini, 1967).

торой выделяют две ее части: преретинальную и постретинальную мембраны (рис. 82). Светочувствительный слой (ретины) латерального глаза состоит из ретинул.

Ретинулы *E. carpathicus* образованы несколькими, от двух до десяти, ретинулярными (фоторецепторными) клетками (Bedini, 1967). Ретинулы, состоящие из небольшого числа рецепторных клеток, располагаются ближе к периферической зоне сетчатой оболочки глаза, но встречаются и в ее центральной области. Дистальную часть ретинулы занимает рабдом. Рабдомеры рабдома образованы вплотную прилегающими одна к другой микроворсинками, отходящими от поверхности рецепторных клеток в их дистальной области. В ретинулах, со-

стоящих из двух рецепторных клеток, между рабдомерами этих клеток обнаруживаются относительно широкие межклеточные промежутки (Bedini, 1967). Такие рабдомы относятся, согласно их классификации, предложенной Уолкеном (Wolken, 1961), к открытого типа рабдомам. Ретинулы *E. carpathicus*, состоящие из большего числа рецепторных клеток, имеют рабдомы закрытого типа, характеризующиеся плотно прилегающими друг к другу рабдомерами (Bedini, 1967).

В латеральных глазах *E. carpathicus* были обнаружены (Bedini, 1967), наряду с рецепторными клетками, многочисленные пигментные клетки. Эти клетки располагаются в периферической зоне светочувствительного отдела глаза и в сетчатой оболочке между ретинулами (рис. 82). Структурная организация этих клеток и остальных основных элементов латеральных глаз сходна, как отмечает Бедини (Bedini, 1967), с аналогичными структурными образованиями медиальных глаз *E. carpathicus*.

Заключение

Как следует из приведенных в этой статье экспериментальных данных, полученных при изучении морфофункциональной организации периферического отдела нервной системы скорпионов, эта группа членистоногих характеризуется разнообразными и относительно хорошо развитыми органами чувств. Скорпионы имеют довольно слабое зрение, что может быть связано с их ночным образом жизни (Vachon, 1953). Ведущую роль у них играют, по-видимому, органы чувств, реагирующие на механические и химические стимулы внешней среды: гребневидный орган, трихоботрии, а также чувствительные волоски, расположенные на просоме, педипальпах, ногах и других отделах тела и его конечностей. Эти рецепторы контролируют все наиболее важные стороны поведения скорпионов в период их размножения (Alexander, 1959), при отыскании добычи (Cloudsley-Thompson, 1961; Abushama, 1964) и т. п. Большое значение у скорпионов имеют проприорецепторы, и в частности щелевидные рецепторы, являющиеся важнейшими элементами нервной системы при координировании двигательной активности сегментов тела и конечностей. К настоящему времени накоплен относительно обширный экспериментальный материал, полученный при полевых исследованиях поведения скорпионов и изучении их поведенческих реакций в лабораторных условиях. Однако более детальное обсуждение вопросов, касающихся выяснения функционального значения, которое имеют органы чувств скорпионов при тех или других их поведенческих реакциях, выходит за рамки этой статьи.

ЛИТЕРАТУРА

- Иванов В. П. Ультраструктурная организация хеморецепторов насекомых. — Тр. Всесоюз. энтомол. общ. т. 53, Л., «Наука», 1969, с. 301—333.
- Иванов В. П. Тонкое строение механорецепторных волосков насекомых. — В кн.: Механизмы работы рецепторных элементов органов чувств. Л., «Наука», 1973, с. 140—146.
- Иванов В. П. Электронно-микроскопическое исследование механорецепторных волосков насекомых. — Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. 77, Л., 1978, с. 5—15.
- Иванов В. П., Балашов Ю. С. Структурно-функциональная организация гребневидного органа скорпиона *Buthus eupeus* Koch. (Scorpiones, Buthidae) по данным электронной микроскопии. — Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. 85, Л., 1979, с. 73—87.
- Иванов В. П., Балашов Ю. С., Игнатъев А. М. Локализация и функциональные особенности органов вкуса скорпиона *Buthus eupeus* Koch. (Scorpiones, Buthidae). — В кн.: Хеморецепция насекомых № 5. Вильнюс, 1980, с. 77—84.
- Игнатъев А. М., Иванов В. П., Балашов Ю. С. Тонкое строение и функция трихоботрий скорпиона *Buthus eupeus* Koch. (Scorpiones, Buthidae). — Энтомол. обозр., 1976, т. 55, № 3, с. 525—532.

С. А. Леонович, В. А. Троицкий

РЕЦЕПТОРНЫЕ ОРГАНЫ НА ПЕРЕДНИХ КОНЕЧНОСТЯХ
У ГАМАЗОВЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARINA, GAMASINA)

Характерной чертой паразитиформных клещей и, в частности, гамазовых, представляющих одну из обширнейших групп мезостигмат*, является использование передних конечностей в качестве аналогов антенн насекомых. Они служат для размещения органов чувств, играющих важную роль при поиске объектов питания, что в некоторых группировках клещей приводит даже к утрате ими ходильной функции и преобразованию ног I в щупики. Очевидно, что выяснение особенностей строения, функционирования и эволюции рецепторов передних конечностей позволяет нам приблизиться к пониманию путей приспособления клещей и их органов чувств к тому или иному типу питания, в том числе к кровососанию.

Достаточно полно исследованы органы чувств на передних конечностях (органы Галлера) лишь у иксодоидных клещей (надсемейство Ixodoidea), (Foelix, Axtell, 1972; Roshdy et al., 1972; Балашов, Леонович, 1976, 1977, 1978; Леонович, 1977, 1978, 1979, 1980а и др. работы тех же авторов). В отношении же гамазовых клещей, равно как и всех остальных Parasitiformes, мы подобными сведениями не располагаем. Имеется несколько работ, выполненных методами электронной микроскопии и посвященных двум видам гамазид: *Macrocheles muscaedomesticae* (Coons, 1970; Coons, Axtell, 1973; Axtell et al., 1973) и *Phytoseiulus persimilis* (Jackson, 1975). В то же самое время одних семейств гамазовых клещей в мировой фауне насчитывается около 40 (Брегетова, 1977). Особый интерес к гамазовым клещам, помимо их практического значения, определяется также тем, что в данной группе отмечены разнообразные типы питания (сапрофагия, хищничество, факультативное и облигатное кровососание и др.), в том числе разные стадии перехода от хищничества к кровососанию даже в пределах отдельных родов.

Мелкие размеры гамазовых клещей и их рецепторов, наряду с принципиальными ограничениями световой оптики, делали невозможным сколько-нибудь приемлемое изучение органов чувств гамазид без применения методов электронной микроскопии. Предлагаемая работа представляет собой первую попытку сравнительного исследования рецепторов передних конечностей у ряда видов гамазовых клещей, принадлежащих к различным семействам, проведенную методами растровой электронной микроскопии.

* В данной работе авторы придерживаются классификации паразитиформных клещей, предложенной Н. Г. Брегетовой (1977).

Авторы исследовали частично спиртовой материал, но главным образом клещей, предварительно заключенных в гуммиарабиковую смесь (жидкость Фора-Берлезе) с целью определения, для чего жидкость Фора удалялась. Все изученные клещи были взяты из коллекций Зоологического института АН СССР. Перечень видов не дается, так как все они даны в разделе описания особенностей строения тарзальных рецепторов по семействам (см. ниже). Всего было исследовано 35 видов клещей, относящихся к 24 родам, 13 семействам и 6 надсемействам когорты Gamasina.

Препараты на предметных стеклах размачивались в теплой дистиллированной воде (30—50°) в течение 10—12 час, после чего обезживались в серии спиртов (20%, 30%, 40%, ... 96%), высушивались на воздухе, напылялись углем и золотом на установке для термического напыления ЕРА-100 (ФРГ), либо методом катодного напыления золотом на установке «Эдвардс» (Англия), после чего исследовались в растровом электронном микроскопе «Стереоскан-2А» (Кембридж).

Типы волосковых органов на тарзусах передних конечностей
и их возможные функции

Функция чувствительных образований (сенсилл) на тарзусах ног I, совокупность которых называют «рецепторным полем» или даже «органом Галлера» (по аналогии с иксодоидными клещами) остается в значительной мере неясной. В определителях обычно указывается, что рецепторное поле представлено «контактными или дистантными хеморецепторами» (см., например, «Определитель обитающих в почве клещей Mesostigmata»). Наблюдения за поведением клещей позволили высказать предположение об обонятельной функции волосков тарзуса I у *Ophionyssus natricus* (Camin, 1953) и *Parasitus coleopratorum* (Rapp, 1959), причем у первого вида обонятельная функция приписывается особым булавовидным (club-shaped) волоскам. Рядом авторов (Farish, Axtell, 1966; Jalil, Rodrigues, 1970) показана обонятельная функция для сенсилл тарзуса у *Macrocheles muscaedomesticae*.

Исследования методами растровой электронной микроскопии в силу невысокого качества микрофотографий (Coons, Axtell, 1973; Jackson, 1975) не позволили авторам провести достаточно адекватное разделение сенсилл на типы по строению их волосковых отделов, а предложенные классификации либо слишком громоздки и неудобны, либо затрудняют сравнительный анализ.

Вопросы классификации сенсилл членистоногих, обсуждать которые в настоящей работе представляется нецелесообразным, являются сложными, запутанными и нуждаются в разработке. При выделении определенных разновидностей сенсилл на тарзусах гамазовых клещей мы использовали морфологическую типизацию, привлекая данные не только о внешнем, но и о внутреннем строении волосков, и пытались также на основании морфологических данных и имеющихся в литературе сведений по рецепторам членистоногих определить вероятную функцию того или иного типа сенсиллы.

Основные типы сенсилл на TI, а также особенности строения их совокупностей у различных клещей иллюстрируются микрофотографиями (рис. 1—48).

Первая выделенная нами разновидность включает волоски с хорошо развитой сочленованной ячейкой, образующие на поверхности зубчики, либо продольные ребра (рис. 1—8). Основной чертой строения подобных волосков является то, что внутренний канал в них выявляется лишь в базальной области, что хорошо видно на сколах воло-

сков (рис. 5), а по основной длине они стержневидны (рис. 6). Это позволяет нам почти безошибочно отнести их к тактильным механо-рецепторам, так как стержневидные волоски типичны исключительно для рецепторов указанной функции (McIver, 1975, и многие другие обзорные работы). Такие волоски опушают все конечности клещей, именно они образуют хетом тела. На TI, за редкими исключениями, они встречаются ближе к базальной области членика и не входят

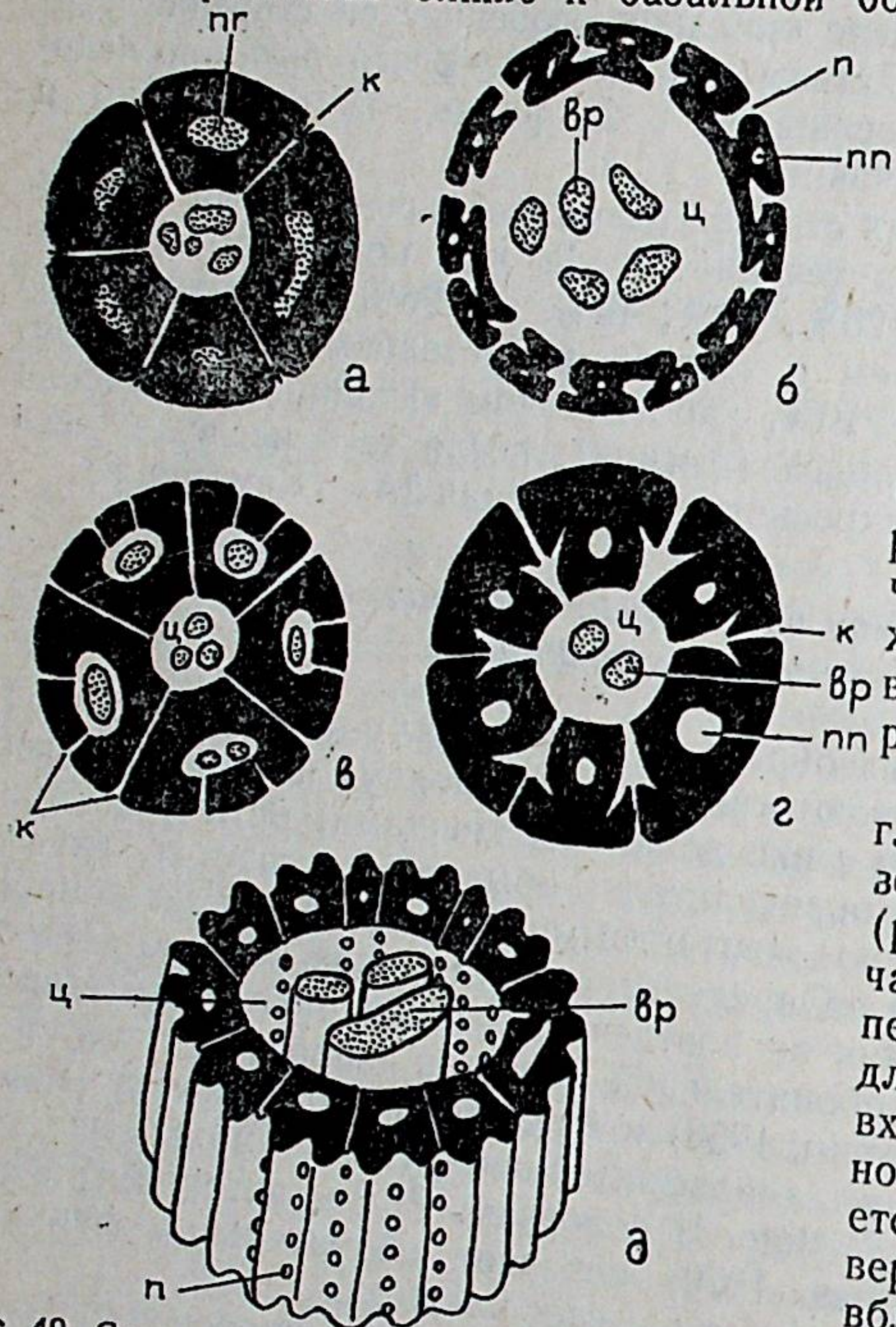


Рис. 49. Строение волосковых отделов некоторых типов сенсилл по данным электронной микроскопии у насекомых и клещей.

а — б: два типа рецепторов с порами на TI у *Macrocheles muscaedomesticae* (Gamasina), (рисунок выполнен с фотографий из работы: Coops, Axtell, 1973); в — г: сходные с ними типы волосков из органа Галлера *Nyalomma asiaticum* (из: Леонович, 1978), в — бороздчатый волосок передней группы сенсилл, г — посткапсулярный волосок; д — обонятельная сенсилла на антенне таракана *Periplaneta americana* (из: Altner et al., 1977).

Третий тип встречается только в тарзальных комплексах. Это волоски, несущие на поверхности редкие глубокие бороздки (рис. 11, 12), отличающиеся от ребристых механорецепторов как габитуально, так и внутренним строением, выявляемым на сколах (рис. 13). В середине волоска имеется центральная внутренняя полость, от которой отходят каналы, сообщающие ее со средой; в промежутках между ними располагаются дополнительные периферические продольные полости (рис. 13). Волоски такого строения были обнаружены Кунзом и Акстелем на TI у *Macrocheles muscaedomesticae* (рис. 49, а), однако им не удалось соотнести данные просвечивающей электронной микроскопии с каким-либо типом волосков из числа видимых в растровом микроскопе. Наши исследования показали, что это — именно бороздчатые волоски базиконического типа (рис. 11, 12). Похожие волоски обнару-

жены в органе Галлера иксодоидей (рис. 49, в), встречаются у насекомых разных отрядов. По электрофизиологическим данным регистрации импульсной активности (потенциалов действия) рецепторных клеток сенсилл подобного типа у *Periplaneta americana* (Altner et al., 1977) адекватными раздражителями для них являются температура и уровень влажности. Интересно, что и в поведенческих опытах на *Laelaps echidnina* показана реакция части волосков TI на температуру, по мнению автора — на инфракрасное излучение (Bruse, 1971). Весьма вероятно, что ответственными за эту функцию являются именно подобные сенсиллы, весьма характерные для тарзальных комплексов гамазовых клещей.

Четвертый тип представлен тонкостенными, полными внутри базиконическими волосками, несущими на поверхности множество мелких продольных бороздок или упорядоченно расположенных пор (рис. 14—17). На сколах обнаруживаются поры, сообщающие полость волоска со средой (рис. 15), и дополнительные полости в промежутках между ними. Волоски подобного строения известны у насекомых (рис. 49, д), обнаружены на срезах в просвечивающем электронном микроскопе у *M. muscaedomesticae* (рис. 49, б), в органах Галлера иксодоидных клещей (рис. 49, в). (Леонович, 1977, 1978, 1980а). По электрофизиологическим данным Альтнера с соавторами (1977) сенсиллы указанного типа представляют собой одну из модификаций обонятельных сенсилл, отличающуюся от таковых «классического» строения, т. е. с системой пор и поровых трубочек (Schneider, Steinbrecht, 1968; Steinbrecht, 1970; Леонович, 1980б), спектром воспринимаемых летучих молекул; некоторые разновидности волосков такого типа могут содержать терморепторную клетку (Altner et al., 1977). Весьма вероятно, что у гамазовых клещей именно волоски такого типа участвуют в обонятельной рецепции, так как обонятельная функция показана для тарзальных комплексов некоторых гамазид (см. выше), а других приемлемых с морфологической точки зрения кандидатов на эту роль на TI клещей не обнаруживается. Дополнительным средством идентификации подобных волосков могут служить упорядоченные загрязнения, возникающие на их поверхности при фиксации в спирте (рис. 18), которые соответствуют наружным отверстиям пор, что было отмечено Кунзом и Акстелем (1973), а также спадение тонких стенок волосков.

Второй тип составляют гладкостенные трихоидные волоски, полые внутри (рис. 9, 10), почти не встречающиеся на ногах, кроме первой пары. Это самые длинные волоски из числа входящих в состав тарзального комплекса. Иногда удается обнаружить пору в верхней трети волоска, либо вблизи его вершины. Эти ультраструктурные признаки, наряду с анализом данных Кунза и Акстеля (1973), обнаруживающих подобные волоски у *Macrocheles muscaedomesticae*, позволяют нам с большой долей уверенности отнести их к контактным хеморецепторам, т. е. органам вкуса.

Таким образом, для TI гамазовых клещей характерны 4 типа рецепторных образований:

1. Зубчатые, ребристые, либо гладкостенные стержневидные волоски, вероятные тактильные механорецепторы.
2. Полые трихоидные гладкостенные волоски с порами у вершины, вероятные контактные хеморецепторы, т. е. органы вкуса.
3. Бороздчатые полые базиконические волоски с системой дополнительных полостей и каналцев, вероятные термо-гигрорецепторы.
4. Пористые полые тонкостенные волоски с бороздками или без них, базиконического типа (предположительно, обонятельные рецепторы).

Три последних типа волосковых органов образуют тарзальные рецепторные комплексы у гамазовых клещей. В дальнейшем, исключительно с целью удобства изложения, мы будем именовать эти типы следующим образом: хетонидные сенсиллы (I тип) трихоидные сенсиллы (II тип), бороздчатые базиконические сенсиллы (III тип) и пористые базиконические сенсиллы (IV тип).

Строение тарзальных рецепторных комплексов
в разных семействах гамазовых клещей

Семейство Veigaiidae Oudemans, 1939

Veigaia nemorensis C. L. Koch, *V. kochi* (Trag.). Кроме этих двух видов, изученных в растровом электронном микроскопе, ряд видов просмотрен на препаратах в световой оптике. Сенсиллы распределены по TI так, что на дорзальной поверхности их концентрация выше (рис. 19), обнаруживают тенденцию к концентрации у вершины членика, и основная их масса занимает от $1/2$ до $1/3$ верхней части тарзуса (у разных видов). Хетоидные сенсиллы гладкостенные, заходят почти до вершины TI, вперемежку с ними расположены (лишь в дистальном отделе членика) трихонидные сенсиллы (рис. 19, 20). Вблизи предлапки на дорзальной стороне присутствует несколько пористых базиконических сенсилл, а также сенсилл, не поддающихся идентификации (рис. 20). Общее число сенсилл велико (40—50 и более у разных видов). Трихонидные сенсиллы у вершины TI по высоте превышают предлапку с коготками, от небольшого превышения до почти двукратного (*V. paradoxa* → *V. nemorensis* → *V. arvensis* → *V. exigua*), но не за счет увеличения размеров волосков, а за счет уменьшения размеров предлапки. В целом концентрация сенсилл плавно нарастает к дистальному отделу; граница, выделяющая собственно тарзальный комплекс, отсутствует.

Семейство Zerconidae Canestrini, 1891

Zercon foveolatus Hal., *Z. sp.* TI равномерно покрыт расположенными мутовками хетоидными сенсиллами зубчатого типа. В тарзальном комплексе (рис. 21) выделяются трихонидные и пористые базиконические сенсиллы, последние зачастую благодаря спавшимся стенкам и характерным загрязнениям, указывающим положение пор (рис. 22). Кроме них, присутствуют тонкие короткие волоски (рис. 21). У *Z. foveolatus* трихонидных более 20, пористых базиконических 6—7, тонких — 2—3. Пористые базиконические располагаются двумя группами среди трихонидных (рис. 21), бороздчатых базиконических обнаружить не удалось.

Семейство Rhodacaridae Oudemans, 1902

Gamasellus montanus (Willm.). Строение тарзального комплекса весьма напоминает таковое *Veigaia* (рис. 23). Основная масса сенсилл на TI однотипна: гладкостенные длинные волоски (видимо, трихонидные и хетоидные, но разграничить их внешне практически невозможно). В дистальном отделе TI на дорзальной стороне две группы пористых базиконических волосков (7—8) и несколько коротких тонких волосков.

Euryparasitus emarginatus (C. L. Koch). Тарзальный комплекс четко отграничен (рис. 24). Остальные сенсиллы тарзуса представлены зубчатыми и ребристыми хетоидными, а также трихонидными сенсиллами. Трихонидные также сосредоточены в дистальном отделе TI и входят в состав компактной группы (рис. 24), окружая ее по периферии. Группа, в свою очередь, представлена 5 пористыми базиконическими, тремя бороздчатыми базиконическими, а также тремя тонкими короткими волосками.

Семейство Aceosejidae Baker et Wharton, 1952

Neojordensia levis (Oudms. et Voigts). На TI мутовками сидят гладкостенные хетоидные волоски, последняя мутовка отграничивает

тарзальный комплекс (рис. 26). Последний включает трихонидные сенсиллы, две группы пористых базиконических (5 и 2—3 на расстоянии), а также 3 тонких коротких волоска (рис. 26, 27). Хотя бороздок ни на одном из волосков выявить не удалось, по форме некоторые напоминают бороздчатые базиконические. Весь комплекс занимает $3/4$ окружности членика, кроме самой вентральной области.

Proctolaelaps pygmaeus (Mull.). Хетоидные сенсиллы ребристые. Комплекс (рис. 28) включает трихонидные, пористые базиконические (2—3), тонкие волоски (2—3). Бороздчатые базиконические выявляются лишь в отдельных случаях, полностью определить их число и число трихонидных не удалось. Четкая граница комплекса отсутствует.

Семейство Ameroseiidae (Berl., 1919), Evans, 1961

Ameroseius sp. Хетоидные сенсиллы зубчатые (рис. 1), сидят мутовками. Основная часть комплекса представлена трихонидными волосками, в дистальной области на небольшом участке группа пористых базиконических волосков (4—5), отдельные бороздчатые базиконические и тонкие волоски (рис. 29).

Семейство Macrochelidae Vitzthum, 1930

Macrocheles matrius matrius (Hull); *M. montanus* Willm.; *M. sp.* (возможно, 2—3 вида). У представителей этого рода ноги I превращены в настоящие щупики, коготок и предлапка отсутствуют. На вершине TI пучок волосков, иногда слегка смещенный на дорзальную сторону (рис. 30). Хетоидные сенсиллы зубчатые, располагаются лишь в нижней четверти тарзуса. Основная масса волосков пучка — трихонидные (рис. 31, 30), но среди них выявляются также пористые и бороздчатые базиконические волоски (рис. 31). Иногда пористые базиконические сидят в центре группы, окруженные по периметру трихонидными волосками (часть *Macrocheles sp.*). В некоторых случаях (часть *M. sp.*) обнаружены слившиеся основания волоски в общей ячейке.

В пределах рода весь комплекс варьирует от менее упорядоченного к более упорядоченному (пористые в середине, трихонидные большей длины).

Neopodocinum mrciaki Selln. На TI сохраняется редуцированный коготок, смещенный на вентральную сторону (рис. 32). Хетоидные сенсиллы зубчатые и гладкостенные. Комплекс (рис. 32) представлен 13—14 трихонидными сенсиллами разной длины, пористыми и бороздчатыми базиконическими (6—7), расположенными среди трихонидных. Присутствует «тройная» сенсилла — слившиеся основания 3 волоска в общей сочленовой ячейке.

Семейство Pachylaelaptidae Vitzthum, 1931

Pachylaelaps siculus Berl. Хетоидные волоски зубчатого типа. В тарзальном комплексе — трихонидные, бороздчатые и пористые базиконические волоски, присутствует «тройная» сенсилла (рис. 33). Взаиморасположение волосков сенсилл видно на той же фотографии.

Семейство Laelaptidae Berlese, 1892

Hypoaspis aculeifer (Can.). В комплексе 6 пористых базиконических, 12—13 бороздчатых двух типов: короткие без выраженной сочленовой ячейки и длинные с выраженной ячейкой; несколько трихонидных волосков, последние тонкие, короче бороздчатых. Взаиморасположение сенсилл видно на рис. 34.

Ololaelaps veneta Berl. 8 пористых базиконических волосков, среди них — бороздчатые волоски трех типов, различающихся по длине и выраженности ячейки; трихонидные волоски. Общий характер расположения представлен на рис. 35.

Haemolaelaps glasgowi (Ewing). 4 пористых базиконических волоска (3 несколько редуцированы), 8—9 бороздчатых вблизи них, еще 8—9 несколько проксимальнее, трихонидные волоски. Присутствуют слившиеся основаниями «двойные» волоски (рис. 36), разной длины у различных экземпляров клещей.

Eulaelaps stabularis (C. L. Koch), *E. kolpakovae* Breg. у обоих видов комплексы весьма сходны, число сенсилл в них относительно невелико (рис. 37). Основная масса сенсилл комплекса — бороздчатые базиконические волоски, часть их (8—9) окружают центральную группу, включающую 5 коротких пористых, 4—5 бороздчатых и 2 трихонидных волоска (рис. 37). Кроме коротких пористых, имеются длинные волоски с частыми неглубокими бороздками, последние обнаружены и на других ногах.

Laelaps agilis C. L. Koch. 8 пористых базиконических и 1 тонкий волоски сконцентрированы в группу, слегка погруженную за счет разрастания дистальной части поверхности TI, на которой помещены 2 массивных трихонидных волоска (рис. 38). Бороздчатые базиконические и трихонидные волоски окружают эту группу кольцом со всех сторон, часть трихонидных и бороздчатых образуют группу проксимальнее скопления пористых волосков.

Myonyssus gigas (Oudemans). 5 пористых и 3 коротких бороздчатых базиконических волоска образуют группу, вокруг которой двумя рядами размещены бороздчатые волоски двух типов и трихонидные волоски (в первом ряду 5, во втором 10—11 волосков). С дистальной стороны центральная группа прикрыта двумя гладкостенными массивными волосками, расположенными на особых конических выростах кутикулы (рис. 39).

Raillietia auris (Leidy) Trouess. В комплексе сенсилл мало (рис. 40). Углубление для сенсилл на указанном снимке артефактно, оно не столь глубоко, хотя и имеется. Комплекс включает 4 пористых базиконических волоска, 1—2 крайне редуцированных волоска, не поддающихся идентификации; вокруг них 3—4 бороздчатых и массивные трихонидные волоски, окружающие пористые (трихонидных — 8—9).

Семейство Haemogamasidae Berl.

Это семейство будет рассмотрено нами в отдельной работе. Здесь наметим лишь наиболее общие черты строения тарзального рецепторного комплекса хемогамазид. Сенсиллы сконцентрированы на небольшом участке, граница комплекса выражена (рис. 41), либо слабо выражена (*Haemogamasus hirsutosimilis*). Иногда имеется слабое углубление (на рис. 41 артефакт). Основу комплекса составляют пористые и бороздчатые базиконические волоски, либо только бороздчатые волоски. Защита их компактной группы иногда осуществляется по типу *Laelaps* и *Myonyssus* (отметить разрастание конусов кутикулы на рис. 41). Если пористые волоски имеются, их обычно 4—5.

Семейство Hirstionyssidae Evans et Till, 1966

Hirstionyssus criceti (Sulz), *H. isabellinus* (Oudemans). Сенсиллы размещены на небольшом участке вблизи присоски (рис. 42). В составе комплекса 6—8 пористых, 2—3 бороздчатых базиконических волоска и трихонидные двух типов (длинные и короткие), которые окружают группу пористых.

Семейство Macronyssidae Oudemans, 1936

Ornithonyssus bacoti (Hirst). Сенсиллы комплекса располагаются на участке тонкой кутикулы, слегка погружены (рис. 43). В его составе 4 пористых базиконических, бороздчатые (2 коротких и несколько длинных), трихонидные двух типов (рис. 44). Присутствует несколько крайне редуцированных волосков неопределенного типа (рис. 44).

Ichoronyssus flavus (Kol.). Строение комплекса напоминает такое *O. bacoti*. По периметру комплекс окружен 8 волосками, состав центральной группы точно определить не удалось ввиду сильных загрязнений; по форме волосков его составляют базиконические и трихонидные волоски.

Семейство Dermanyssidae Kolenati, 1895

Dermanyssus passerinus Trouess., *D. gallinae* (Redi) Dug. В комплексе — бороздчатые волоски двух типов (длинные и очень короткие), пористые базиконические и трихонидные. Характер расположения виден на рис. 45.

Liponyssoides (Allodermanyssus) sanguineus (Hirst). 5 пористых волосков окружены 12-ю бороздчатыми и трихонидными (рис. 46).

Семейство Spinturnicidae Oudemans, 1901

Spinturnix sp. 4 массивных пористых базиконических волоска (рис. 15, 47, 48) и 3 коротких бороздчатых окружены 5—6 трихонидными (рис. 47). Между пористыми волосками присутствует окруженная валиком щель (рис. 48), возможно, наружное отверстие щелевидного рецепторного органа. Взаиморасположение сенсилл видно на рис. 47, 48.

Гомология сенсилл на передних лапках гамазовых и иксодидных клещей

Гомология сенсилл на TI и сформированных из них сложных органов как в пределах гамазид (и вообще мазостигмат), так и в сравнении их с иксодидными клещами до сего времени дискутируется. Так, Фонсека (Fonseca, 1958) считает тарзальный рецепторный орган *Spraeleoghynchidae* (Gamasina) гомологичным органам Галлера иксодидных клещей. Другие авторы отрицают какие-либо гомологии тарзальных рецепторов между *Mesostigmata* и *Ixodoidea* (Haarlov, 1943). По мнению Радовски (Radovsky, 1967), даже в пределах *Mesostigmata* нет никаких гомологий рецепторов передних ног между свободноживущими и паразитическими формами, и так далее. Такой разнотипности не удивителен и объясняется тем, что все указанные (и многие другие) авторы базировались лишь на светооптических данных изучения целых клещей. Вместе с тем, вопрос этот имеет принципиальное значение для путей эволюции поисковых рецепторов в указанных группах клещей.

Анализ наших данных, полученных с помощью растрового электронного микроскопа, позволяет нам высказать следующую точку зрения. Основные типы рецепторов, формирующие тарзальные рецепторные комплексы гамазид, несомненно гомологичны в пределах всей группы, как между свободноживущими и паразитическими формами (группами), так и в пределах них. В пользу этого говорит, во-первых, то, что сходные по внешней и внутренней морфологии типы сенсилл формируют тарзальные комплексы во всех исследованных семействах, несмотря на различия в числе сенсилл того или иного типа или

различия в форме волосков определенного типа, что давало повод считать их качественно отличающимися при светооптическом исследовании. Дополнительным свидетельством является характер взаиморасположения сенсилл. Так, бороздчатые волоски помещаются почти всегда несколько проксимальнее пористых базиконических, что имеется даже в случае образования компактного пучка хет на вершине тарзуса (*Macrocheles*). Пористые базиконические волоски у многих групп, обладающих слабосконцентрированным рецепторным комплексом, располагаются двумя группами (*Zercon*, *Gamasellus*, *Neojordensia* и др.), в большинстве же случаев — одной группой. Однако имеется и ряд явно переходных стадий, указывающих на то, что подобная группа, вероятнее всего, сформировалась путем слияния двух групп (например, *Eulaelaps*).

Что касается возможных гомологий с иксодоидными клещами, то они, по нашему мнению, отсутствуют, по крайней мере в прямом виде. Основной отдел органа Галлера иксодоидей — обонятельная капсула — сформирован из обонятельных волосков принципиально иного, чем у гамазовых клещей, строения (Леонович, 1978, 1980a). Последние соответствуют плану строения посткапсулярным волоскам органа Галлера (сравнить рис. 49, б и 49, г), поэтому пористые волоски гамазид можно было бы гомологизировать только с посткапсулярными иксодоидей. Иными словами (можно привести и другие примеры), если гомологии и есть, то весьма отдаленные; возможно, что некоторые типы сенсилл в более архаичной форме и были унаследованы от каких-то общих предков, но об этом рано пока судить без исследования большего числа групп паразитиформных клещей.

Некоторые возможные пути эволюции тарзальных комплексов гамазовых клещей

Сравнительное исследование организации рецепторных комплексов передних лапок у гамазовых клещей позволяет нам в первом приближении охарактеризовать некоторые наиболее общие черты эволюции этих образований в пределах группы. Эволюционные преобразования рецепторных комплексов определялись, видимо, с одной стороны, — приспособлением к оптимальному выполнению функции поиска, а с другой, — возможностью тех или иных преобразований, т. е. уровнем специализации предковых форм.

Первоначально, по-видимому, определенные типы дистантных и контактных рецепторов (хемотрецепторов и термотрецепторов) развились на TI в силу наибольшей оптимальности такого расположения с функционально-этологической точки зрения: передними ногами клещи могли ощупывать добычу или субстрат, а разнесенные в стороны на подвижных придатках передней части тела группы рецепторов дистантного действия позволяли бы определять местонахождение источника стимула по градиенту.

Преимущественное сохранение основной массы сенсилл TI на его дорзальной поверхности можно объяснить тем, что на ранних этапах эволюции ноги I служили в основном для ходьбы; при таком расположении рецепторных волосков на TI явилось нецелесообразным, так как механорецепторных сенсилл на TI всегда включает 1—2 механорецепторных клетки («чистые» вкусовые волоски у артропод неизвестны). Вряд ли гамазовые клещи представляют в данном случае исключение. У рецентных форм тактильные волоски сохранились в базальном отделе TI, часто редуцированы, лишь изредка заходят до вершины члена (некоторые *Veigaia*).

Дальнейшая специализация заключалась в концентрации волосков сенсилл на небольшом участке, сопровождавшейся одновременно дифференцировкой самих сенсилл. Этот процесс проходил, видимо, независимо в разных группировках гамазовых клещей и определялся тем, что концентрация способствует значительному улучшению поисковой функции, позволяя, с одной стороны, точнее определять источник раздражения дистантно (базиконические волоски), и, с другой стороны, более тонко исследовать его контактно (трихоидные волоски).

Процессы концентрации сенсилл разных типов, проходившие иногда независимо, а иногда в связи друг с другом, дифференцировка сенсилл в пределах типов и упорядочивание их совокупности привели к формированию тарзального рецепторного органа различного строения в разных группах гамазовых клещей.

У *Veigaiaidae* (*Veigaia*) сенсиллы расположены диффузно, отчетливо прослеживается их концентрация в верхнем отделе TI (разные виды *Veigaia*). Не отчетливо выражены границы рецепторного комплекса у церконид (*Zercon*), арктакарид (*Arctacarus beringianus**, *A. dzungaricus**), некоторых родакарид (например, *G. montanus*, *Rhodacarellus perspicuus**), других представителей родакароидного комплекса (например, *Neojordensia levis* (Aceosejidae), иногда — у *Macrocheoidea*, например, у *Stylochirus rovennensis** (Ologamasidae). У многих же *Rhodacaroidea* и *Macrocheloidea*, а также у всех изученных представителей лелаптоидного и макрониссоидного комплексов тарзальные рецепторы собраны в компактную, хорошо отграниченную группу, которую можно назвать тарзальным рецепторным органом.

Интересно, что для многих перечисленных выше гамазид, обладающих слабодифференцированным тарзальным органом, характерна высокая степень концентрации пористых волосков, которые собраны в 2 группы (*Zercon*, *Gamasellus*, *Neojordensia*).

Можно выделить две основные тенденции в эволюции тарзального рецепторного органа, характерные для гамазовых клещей и развивавшиеся параллельно в различных надсемействах.

Первая типична в основном для хищных форм и тесно коррелирует с утратой ногами I ходной функции и преобразованием их в шупики. Концентрация трихоидных (или иных) типов сенсилл на небольшой площадке вблизи коготка, смещение последнего на вентральную сторону и дальнейшее исчезновение приводит к образованию «пучка» сенсилл на вершине лапки. Конечные стадии подобного процесса наблюдаются, с одной стороны, у *Macrocheles* из *Macrocheloidea*, а с другой — у *Iphidozercon** (сем. Aceosejidae) из *Rhodacaroidea*. Различные аналоги промежуточных стадий также встречаются в обоих комплексах: некоторые *Rhodacaropsis*, *Cheiroseius** из родакароидного, *Sessiluncus cavensis** (Ologamasidae), *Neopodocinum* (Macrochelidae) из макрохелоидного. Образование пучка сенсилл не обязательно связано с развитием «ощупывательной функции», т. е. контактной хемотрецепции, но определяется скорее возможностью высвобождения ног I от ходьбы. Важную роль в пучке могут играть сенсиллы дистантной рецепции, зачастую эта роль является определяющей, особенно у хищников с выраженной форезией (например, *Neopodocinum*, некоторые *Macrocheles*), или существенной, как у хищников, питающихся кровососами, которых они обнаруживают вблизи прокормителя или на нем самом.

* Материалы по видам, отмеченным звездочкой, а также ссылки на оригинальные работы можно найти в «Определителе обитающих в почве клещей Mesostigmata» (см. список литературы).

Своеобразным вариантом данного эволюционного пути является гипертрофированное развитие части волосков на TI, равных или превышающих длиной тарзус, что мы обнаруживаем также как у рода кароидей (*Antennoseius** из *Antennoseiidae*, *Ameroseiella** из *Ameroseiidae*), так и макрохелоидей (*Podocinum** из *Podocinidae*).

Вторая тенденция в эволюции тарзального органа типична для форм, которые по каким-либо причинам не могли полностью высвободить передние ноги для рецепторной функции и сохранили хорошо развитые присоски и коготки. При этом в ходе концентрации сенсилл на участке вблизи вершины TI возникла необходимость защиты пористых базиконических тонкостенных волосков от механических повреждений, которая реализовывалась по-разному, в частности, путем образования «кольца» трихонидных волосков вокруг группы базиконических. Здесь мы видим один из примеров функциональной специализации волосков в пределах определенного типа (в данном случае — трихонидных волосков): часть их, более длинные и расположенные вентрально и латерально у вершины TI вблизи коготка, выполняет, видимо, лишь функцию органов вкуса, а другая часть, скопившись возле базиконических, приняла на себя функцию защиты последних. Эти трихонидные волоски обычно значительно короче первых, часто загибаются к группе пористых. Процессы функциональной специализации идут, видимо, и в пределах базиконических волосков, о чем говорит наличие в некоторых случаях нескольких разновидностей пористых и бороздчатых волосков у одного вида.

Параллельность процессов концентрации волосков разных типов, часто не связанных друг с другом, а также специализация волосков в пределах типа и обусловили наличие множества вариантов переходных форм и сочетаний.

Наиболее примитивные стадии развития указанной тенденции наблюдаются у некоторых родакарид (например, *E. emarginatus*), ацеосейид (*Proctolaelaps*), фитосейид (*Phytoseiulus persimilis*), (Jackson, 1975), иногда у макрохелоидей (*Pachylaelaps* из *Pachylaelaptidae*). Все изученные представители лелаптоидного комплекса обладают тарзальными органами подобного типа (основная часть органа, как правило, пористые и бороздчатые волоски и те или иные защитные приспособления на основе трихонидных, иногда части бороздчатых, волосков). В ряде случаев, исключительно у кровососов, мы наблюдаем разные стадии частичного погружения пористых волосков (*Laelaps*, *Hirstionyssus*, *Dermanyssus*), разрастание «передней стенки» либо без развития углубления (*Myonyssus*), либо с его развитием (*Laelaps*), формирование отдельных групп пористых и бороздчатых волосков (*Laelaps*). Иными словами, в отдельных случаях мы обнаруживаем здесь аналогию с гипотетическими ранними стадиями формирования органа Галлера иксодоидных клещей, этапы которых (т. е. стадий работы). Эти аналогии, видимо, объясняются сходством приспособления рецепторных комплексов в обоих случаях к отысканию сходных объектов для кровососания: мелких млекопитающих и птиц, паразитирование на которых связано с необходимостью развития защитных приспособлений тонкостенным нежным волоскам от повреждающего действия мехового или пухового покрова. Интересно, что указанные аналогии отмечены нами лишь у тех видов кровососущих гамазид, которые обладают относительно крупными размерами.

Мы рассмотрели лишь некоторые из наиболее общих тенденций в эволюции тарзальных рецепторов гамазовых клещей. Более подробно отдельные группы *Gamasina* будут обсуждены в специальных работах, так как сама обширность группы гамазовых клещей требует дальней-

ших исследований большего числа видов в сканирующем и просвечивающем электронных микроскопах, а также постановки поведенческих экспериментов.

ЛИТЕРАТУРА

- Балашов Ю. С., Леонович С. А. Морфологические особенности органа Галлера иксодовых клещей трибы *Amblyommatini* (Acarina, Ixodidae). — Энт. обозр., 1976, т. 55, вып. 4, с. 946—952.
- Балашов Ю. С., Леонович С. А. Сравнительное исследование органа Галлера аргасовых клещей (Ixodoidea, Argasidae) в растровом электронном микроскопе. — В кн.: Морфология и диагностика клещей, Л., «Наука», 1977, с. 24—33.
- Балашов Ю. С., Леонович С. А. Наружная ультраструктура органа Галлера клещей подсемейства *Ixodinae* (Acarina, Ixodoidea) в связи с систематикой этой группы. — Тр. ЗИН АН СССР, 1978, т. 77: с. 29—36.
- Брегетова Н. Г. О таксономической структуре системы паразитиформных клещей (Acarina, Parasitiformes). — В кн.: Морфология и диагностика клещей, Л., «Наука», 1977, с. 69—78.
- Леонович С. А. Электроно-микроскопическое исследование органа Галлера иксодового клеща *Ixodes persulcatus* (Ixodinae). — Паразитология, 1977, т. 11, вып. 4, с. 340—347.
- Леонович С. А. Тонкое строение органа Галлера иксодового клеща *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et E. Schl. (Parasitiformes, Ixodidae, Amblyommatinae). — Энт. обозр., 1978, т. 57, вып. 1, с. 221—226.
- Леонович С. А. Ультраструктурные исследования органа Галлера аргасовых клещей *Argas tridentatus* (Argasinae). — Паразитология, 1979, т. 13, вып. 5, с. 483—487.
- Леонович С. А. Ультраструктурные исследования органа Галлера аргасовых клещей *Ornithodoros moubata* (Ornithodorini) и *Alveonassus lahorensis* (Otobiini). — Паразитология, 1980а, т. 14, вып. 5, с. 376—385.
- Леонович С. А. Ультраструктура пор в обонятельных сенсиллах иксодоидных клещей. — В кн.: Хеморецепция насекомых, № 5 (Механизмы восприятия феромонов). Вильнюс, 1980б, с. 85—92.
- Определитель обитающих в почве клещей *Mesostigmata*. Л., «Наука», 1977, с. 1—718.
- Altner H., Sass H., Altner I. Relationship between structure and function of antennal chemo-, hygro- and thermoreceptive sensilla in *Periplaneta americana*. — Cell. Tiss. Res., 1977, vol. 176, p. 385—405.
- Axtell R. C., Foelix R. F., Coons L. B., Roshdy M. A. Sensory receptors in ticks and mites. — Proc. 3rd Int. Congr. Acarol., Prague, 1973, p. 35—40.
- Bruce W. A. Perception of infrared radiation by the spiny rat mite *Laelaps echidnina* (Acari; Laelaptidae). — Ann. Ent. Soc. Amer., 1971, vol. 64, p. 925—931.
- Camin J. H. Observations of the life history and sensory behaviour of the snake mite, *Ophionyssus natricus* (Gervais) (Acarina: Macronyssidae). — Chicago Acad. Sci. Spec. Publ. 1953, N 10, p. 1—75.
- Coons L. B. Fine structure of selected organ systems of the mite *Macrocheles muscaedomesticae* (Acarina: Mesostigmata: Macrochelidae). Doct. thesis, N. C. State Univ., Raleigh, N. C., 1970, p. 1—163.
- Coons L. B., Axtell 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.
- Farish D. J., Axtell R. C. Sensory function of the palps and first tarsi of *Macrocheles muscaedomesticae*, a predator of the house fly. — Ann. Ent. Soc. Amer., 1966, vol. 59, p. 165—170.
- Foelix R. F., Axtell R. C. Ultrastructure of Haller's organ in the tick *Amblyomma americanum* (L.). — Z. Zellforsch., 1972, Bd. 124, S. 275—292.
- Fonseca F. da. Acarologische Notizen XLIII. Geruchsorgane und Entwicklungsgeschichte der *Mesostigmata* und *Spaeleorhynchidae* (Acari). — Mem. Inst. Butantan, 1958, Bd. 28, S. 55—58.
- Haarlov N. The chaetotaxis of tarsus I in some *Mesostigmata*. With some reference to a supposed homologon of the tarsal organ of the genus *Spinturnix* and Haller's organ of the ticks. — Saertryk af Ent. Medd., 1943, vol. 23, p. 273—294.
- Jackson G. J. Chaetotaxy and setal morphology of the palps and first tarsi of *Phytoseiulus persimilis* A. — H. (Acarina: Phytoseiidae). — Acarologia, 1975, t. 16, fasc. 4, p. 583—594.
- Jalil J., Rodrigues J. G. Studies of behaviour of *Macrocheles muscaedomesticae* (Acarina: Macrochelidae) with emphasis on its attraction to the house fly. — Ann. Ent. Soc. Amer., 1970, vol. 63, p. 738—746.
- McIver S. B. Structure of cuticular mechanoreceptors of arthropods. — Ann. Rev. Entom., 1975, vol. 20, p. 381—387.
- Radovsky F. J. The *Macronyssidae* and *Laelaptidae* (Acarina: Mesostigmata) parasiting on bats. — Univ. Californ. Publ. Ent., 1967, vol. 46, p. 1—228.

- Rapp A. Zur Biologie und Ethologie der Käuferrmible Parasitus coleopratorum L. 1758 (Ein Beitrag zum Phoresie-Problem). — Zool. Jahrb. (Syst.), 1959, Bd. 86, S. 303—366.
- Roshdy A. M., Foelix R. F., Axtell R. C. The subgenus *Persicargas* (Ixodoidea: Argasidae: Argas). 16. Fine structure of Haller's organ and associated tarsal setae of adult *A. (P.) arboreus* Kaiser, Hoogstraal and Kohls. — J. Parasitol., 1972, vol. 58, N 4, p. 805—816.
- Schneider D., Steinbrecht R. A. Checklist of insect olfactory sensilla. — Symp. Zool. Soc. Lond., 1968, N 23, p. 279—297.
- Steinbrecht R. A. Stimulus transferring tubules in insect olfactory receptors. — 7ieme Congr. Int. Micr. Electr., Grenoble, 1970, p. 947—948.

Л. И. Амосова

УЛЬТРАСТРУКТУРА ДЕРМАЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗ ИКСОДОВОГО КЛЕЩА *HYALOMMA ASIATICUM* (ACARINA, IXODIDAE)

Помимо обычных гиподермальных клеток, в состав покровов иксодовых клещей входят специализированные железистые клетки, связанные с выводным протоком, открывающимся на поверхность кутикулы. Такого рода образования получили название дермальных желез. Они изучены гистологическими методами у представителей родов *Hyalomma* (Yalvac, 1939; Балашов, 1960, 1967), *Ixodes* и *Dermacentor* (Lees, 1947). Обычно описывают от одного (*Ixodes*) до трех (*Dermacentor*) типов желез.

У *Hyalomma asiaticum* имеется два типа дермальных желез (Балашов, 1960, 1967). В состав каждой железы, по данным световой микроскопии, входят две секреторных клетки и несколько клеток, формирующих проток. Клетки секреторного отдела претерпевают значительные изменения в зависимости от физиологического состояния клеща. Железы I типа имеют один секреторный цикл в течение жизни каждой из фаз развития, пик секреторной активности которого приходится на периоды питания и подготовки к линьке, а железы II типа — два секреторных цикла с пиками активности в периоды питания и линьки.

Функции дермальных желез окончательно не выяснены. Некоторые авторы (Schulze, 1942; Лагутенко, 1969) связывают их с так называемыми копьевидными и стреловидными сенсиллами и считают железисто-чувствительными органами. Значение секреторной деятельности желез не известно, данные о химической природе их секрета отсутствуют. Однако предполагается, что железы I типа участвуют в образовании одного из слоев эпикутикулы (Lees, 1947; Балашов, 1960, 1967), а железы второго типа — в образовании линочной жидкости и растворении старой кутикулы (Yalvac, 1939; Балашов, 1967).

Дополнительные данные о характере и динамике секреторной деятельности дермальных желез, а также о связи их с сенсиллами, вероятно, могут быть получены при применении современных методик, в частности, электронной микроскопии. Сведения об ультраструктуре дермальных желез иксодид ограничены кратким описанием строения их секреторного отдела у голодных и питающихся нимф *H. asiaticum*, приведенным в написанной нами (Амосова, 1979) главе «Покровы» «Атласа электронно-микроскопической анатомии иксодовых клещей» и одной фотографией дермальной железы, полученной при исследовании хет *Dermacentor marginatus* (Ciampor, Nosek, 1978).

В задачу настоящего исследования входило изучение ультраструктурного строения дермальных желез нимф иксодового клеща *H. asiaticum* в периоды голодания, питания и линьки.

Объектом исследования служили голодные и питающиеся нимфы, а также нимфы в период подготовки и на различных этапах линьки. Вскрытие производилось в растворе Рингера для паукообразных. Обработка материала для электронной микроскопии проводилась по методике, описанной нами ранее (Амосова, 1975). Ультратонкие срезы исследовались в электронных микроскопах Tesla BS-613 и Tesla BS-500.

Результаты исследования

Дермальные железы I типа

Секреторный отдел дермальных желез I типа голодных нимф состоит из двух клеток, которые по размеру незначительно отличаются от лежащих рядом с ними гиподермальных клеток. Ядра секреторных клеток имеют неправильную форму. В каждой из клеток содержится центральная полость, или экстраклеточная вакуоль, которая представляет собой глубокую инвагинацию поверхностной мембраны клетки и сообщается с протоком железы. Поверхность центральной полости покрыта микроворсинками, расположенными на значительном расстоянии друг от друга. Цитоплазма секреторных клеток имеет довольно высокую электронную плотность, по сравнению с клетками, образующими проток, для которых характерна низкая электронная плотность цитоплазмы. В секреторных клетках встречаются отдельные митохондрии и цистерны гранулярного эндоплазматического ретикула в виде мелких округлых профилей, а также незначительное количество пузырьков и вакуолей с электроннопрозрачным содержимым. Комплексы Гольджи не обнаружены.

В период питания объем секреторных клеток и их центральной полости резко увеличивается. Микроворсинки на поверхности центральной полости становятся более многочисленными и плотно упакованными, их высота достигает 2,5 мкм (рис. 1). В цитоплазме возрастает количество митохондрий, форма которых может сильно варьировать (рис. 1). Весь объем клетки, особенно зона цитоплазмы вокруг центральной вакуоли, заполнен многочисленными секреторными вакуолями разнообразной формы размером до 2 мкм. Большинство вакуолей имеет электроннопрозрачное содержимое (рис. 1, 3). Иногда в полости вакуолей содержатся электронноплотные гранулы, вероятно, состоящие из сконденсированного секрета (рис. 4). Количество свободных рибосом в цитоплазме очень велико, что обеспечивает ее высокую электронную плотность. Эндоплазматический ретикулум представлен значительным количеством гранулярных элементов, а также немногочисленными цистернами без рибосом на мембранах. Элементы гранулярного эндоплазматического ретикула в этот период не образуют скоплений.

В секреторных клетках дермальных желез I типа питающихся и напивавшихся особей часто встречаются комплексы Гольджи (рис. 1). В их состав входят от 4 до 8 плотно упакованных цистерн, в полости которых содержится вещество низкой или умеренной электронной плотности (рис. 2). У концов цистерн располагаются секреторные пузырьки диаметром 0,1—0,4 мкм. Иногда удается наблюдать слияние пузырьков с крупными секреторными вакуолями (рис. 3), содержимое которых, по всей вероятности, далее выводится в центральную полость (рис. 6).

Описанное строение секреторного отдела дермальных желез I типа сохраняется и после окончания питания, в начале периода подготовки к линьке, в конце которого происходит их дегенерация.

Дермальные железы II типа

В состав секреторного отдела желез II типа входят две клетки, строение которых даже у голодных клещей резко отличается от обычных гиподермальных клеток и от секреторных клеток желез I типа. Для секреторных клеток желез рассматриваемого типа характерно наличие обширной центральной полости (экстраклеточной вакуоли), которая хорошо видна в световом микроскопе (Балашов, 1960). На мембране, обращенной в центральную полость, располагаются микроворсинки высотой 0,2—0,3 мкм. Цитоплазма образует узкую полоску вокруг центральной полости. В цитоплазме секреторной клетки голодных нимф содержатся свободные рибосомы и отдельные митохондрии овальной формы, изредка встречаются секреторные вакуоли. Эндоплазматический ретикулум и комплексы Гольджи развиты слабо. Ядро лежит в базальной части клетки.

Во время питания объем дермальных желез II типа сильно увеличивается, но своих максимальных размеров они достигают лишь после его окончания, в первой половине периода подготовки к линьке (Балашов, 1960). По данным электронно-микроскопических исследований, в течение периодов питания и подготовки к линьке основные черты ультраструктуры секреторных клеток остаются постоянными. Ядро секреторной клетки увеличивается. В нем содержится несколько округлых плотных ядрышек и многочисленные глыбки хроматина, расположенные по всей карноплазме (рис. 5). Для данного периода характерно усложнение формы ядра. Количество микроворсинок на поверхности клетки, обращенной в центральную полость, увеличивается (рис. 5, 6). Их высота составляет 0,3—0,5 мкм. С началом питания значительно изменяется характер цитоплазмы секреторных клеток. Важной их особенностью является полярность, проявляющаяся в неравномерном распределении органоидов в цитоплазме в направлении от базальной (околоядерной) к апикальной (соседней с протоком) части клетки. В базальной части цитоплазмы (рис. 5) наблюдается хорошо развитый гранулярный эндоплазматический ретикулум, представленный удлиненными цистернами. Здесь же располагаются комплексы Гольджи (рис. 8), состоящие из скопления пузырьков и цистерн с электроннопрозрачным содержимым, и основная масса митохондрий, форма которых может быть различной — от округлой до сильно удлиненной (рис. 5). В базальной части клеток содержится большое количество свободных рибосом, что обуславливает повышенную электронную плотность цитоплазмы. Здесь встречаются отдельные секреторные вакуоли (рис. 5) размером 1—1,5 мкм. В них содержится материал, различный по электронной плотности и структуре (рис. 5, 6). По мере приближения к протоку количество гранул постепенно увеличивается, так что в апикальной части клетки они занимают практически всю цитоплазму (рис. 7). В апикальной части центральной полости можно видеть гранулярный материал, по электронной плотности близкий к содержанию секреторных гранул.

В конце периода подготовки к линьке в секреторных клетках желез II типа наблюдается сокращение числа элементов синтетического и секреторного аппаратов, уменьшается количество секреторных гранул, появляются лизосомоподобные тела. К началу линьки дермальные железы данного типа полностью дегенерируют.

Во время линьки, в период образования имагинальной эпикутикулы, происходит образование протоков дермальных желез, контуры которых полностью формируются до начала отложения прокутикулы (рис. 9). В формировании сложных хитинизированных выростов на стенках протока желез II типа, по-видимому, принимают участие три

расположенные друг над другом клетки, имеющие строение, обычное для гиподермальных клеток в период образования кутикулы.

Секреторный отдел железы в период линьки состоит из 1—2 клеток, первоначально имеющих небольшой объем (рис. 10). Для центральной полости железы также характерны небольшие размеры. Значительная часть клетки занята ядром неправильной формы. Цитоплазма обладает повышенной электронной плотностью. В ней присутствуют цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума, в большинстве своем короткие. Их присутствие часто маскируется свободными рибосомами. Комплексы Гольджи на данной стадии немногочисленны и развиты слабо. В клетках содержатся отдельные электронноплотные вакуоли диаметром до 0,8 мкм.

На более поздних этапах линьки (рис. 11) количество электронноплотных секреторных вакуолей возрастает; кроме того, появляются липидные включения. В отличие от предыдущего этапа линьки, в цитоплазме обнаруживаются развитые комплексы Гольджи с выраженными цистернами, содержащие электронноплотный материал (рис. 12). Позже характер включений изменяется. По мере приближения к моменту сбрасывания экзuvia сокращается количество электронноплотных гранул и появляются многочисленные крупные — до 3 мкм диаметром — включения с почти прозрачным содержимым (рис. 13). Перед сбрасыванием экзuvia наблюдаются существенные изменения в строении цитоплазмы секреторных клеток. Изменяется характер эндоплазматического ретикулума, на мембранах которого резко сокращается количество рибосом (рис. 14, 15). Кроме того, появляются цистерны гранулярного ретикулума. Для заключительного этапа линьки характерно наличие развитых комплексов Гольджи, состоящих из большого количества цистерн и пузырьков с электроннопрозрачным содержимым (рис. 15). Комплексы Гольджи обычно располагаются вблизи крупных электроннопрозрачных вакуолей, в формировании которых, вероятно, участвуют.

Обсуждение результатов

Как показали проведенные электронно-микроскопические исследования, дермальные железы иксодового клеща *H. asiaticum* по общему плану строения в значительной мере сходны с дермальными, или версоновыми, железами насекомых. Следует, однако, отметить ряд отличий между железами насекомых этого типа у насекомых и иксодид. У насекомых ультраструктура дермальных желез исследована на нескольких видах, принадлежащих к разным отрядам (Barbier, 1968, 1970; Lai-Fook, 1970; Delachambre, 1973; Noigot, Queppedeu, 1974). Показано, что в состав железы входит обычно три расположенных друг над другом клетки: секреторная, вставочная (интеркалярная) и образующая проток. Клетка протока и интеркалярная клетка выделяют кутикулярную выстилку, которая, по одним данным, представлена полноценной кутикулой, состоящей из эпи- и прокутикулы (Lai-Fook, 1970), а, по другим — только эпикутикулой (Delachambre, 1973; Noigot, Queppedeu, 1974). Вставочная клетка содержит развитый экстраклеточный резервуар, который, как предполагают, является местом, где происходят химические реакции, приводящие к окончательному формированию секрета, а также играет роль в синхронном освобождении секрета на поверхность кутикулы (Lai-Fook, 1972). У некоторых насекомых вставочная клетка, по-видимому, участвует в секреции (Lai-Fook, 1972; Delachambre, 1973). В секреторной клетке имеется экстраклеточная вакуоль, сообщающаяся с протоком. Поверхность вакуоли несет микроворсинки и может быть покрыта пористой кутикулярной выстилкой. Отличия в строении дермальных желез иксодид.

касаются, прежде всего, количества секреторных элементов и клеток, формирующих проток. У *H. asiaticum* в железах обоих типов — 2 секреторные клетки. В формировании протока желез II типа принимают участие по крайней мере три клетки, а не одна, как у насекомых (рис. 9). Другим морфологическим отличием от дермальных желез насекомых является отсутствие у иксодовых клещей вставочной клетки с выраженным экстраклеточным резервуаром и кутикулярной выстилкой, а также кутикулярной выстилки в центральной полости секреторной клетки. Однако присутствие выстилки в секреторном отделе свойственно железам гиподермальной природы только высших насекомых (Youssef, 1975).

В остальном строение секреторных клеток дермальных желез *H. asiaticum* сходно с таковым соответствующих желез насекомых. Со стороны гемоцеля они покрыты базальной мембраной соединительнотканной природы, переходящей в базальную мембрану гиподермы. Как и у насекомых (Barbier, 1968, 1970; Lai-Fook, 1970; Delachambre, 1973), базальная плазматическая мембрана не образует никаких структур, связанных с перемещением веществ из гемолимфы в клетку — базальных инвагинаций, окаймленных пузырьков и т. п. Поверхность экстраклеточной вакуоли несет микроворсинки, по своим ультраструктурным особенностям не отличающиеся от описанных в соответствующих клетках насекомых (Lai-Fook, 1970; Delachambre, 1973 и др.).

Исследование ультратонкого строения дермальных желез иксодового клеща в различные периоды физиологической активности позволило проследить изменения в характере секреторной деятельности желез и в некоторых случаях сделать предположения о возможной природе секрета. Полученные электронномикроскопические данные свидетельствуют о том, что в период голодания деятельность желез обоих типов малоинтенсивна. В цитоплазме секреторных клеток немногочисленны элементы гранулярного эндоплазматического ретикулума, почти не встречаются комплексы Гольджи, мало секреторных вакуолей.

По данным световой микроскопии (Lees, 1947; Балашов, 1960, 1967), железы как первого, так и второго типа начинают активно секретировать в период питания. Значительно увеличивается объем секреторных клеток и их ядер. Как показали электронно-микроскопические исследования, в это время в ультраструктуре цитоплазмы клеток наблюдаются значительные изменения (рис. 16, 17). Появляются многочисленные секреторные вакуоли, формирование которых, по-видимому, происходит в комплексах Гольджи, достигающих в этот период значительного развития. Резко возрастает количество элементов гранулярного эндоплазматического ретикулума и свободных рибосом. Особенно многочисленны свободные рибосомы в секреторных клетках желез I типа, что обуславливает резкое увеличение количества РНК, продемонстрированное гистохимическими методами (Балашов, 1960). Электронно-микроскопические данные о характере эндоплазматического ретикулума и секреторных гранул, как и результаты световой микроскопии, не могут дать окончательного ответа на вопрос о химической природе секрета дермальных желез и его функциях. Появление в период питания в цитоплазме секреторных клеток желез обоих типов большого количества цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума указывает на повышение интенсивности синтеза протеинов. Возможно, белки являются одним из компонентов их секрета в это время. В железах I типа в состав секрета входят, по-видимому, и какие-то вещества небелковой природы, поскольку в цитоплазме их секреторных клеток в период питания встречаются также отдельные цистерны гладкого ретикулума.

Строение цитоплазмы и секреторных гранул остается постоянным в течение всего периода питания и после его окончания. Незадолго до начала линьки происходит дегенерация дермальных желез. Деятельность желез I типа в течение данной фазы развития клеща на этом заканчивается. В отличие от них, дермальные железы II типа имеют второй секреторный цикл — в период линьки.

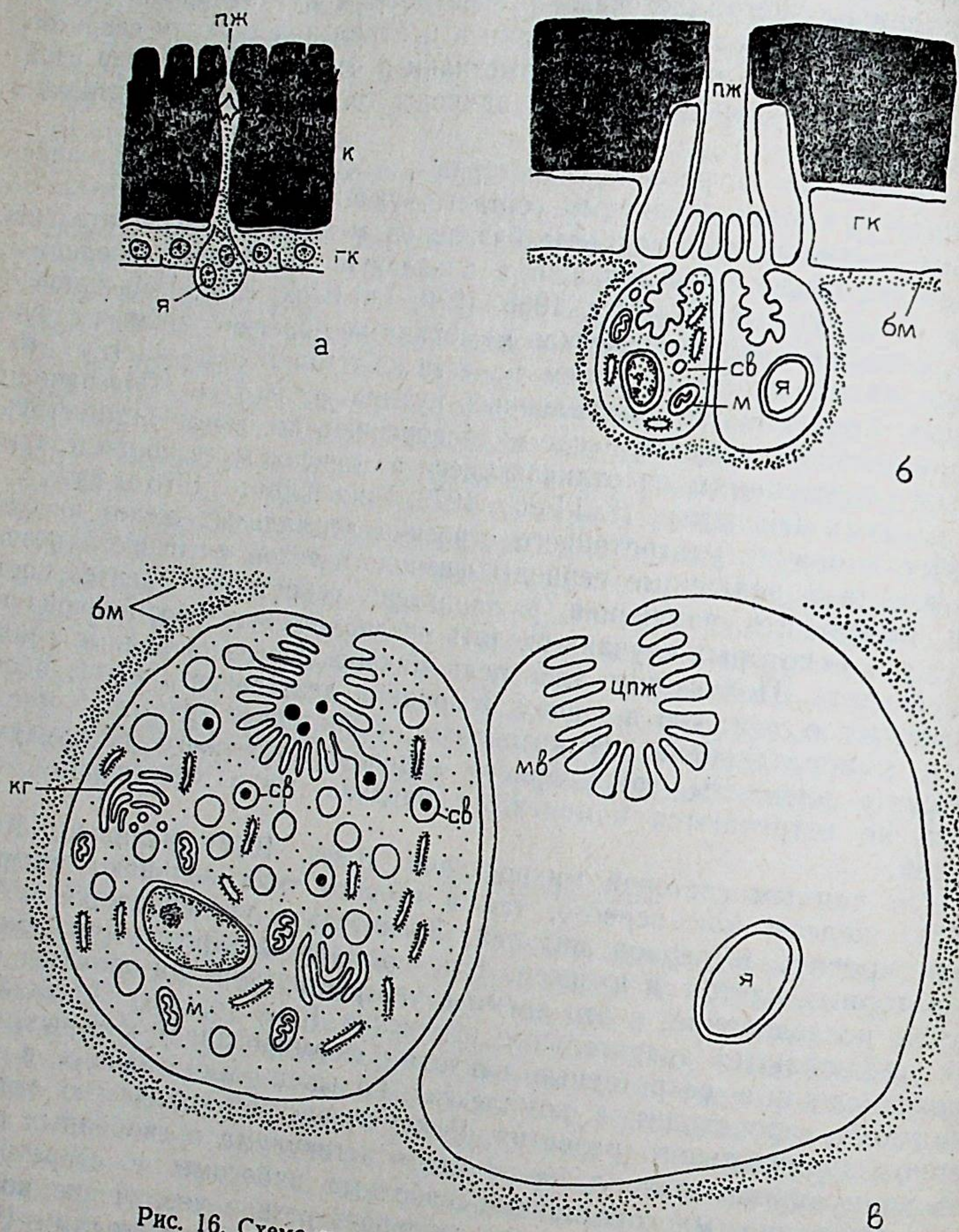


Рис. 16. Схема строения дермальной железы I типа.
а — период голодания по данным световой микроскопии (по Балашову, 1967), б — период голодания по данным электронной микроскопии, в — период питания (секреторный отдел) по данным электронной микроскопии, бм — базальная мембрана. Остальные обозначения те же, что на рис. 1—15.

Проведенные электронно-микроскопические исследования подтверждают данные световой микроскопии (Балашов, 1967) о том, что характер секреторной деятельности дермальных желез II типа в период линьки является иным, чем у питающихся клещей. Секреторные гранулы, содержащиеся в цитоплазме секреторных клеток, по своей ультраструктуре значительно отличаются от гранул, наблюдавшихся в период питания. Данные электронной микроскопии показывают, кроме того, что характер секреции меняется и на протяжении периода линьки. Ультраструктурные особенности строения цитоплазмы секре-

торных клеток в начале линьки — хорошо развитые гранулярный эндоплазматический ретикулум и комплексы Гольджи — дают возможность предполагать, что секрет желез имеет в основном белковую природу. В конце периода линьки, перед сбрасыванием экзuvia, наблюдаются значительные изменения в ультратонком строении секреторных кле-

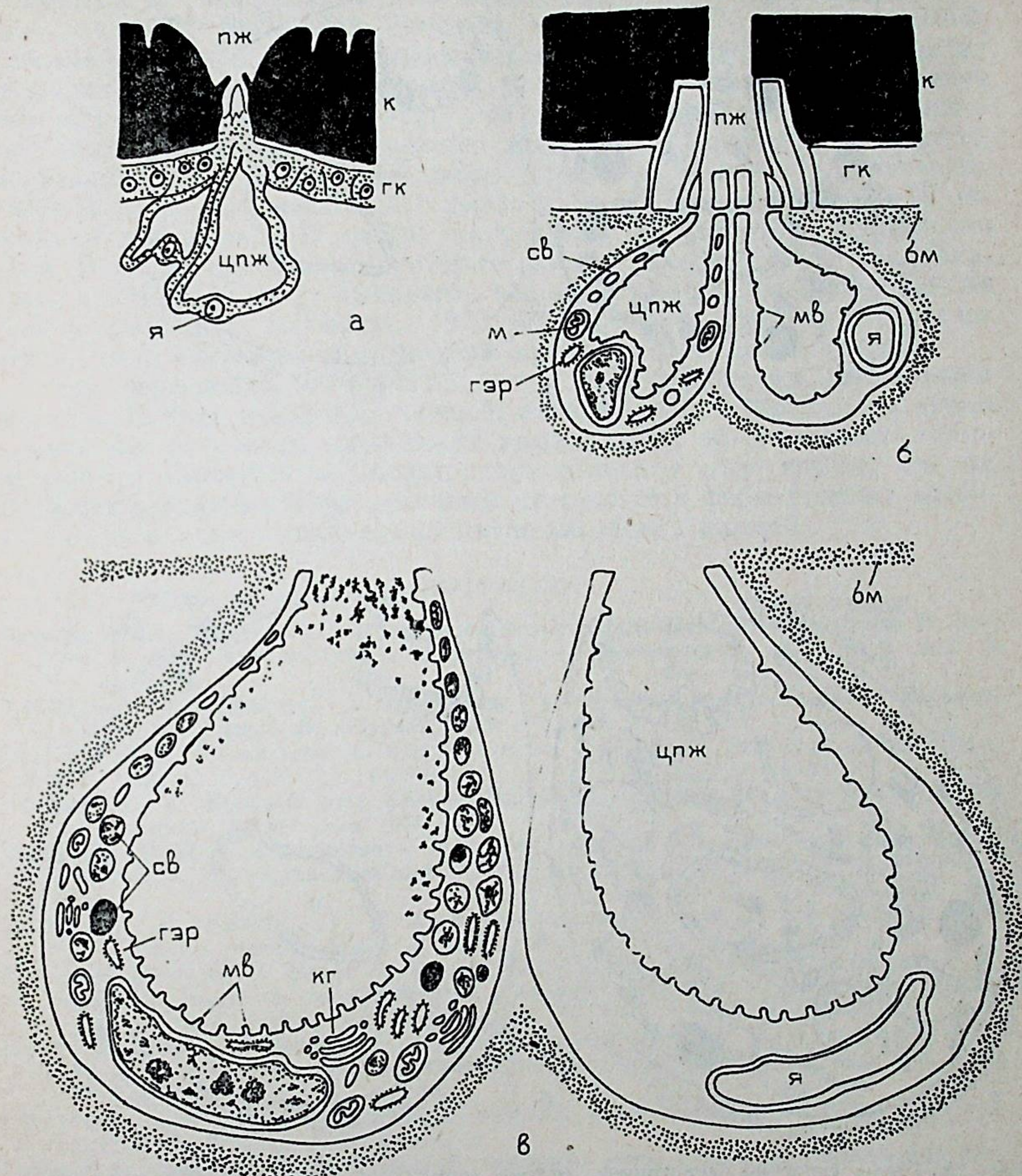
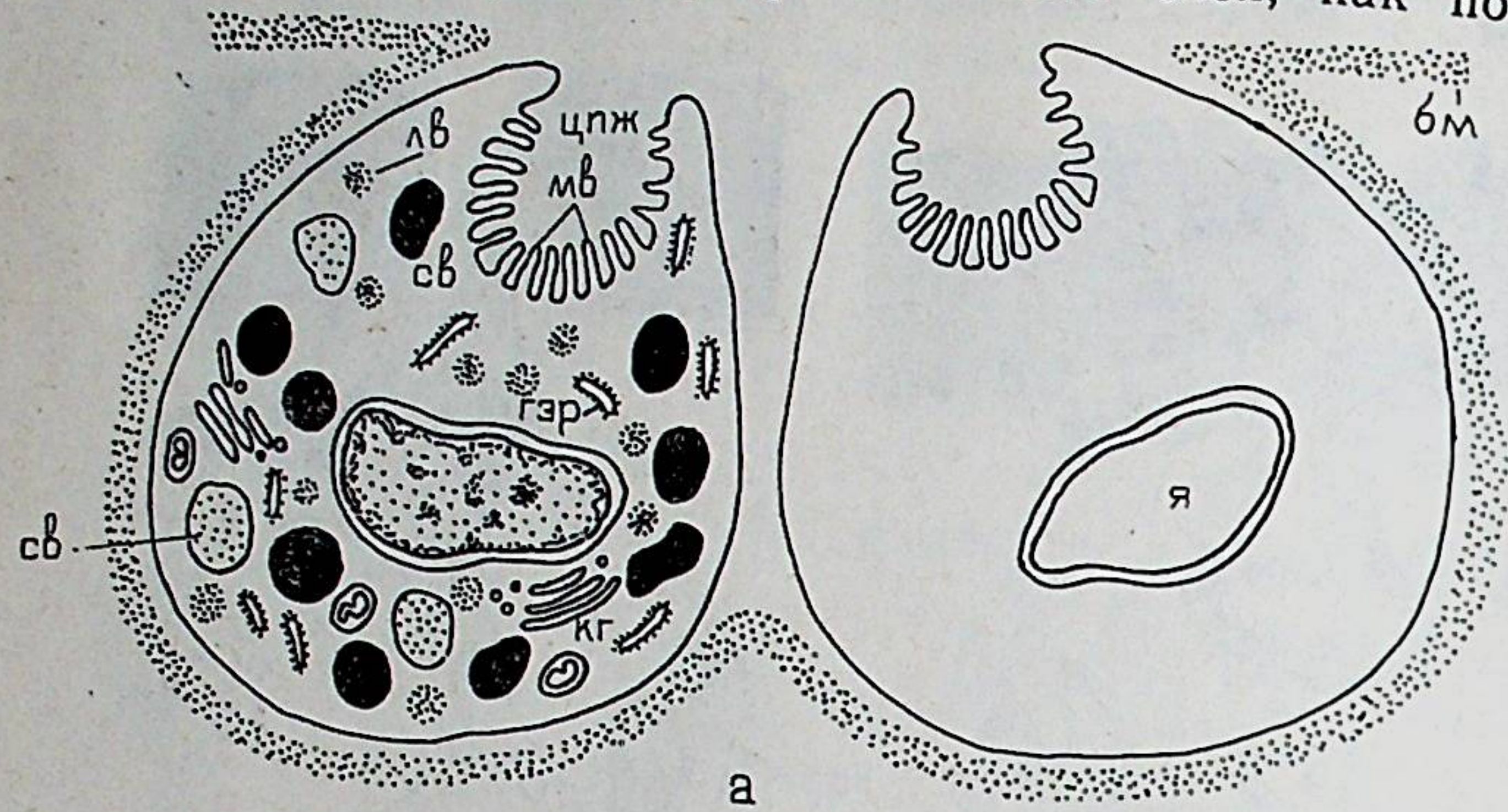


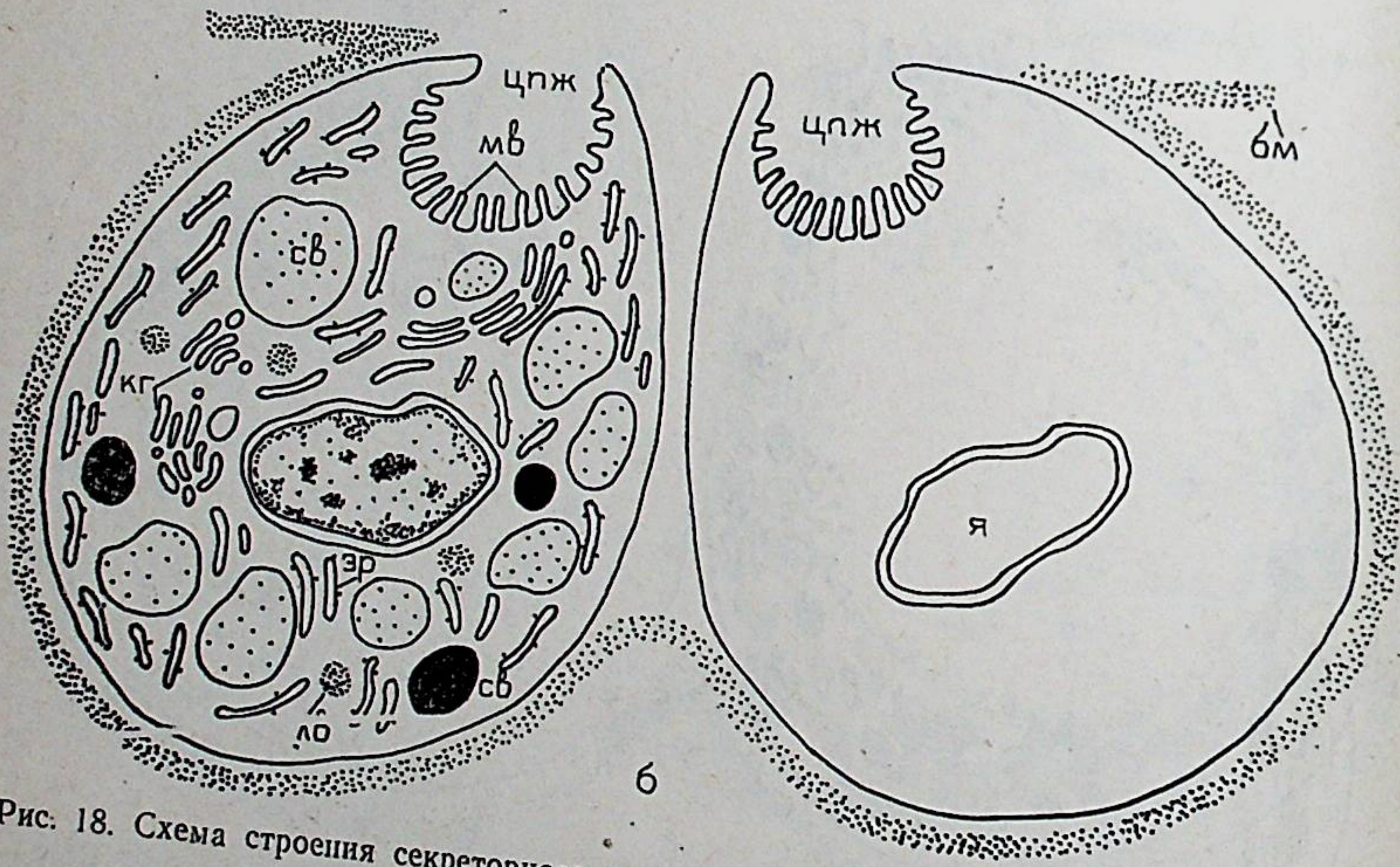
Рис. 17. Схема строения дермальной железы II типа.
а — период голодания по данным световой микроскопии (по Балашову, 1967), б — период голодания по данным электронной микроскопии, в — период питания (секреторный отдел) по данным электронной микроскопии. Обозначения те же, что на рис. 1—16.

ток. В это время основную массу элементов эндоплазматического ретикулума составляют цистерны гладкого и переходного от шероховатого к гладкому ретикулума. Можно предположить, что преобразование всего ретикулума в агранулярную форму завершается уже после окончания линьки. Известно, что присутствие агранулярного ретикулума характерно для клеток, синтезирующих вещества не протеиновой природы (Christensen, 1965). Эндоплазматический ретикулум такого типа описан, в частности, в секреторном отделе экзокринных желез насеко-

ных, выделяющих липоидные вещества (Evans, 1967; Quennedeu, 1969). Возможно, что после окончания линьки дермальные железы II типа приступают к продуцированию каких-то веществ липидной природы, например, восково-липоидных веществ, входящих в состав воскового слоя эпикутикулы. Формирование этого слоя, как показывают



а



б

Рис. 18. Схема строения секреторного отдела дермальной железы II типа по данным электронной микроскопии.
а — начало линьки, б — конец линьки. Обозначения те же, что на рис. 1—17.

наши наблюдения и литературные данные (Lees, 1947; Балашов, 1967), происходит непосредственно перед сбрасыванием экзuvia или сразу после выхода из него. Изменение характера секреторной деятельности желез данного типа в течение периода линьки, возможно, объясняется тем, что выделение различных компонентов секрета происходит последовательно, и окончательное его формирование осуществляется в полости выводного протока, как это описано в дермальных железах *Rhodnius* (Lai-Fook, 1970). Возможно и другое объяснение значения секреторной деятельности желез на ранних этапах линьки: можно пред-

положить, что в это время они участвуют в образовании одного из компонентов личинной жидкости. Последнюю функцию приписывали им на основании гистологических исследований (Yalvac, 1939; Балашов, 1967).

Активная секреторная деятельность в период линьки и выведение секрета в экзувиальную полость перед сбрасыванием экзuvia являются обычными для дермальных, или версоновых, желез насекомых (Wigglesworth, 1933, 1947, 1948; Baldwin, Salthouse, 1959; Lai-Fook, 1972; Lawrence, Staddon, 1975). Относительно функционального значения их секреции в литературе существуют различные мнения. Первоначально считалось (Wigglesworth, 1933), что они представляют собой личинные железы и выделяют личинную жидкость, содержащую ферменты, необходимые для растворения старой кутикулы. Позже (Wigglesworth, 1947, 1948) было показано, что дермальные железы участвуют в образовании поверхностных слоев эпикутикулы, в частности, цементного слоя. В настоящее время некоторые авторы (Barbier, 1968) предполагают, что железы могут выполнять обе эти функции. Существует также мнение (Baldwin, Salthouse, 1959), что секрет дермальных желез играет роль «смазки», облегчающей процесс сбрасывания экзuvia.

Все перечисленные функции могут быть приписаны дермальным железам II типа иксодовых клещей, активно секретующим во время линьки. На основании полученных нами данных об особенностях ультратонкого строения их секреторного отдела в этот период все же наиболее вероятным представляется их участие в формировании воскового слоя, самого внешнего в кутикуле иксодовых клещей.

ЛИТЕРАТУРА

- Амосова Л. И. Ультратонкое строение покровов клеща *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et E. Schl. при голодании и питании. — *Паразитология*, 1975, т. 9, вып. 5, с. 412—428.
- Амосова Л. И. Покровы. — В кн.: Атлас электронно-микроскопической анатомии иксодовых клещей. Л., «Наука», 1979, с. 12—19.
- Балашов Ю. С. Дермальные железы *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et E. Schl. — *Зоол. ж.*, 1960, т. 39, вып. 9, с. 1328—1334.
- Балашов Ю. С. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных. Л., «Наука», 1967, 320 с.
- Лагутенко Ю. П. О морфологии и топографии кожных органов чувств у иксодовых клещей. I. *Hyalomma asiaticum*. — *Зоол. ж.*, 1969, т. 48, вып. 1, с. 74—84.
- Baldwin W. F., Salthouse T. N. Dermal glands and mucin in the moulting cycle of *Rhodnius prolixus* Stal. — *J. Insect Physiol.*, 1959, v. 15, p. 259—272.
- Barbier R. Etude de la glande de Verson chez *Galleria mellonella* (Lepidoptera, Pyralidae) au cours du cycle cuticulaire: histologie, cytochimie et microscopie électronique. — *C. R. Acad. Sci. (Paris), Ser. D*, 1968, t. 267, p. 522—525.
- Barbier R. Etude des glandes de Verson d'*Antheraea pernyi* G. (Lepidoptera, Attacidae) et comparizon avec celles d'autres Lepidopteres. — *Bull. Zoc. Zool. Fr.*, 1970, t. 95, N 2, p. 279—286.
- Christensen A. K. The fine structure of testicular interstitial cells in guinea pigs. — *J. Cell Biol.*, 1965, v. 26, N 3, p. 911.
- Ciampor F., Nosek J. Ultrastructure of cutaneous sense organs in *Dermacentor marginatus* nymphs. — *Angew. Parasitol.*, 1978, Jg. 19, S. 154—158.
- Delachambre J. L'ultrastructure des glandes dermique de *Tenebrio molitor* L. — *Tissue a. Cell*, 1973, v. 5, N 3, p. 423—439.
- Evans J. J. T. The integument of Queensland fruit fly, *Dacus fryoni* (Frogg.). I. The tergal glands. — *Z. Zellforsch.*, 1967, Bd. 81, Hf. 1, S. 18—33.
- Lai-Fook J. The fine structure of developing type «B» dermal glands in *Rhodnius prolixus*. — *Tissue a. Cell*, 1970, v. 2, N 1, p. 119—138.
- Lai-Fook J. A comparison between the dermal glands in two insects *Rhodnius prolixus* (Hemiptera) and *Calpodes ethlius* (Lepidoptera). — *J. Morph.*, 1972, v. 136, p. 495—504.
- Lawrence P. A., Staddon B. W. Peculiarities of epidermal gland system of the cotton stainer *Dysdercus fasciatus* Signoret (Heteroptera: Pyrrhocoridae). — *J. Entomol. A.*, 1975, v. 49, N 1, p. 121—130.
- Lees A. D. Transpiration and structure of epicuticle in ticks. — *J. Exp. Biol.*, 1947, v. 23, N 3—4, p. 279—410.

- Noirot Ch., Quennedey A. Fine structure of insect epidermal glands. — Ann. Rev. Entomol., 1974, v. 19, p. 61—80.
- Quennedey A. Les glandes de Gilson des larves de *Phryganea varia* Fab. (Insecta, Trichoptera). Étude histochimique et ultrastructurale. — J. Microscopie, 1969, v. 8, N 4, p. 479—496.
- Shulze P. Die Gestaltung des Mitteldarmes bei den Zecken und die Einrichtungen für die Körperdehnung der Blutaufnahme (nebst Beiträgen zur Lebensgeschichte der Ixodoidea). — Z. Morphol. Ökol. Tiere, 1942, Bd. 39, Hf. 2, S. 320—368.
- Wigglesworth V. B. The physiology of cuticle and ecdysis in *Rhodnius prolixus* L. — Quart. J. Microscop. Sci., 1933, v. 76, p. 269—318.
- Wigglesworth V. B. The epicuticle of an insect *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). — Proc. R. Soc., Ser. B., 1947, v. 134, N 875, p. 163—180.
- Wigglesworth V. B. The insect cuticle. — Biol. Bull., 1948, v. 23, N 4, p. 408—451.
- Yalvac S. Histologische Untersuchungen über die Entwicklung der Zecken *Adultus* in der Nymphe. — Z. Morphol. Ökol. Tiere, 1939, Bd. 35, Hf. 4, S. 535—585.
- Youssef N. N. Fine structure of the intersegmental membrane glands of the sixth abdominal sternum of female *Nomia melanderi* (Hymenoptera, Apoidea). — J. Morphol., 1975, v. 146, N 3, p. 307—323.

В. И. Овчаренко

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ПЕДИПАЛЬП ПАУКА
HAPLODRASSUS SIGNIFER (C. L. KOCH),
(ARANEI, GNAPHOSIDAE)

Педипальпы пауков принимают участие в питании, копуляции и несут разнообразные органы чувств. Локализация рецепторных органов на педипальпах делает последние функционально подобными усикам насекомых. В этом отношении исследование внешней морфологии педипальп пауков представляет особый интерес.

В предложенной недавно Лехтиненом (Lehtinen, 1967; 1978) новой классификации отряда Aranei одним из существенных критериев филогенетических построений внутри отряда принимается строение и расположение различных морфологических структур на конечностях — трихоботрий, щетинок, волосков.

В то же время подробные данные, касающиеся исследования всего набора выше названных структур на конечностях, в литературе отсутствуют. Данные, приведенные в литературе, касаются исследований отдельных структур ходильных конечностей, органов чувств, различных щетинок, щелевидных органов (Barth, 1971; 1978; Barth, Libera, 1970; Barth, Stagl, 1976; Foelix, Chu-Wang, 1973; Foelix, 1974; Otter, 1974; Krafft, 1973; Hill, 1977; Lehtinen, 1975; Kronstedt, 1979b). Фрагментарны и сравнительно-морфологические исследования внешних структур у различных семейств, что затрудняет выделение их общих типов, характерных для той или иной группы близких семейств.

На примере педипальп *Haplodrassus signifera* в работе приводится описание всего набора внешних морфологических структур на педипальпах, их расположение, а также проводится предварительный сравнительно-морфологический анализ с подобными структурами, описанными в других семействах.

Материал и методика

Исследовались педипальпы самцов и самок вида *Haplodrassus signifera* (C. L. Koch, 1839). Пауки этого вида широко распространены в Голарктике (Platnick, Shadab, 1975). Относятся к бродячим формам, не строящим ловчих тенет. Ведут ночной образ жизни. Убежище устраивают под камнями, обломками древесины, под корой деревьев; здесь же самки делают кокон, в который откладывают яйца. Материал был собран нами в Кабардино-Балкарской АССР в 1976 году. Пауки собирались в 75% спирт. Исследования проводились с помощью светового бинокулярного и растрового электронного микроскопов. Перед исследованием на растровом электронном микроскопе педипальпы отпрепаровывались и отдельные членики педипальп

наклеивались на предметные столики. После высушивания препараты напылялись золотом методом катодного распыления. Готовые препараты изучались и фотографировались в растровом электронном микроскопе Stereoscan-2A при ускоряющем напряжении 10—30 кв.

Для названия различных частей педипальп мы использовали терминологию, предложенную Милло (Millot, 1949), Ивановым (1965) и Тыщенко (1971).

Результаты исследования

Педипальпы пауков состоят из 6 члеников — тазика, вертлуга, бедра, колена, голени и лапки (рис. 1). У высших пауков тазики несут хорошо выраженные челюстные пластинки, называемые также челюстными лопастями, нижними челюстями или максиллами.

У *H. signifer* челюстные лопасти прямые, с выемками на медиальной и латеральной поверхности. Медиальная поверхность лопасти прилегает к нижней губе и несет борозду, в которую вкладывается нижняя губа (рис. 1, 2). Образующийся комплекс из двух челюстных лопастей и нижней губы окружает предротовую полость с вентральной и латеральных сторон.

Дистальный конец лопасти на латеральной поверхности несет ряд режущих зубчиков (рис. 3, 4), который доходит до вершины лопасти и, постепенно сглаживаясь, переходит на медиальную поверхность, где исчезает совсем.

На медиальной поверхности лопасти располагаются изогнутые щетинки с перистыми вершинами (фильтрующие щетинки), образующие густую щетку (рис. 1, 3, 11). Частично щетинки находятся на вентральной поверхности лопасти, а основная их масса помещается на дорсальной поверхности (рис. 1, 2, 3). Щетки из таких щетинок, смыкаясь над предротовой полостью, создают фильтр, процеживающий всасываемую жидкость.

На дорсальной поверхности к щетке прилегают длинные изогнутые щетинки, лишенные перистости — 2-й тип щетинок (рис. 3). В проксимальной части лопасти щетинки располагаются на бугорчатом кутикулярном поле. Кутикула этого поля несет резко выступающие бугорки с оттянутыми углами (рис. 3). Латеральная часть дорсальной поверхности лопасти лишена щетинок (рис. 3). Вентральная поверхность лопасти несет механорецепторные щетинки и щетинки 2-го типа (рис. 2).

Вторым, наиболее коротким члеником педипальпы, является вертлуг (рис. 1, 2). На вертлуге имеются в основном механорецепторные щетинки. На медиальной поверхности вдоль продольной оси членика располагаются 4 щелевидных органа (рис. 1, 18). На дорсальной и вентральной поверхности находятся лировидные органы.

Бедро, исключая медиальную поверхность, покрыто щетинками различных типов, среди которых преобладают механорецепторные щетинки (рис. 5). На дорсальной поверхности расположены три крупных заостренных шипа.

В дистальной части бедра на дорсальной поверхности на кутикуле имеется полоса, состоящая из гладких участков кутикулы (как на рис. 6). Форма отдельных гладких участков варьирует от округлой до многоугольной, размеры участков — 8—17 мкм. Гладкие кутикулярные участки разделены между собой кутикулярными складками. Возможно, что гладкие участки служат для прикрепления мускулатуры.

В дистальной части бедра на медиальной и латеральной поверхности имеется по одному лировидному органу (рис. 1, 5, 19). Дорсальная поверхность дистальной части бедра несет две крупные утолщенные щетинки и несколько более мелких щетинок, относящихся к 6 типу (рис. 1, 5, 14).

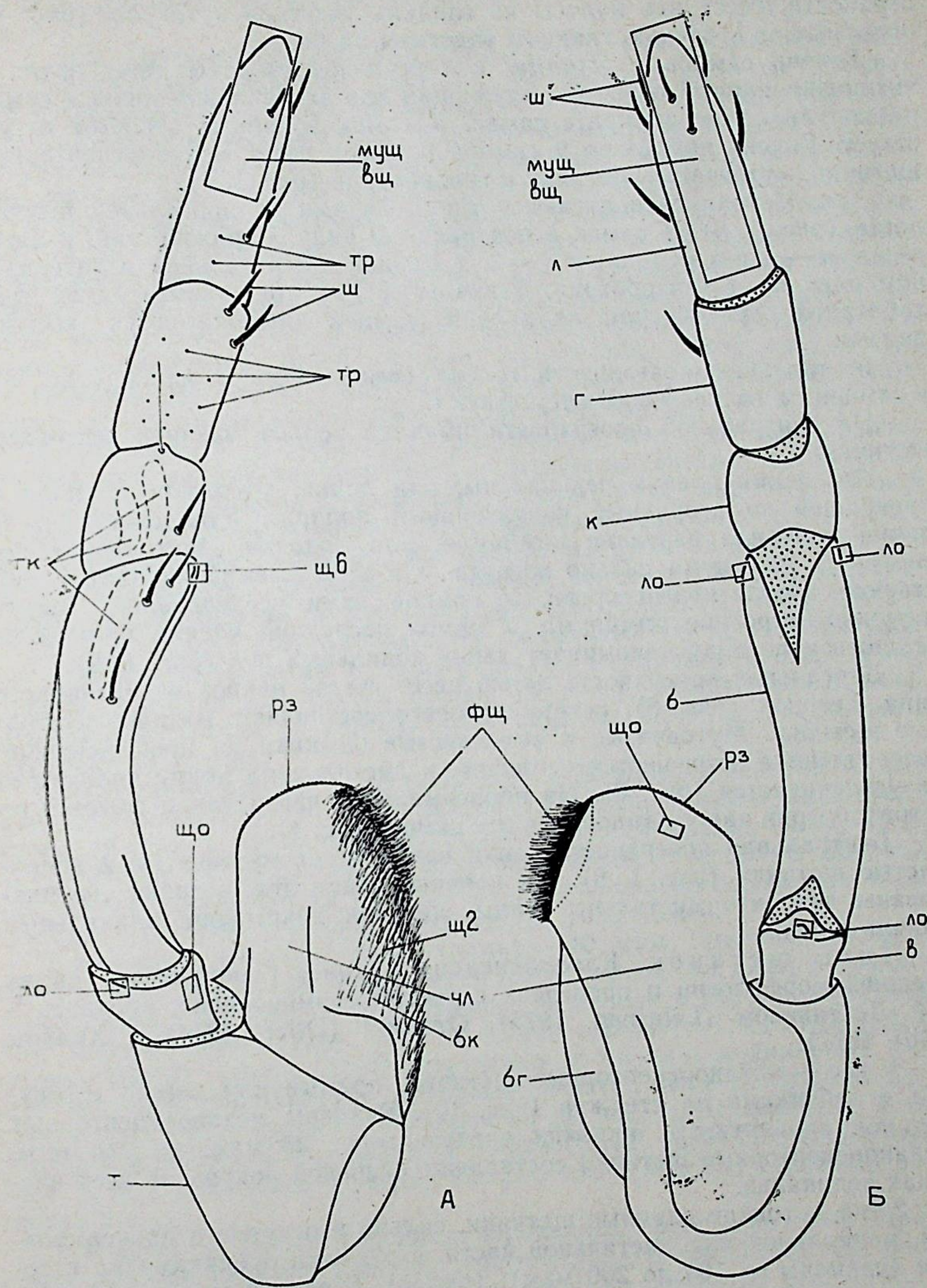


Рис. 1. Педипальпа паука *Haplodrassus signifer* (самка).

А — дорсально, Б — вентрально. Оконтуренные участки указывают расположение щетинок, щелевидных и лировидных органов. б — бедро, бк — бугорчатое кутикулярное поле, бг — борозда для нижней губы, в — вертлуг, вщ — волокнистые щетинки, г — голень, гк — полоса из гладких кутикулярных участков, к — колено, л — лапка, ло — лировидный орган, муц — мутовчатые щетинки, рз — режущие зубчики, т — тазик, тр — трихоботрии, фщ — фильтрующие щетинки, чл — челюстная лопасть, ш — шипы, що — щелевидный орган, щ2 — щетинки 2-го типа, щб — щетинки 6-го типа.

Колено на вентральной и дорсальной поверхности несет в основном механорецепторные щетинки (рис. 7). Колено на дорсальной поверхности имеет две полосы из гладких участков кутикулы (рис. 7); подобных по строению гладким участкам на бедре.

Голень самцов *H. signifer* с дорсальной стороны несет крупный хитинизированный отросток, служащий для закрепления пальпы самца на копулятивном аппарате самки. У самок подобный отросток отсутствует. Голень дорсально у самцов и самок несет механорецепторные щетинки, мутовчатые щетинки и трихоботрии (рис. 1, 6).

Трихоботрии располагаются тремя рядами на дорсальной поверхности (рис. 1, 6). У самок в центральном ряду 5 трихоботрий, в латеральном — 4 и в медиальном — 3. У самцов в центральном и латеральном ряду по 4 трихоботрии, медиальный ряд представлен одной трихоботрией. Трихоботрии на голени самцов располагаются косыми рядами.

Медиальная поверхность голени самок несет 3 шипа (рис. 6), у самцов на голени шипы отсутствуют.

На вентральной поверхности имеются только механорецепторные щетинки.

Последний членик педипальпы, или лапка, у самцов утолщен и превращен во вторичный копулятивный аппарат. Утолщенная часть лапки получила название цимбиума, или лодочки. Вентральная поверхность цимбиума сильно вогнута, и в этой выемке находится собственно копулятивный орган. У самцов нами исследовалось только наружное строение цимбиума. У самок последний членик пальпы не утолщен и по виду напоминает лапку ходильных ног (рис. 1, 9).

Дорсальная поверхность лапки несет густой покров из различного типа щетинок (рис. 8), основу которого составляют механорецепторные щетинки. Мутовчатые и волокнистые щетинки на проксимальной части членика встречаются единично, к дистальному концу количество их увеличивается (рис. 8). На проксимальной части лапки имеется по 2 трихоботрии как у самцов, так и у самок (рис. 1).

Вентральная поверхность лапки самок несет мутовчатые и волокнистые щетинки (рис. 1, 9). На кончике лапки эти щетинки сгруппированы так, что дистальные концы щетинок закрывают апикальный кончик лапки.

Типы щетинок. Классификация щетинок основывается на их внешней морфологии и проведена с учетом терминологии, предложенной Лехтиненом (Lehtinen, 1975), Оттером (Otter, 1974) и Хиллом (Hill, 1977).

1 тип — механорецепторные щетинки, прямые или слегка изогнутые, с зубчиками на стержне (рис. 10). Размеры механорецепторных щетинок варьируют в широких пределах — от 25 мкм. до 360 мкм. Механорецепторные щетинки составляют основной покров на всех члениках педипальп.

2 тип — тонкие длинные щетинки, сильно изогнутые в проксимальной, медиальной или дистальной части, с редкими зубчиками на стержне (размеры от 100 до 200 мкм), (рис. 3). Щетинки этого типа, прилегающая непосредственно к фильтрующим щетинкам, вероятно также принимают участие в фильтрации, на что указывает наличие зубчиков на стержне щетинок.

3 тип — фильтрующие щетинки, стержни щетинок изогнутые, перистые на дистальном участке (рис. 11). Перистость имеется только на латеральных сторонах стержня. Располагаются щетинки на медиальных поверхностях жевательных лопастей, образуя фильтр (рис. 1).

4 тип — волокнистые щетинки (Hill, 1977), прямые, чаще изогнутые с длинными волосковидными отростками, располагающимися про-

дольными рядами по всему стержню щетинки (рис. 12). Оканчивается щетинка длинным изогнутым волоском. Расположены щетинки на лапке.

5 тип — мутовчатые щетинки (Hill, 1977). Проксимальная часть щетинки утолщена, гладкая (рис. 12). Дистальная часть по отношению к проксимальной изогнута, членистая и состоит как бы из отдельных мутовок с волосковидными отростками на каждой (рис. 8, 13). Оканчивается мутовчатая щетинка апикальным волоском и апикальным конусом (рис. 13). На вершине апикального конуса имеется пора.

6 тип — толстые, изогнутые щетинки с пальцевидными отростками (рис. 14, 15). Пальцевидными отростками покрыта вся щетинка, кроме дистальной части, прилежащей к бедру. Этот участок щетинки гладкий, с поперечными ребрами (рис. 14). Возможно, дистальная часть щетинки может изгибаться в области гладкого участка. Имеются две крупные и несколько мелких щетинок на вершине бедра (рис. 1, 5).

Помимо различных типов щетинок, педипальпы *H. signifer* несут другие сенсорные органы — трихоботрии и щелевидные органы.

Трихоботрии у *H. signifer* располагаются довольно правильными продольными рядами на дорсальной поверхности голени и лапки педипальп у самцов и самок. Трихоботрия снаружи имеет вид погруженной в кутикулу чашевидной капсулы, ограниченной широким, неравномерным кутикулярным валиком. Из центра капсулы, перпендикулярно поверхности членика поднимается длинный волосок (рис. 16). Кутикулярный валик разделен на две части (рис. 16). Гладкая, слабо приподнятая часть валика ориентирована на дистальный конец членика. Другая половина складчатая и ориентирована на проксимальный конец членика. Складчатый участок состоит из 5—7 кутикулярных ребер. Волосок трихоботрий *H. signifer* несет длинные отростки, слегка изгибающиеся на концах.

Щелевидные органы на педипальпах у *H. signifer* найдены на жевательных лопастях, вертлуге и бедре. По степени концентрации щелевидные органы у паукообразных подразделяются (Barth, Stagl, 1976) на одиночные щели, группы из отдельных щелей и сложные лировидные органы, включающие от 2 до 29 параллельных щелей. На педипальпах у *H. signifer* присутствуют все три типа щелей.

Одиночная крупная щель (длина — 40 мкм, ширина — 8 мкм) имеется на вентральной поверхности жевательных лопастей в верхнем латеральном углу (рис. 1, 3) и ориентирована почти параллельно верхнему латеральному краю лопасти. Щель ограничена кутикулярными губами (Barth, Libera, 1970), дуговидно изогнута — медиальный участок наиболее приподнятый, дистальные участки щели погружены в кутикулу (рис. 17). Группа из отдельных щелей, представленная 4 параллельными щелями, имеется на медиальной поверхности вертлуга (рис. 1, 18). Наружное строение каждой щели подобно строению одиночной щели.

Большинство щелей собрано в лировидные органы, которые характерны для сочленовных участков конечностей (Barth, 1971). На педипальпах лировидные органы расположены на вертлуге и бедре. На вертлуге один лировидный орган состоит из 10 щелей, другой из 22 щелей. На бедре лировидные органы состоят из 7 щелей (рис. 19).

Обсуждение

Судя по полученным в результате исследования данным, внешние морфологические структуры педипальп *H. signifer* сходны в общих чертах с таковыми на педипальпах и ходильных конечностях представителей семейств Lycosidae (Foelix, Chu-Wang, 1973; Foelix, 1974; Kro-

nestedt, 19796), Agelenidae (Krafft, 1973), Clubionidae, Anyphaenidae (Platnick, Lau, 1975), Salticidae (Hill, 1977).

У представителей этих семейств педипальпы и ходильные конечности несут густой покров из различных щетинок, основными из которых являются механорецепторные.

Мутовчатые щетинки характерны для представителей этих семейств, но при сохранении общего плана строения детали щетинок изменяются весьма существенно. По строению этих щетинок *H. signifer* наиболее близок к представителям рода *Pardosa* сем. Lycosidae (Kronstedt, 19796), но весьма существенно отличается от *Phidippus audax*, сем. Salticidae (Hill, 1977). Мутовчатые щетинки *P. audax* не имеют длинных отростков на мутовках, а несут короткие отростки, напоминающие зубчики. Изменяется величина апикального волоска, который у *H. signifer* короткий, незначительно выступающий за апикальный конус, а у *P. audax* — длинный, почти в два раза превышающий длину апикального конуса (Hill, 1977).

По имеющимся в литературе данным (Foelix, Chu-Wang, 1973; Krafft, 1973; Hill, 1977; Kronstedt, 19796), мутовчатые щетинки несут хеморецепторную функцию. Мутовчатые щетинки у *Lycosa punctulata* выполняют двойную функцию — механорецепторную и хеморецепторную (Foelix, Chu-Wang, 1973). Главная функция щетинок — хеморецепторная, причем действуют они как контактные хеморецепторы.

Волокнистые щетинки известны для видов *Agelena consociata*, *Alopecosa accentuata*, *Phidippus audax* и различных родов сем. Clubionidae (Krafft, 1973; Foelix, 1974; Hill, 1977; Platnick, Lau, 1975). Расположение волокнистых щетинок на концевом членике педипальп у *Agelena consociata* и *H. signifer* одинаково. Щетинки составляют основной покров вентральной поверхности дистальной части лапки и на вершине, смешиваясь с мутовчатыми щетинками, образуют плотный пучок.

Функция волокнистых щетинок достоверно не установлена. Хилл (Hill, 1977) предполагает, что эти щетинки на кончиках лапок ног у *Phidippus audax* служат для передвижения по неровностям субстрата. Однако большое количество волокнистых щетинок, расположенных на лапках педипальп *H. signifer*, указывает на то, что основная функция щетинок не опорная, а чувствительная, так как педипальпы пауками для ходьбы не используются.

Фильтрующие щетинки и режущие зубчики на челюстных лопастях составляют неотъемлемый комплекс ротовых частей большинства пауков (Snodgrass, 1948; Foelix, 1970; Otter, 1974; Platnick, 1977). Ряд из режущих зубчиков способствует разрыванию тканей добычи (Milot, 1949). Фильтрующие щетинки своими перистыми вершинами образуют плотный фильтр. Щетинки фильтра не иннервируются (Foelix, 1970).

Строение фильтрующих щетинок изменяется в пределах подсемейств (Platnick, Shadab, 1976). Так в семействе Gnaphosidae дистальные участки несут два ряда отростков на латеральных сторонах, как у *H. signifer*; или отростки располагаются редкими продольными рядами — у *Neozimiris pubescens*, или сплошь покрывают щетинку — у *Lygromma gertschi* (Platnick, Shadab, 1976). В то же время у представителя не родственного семейства Theraphosidae — *Sericopelma rubronitens* фильтрующие щетинки подобны щетинкам у *Lygromma gertschi* (Otter, 1974; Platnick, Shadab, 1976). Таким образом, в строении фильтрующих щетинок наблюдается, с одной стороны, изменчивость в пределах подсемейств одного семейства и сходство, с другой стороны, у представителей различных не родственных семейств.

Щетинки выделенного нами 6-го типа по строению дистальной части наиболее близки к щетинкам у *Clubiona lutescens*, сем. Clubionidae (Lehtinen, 1975). Однако в работе Лехтинена имеется только фотография части щетинки и указывается, что щетинка находится на

ходильной конечности. Описание строения всей щетинки и точного места ее расположения не дано.

Функция щетинок этого типа неизвестна, но можно предположить, что по месту расположения и по возможности изгибаться в дистальной части эти щетинки могут выполнять терморецепторную функцию. Терморецепторные щетинки известны в сем. Theraphosidae (Otter, 1974), но здесь они имеют другое строение и располагаются на лапках педипальп и ходильных конечностей.

Рассмотренные семейства, кроме Theraphosidae, Лехтиненом (Lehtinen, 1978) отнесены в предварительно выделенный им подотряд Amaugobiomorpha. В семействах Araneidae (Foelix, Chu-Wang, 1973) и Linyphiidae (Kronstedt, 1979a), отнесенных Лехтиненом (Lehtinen, 1978) ко второму подотряду Araneomorpha, конечности покрыты редкими механорецепторными щетинками. Мутовчатые, волокнистые щетинки и щетинки 6-го типа у этих семейств отсутствуют. Представитель третьего подотряда Theraphosomorpha (sensu Lehtinen, 1978) — *Sericopelma rubronitens*, помимо густого покрова из механорецепторных щетинок, несет еще густые полосы из иннервируемых кроющих волосков (Otter, 1974).

Сравнительно-морфологический анализ щетинок, расположенных на конечностях пауков подотряда Amaugobiomorpha, показал, что только для этого подотряда характерны мутовчатые и волокнистые щетинки и, вероятно, щетинки с пальцевидными отростками (6 тип). Характерным для Amaugobiomorpha является наличие на конечностях густого покрова из механорецепторных щетинок и отсутствие кроющих волосков.

Фильтрующие щетинки характерны для всего отряда Aranei и строение их изменяется в пределах подсемейств.

Расположению трихоботрий и строению их кутикулярного валика в классификации Лехтинена (Lehtinen, 1967; 1975; 1978) придается особое значение. Для подотряда Amaugobiomorpha Лехтинен считает характерным наличие одного ряда трихоботрий на лапках и сложно устроенный кутикулярный валик, часть которого покрыта продольной или поперечной складчатостью. У подотряда Araneomorpha трихоботрии на лапке отсутствуют, кутикулярный валик гладкий (Lehtinen, 1975).

У *H. signifer* расположение и строение трихоботрий характерно для подотряда Amaugobiomorpha и наиболее близко к *Scotina gracilipes*, сем. Clubionidae, у которого складчатая часть валика состоит из трех кутикулярных ребер (Lehtinen, 1975).

Для всего отряда Aranei характерно разделение кутикулярного валика на две части (Lehtinen, 1975), что делает валик асимметричным. Асимметричное строение кутикулярного валика, соответственно и сочленовой ячейки, как было показано на скорпионах (Игнатьев и др., 1976), обуславливает направленную чувствительность трихоботрий, которые служат для определения воздушных потоков при анемометаксической ориентации.

В классификационных построениях Лехтиненом не использовались сравнительно-морфологические данные по щелевидным органам. Нами проведено сравнение щелевидных органов, расположенных на педипальпах у *H. signifer* и у наиболее хорошо изученного вида *Cupiennius salei*, семейства Stenizidae (Barth, 1978; Barth, Libega, 1970; Barth, Stagl, 1976). Концентрация щелей у этих двух видов одинакова и относится к трем типам — одиночные щели, группы из отдельных щелей и лировидные органы. Наибольшее число щелей у *H. signifer* имеется на вертлуге — 3 одиночные щели и 2 лировидных органа, держащих 31 щель; у *C. salei* наибольшее число щелей на жевательных лопастях — 78 щелей. Наиболее крупный лировидный орган у *H. sig-*

nifer несет 21 щель, у *C. salei* — 26 щелей. Расположение щелевидных органов на педипальпах у двух этих видов одинаково.

Как следует из сказанного, для представителей семейств Gnaphosidae и Stenizidae характерен общий план расположения щелевидных органов, степень концентрации щелей, но количество одиночных щелей, а также число щелей в лировидных органах изменяется. Эти данные, вероятно, могут быть экстраполированы на большинство семейств подотряда Амаугобиоморфа.

Щелевидные органы Arachnida, как показали последние исследования (Pringle, 1955; Barth, 1971; 1978), близки по строению к колоколовидным сенсиллам насекомых и выполняют ту же функцию, что и у последних — регистрируют натяжение кутикулы.

Как показали результаты предварительного сравнительно-морфологического анализа внешних морфологических структур на педипальпах и ходильных конечностях пауков, группы семейств, выделенные Лехтиненом (Lehtinen, 1978) как подотряды Амаугобиоморфа и Агапеоморфа обладают набором специфических структур, характерных для каждой группы.

Мы ни в коей мере не абсолютизируем данные по строению морфологических структур на конечностях при выяснении филогенетических связей различных семейств пауков, однако при учете других морфологических, анатомических и этологических особенностей выделение подобных групп семейств можно считать вполне правомерным.

ЛИТЕРАТУРА

- Иванов А. В. Пауки, их строение, образ жизни и значение для человека. Изд. ЛГУ, 1965, с. 1—304.
- Игнатъев А. М., Иванов В. П., Балашов Ю. С. Тонкое строение и функция трихоботрий скорпиона *Buthus eupeus* Koch. (Scorpiones, Buthidae). — Энтотомол. обзор, 1976, т. 55, № 3, с. 525—532.
- Тыщенко В. П. Определитель пауков европейской части СССР. Л., «Наука», 1971, с. 1—280.
- Barth F. G. Des sensorische Apparat der Spaltsinnesorgane (*Cupiennius salei* Keys., Araneae). — Z. Zellforsch. mikroskop. Anat., 1971, Bd. 112, S. 212—246.
- Barth F. G. Slit sense organs: «strain gauges» in the Arachnid exoskeleton. — Symp. zool. Soc. Lond., 1978, N 42, p. 439—448.
- Barth F. G., Libera W. Ein Atlas des Spaltsinnesorgane von *Cupiennius salei* Keys. Chelicerata (Araneae). — Z. Morph. Ökol. Tiere, 1970, Bd. 68, S. 343—369.
- Barth F. G., Stagl J. The slit sense organs of Arachnids. A comparative study of their topography on the walking legs (Chelicerata, Arachnida). — Zoomorphologie, 1976, v. 86, p. 1—26.
- Foelix R. F. Structure and function of tarsal sensilla in the spider *Araneus diadematus*. — J. Exp. Zool., 1970, v. 175, N 1, p. 99—123.
- Foelix R. F. Application of the transmission electron microscope to the examination of spiders exuviae and silk. — Psyche, 1974, v. 81, N 3—4, p. 507—509.
- Foelix R. F., Chu-Wang I-Wu. The morphology of spider sensills. II. Chemoreceptors. — Tissue and Cell, 1973, v. 5, p. 461—478.
- Hill D. E. The pretarsus of salticid spiders. — Zool. J. Linn. Soc., 1977, v. 60, N 4, p. 319—338.
- Krajft B. La tolerance reciproque chez les araignees, un argument en faveur du role chemorecepteur de certains poils. — Deuxieme reunion des Arachnologues d'expression Francaise, 1973, p. 57—73.
- Kronstedt T. *Acanthophyma gowerense* (Locket) (Araneae, Linyphiidae), an erigonine spider new to Sweden. — Bull. Br. arachnol. Soc., 1979a, v. 4, N 9, p. 398—401.
- Kronstedt T. Study on chemosensitive hairs in wolf spiders (Araneae, Lycosidae) by scanning electron microscopy. — Zoologica Scripta, 1979b, v. 8, N 4, p. 279—285.
- Lehtinen P. T. Classification of the Cribellate spiders and some allied families, with notes on the evolution of the suborder Araneomorpha. — Ann. Zool. Fenn., 1967, v. 4, p. 199—468.
- Lehtinen P. T. Notes on the phylogenetic classification of Araneae. — Proc. 6th Int. Arachn. Congr., 1975, p. 26—29.
- Lehtinen P. T. Definition and limitation of supraspecific taxa in spiders. — Symp. zool. Soc. Lond., 1978, N 42, p. 255—271.
- Millot J. Ordre des Araneides (Araneae). — Traite de zoologie P. Grasse, 1949, t. VI, p. 589—743.

- Otter C. J. den. Setiform sensilla and prey detection in the birdspider *Sericopelma rubronitens* Ausserer. (Araneae, Theraphosidae). — Netherlands J. Zool., 1974, v. 24, N 3, p. 219—235.
- Platnick N. I. The hypochiloid spiders: A cladistic analysis, with notes on the Atypoidea (Arachnida, Araneae). — Amer. Mus. Novit., 1977, N 2627, p. 1—23.
- Platnick N. I., Lau A. A revision of the celer group of the spider genus *Anypaena* (Araneae, Anyphaenidae) in Mexico and Central America. — Amer. Mus. Novit., 1975, N 2575, p. 1—36.
- Platnick N. I., Shadab M. U. A revision of the spider genera *Haplodrassus* and *Orodassus* (Araneae, Gnaphosidae) in North America. — Amer. Mus. Novit., 1975, N 2583, p. 1—40.
- Platnick N. I., Shadab M. U. A revision of the spider genera *Lygromma* and *Neozimiris* (Araneae, Gnaphosidae). — Amer. Mus. Novit., 1976, N 2598, p. 1—23.
- Pringle J. W. S. The function of the lyriform organs of Arachnids. — J. exp. Biol., 1955, v. 32, p. 270—278.
- Snodgrass R. E. The feeding organs of Arachnida, including mites and ticks. — Smithsonian Misc. coll., 1948, v. 110, N 10, p. 1—93.

С. В. Миронов

ПЕРЬЕВЫЕ КЛЕЩИ
(ACARINA, SARCOPTIFORMES, ANALGOIDEA)
ПТИЦ СЕМЕЙСТВА CHARADRIIDAE КУРШСКОЙ КОСЫ

На территории СССР перьевые клещи с птиц семейства ржанковых в настоящее время исследованы в ряде районов Сибири (Дубинин, 1951, 1956; Васюкова, 1979), на Украине (Харамбура, 1966), в Туркмении (Курбанова, 1970) и Киргизии (Чиров, 1978). Несмотря на то, что уже обследовано более половины куликов фауны Советского Союза, видовой состав обитающих на них Analgoidea выяснен далеко не полностью.

На Куршской косе (Калининградская область, РСФСР) автором были обследованы 14 из 17 видов куликов, регулярно мигрирующих через эту территорию. Материал был собран с живых птиц, отловленных в период весеннего и осеннего пролетов 1979 г. на полевом стационаре биологической станции Зоологического института АН СССР «Рыбачий». Кроме этого, был использован необработанный материал, добытый там же комплексной экспедицией Зоологического института в 1955—1957 гг.

В результате на обследованных видах обнаружено 25 видов перьевых клещей, относящихся к 13 родам 6 семейств (см. список).

У каждого из этих семейств наблюдается приуроченность к определенному, достаточно ограниченному участку перьевого покрова хозяев. Представители первых четырех перечисленных в списке семейств локализируются на первостепенных или второстепенных маховых и соответствующих верхних кроющих перьях крыла, виды семейства Analgoidea — на контурных перьях тела, виды семейства Syringobiidae — в очинах маховых перьев.

Для большинства обнаруженных видов перьевых клещей известен довольно узкий круг видов-хозяев. На нескольких видах птиц в исследуемом районе отмечены только клещи *Avenzoaria calidris*, *Vychovskiiata charadrii*, *Dichobrephosceles actitides*. Все три рода, к которым относятся эти виды, а также роды *Montchadskiana* Dubinin, *Bregetovia* Dubinin, *Tectingrassia* Gaud специфичны только для семейства Charadriidae. Представители родов *Alloptes* Can. и *Ingrassia* Oudms. также приурочены преимущественно к этому семейству птиц, но встречаются и на других семействах отряда Charadriiformes. Следует отметить, что *Proctophyllodes scolopacinus* является единственным известным представителем своего семейства, обитающим на куликах, тогда как подавляющее большинство клещей сем. Proctophyllodidae приурочены к отряду Passeriformes.

Среди обнаруженных перьевых клещей *Ingrassia fissitarsa* Gaud и *Avenzoaria rackae* Gaud впервые отмечены для фауны СССР, а два вида, относящиеся к роду *Alloptes*, являются новыми для науки. Голо-

типы и паратипы новых видов хранятся в Зоологическом институте АН СССР.

При работе с фондовой коллекцией ЗИН АН СССР, пользуясь случаем, автором выделен лектотип *Avenzoaria eurynorhynchi* Dubinin. Экземпляр, принятый типовым, изображен в работе В. Б. Дубинина (1956) на рис. 172. Лектотип (♂, А—Ag—01) и паралектотипы (7 ♀♀, 2N₁, 5L) с кулика-лопатеня *Eurynorhynchus pigmaeus* (L.). собраны в Судзухинском заповеднике 3.08.45 М. Волковой.

Avenzoaria rackae Gaud, 1972

Самец. Размеры идиосомы — 375—390×180—195 мкм. Форма тела и общие очертания дорсальных щитов типичные для представителей рода *Avenzoaria* (рис. 1). Проподосомальный щит, длиной 100 мкм, занимает $\frac{3}{4}$ проподосомы, задние углы его слегка закруглены. Боковые края гистеросомального щита сильно склеротизованы, почти прямые, расходящиеся к заднему концу тела. Щиты разделены широкой исчерченной полосой, расстояние между ними по медиальной линии составляет 35 мкм. Опистосомальные лопасти задними концами загнуты внутрь. Глубина опистосомальной выемки от ее переднего края до уровня щетинок d_5 составляет 100 мкм, ширина ее между щетинками rai — 100 мкм. Внутрислопастная мембрана слабосклеротизованная, хорошо развита по всему краю опистосомальной выемки. Свободные края внутрислопастной мембраны очерчивают овал с заостренным передним концом. Постлопастные мембраны имеют по 4 острых зубца равной величины. Щетинки опистосомальных лопастей l_4 и rai — короткие, утолщенные, по длине приблизительно равны ширине лопастей: l_3 , d_4 , d_5 и rae — тонкие волосовидные (рис. 1). Длина макрохет идиосомы: sce — 110—130, h — 100—120, l_5 — 260—280 мкм.

Кокостернальный скелет вентральной стороны тела имеет строение, типичное для рода (рис. 2). Анальные присоски расположены на линии переднего края межлопастной выемки или немного смещены назад, анальная щель задней половиной выступает за край выемки. Копулятивный орган находится на уровне вертлугов IV. Эдеагус короткий, стилет его равен половине высоты генитальной арки, генитальные присоски расположены у вершины арки. Генитальные щетинки c_1 находятся позади концов эпимер III, c_3 — снаружи от концов генитальной арки, c_2 — на уровне заднего края вертлугов IV. Расстояние между щетинками c_3 в 2 раза больше, чем между c_2 . Промежуток между парами c_1 и c_3 в 1,5 раза превышает промежуток c_3 — c_2 .

Пропорции ног такие же как у других видов рода; лапки ног IV не достигают основания щетинок l_4 . Хетом ног (вертлуг, бедро, колено, голень, лапка) имеет формулу: I — 1—1—2(2)—1(1)—8(2), II — 1—1—2(1)—1(1)—8(1), III — 1—0—0(1)—1(1)—4, IV — 0—0—0—1(1)—2. В скобках указаны соленидии.

Самка. Длина идиосомы — 370—380 мкм, ширина — 175—185 мкм. Форма тела и очертания дорсальных щитов типичные для рода (рис. 3). Проподосомальный щит с заостренными задними углами, длиной 100 мкм, занимает $\frac{3}{4}$ проподосомы; гистеросомальный щит с параллельными боковыми краями, длиной 260 мкм. Щиты разделены широкой полосой исчерченных покровов, расстояние между ними по медиальной линии тела около 25 мкм. Все дорсальные щетинки идиосомы, кроме макрохет sce , h , l_5 и d_5 , очень короткие, волосовидные. Расстояние между щетинками l_2 меньше, чем промежуток между парами d_2 и d_3 ; щетинки d_3 расставлены немного шире, чем d_4 и rai .

Вентральная сторона тела исчерчена. Строение кокостернального скелета характерное для рода (рис. 4). Полукруглый эпигиний, расположенный на уровне эпимер III, концами заходит за генитальные

присоски. Генитальные щетинки c_2 расположены почти на одной линии со щетинками cx/III ; c_3 — на уровне вертлугов IV. Расстояние между щетинками c_2 и c_3 равно. Анальные щетинки a в 2 раза короче анальной щели. Супраанальная впадина на заднем конце идиосомы конусовидная. Вооружение ног I—III — как у самца, ног IV — 0—0—0—1(1)—4.

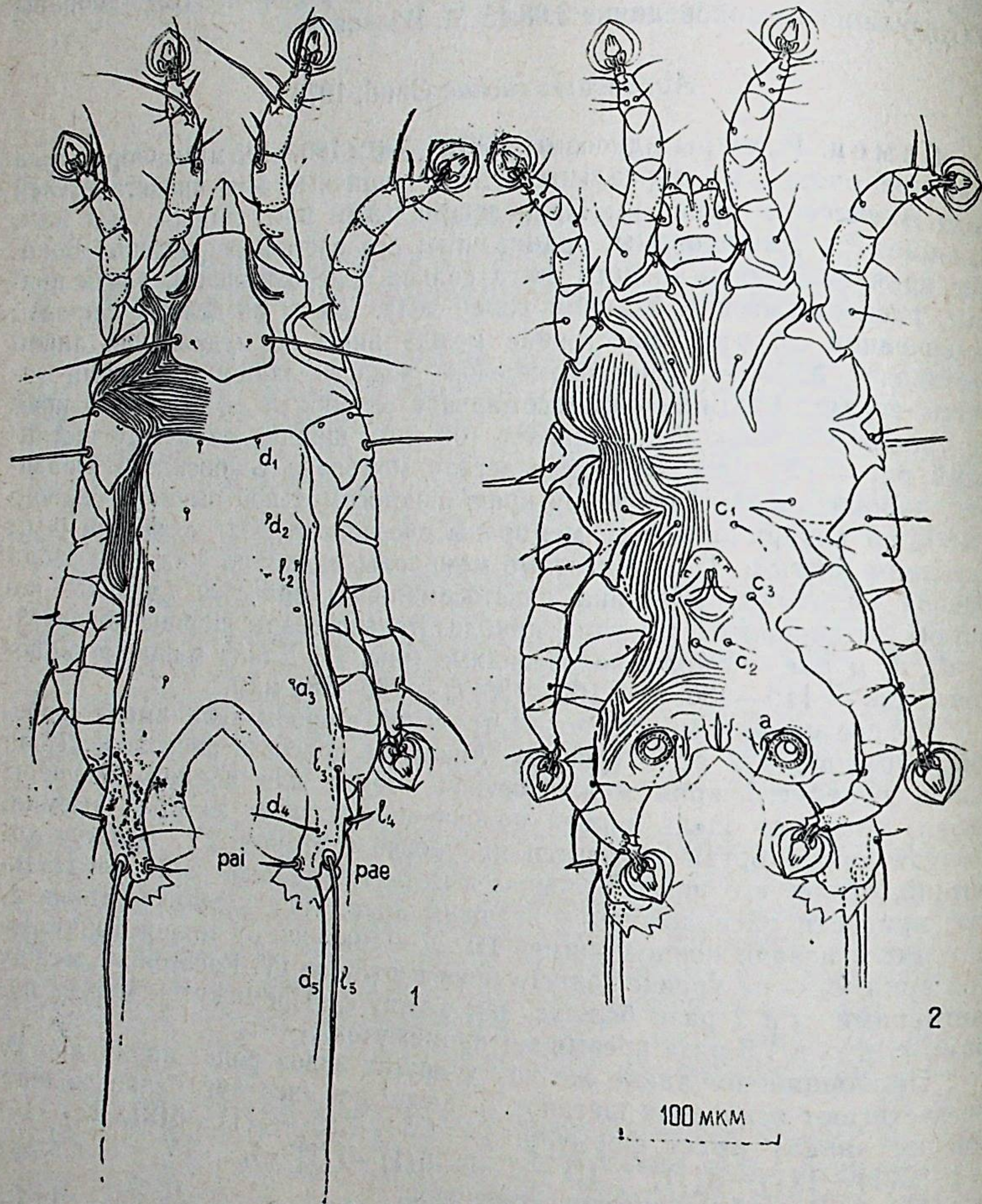


Рис. 1—2. *Avenzoaria rackae*. 1 — самец сверху; 2 — самец снизу.

Дифференциальный диагноз. Среди 16 ранее описанных видов рода, *Avenzoaria rackae* наиболее близок к *Avenzoaria calidriis* (Oudms.). *Avenzoaria rackae* четко отличается от него и большинства других видов рода наличием у самцов 4 вместо 3 зубцов на постлопастной мембране и формой свободного края внутрилопастной мембраны. Из ранее известных видов только *Avenzoaria punctata* Gaud имеет 4—5 зубцов, но у этого вида зубцы не равны по величине и форме, медиальные из них закруглены и крупнее латеральных. Кроме этого, внутрилопастная мембрана у него не развита на переднем крае опистосомальной выемки. У *Av. rackae* все зубцы на постлопаст-

ной мембране равные по величине и заострены, внутрилопастная мембрана широкая, хорошо развита по всему краю выемки. Локализация. Клещи заселяют первостепенные маховые и соответствующие верхние кроющие перья крыла.

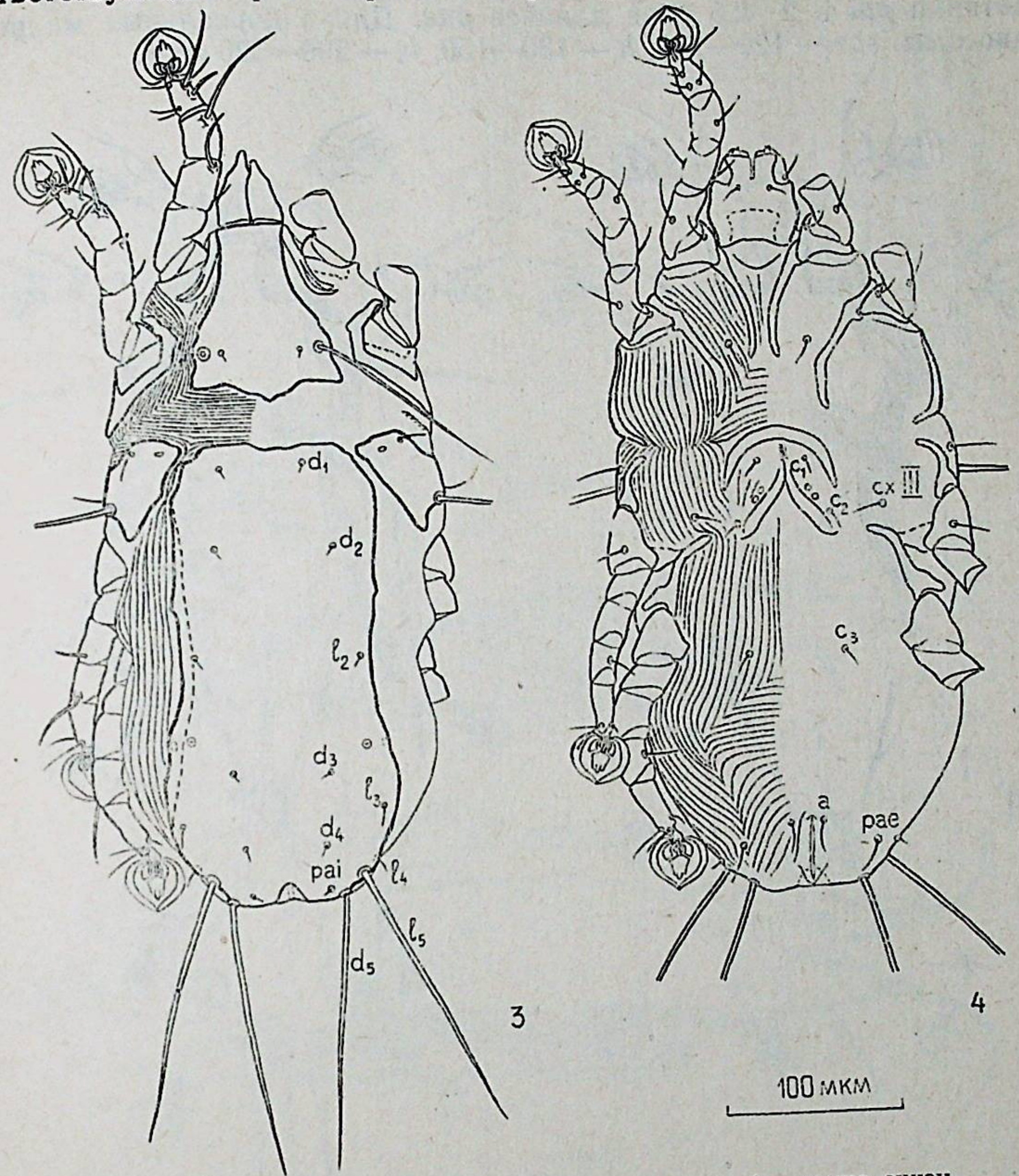


Рис. 3—4. *Avenzoaria rackae* 3 — самка сверху; 4 — самка снизу.

Материал. 10 ♂♂, 7 ♀♀ с гаршнепа *Lymnocyrtes minima* (Brunn.) собраны 26.04.57 в Калининградской области, в окрестностях поселка Рыбачий И. Быховской.

Alloptes (Conuralloptes) lymnocyrti Mironov sp. n.

Самец. Размеры голотипа: 300×140 мкм, паратипов — 295—305×140—150 мкм. Форма тела и общие очертания дорсальных щитов типичные для рода *Alloptes* (рис. 5). Проподосомальный щит длиною 80 мкм, гистеросомальный — 195 мкм. Последний довольно узкий, длина превосходит его максимальную ширину на уровне вертлугов IV в 2 раза. Щиты разделены исчерченным промежутком, расстояние между ними по медиальной линии — 25 мкм. Небольшие вырезки боковых краев гистеросомального щита у основания щетинок l_2 имеют форму крюка, загнутого назад. Скошенные задние края этого щита явно выступают над боковыми склеритами опистосомальных ло-

пастей (рис. 7). Опистосомальная мембрана узкая, разделена на 6 фестонов; промежуток между двумя медиальными фестонами щелевидный. Опистосомальных щетинок 4 пары. Макрохеты l_5 уплощенные, сильно расширены в средней части, максимальная их ширина — 10 мкм. Щетинки rai в 2—2,5 раза длиннее rae . Длина дорсальных макрохет идиосомы: sce — 120—140, h — 130—150, l_5 — 290—320 мкм.

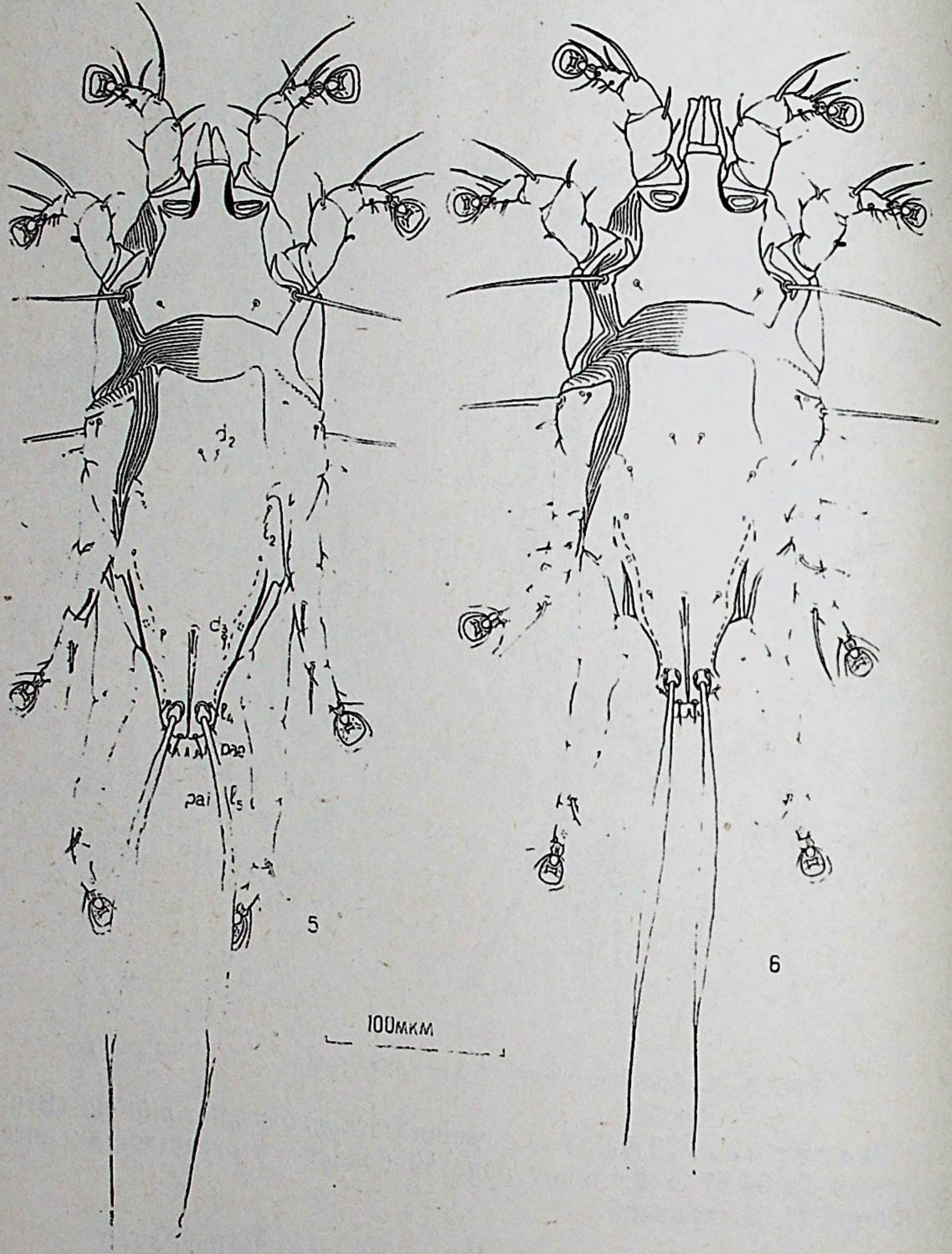


Рис. 5—6. 5 — *Alloptes lymnocyrti* sp. n., самец сверху; 6 — *Alloptes temmincki* sp. n., самец сверху.

Строение кокостерального скелета типичное для рода. Ленто-видные склериты, соединяющие концы эпимер III и прегенитальную аподему, сливаются задними концами, образуя фигуру «У» (рис. 7). Половой аппарат расположен на уровне вертлугов IV, стилет эдеагуса очень короткий. Межлопастной шов (длина 60 мкм) не достигает линии анальных присосок, расположенных у заднего конца анальной щели. Вентральная склеротизованная часть опистосомальных лопастей

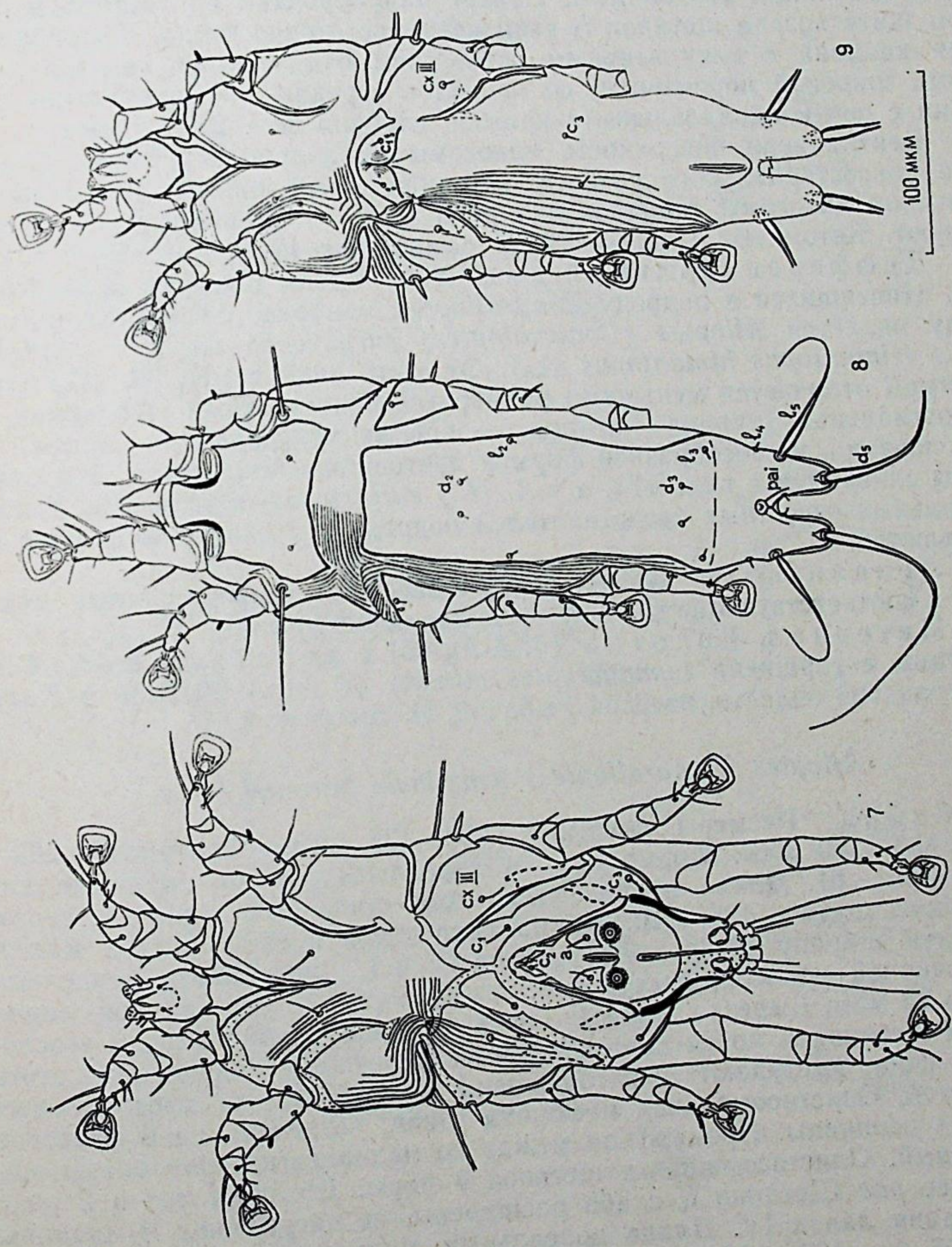


Рис. 7—9. *Alloptes lymnocyrti* sp. n. 7 — самец сверху; 8 — самка сверху; 9 — самка снизу.

в 2 раза короче расстояния между анальными присосками и задним концом тела. Сильно склеротизованные боковые склериты этих лопастей S-образно изогнуты. Генитальные щетинки s_1 расположены на одном уровне с вершиной аподемы; s_3 — позади анальных щетинок а.

Вооружение ног имеет формулу: I — 1—1+2(1)—1(1)—6(2), II — 1—1+2(1)—1(1)—5(1), III — 1—0+0(1)—0(1)—3, IV — 0—0+0—0(1)—3. Знаком «+» обозначено слияние бедра и колена в единый членик, которое наблюдается у всего подсемейства Alloptinae Gaud. Ноги IV длинные (175—180 мкм), выступают за конец опистосомы лапкой, голенью и половиной следующего членика. Щетинка mG ног II короткая, расширенная, притупленная на вершине, что свойственно для подрода *Conuralloptes* Gaud.

Самка. Размеры: 360—375×125—135 мкм. Форма тела и дорсальных щитов типичные для рода (рис. 8). Проподосомальный щит (длина 80 мкм) и гистеросомальный щит (длина 250 мкм) разделены широким исчерченным промежутком, расстояние между ними по медиальной линии 25—30 мкм. Поперечная бороздка на гистеросомальном щите позади щетинок l_3 выражена достаточно четко. Супраанальная впадина с копулятивным отверстием отделена от заднего края щита широкой перемычкой со щелью в середине. Межлопастная выемка с почти параллельными краями, глубина ее — 27—30 мкм.

Вентральная поверхность идиосомы продольно исчерчена. Строение кокостерального скелета, эпигиния, расположение вентральных щетинок идиосомы типичное для рода (рис. 9). Эпимериты IV отсутствуют. Хетом ног I—III — как у самца, ног IV — 0—0+0—0(1)—5.

Дифференциальный диагноз. Среди 13 видов рода *Alloptes*, относящихся к подроду *Conuralloptes*, наиболее близким к новому виду является *Alloptes (Conuralloptes) eurytrichus* Gaud с ходулочника *Himantopus himantopus* (L.). От этого вида самец *Al. (C.) lymnocrypti* отличается меньшими размерами, более узкими щетинками l_5 , максимальная ширина которых не превышает диаметра лапок IV в основании, и своеобразной формой лентовидных склеритов. Эти склериты сливаются в виде «Y», а у *A. (C.) eurytrichus* — в виде «V». У всех остальных известных представителей подрода эти склериты вообще не сливаются.

Локализация. Клещи обычно заселяют второстепенные маховые и соответствующие верхние кроющие перья крыла.

Материал. Голотип (♂, A-Ag-03) и паратипы 8 ♂♂, 4 ♀♀ собраны с гаршнепа *Lymnocryptes minima* (Brunn.) 26.04.57 в Калининградской области, поселок Рыбачий, И. Быховской.

Alloptes (Conuralloptes) temmincki Mironov, sp. n.

Самец. Размеры голотипа: 290×135 мкм, паратипов — 285—295×130—140 мкм. Форма тела и дорсальных щитов типичные для рода (рис. 6). Длина проподосомального щита — 80 мкм, гистеросомального щита — 185 мкм. Длина последнего превышает его максимальную ширину на уровне вертлугов IV в 1,7 раза. Щиты разделены исчерченной полосой, расстояние между ними по медиальной линии около 25 мкм. Вырезки боковых краев гистеросомального щита у основания щетинок l_2 почти прямоугольные. Скошенные задние края этого щита едва выступают над боковыми склеритами опистосомальных лопастей. Опистосомальная мембрана узкая, разделена на 6 фестончатых равной величины. Промежуток между ее медиальными фестонами левидный. Опистосомальных щетинок 4 пары. Щетинки pa_i в 2 раза длиннее pa_e . Щетинки l_5 слабо расширены, не превышают $1/2$ ширины основания лапок IV. Длина дорсальных макрохет идиосомы: sce — 90—105, h — 125—135, l_5 — 275—300 мкм.

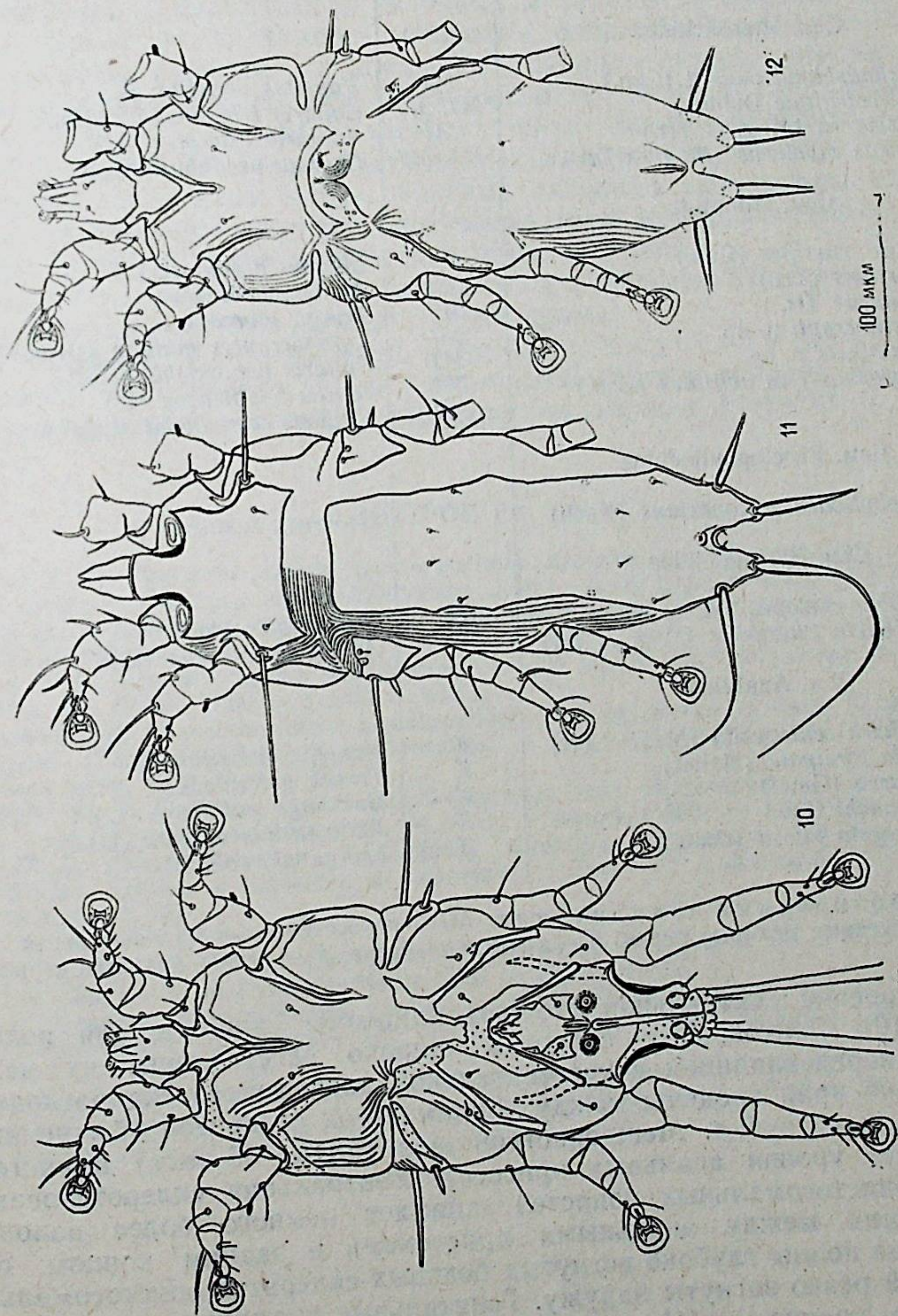


Рис. 10—12. *Alloptes temmincki* sp. n.
10 — самец сверху; 11 — самка сверху;
12 — самка снизу.

Список перьевых клещей и их локализация на куликах Куршской косы

Паразит	Локализация	Хозяин
Сем. Avenzoariidae		
<i>Avenzoaria calidris</i> (Oudms.)	M1	<i>Calidris alpina</i> (L.)
	M1	<i>Cal. temminckii</i> (Leisl.)
	M1	<i>Tringa nebularia</i> (Gunn.)
<i>Av. totani</i> (Can.)	M1	<i>T. glareola</i> L.
<i>Av. philomachi</i> Dubinin	M1	<i>Philomachus pugnax</i> (L.)
<i>Av. rackae</i> , Gaud	M1	<i>Lymnocyptes minima</i> (Brunn.)
<i>Bregetovia obtusolobata</i> Dubinin	M1	<i>Tringa nebularia</i> (Gunn.)
<i>Bychouskiata charadrii</i> (Can.)	M2	<i>Charadrius hiaticula</i> L.
	M2	<i>Ch. dubis</i> Scop.
<i>Bych. squatorolae</i> (Can.)	M1	<i>Squatorola squatorola</i> (L.)
Сем. Pterolichidae		
<i>Montchadskiana vanelli</i> (Can.)	M1	<i>Vanellus vanellus</i> (L.)
<i>M. microtringae</i> Dubinin	M1, M2	<i>Calidris temminckii</i> (Leisl.)
<i>M. fascigera</i> (Meg. et Trt.)	M1	<i>Arenaria interpres</i> (L.)
<i>Xiphiurus xiphiurus</i> (Meg. et Trt.)	M1, M2	<i>Charadrius dubius</i> Scop.
Сем. Alloptidae		
<i>Alloptes crassipes</i> (Can.)	M2	<i>Calidris alpina</i> (L.)
<i>Al. curtipes</i> (Trt.)	M2	<i>Actitis hypoleucos</i> (L.)
<i>Al. conurus</i> Trt.	M2	<i>Tringa glareola</i> L.
<i>Al. lymnocypti</i> n. sp.	M2	<i>Lymnocyptes minima</i> (Brunn.)
<i>Al. temmincki</i> n. sp.	M2	<i>Calidris temminckii</i> (Leisl.)
<i>Dichobrephosceles actitides</i> (Can.)	M1	<i>Actitis hypoleucos</i> (L.)
	M1	<i>Calidris temminckii</i> (Leisl.)
Сем. Proctophyllodidae		
<i>Proctophyllodes scolopacinus</i> (Koch)	M1	<i>Scolopax rusticola</i> L.
Сем. Syringobiidae		
<i>Syringobia chelopus</i> Trt. et Neum.	O	<i>Tringa glareola</i> L.
<i>Phyllochaeta interifolia</i> (Meg. et Trt.)	O	<i>Actitis hypoleucos</i> (L.)
Сем. Analgidae		
<i>Leptosphyra centropoda</i> (Meg. et Trt.)	K	<i>Vanellus vanellus</i> (L.)
<i>Ingrassia forcipata</i> (Haller)	K	<i>Tringa glareola</i> L.
<i>I. fissitarsa</i> (Gaud)	K	<i>Gallinago gallinago</i> (L.)
<i>I. philomachi</i> Gaud	K	<i>Philomachus pugnax</i> (L.)
<i>Tectingrassia pilosa</i> (Gaud)	K	<i>Tringa glareola</i> L.

Обозначения локализации: M1 — первостепенные маховые перья, M2 — второстепенные маховые перья, K — контурные перья, O — очины маховых перьев.

Строение вентральной стороны идиосомы типичное для подрода (рис. 10). Лентовидные склериты широко расставлены, их задние концы перед слиянием с прегенитальной аподемой слегка расходятся. Передний край аподемы между концами этих склеритов обычно имеет 2 небольших зубца. Межлопастной шов (длина 55 мкм) немного не достигает уровня анальных присосок. Вентральная склеротизованная часть опистосомальных лопастей занимает немного более половины расстояния между анальными присосками и задним концом тела. Передние концы глубоко вогнутых боковых склеритов опистосомальных лопастей резко загнуты наружу. Генитальные щетинки c_1 расположены на одном уровне с $cxIII$, анальные щетинки a — впереди c_3 .

Вооружение ног такое же как у предыдущего вида. Длина ног IV — 160—165 мкм.

Самка. Размеры: 325—340×120—130 мкм. Форма тела и дорсальных щитов как у предыдущего вида (рис. 11). Длина проподосомального щита — 70—75 мкм, гистеросомального — 230 мкм. Поперечная бороздка гистеросомального щита позади щетинок l_3 не выражена. Супраанальная выемка замкнута внутри гистеросомального щита недалеко от заднего края. Межлопастная выемка с расходящимися назад краями, глубиной 20—23 мкм.

Вентральная поверхность идиосомы исчерчена только по бокам. Кокостеральный скелет типичный для рода. Эпимериты IV имеются. Вооружение ног как у самки предыдущего вида.

Дифференциальный диагноз. Самцы *A. (C.) temmincki* наиболее близки к *Alloptes (Conuralloptes) turuchtani* Dubinin. Новый вид отличается от него в первую очередь меньшими размерами, формой лентовидных склеритов и наличием 2 зубцов на прегенитальной аподеме. Кроме этого, боковые склериты опистосомальных лопастей сильно вогнуты, передние их концы направлены наружу, латеральные фестоны опистосомальной мембраны равны по величине медиальным, боковая вырезка гистеросомального щита почти прямоугольная. У *A. (C.) turuchtani* между задними концами лентовидных склеритов отсутствуют какие-либо зубцы, боковые склериты опистосомы слабо вогнуты, латеральные фестоны опистосомальной мембраны мельче медиальных, вырезка гистеросомального щита овальная.

Локализация. Клещи заселяют второстепенные маховые и соответствующие верхние кроющие перья крыла.

Материал. Голотип (♂, A-Ag-04) и паратипы 3 ♂♂, 15 ♀♀ с белохвостого песочника *Calidris temminckii* (Leisl.) собраны 27.04.57 в Калининградской области, в окрестностях поселка Рыбачий И. Быховской.

ЛИТЕРАТУРА

- Васюкова Т. Т. Перьевые клещи (Analgesoidea) куликов долины среднего течения р. Лены. — Тез. докл. орнитологической конференции. Якутск, 1979, с. 203—204.
- Дубинин В. Б. Перьевые клещи птиц Барабинской степи. — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1951, т. 13, с. 120—256.
- Дубинин В. Б. Перьевые клещи Analgesoidea. Фауна СССР, Паукообразные. М. — Л., Изд. АН СССР, 1956, т. 6, вып. 7, 813 с.
- Курбанова Д. Б. Перьевые клещи (Analgesoidea) с птиц отряда куликов Краснодарского (Гасан-Кулийского) заповедника. — Изв. АН Туркменской ССР, сер. биол. наук, 1970, № 4, с. 75—77.
- Харамбура Я. И. Перьевые клещи водно-болотных птиц Предкарпатья. — Тез. докл. I акарологического совещания. М. — Л., «Наука», 1966, с. 219—220.
- Чиров П. А. Перьевые клещи (Analgoidea) обитающие на птицах семейств Charadriidae, Laridae и Sternidae в Киргизии. — Изв. АН Киргизской ССР, 1978, № 4, с. 87—90.
- Gaud J. Acariens plumicoles (Analgesoidea) parasites des oiseaux du Maroc. — Bull. Soc. Sci. Natur. et Phus. du Maroc, 1957, v. 37, p. 21—49.
- Gaud J. Acariens Sarcoptiformes plumicoles (Analgoidea) parasites sur les oiseaux Charadriiformes d'Afrique. — Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., Tervuren, Sci. zool., 1972, v. 136, p. 1—116.
- Gaud J. Les Sarcoptiformes plumicoles (Analgoidea) parasites des Scolopacinae, avec la description d'une espee nouvelle *Avenzoaria rackae* sp. n. — Entom. Mitt. Zool. Museum, 1972, v. 4, p. 241—248.

Н. Г. Бреgetова, В. А. Троицкий

**НОВЫЕ ВИДЫ КЛЕЩЕЙ РОДА GAMASELLUS BERL.
(ACARINA, GAMASINA, RHODACARIDAE)**

В мировой фауне отмечено свыше 30 видов клещей рода *Gamasellus* (Athias-Henriot, 1961; Berlese, 1908; Emberson, 1967; Ishikawa, 1969, 1977; Lee, 1973; Ryke, 1962; Schweizer, 1961; Willmann, 1936). В таблицу, составленную для определения палеарктических видов, пока включено 6 видов (Бреgetова, Щербак, 1977).

В коллекции Зоологического института АН СССР имеются сборы *Gamasellus* из различных мест, среди которых обнаружено 2 новых вида.

Gamasellus caucasicus sp. n.

Наиболее близок к *Gamasellus nepotulus* Berlese, 1908, встреченному в Италии, но отличается от него количеством предгрудных щитков, формой и количеством щетинок на карапаксе и нотогастере, некоторыми другими систематическими признаками.

Самка. Длина тела (голотип) 0,515 мм, ширина на уровне щетинок M_2 0,257 мм. Два спинных щита, сетчатой структуры, покрывают его целиком (рис. 1), соприкасаясь между собой слегка выемчатыми краями. На карапаксе 20 пар щетинок: M_2 — утолщенные и коротко опушенные, остальные — гладкие; F_1 и F_2 наиболее мелкие, игловидные; D_1 и D_3 — в два раза крупнее, игловидные; все остальные щетинки с почти параллельными краями по всей длине (заострены лишь на вершине) и часто саблевидно изогнуты. M_3 лежат вне щита. На нотогастере 18 пар щетинок: M_{11} и S_8 коротко опушенные, остальные — саблевидные.

Три пары предгрудных щитков неправильной формы и пара мелких склеритов лежит в основании тритостернума, кокс ног I и широко вогнутого переднего края стерно-метастерального щита. Поверхность этого щита сетчатой структуры, наиболее отчетливо выраженной у боковых краев и двух пар расположенных на нем щелевидных органов; тальный щит имеет наиболее слабо склеротизованный передний отдел, где выделяется грибовидный участок большей плотности; задний отдел щита почти прямой, прикрывает суживающиеся на внутреннем конце трубочки сперматек и несет пару игловидных щетинок. Вентро-аналь-видные, 1 пара — саблевидно изогнута. Постаанальная щетинка в два раза крупнее аданальных, слабо опушенная. Все плевральные щетинки с почти параллельными краями по всей длине и обычно сабле-

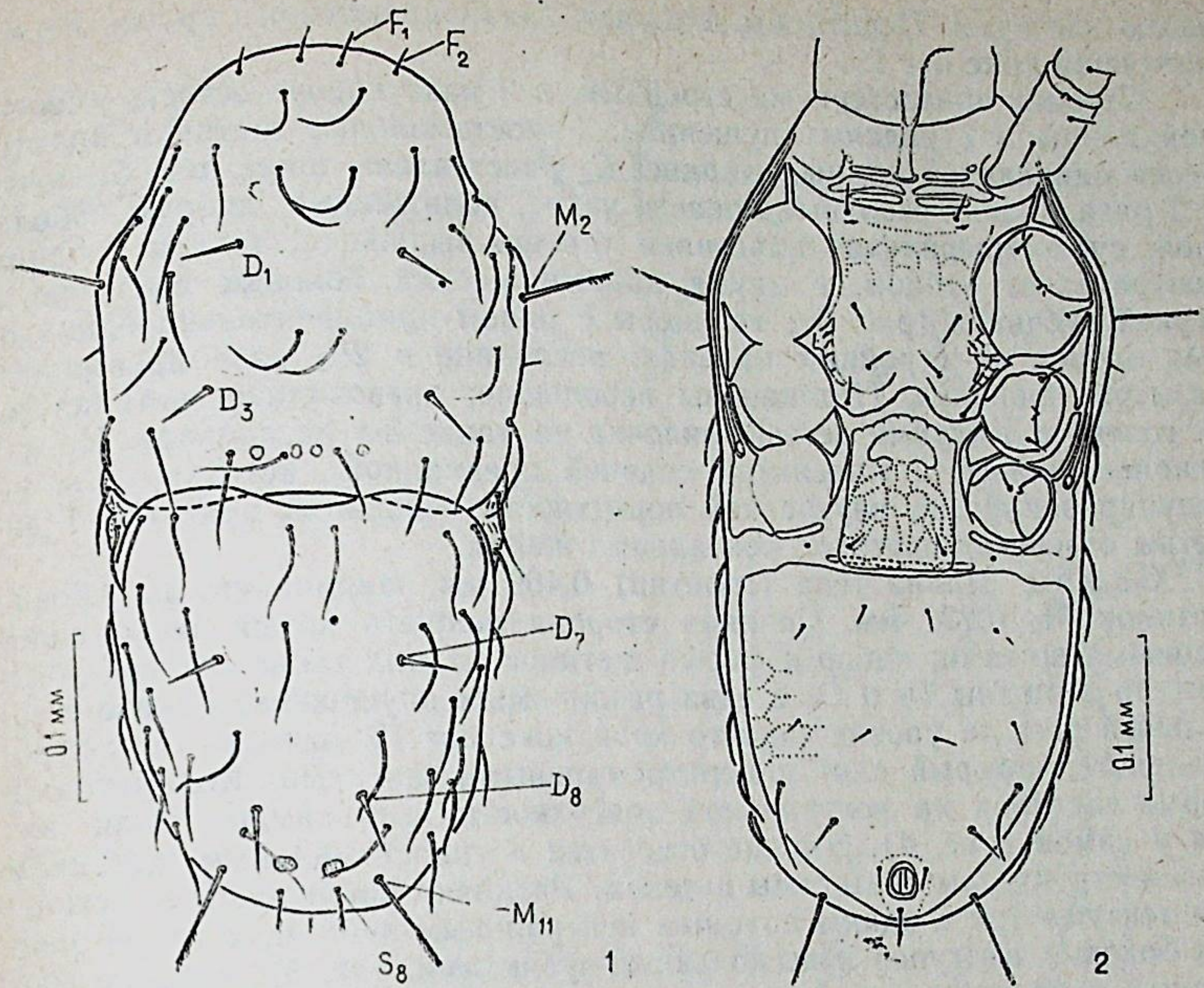


Рис. 1—2. *Gamasellus caucasicus* sp. n.

1 — самка, дорсальная сторона; 2 — самка, вентральная сторона.

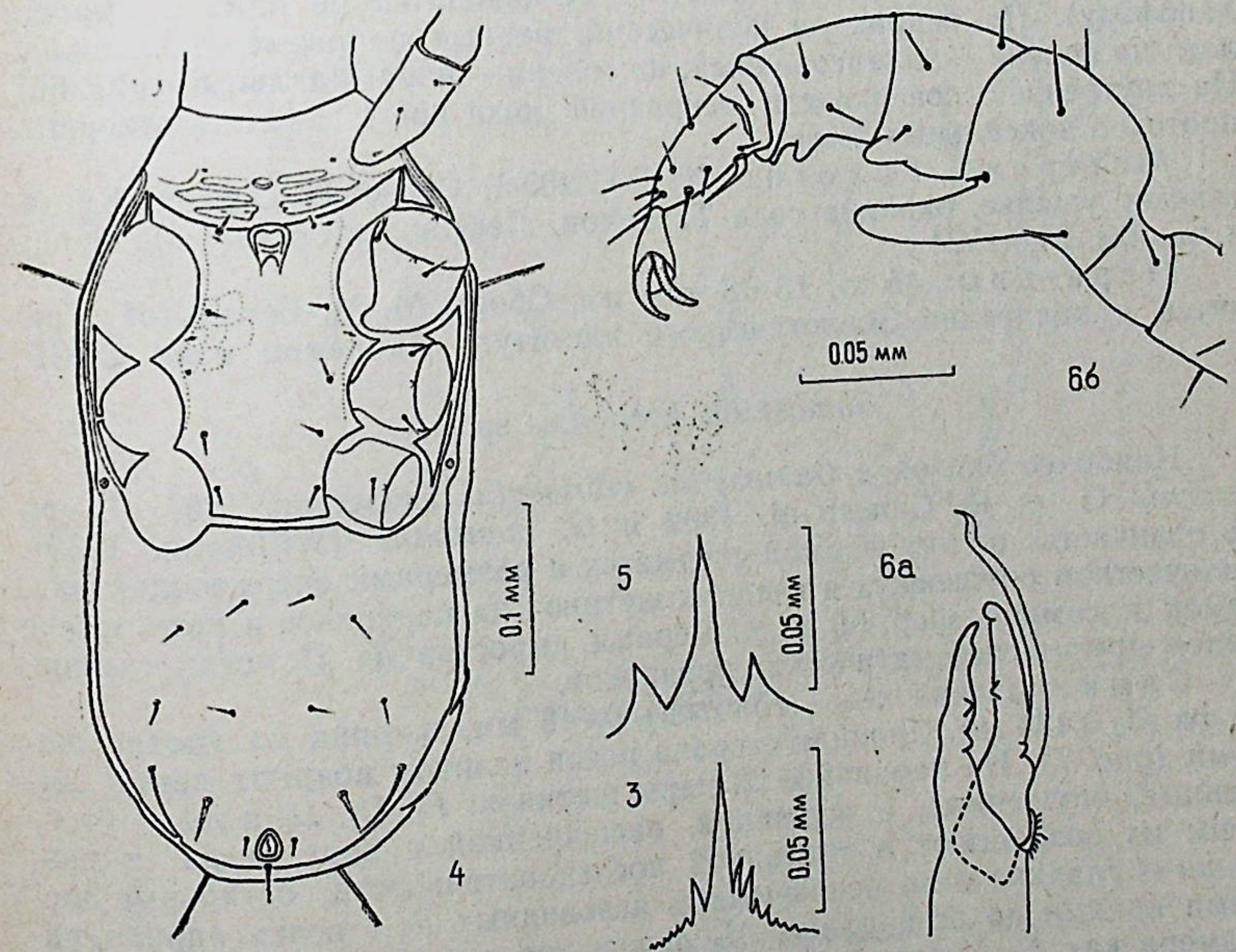


Рис. 3—6. *Gamasellus caucasicus* sp. n.

3 — самка, тектум, 4 — самец, вентральная сторона; 5 — самец, тектум; 6 — самец: а — пальцы хелицер и сперматодактиль, б — нога II.

видно изогнуты. Перитремы длинные, заканчиваются на уровне переднего края кокс ног I.

Стволик тритостернума стройный, в 2 раза короче ветвей, умеренной длины и с редким опушением. Гипостомальные щетинки практически одинаковой длины, гладкие; S_2 расставлены шире чем S_1 почти в 2 раза. Гипостомальные лопасти узкие, сближенные; лябрум небольшой; субхелицеральная пластинка хорошо выражена; тектум с одним центральным зубцом, с двумя парами мелких боковых выступов и серией зубчиков (рис. 3); хелицеры с рядом приблизительно одинаковых зубцов на стройных пальцах; последние в $2\frac{1}{2}$ раза превышают размеры корникул. Педипальпы небольшие; древовидная щетинка на их голени с 3 парами ветвей; вилочка на лапке 3-х раздельная. Ноги I длиннее прочих, с маленькой сидячей предлапкой (коготки есть, но редуцированы); на внутренней поверхности основания кокс ног I заметны отверстия протоков коксальных желез.

Самец. Длина тела (голотип) 0,469 мм, ширина его на уровне щетинок M_2 0,236 мм. Спинная сторона покрыта двумя тесно сближенными щитами; набор и форма щетинок на них такие же как у самок, но вершины D_7 и D_8 с едва различимым опушением. Генито-стернальный щит на уровне заднего края кокс ног IV отделен от вентроанального, который слит с перитремальными щитками. Количество и форма щетинок на вентральной поверхности тела самцов такие же, как у самок (рис. 4). Это же относится к гипостомальным щетинкам и всем структурам гнатосомы в целом. Различия наблюдаются в строении тектума (он с одним крупным центральным зубцом, с парой мелких боковых выступов и несколькими зубчиками, рис. 5), в длине гнатосомы, в количестве и форме зубцов на пальцах хелицер. Сперматодактиль в два раза уже подвижного пальца, а его свободный крючковидный конец в три раза короче последнего (рис. 6а).

На бедре, колене и голени ног II находится по одному выросту (апофизу). На бедрах он конический, равный по размерам корникулам; на колене — эллипсоидный; на голени — пирамидальный (рис. 6б). На внутренней поверхности основания кокс ног I заметны отверстия протоков коксальных желез.

Материал. Голотип № P-G-203-1. Северная Осетия, Куртатинское ущелье, окраина села Тагардон. Лесная подстилка под буком и грабом. 24.9.1974 г.

Паратипы: 45 ♀♀, 15 ♂♂ там же. Сборы М. М. Бочаровой. Хранятся в коллекции Зоологического института Академии наук СССР.

Gamasellus kurilensis sp. n.

Наиболее близок к *Gamasellus vibrissatus* Emberson, 1967, *G. spiricornis* G. et R. Canestrini, 1882 и *G. montanus* (Willmann, 1936), но отличается от них формой сперматек и размерами сперматодактиля, количеством опушенных и гладких щетинок на карапаксе и ногогастере самок и самцов, формой и размерами выростов на II ногах самцов, рядом других систематических признаков.

Самка. Длина тела (голотип) 0,748 мм, ширина на уровне щетинок M_2 0,424 мм. Спинная сторона почти целиком покрыта двумя щитами (рис. 7). На карапаксе 22 пары щетинок: F_1 , D_1 , D_3 и M_2 — утолщенные, опушенные, с вершиной, расширенной в виде весла, и размеры их возрастают в указанной последовательности; остальные щетинки — гладкие и за исключением игловидных F_2 с почти параллельными краями по всей длине. M_3 лежат вне щита, такой же формы и размера как F_2 . У заднего края карапакса имеются склеронодули.

На ногогастере 17 пар щетинок: наиболее мелкие и мало опушенные S_8 и M_6 ; D_7 , D_8 , M_9 , M_{11} — утолщенные, опушенные, с весловидной

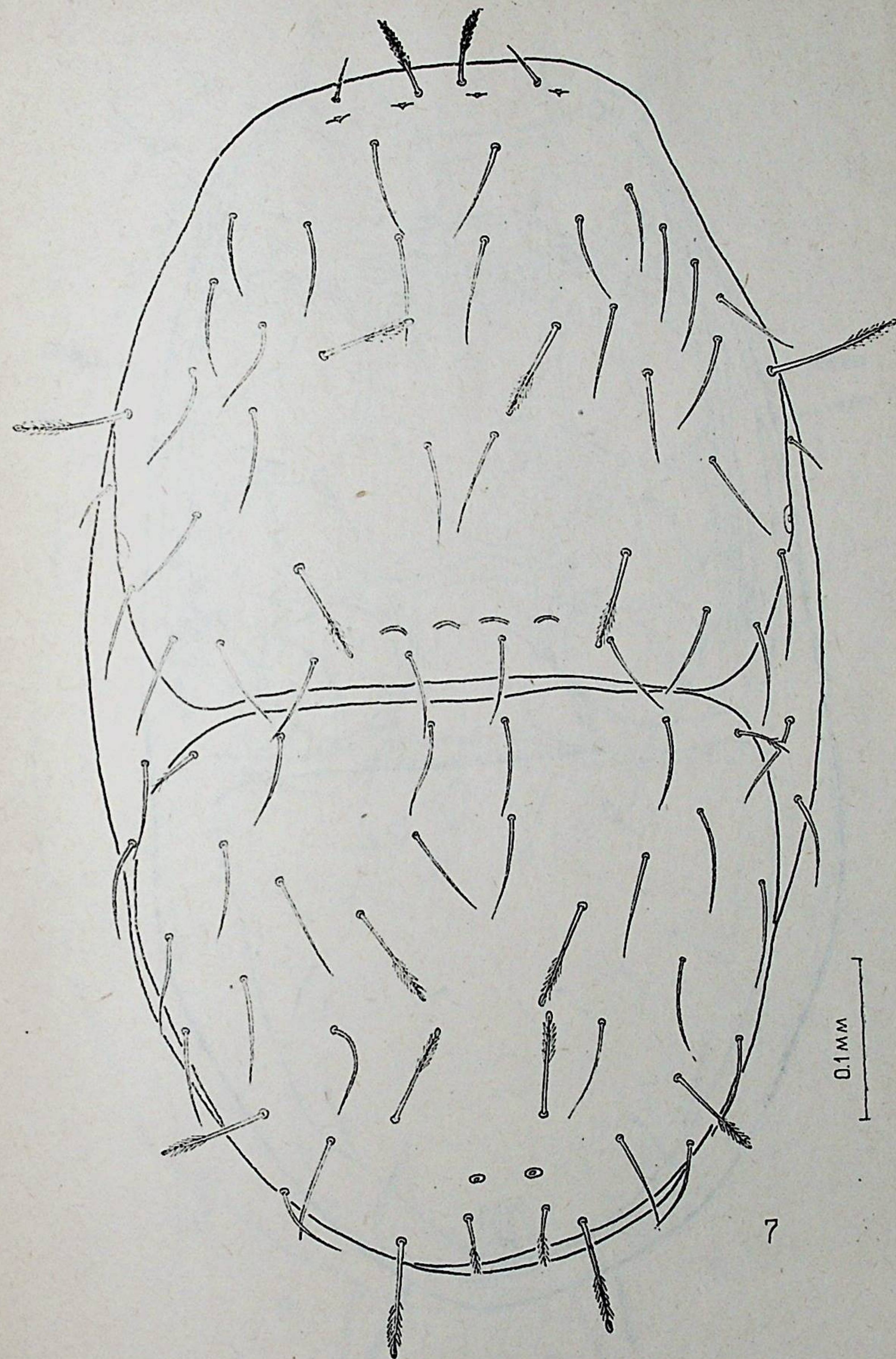


Рис. 7. *Gamasellus kurilensis* sp. n. Самка, дорсальная сторона.

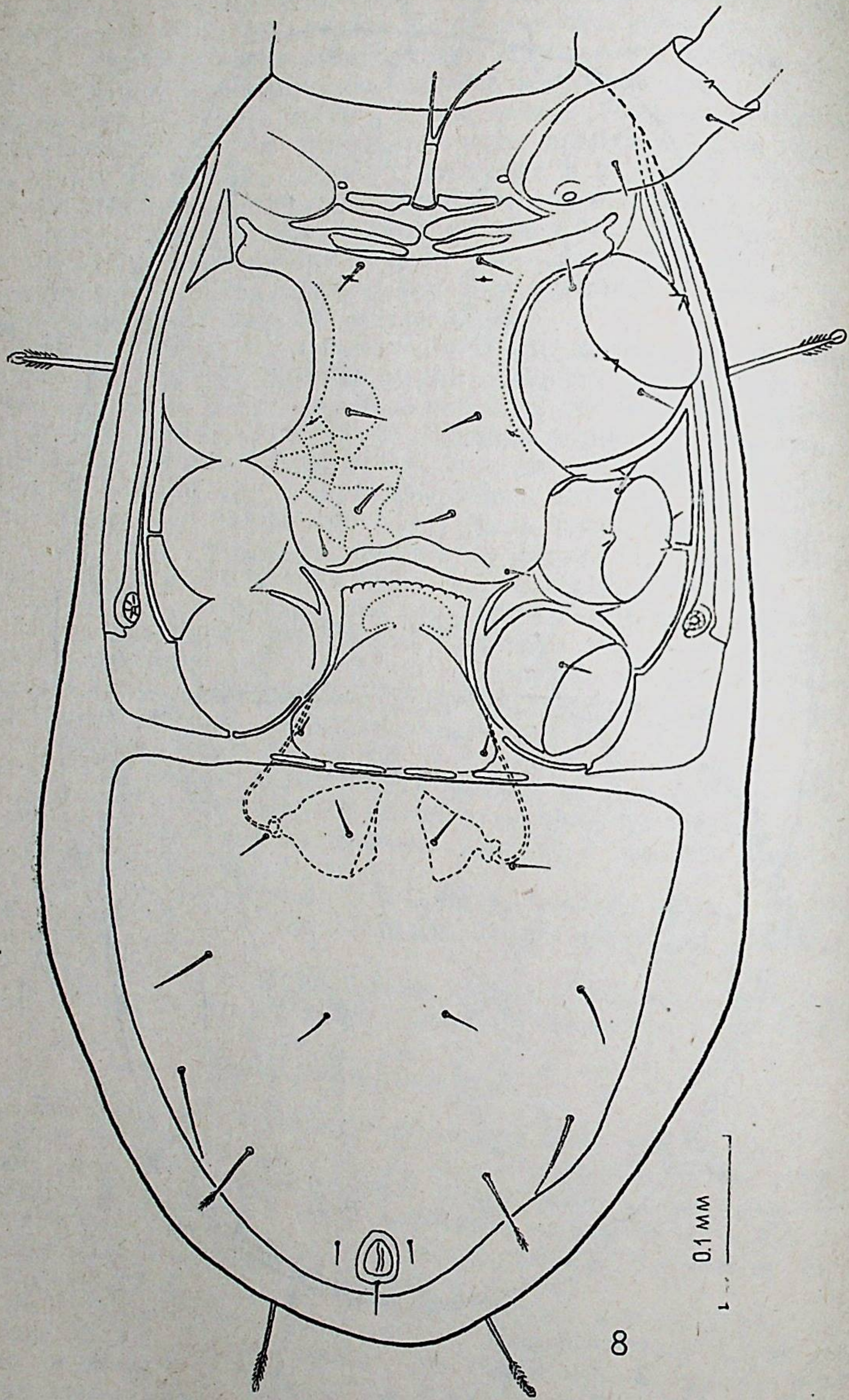


Рис. 8. *Gamasellus kurilensis* sp. n. Самка, вентральная сторона.

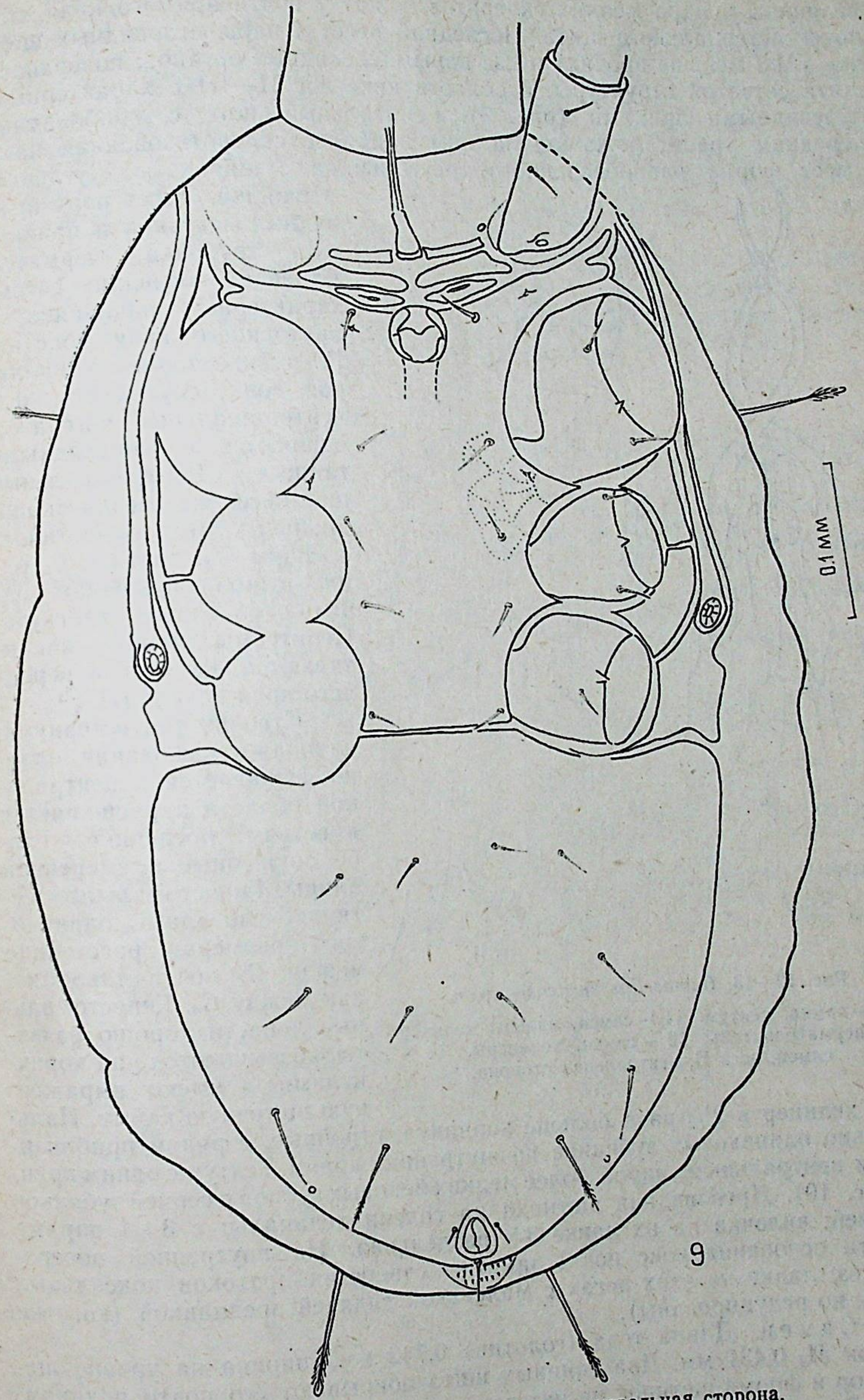


Рис. 9. *Gamasellus kurilensis* sp. n. Самец, вентральная сторона.

вершиной; остальные щетинки — гладкие, часто саблевидно изогнуты. Три пары предгрудных щитков неправильной формы и различной величины и пара мелких склеритов лежат у почти прямого края стерно-метастерального щита. Последний несет 4 пары игловидных щетинок (*Mst* меньше прочих) и две пары щелевидных органов; поверхность щита сетчатой структуры, в области кокс ног II—III с характерными лучевидными линиями (рис. 8). Генитальный щит с грибовидным передним краем; лежащая за ним наиболее склеротизованная часть имеет форму равнобедренного треугольника с широко закругленной

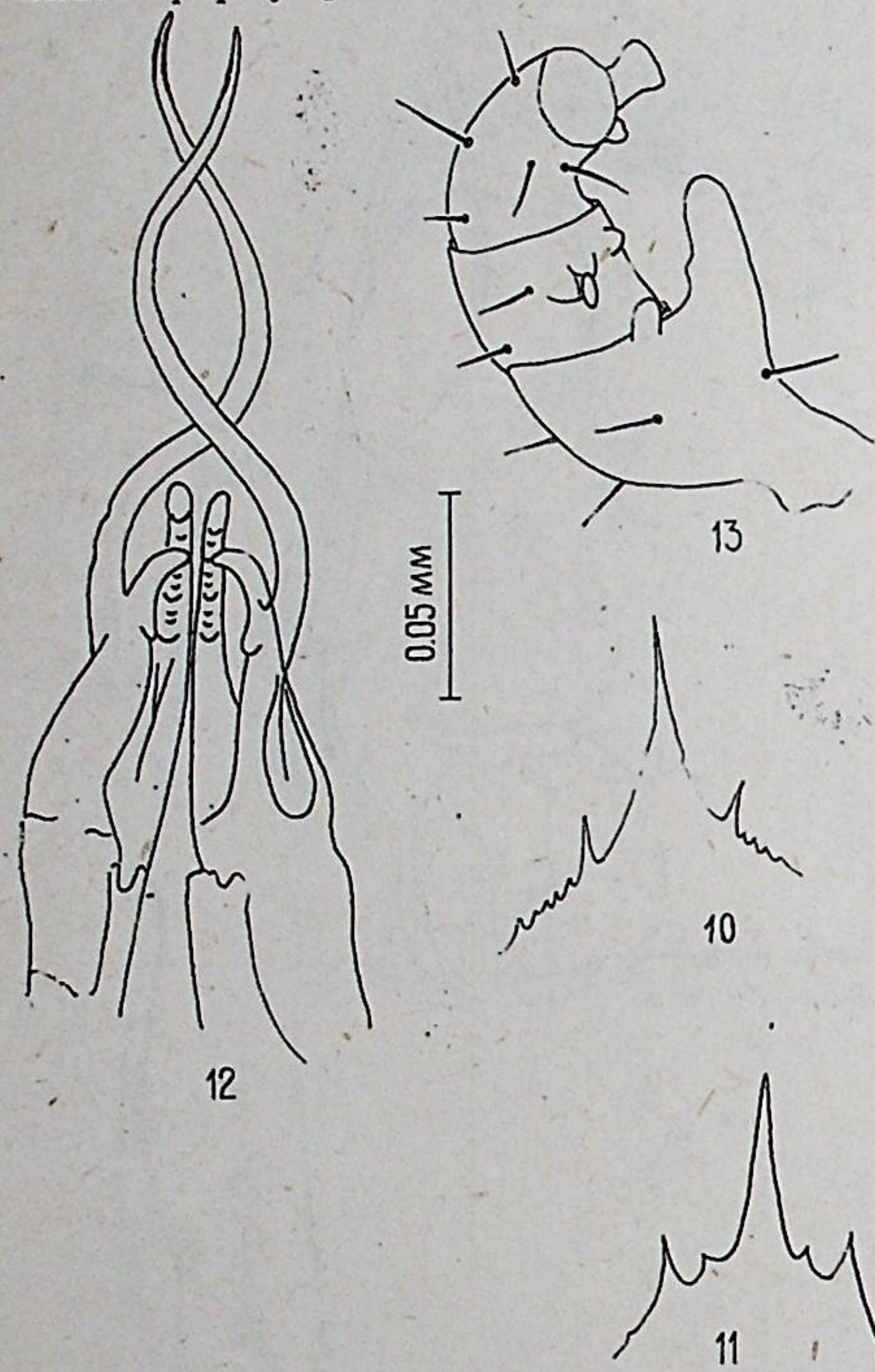


Рис. 10—13. *Gamasellus kurilensis* sp. n.

10 — самка, тектум; 11 — самец, пальцы хелицер и сперматодактиль; 12 — самец, хелицеры, 13 — самец, нога II, вентральная сторона.

пы хелицер в $2\frac{1}{2}$ раза больше корникул, стройные, с рядом приблизительно одинаковых зубчиков по внутренним краям. Тектум с одним крупным центральным, парой более мелких боковых зубцов и серией зубчиков (рис. 10). Древовидная щетинка на голени педипальп с 3—4 парами ветвей; вилочка на их лапке 3-х раздельная. На внутренней поверхности основания кокс ног I заметны отверстия протоков коксальных желез; лапка на этих ногах с маленькой сидячей предлапкой (коготки есть, но редуцированы).

Самец. Длина тела (голотип) 0,742 мм, ширина на уровне щетинок M_2 0,431 мм. Два спинных щита покрывают его почти целиком. Набор и форма щетинок на них такие же, как у самок.

Генито-стернальный щит отделен на уровне заднего края кокс ног IV от вентро-анального. Вентро-анальный щит отделен от перитремальных щитков (рис. 9). Количество и форма щетинок на вентральной поверхности тела самцов такие же, как у самок. Это же от-

носит к гипостомальным щетинкам и к большинству других структур гнатосомы. Различия наблюдаются в строении тектума (в основании крупного центрального зубца лежат три пары мелких боковых, рис. 11); в количестве и форме зубцов на пальцах хелицер. Сперматодактиль S-образный; его свободный конец более чем в два раза превышает длину подвижного пальца (рис. 12). На бедре, колене и голени ног II находится по одному выросту (апофизу). На бедрах он конический; на колене — полусферический, с чечевицеобразным придатком сверху; на голени — в виде прямоугольника с слегка закругленной вершиной. В основании каждого выроста или несколько отступя от него лежит полусферическая видоизмененная щетинка (рис. 13).

Материал. Голотип № P-G-204-1. Курильские острова, остров Парамушир, Северо-Курильск. Подстилка под зарослями ольхи. 14.9.1968 г. Паратипы: 9♀♀ там же. Сборы К. Б. Городкова. Хранятся в коллекции Зоологического института Академии наук СССР.

ЛИТЕРАТУРА

- Брегетова Н. Г., Щербак Г. И. Сем. Rhodacaridae Oudemans, 1902. — В кн.: Определитель обитающих в почве клещей Mesostigmata Л., «Наука», 1977, с. 256—307.
- Athias-Henriot C. Mesostigmates (Urop. excl.) edaphiques Mediterraneens (Acaromorpha, Anactinotrichida). — *Acarologia*, 1961, t. 3, fasc. 4, p. 381—509.
- Berlese A. Elenco di generi e specie nuove di Acari. — *Redia*, 1908, vol. V, Firenze, p. 1—15.
- Emberson R. M. Two new species of *Gamasellus* Berlese (Mesostigmata: Rhodacaridae) from Canada. — *Acarologia*, 1967, t. 9, fasc. 2, p. 293—303.
- Ishikawa K. Taxonomic investigations on free-living mites in the subalpine forest on Shiga Heights IBP Area. 1. Mesostigmata (Pt. I). — *Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo*, 1969, vol. 12, N 1, p. 39—64.
- Ishikawa K. Taxonomic investigation on Mesostigmatid mites (Acarina) from Pasoh Forest Reserve, Malag Peninsula. — *Nature and Life in Southeast Asia*, 1977, vol. 7, p. 231—252.
- Lee D. C. Rhodacaridae (Acari: Mesostigmata) from near Adelaidae, Australia. 1. Systematics. — *Records S. Austral. Mus.*, 1973, vol. 16, N 14, p. 1—36.
- Ryke P. A. J. A revision of the subgenera *Cyrtolaelaps* Berlese and *Gamasellus* Berlese of the genus *Cyrtolaelaps* Berlese and descriptions of new species (Acarina: Rhodacaridae). — *Mem. ent. Soc. S. Afr.*, 1962, N 7, p. 1—59.
- Schweizer J. Die Landmilben der Schweiz (Mittelland, Jura und Alpen) Parasitiformes Reuter. — *Denkschr. schweiz. Naturf. Ges.*, Zurich, 1961, Bd. 84, S. 1—201.
- Willmann C. Neue Acari aus schlesischen Wiesenboden. — *Zool. Anz.*, 1936, Bd. 113, H. 11—12, S. 273—290.

[В. И. Волгин], В. Д. Севастьянов

НОВЫЙ РОД И НОВЫЙ ВИД НОРОВЫХ КЛЕЩЕЙ СЕМЕЙСТВА GLYCYRHAGIDAE (ACARINA, ACAROIDEA)

Среди *Glycyrhagidae* подсемейство *Labidophorinae*, за исключением одного рода, объединяет недикологов — обитателей гнезд грызунов и насекомоядных. Основная группа родов в этом подсемействе выделена А. А. Захваткиным в 1941 году. В настоящей работе дается описание еще одного нового рода и вида, представители которого найдены в гнезде *Mus musculus hortulanus* Nordm. в окрестностях Одессы.

Род *Myoglyphus* Volgin et Sevastianov, gen. n.

Типовой вид: *Myoglyphus rugulosus* Volgin et Sevastianov sp. n.

Взрослые клещи. Идиосома овальная, с широко закругленным рострумом и выемчатым посредине задним краем. Кожные покровы тела тонкие, не пигментированные, более или менее морщинистые. Базальная часть хелицер находится под ростральным выступом и сверху не видна. Сеюгальной бороздки, отделяющей проподосому от гистеросомы, нет. Латерококсальный орган щетинковидный, перистый. Боковой край рострума перед латерококсальным органом с мелкими шипиками. Дорсальные и краевые щетинки тела короткие, утолщенные, со слабо развитыми боковыми отростками, или зазубренные, обычно изогнутые. Наиболее крупными из них являются внутренние теменные (*vi*), расположенные у переднего края рострума, однако и они не длиннее хелицер. Наружные теменные щетинки (*ve*) удалены от боковых сторон рострума и находятся позади внутренних теменных, на уровне оснований вертлугов I. Лопаточные щетинки образуют почти прямой поперечный ряд. Плечевых щетинок 3 пары, боковых — 2 пары. Дорсомедиальные щетинки трех передних пар ($d_1 - d_3$) заметно короче других дорсальных и краевых щетинок идиосомы. Передние дорсомедиальные щетинки (d_1) сближены между собою, задние (d_4) — широко расставлены, помещаются на заднекрайних лопастях опистосомы. Анальная щель удалена от заднего края тела. Анальные щетинки очень короткие, гладкие, аданальные — заметно более крупные, утолщенные и опушенные. Постаанальные щетинки такого же строения, как аданальные, но немного длиннее их; они расположены на вентральной стороне заднекрайних лопастей тела. Стернум короткий, свободный. Эпимеры III соединены с остатками эпимеритов II. Коксальные поля I, II и IV свободные, III — замкнутые. Ноги стройные, особенно у самки, с удлиненными бедрами, коленными члениками, голени и лапками. Голени I и II с 3 щетинками: 1 длинной дорсальной (соленидий) и 2 короткими вентральными; голени III и IV с 2 короткими щетинками: дорсальной (на голених IV она зачаточная) и вен-

тралатеральной. Лапки всех ног с небольшим, тонким вентральным шипом, без дорсального. Претарзус в вершинной части вздутый, со слабо развитым коготком. Соленидий $\omega 1$ на лапках I и II короткий, немного утолщенный, находится на базальной части членика.

Самка. Опистосома крупная, немного длиннее подосомы. Яйцевыводное отверстие довольно крупное, с едва намеченным циркумгенитальным кольцом. Эпигиний хорошо развит. Генитальные щупальца имеются. Наружной копулятивной трубки нет. Сокоупительное отверстие расположено дорсально, немного отступая от заднего края тела. Все лапки прямые. Лапки III и IV длиннее соответствующих голени не менее, чем в 2 раза. Обе вентральные щетинки голени I и II утолщены и густо опушены.

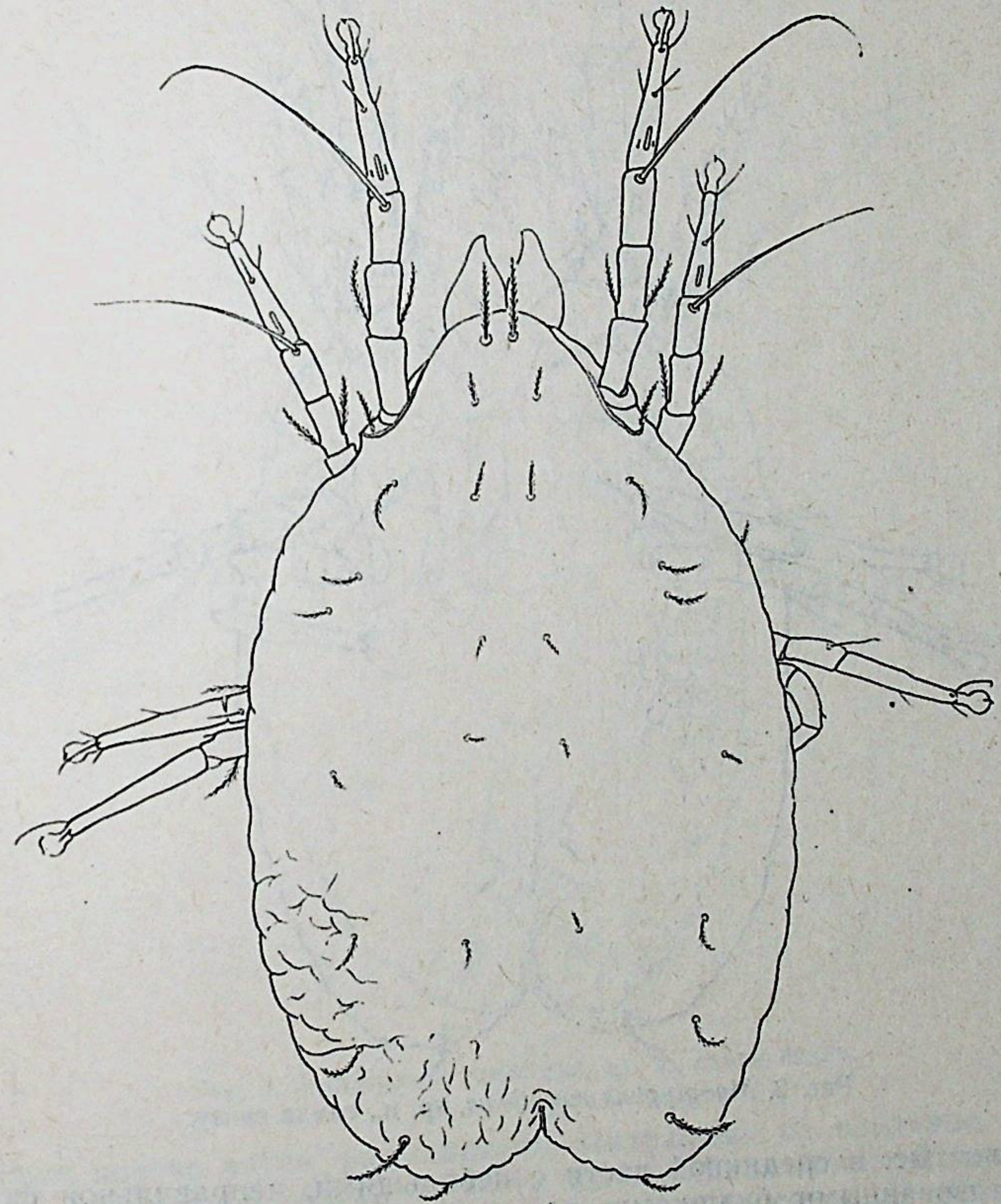


Рис. 1. *Myoglyphus rugulosus*, sp. n. самка сверху.

Самец. Опистосома короче подосомы. Эдегус склеротизован, помещается между тазиками IV; эпиандрия нет. Ноги массивнее, чем у самки. Лапки всех ног в вершинной части немного изогнуты. Лапки III и IV длиннее соответствующих голени не более, чем в 1,3 раза. Наружная вентральная щетинка голени I и II густоперистая; внутренняя — тоньше наружной, с отростками лишь в базальной части.

Личинка и нимфы неизвестны.

Новый род наиболее близок к своеобразному роду *Tyz Zachvatkin*, 1948*, от которого отличается главным образом строением опистосомы. Самки этого рода на заднем крае идиосомы имеют крупный выступ, а *Myoglyphus* — глубокую выемку.

Myoglyphus rugulosus Volgin et Sevastianov, sp. n. (рис. 1, 2, 3)

Самка. Идиосома тучная, ее длина превосходит наибольшую ширину в 1,53—1,59 раза (рис. 1). Опистосома длиннее подосомы в 1,13—1,18 раза. Кожные покровы дорсальной стороны идиосомы по бокам

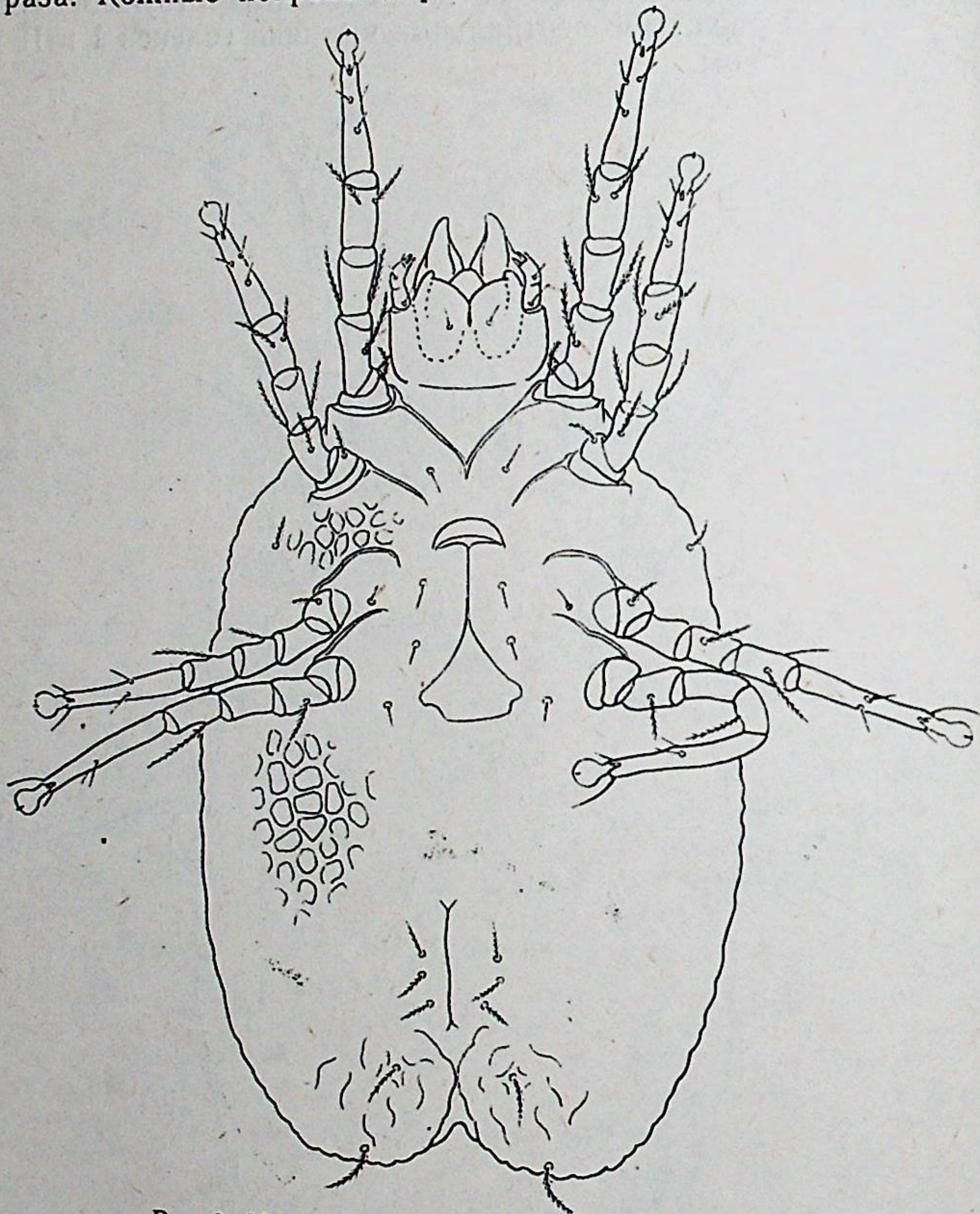


Рис. 2. *Myoglyphus rugulosus*, sp. n., самка снизу.

морщинистые, в срединной части с небольшими, неправильной формы склеротизованными бляшками; такие же бляшки имеются и на отдельных участках вентральной стороны. Хелицеры небольшие, короче идиосомы в 6,4—6,7 раза (0,14—0,16 длины идиосомы). Длина наиболее крупных щетинок составляет 0,53 длины хелицер (0,09 длины идиосомы); за ними следуют задние дорсомедиальные (d_4 — 0,44 длины хелицер); дальше идут наружные лопаточные (*sce*), внутренние крестцовые (*sai*) и передние боковые (*la*) — 0,30—0,33 длины хелицер, внутренние лопаточные (*sci*) обе пары плечевых (*ha* и *hp*), задние боковые (*lp*) и наружные крестцовые (*sae*) — 0,23—0,26. Длина остальных

* Описание *Tyz armeniacus* A. Z. дано в статье А. М. Арутюнян (1948).

дорсальных и краевых щетинок не превышает 0,16 длины хелицер (0,03 длины идиосомы). Яйцевыводное отверстие находится между тазиками III и IV, немного выступая за заднюю границу тазиков IV. Эпигиний расположен немного впереди эпимер III (рис. 2). Все генитальные щетинки находятся по бокам яйцевыводного отверстия. Анальная щель короче яйцевыводного отверстия в 1,3 раза; расстояние между ними почти равно длине последнего. Постанальные щетинки в 4,1—

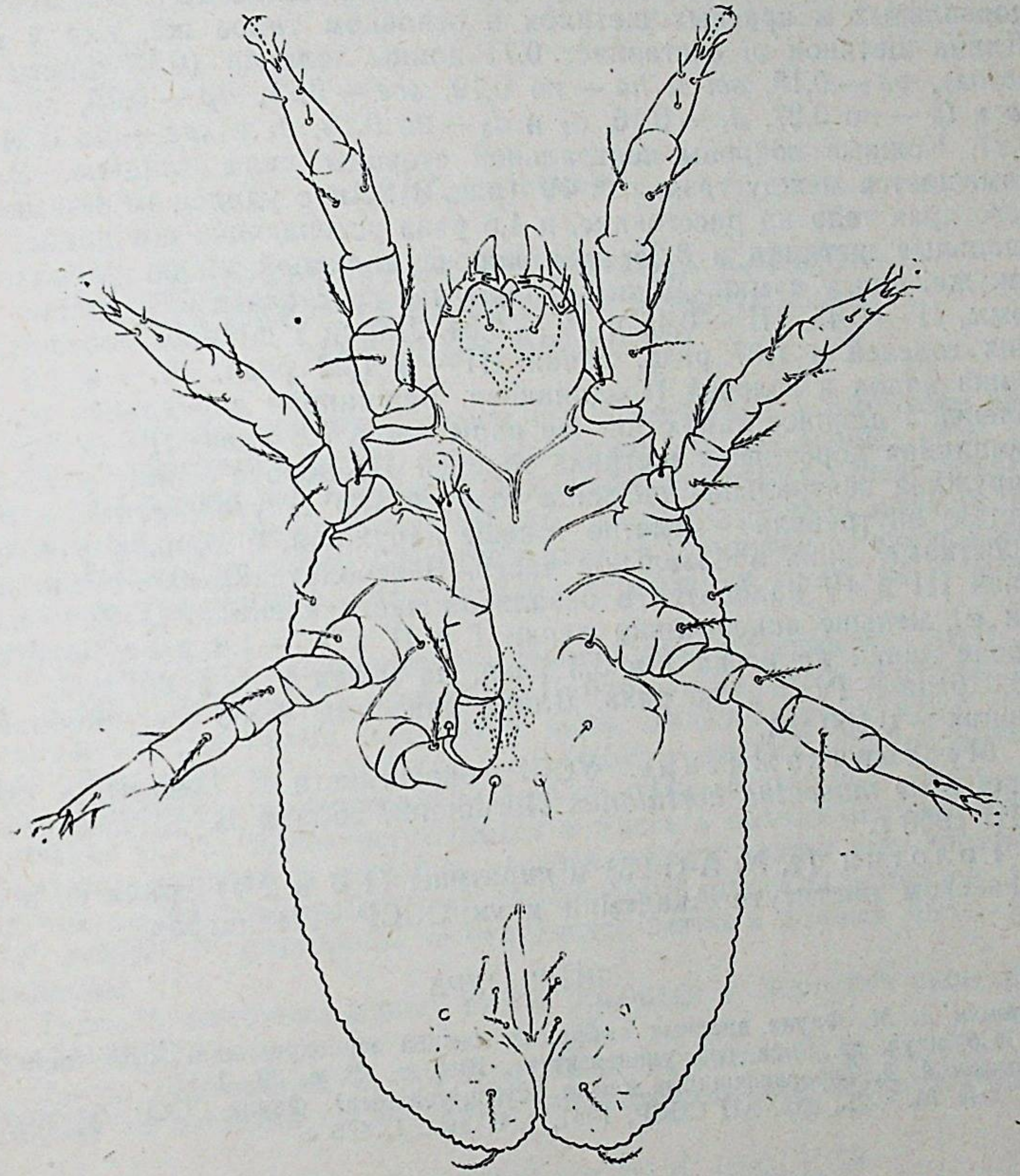


Рис. 3. *Myoglyphus rugulosus*, sp. n., самец снизу.

4,4 раза короче ануса, расположены вентрально, на овальных выпуклостях, занимающих большую часть заднекрайних лопастей идиосомы. Длина I ног составляет 0,38—0,39 длины идиосомы, II—0,32—0,34, III—0,35—0,36 и IV—0,40—0,41. Лапки I длиннее голеней той же пары ног в 1,46—1,53 раза, II—в 1,40—1,47, III—в 2,0 и IV—в 2,10—2,22 раза. Вершинная дорсальная щетинка голеней I длиннее лапки той же пары ног в 2,6—3,0 раза, II—в 1,8—2,0 раза; вершинная дорсальная щетинка голеней III короче соответствующей лапки в 2,4—2,5 раза. Обе вентральные щетинки голеней I и II утолщены и густо опушены. Вентролатеральная щетинка голеней III и IV находится в срединной части членика. Длина соленидия ω 1 на лапках I и II меньше их поперечника. Претарзус I и II короче соответствующей лапки в 2,8—3,3 раза, III—в 3,8 раза и IV—в 4,6 раза. Длина идио-

сомы голотипа 0,464 мм, ширина — 0,291 мм; длина идиосомы других самок — 0,466—0,478 мм, ширина — 0,287—0,295 мм.

Самец. Идиосома (рис. 3) более стройная, чем у самки; ее длина превосходит наибольшую ширину в 1,73 раза. Опистосома короче подосомы в 1,23 раза. Кожные покровы дорсальной стороны тела слабо морщинистые, без дополнительных структурных образований. Хелицеры короче идиосомы в 5,5 раза. Длина латерококсового органа составляет 0,32 длины хелицер (0,06 длины идиосомы). Расположение дорсальных и краевых щетинок в основном такое же, как у самки. Длина щетинок *vi* составляет 0,71 длины хелицер (0,13 длины идиосомы), *ve* — 0,18, *sci* и *ha* — по 0,19, *sce* — 0,21, *hp* — 0,29, *sh* — 0,16, *la* и *lp* — по 0,27, *d*₁ — 0,16, *d*₂ и *d*₃ — по 0,15, *d*₄ и *sae* — по 0,34, *sai* — 0,27. Кожные покровы вентральной стороны тела гладкие. Эдеагус помещается между тазиками IV (рис. 3). Анус удален от выемки заднего края тела на расстояние, в 1,5 раза уступающее его длине. Постанальные щетинки в 3,25 раза короче анальной щели, расположены так же, как у самки. Длина I пары ног составляет 0,51 длины идиосомы, II — 0,45, III — 0,46 и IV — 0,54. Лапки I длиннее соответствующих голеней в 1,07 раза, лапки III — в 1,22 раза, IV — в 1,3 раза; длина лапок и голеней II одинакова. Вершинная дорсальная щетинка голеней I длиннее лапок той же пары ног в 3,6 раза, II — в 2,5 раза; вершинная дорсальная щетинка голеней III короче лапки в 1,5 раза. Наружная вентральная щетинка голеней I и II утолщенная, густоперистая; внутренняя — заметно тоньше наружной, с хорошо развитыми отростками лишь в базальной части. Вентролатеральная щетинка голеней III и IV находится в базальной части членика. Длина соленидия ω I меньше поперечника лапки I и II в 1,7—1,8 раза. Претарзус короче лапки на ногах I в 3,3 раза, на ногах II — в 2,7 раза, III — в 3,0 раза и IV — в 3,5 раза. Длина идиосомы 0,283 мм, наибольшая ширина — 0,160 мм.

Местонахождение. УССР, окрестности г. Одессы, в гнезде мыши *Mus musculus hortulanus* Nordmann, собрал В. Д. Севастьянов 18 III 1960 г.

Голотип (♀, № А-С-25) и паратипы (1 ♂ и 2 ♀) хранятся в Зоологическом институте Академии наук СССР (Ленинград).

ЛИТЕРАТУРА

- Арутюнян А. М. Фауна вредных амбарных клещей зернохранилищ Армянской ССР. Сб. науч. тр. Ерев. гос. университета, 1948, т. 28, с. 79—111.
Захваткин А. А. Тироглифонидные клещи (Tyroglyphoidea). Фауна СССР. Паукообразные. М. — Л., изд. АН СССР, 1941, т. 6, вып. 1, 475 с.

Л. Г. Ситникова

ТРИ НОВЫХ ВИДА ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ ИЗ СЕМЕЙСТВ CAMISIIDAE И NOTHRIDAE (ACARINA, ORIBATEI)

Среди низших орибатид клещи сем. Camisiidae и Nothridae представляют известный интерес. Они сохранили ряд архаичных черт, особенно род *Gamisia* von Heyden. У них слабо склеротизованные покровы, вентральный щит недоразвит, так что гастронотическая область примыкает непосредственно к аногенитальным крышкам. Размножаются они партеногенетически, как правило, встречаются часто, но в небольшом числе.

При изучении обширных коллекционных материалов ЗИН АН СССР, МГУ, ИЭМЭЖ в сборах из Сибири и Дальнего Востока были обнаружены три новых для науки вида, относящихся к этим семействам. Два вида рода *Nothrus* С. L. Koch — редкие; вид рода *Platyno-*
nothrus Berlese распространен широко. Представители этого рода *P. peltifer* (С. L. Koch) встречаются в массе в почвах заливных лугов и являются одними из ведущих промежуточных хозяев аноплоцефалат. Вид чрезвычайно вариационный. Выделенный мною (Ситникова, 1975) из *P. peltifer* *P. grandjeani* не отделяется четко и должен быть сведен в синоним.

Типовой материал новых видов хранится в Зоологическом институте АН СССР.

Автор благодарен Е. М. Булановой-Захваткиной и Д. А. Криво-
луцкому за любезно предоставленный материал для исследования.

Nothrus parvus Sitnikova sp. n. (рис. 1, 2)

Клещи желтовато-коричневого цвета, средних размеров. Длина голотипа 0,681 мм, ширина 0,333 мм.

Крупная протеросома достигает 0,208 мм. Ростральные щетинки серповидноизогнутые (0,034 мм). Ламеллярные и эндботридиальные щетинки шпательевидные (0,051 мм длиной); ламеллярные хеты сидят на апофизах, соединенных гребнем. Трихоботрии длиной 0,208 мм, прутковидные, слабо зазубренные, слегка расширяющиеся к закругленной вершине.

Срединное поле гистеросомы в многоугольных ареолах, промежутки между которыми узкие, почти равных размеров (рис. 2). Все дорсальные нотохеты состоят из нескольких расширяющихся к вершине пластин, грубо зазубренных по наружному краю. Из срединных нотохет наиболее расставлены *s*₁ (4 пара). Размеры нотогастральных щетинок от 0,017 до 0,077 мм. Самые мелкие *s*₂ ближе к *s*₃, чем к *s*₁.

Вентральная сторона. Эпимеральные щетинки короткие, шиповидные. Формула хетома эпимер 5—3—5—3. Генитальные и анальные щетинки игловидные, аданальные широкие, шиповидные, ad_3 — слегка изогнутые. Из щетинок вентральной стороны генитальные — самые крупные.

Лапки всех ног монодактильные.

Материал. Голотип (А-Ог-119) и паратип собраны из подстилки в окр. Илимска Н. Илимского р-на Иркутской области, VIII 1960 (Вершинский); 2 экз. из гнезда конька (*Anthus nudsoni*), Шимановский р-н Амурской обл., 28 VI 1959 (Сердюкова); 2 экз. из древесной трухи

пня в смешанно-еловом лесу, Супутинский заповедник, VI (Регель).

Изменчивость. Размеры клещей варьируют: длина от 0,666 до 0,708 мм, ширина 0,333—0,366 мм, нотохеты от 0,12 до 0,077 мм.

N. parvus относится к группе однокотковых видов. От всех клещей рода отличается сильно расширенными к вершине роstralными щетинками и нотохетами, узором срединного поля ногогастра.

Nothrus reticulatus
Sitnikova sp. n. (рис. 3)

Клещи желтовато-коричневого цвета. Голотип длиной 0,666 мм, шириной 0,333 мм.

Роstralные щетинки серповидноизогнутые (0,021 мм), ламеллярные — прямые, зазубренные к вершине, несколько расширяющиеся (0,043 мм), сидят на апофизах, соединенных гребнем. Эндботриальные хеты сильно утолщенные,

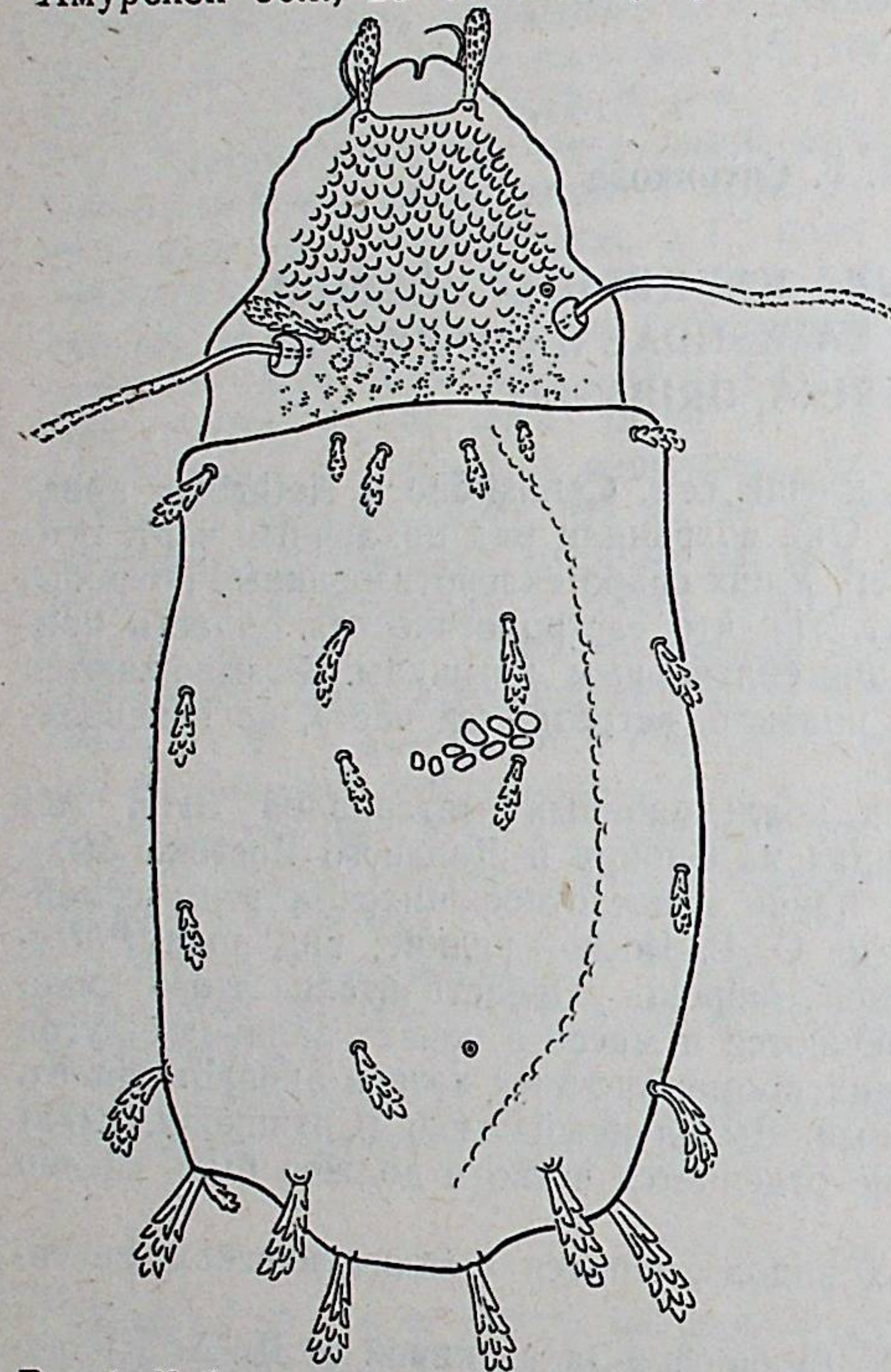


Рис. 1. *Nothrus parvus* sp. n., дорсальная сторона идиосомы (ориг.).

шишковидные. Трихоботрии (0,197 мм) прутовидные, с редко расположенными зубчиками, длиннее протеросомы.

Срединное поле гистеросомы в крупных ареолах, разделенных узкими промежутками, образующих сетевидный узор. Нотохеты расчленены на лопасти. Имеются все переходы от щетинок слабо расширяющихся к вершине до булавовидных, расположенных в терминальной области; опистолевральные хеты вторые — листовидные.

Вентральная сторона. Эпимеральная хетотаксия укладывается в формулу 5—5—4—4(5); щетинки мелкие, едва заметные, шиповидные, последние хеты каждого ряда немного крупнее. Генитальные и анальные щетинки шиповидные, крупнее эпимеральных, аданальные — таких же размеров, листовидные.

Лапки ног трехкотковые.

Материал. Голотип (А-Ог-120) и паратип собраны из подстилки листовенного и пихтового леса в окр. Южно-Сахалинска, X 1956 (Вио-

лович); 5 экз. их пихтового леса, пик Чехова, Ю. Сахалин (Молодова).
Изменчивость. Размеры тела варьируют в пределах: длина от 0,666 мм до 0,699 мм, ширина 0,333—0,374 мм; длина роstralных щетинок 0,021—0,066 мм, ламеллярных — 0,043—0,083 мм, трихоботрий — 0,197—0,244 мм, нотохет — 0,03—0,073 мм.

N. reticulatus среди трехкотковых видов рода наиболее близок к *N. biciliatus* С. Л. Koch, от которого отличается расположением медиальных нотохет гистеросомы, расстояние между которыми увеличивается к 4 паре (у *N. biciliatus* они почти параллельны); структурой срединного поля ногогастра; более крупными гастрономическими щетинками, трихоботриями и рядом других признаков.

Platynoithrus sibiricus Sitnikova sp. n. (рис. 4)

Клещи коричневые. Размеры голотипа: длина — 0,750 мм, ширина — 0,399 мм.

Протеросома длиной 0,191 мм. Роstrум небольшой. Роstralные щетинки гладкие, изогнутые; ламеллярные — крупные (0,091 мм), покрытые мелкими шипиками, на вершине изогнутые; интерламеллярные — немного короче продорсума, 0,141 мм длиной, гладкие, изогнутые у основания и на вершине. Трихоботрии уплощенные, веретеновидные (0,125 мм).

Гистеросома с продольными срединными гребнями. Нотохеты длинные, тонко и равномерно зазубренные, утолщенные, утончающиеся иногда к сильно изогнутой вершине. Самые крупные из них достигают 0,233 мм.

Вентральная сторона. Хетотаксия эпимер укладывается в формулу 3—1—3—4. Щетинки на эпимеральных полях I и II короткие, шиповидные, на III и IV одна пара шиповидных и две, три пары длинных, изогнутых у основания и сильно утончающихся к вершине, превышающих ширину эпимерального поля. Генитальных щетинок 13 пар, аданальных и анальных — 2 пары, аггенитальных — 3. Из щетинок вентральной стороны самые длинные генитальные и аггенитальные.

Ноги монодактильные. На вертлугах III с наружной стороны по 4 пары щетинок.

Материал. Голотип (А-Ог-121) собран из подстилки, трухи пня и мха окр. Якимовки Жигановского р-на Иркутской обл., 23 VIII 1961 (Вершинский); 2 экз. из подстилки под сосной «Миосово», Ильменский заповедник, Челябинской обл., 10 IX 1961 (А. Б. Гецова); 3 экз. из подстилки окр. Илимска Иркутской обл., VII 1960 (Вершинский); 11 экз. — из подстилки березового леса у пос. Лиственничное Иркутской обл., 28 VIII 1962 (К. Б. Городков); 1 экз. — подстилка из соснового бора с примесью березы, Масляново, Новосибирской обл., 7 V 1960 (Патрушева); 7 экз. — из подстилки листовенного и пихтового леса окр. Южно-Сахалинска, X 1956 (Виолович).

Изменчивость. Длина идиосомы варьирует от 0,741 до 0,791 мм, ширина — от 0,374 до 0,441 мм, длина ламеллярных щетинок — от 0,075 до 0,116 мм, интерламеллярных — от 0,141 до 0,191 мм,

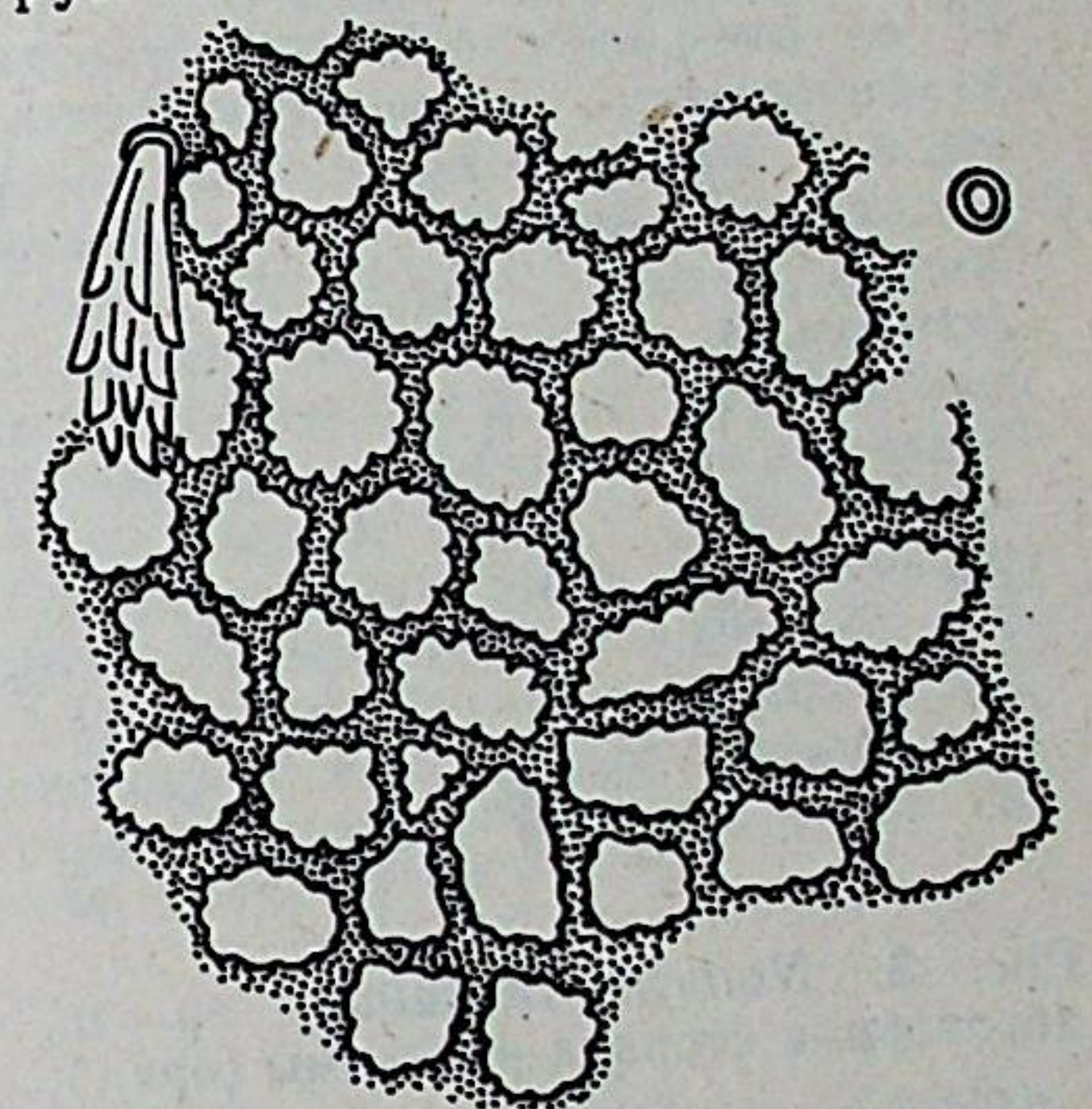


Рис. 2. *Nothrus parvus* s. n., скульптура срединного поля гистеросомы (ориг.).

самых длинных нотохет — от 0,166 до 0,233 мм, трихоботрий — от 0,091 до 0,125 мм.

P. sibiricus близок к *P. yamasakii* (Aoki, 1958), отличается от него более крупными размерами, наличием срединных гребней на гистеросоме, размерами щетинок вентральной стороны, особенно генитальными и эпимеральными, присутствием 4 щетинок на наружной стороне вертлугов и рядом других признаков.

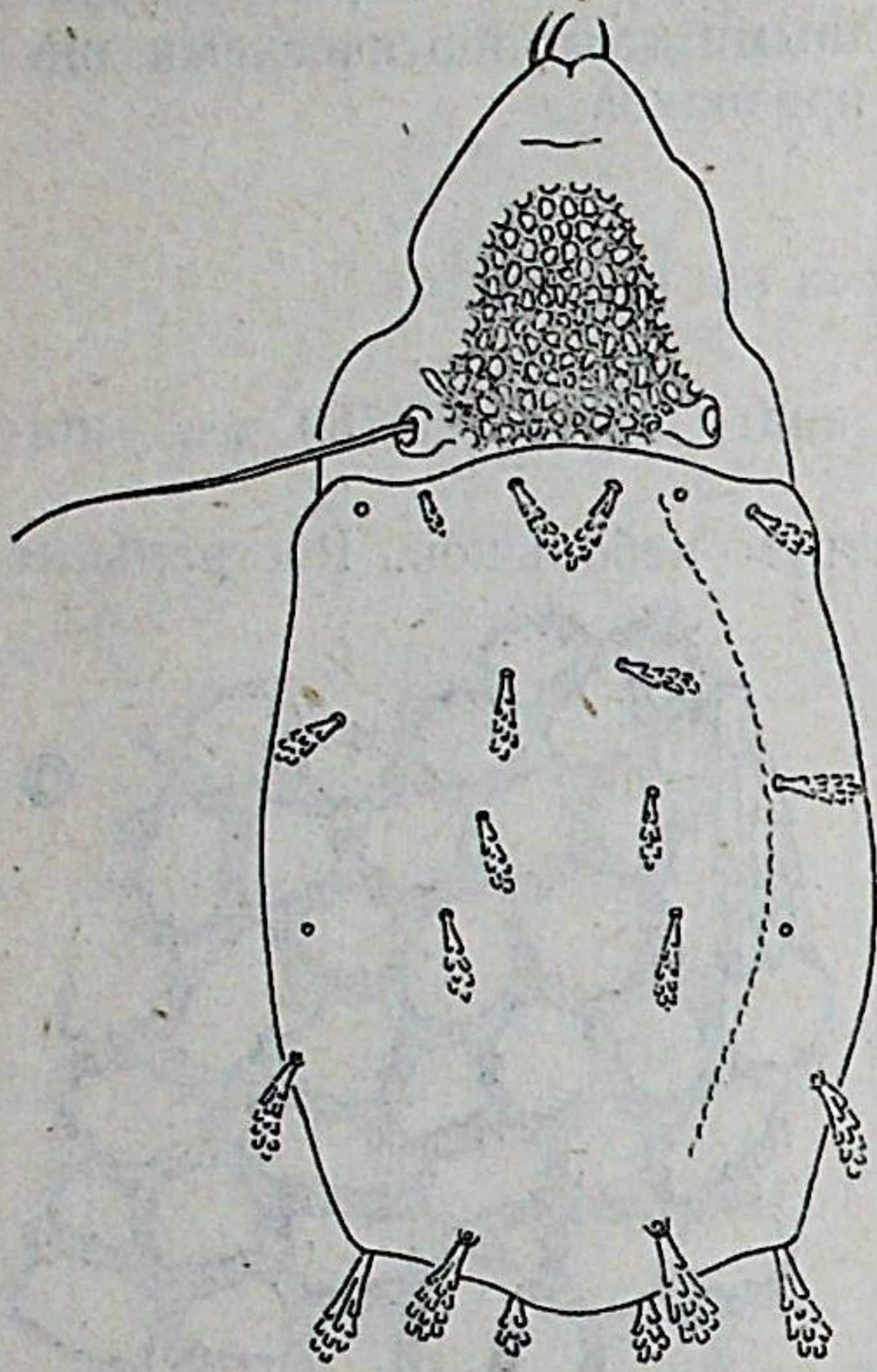


Рис. 3. *Nothrus reticulatus* sp. n., дорсальная сторона идиосомы (ориг.).

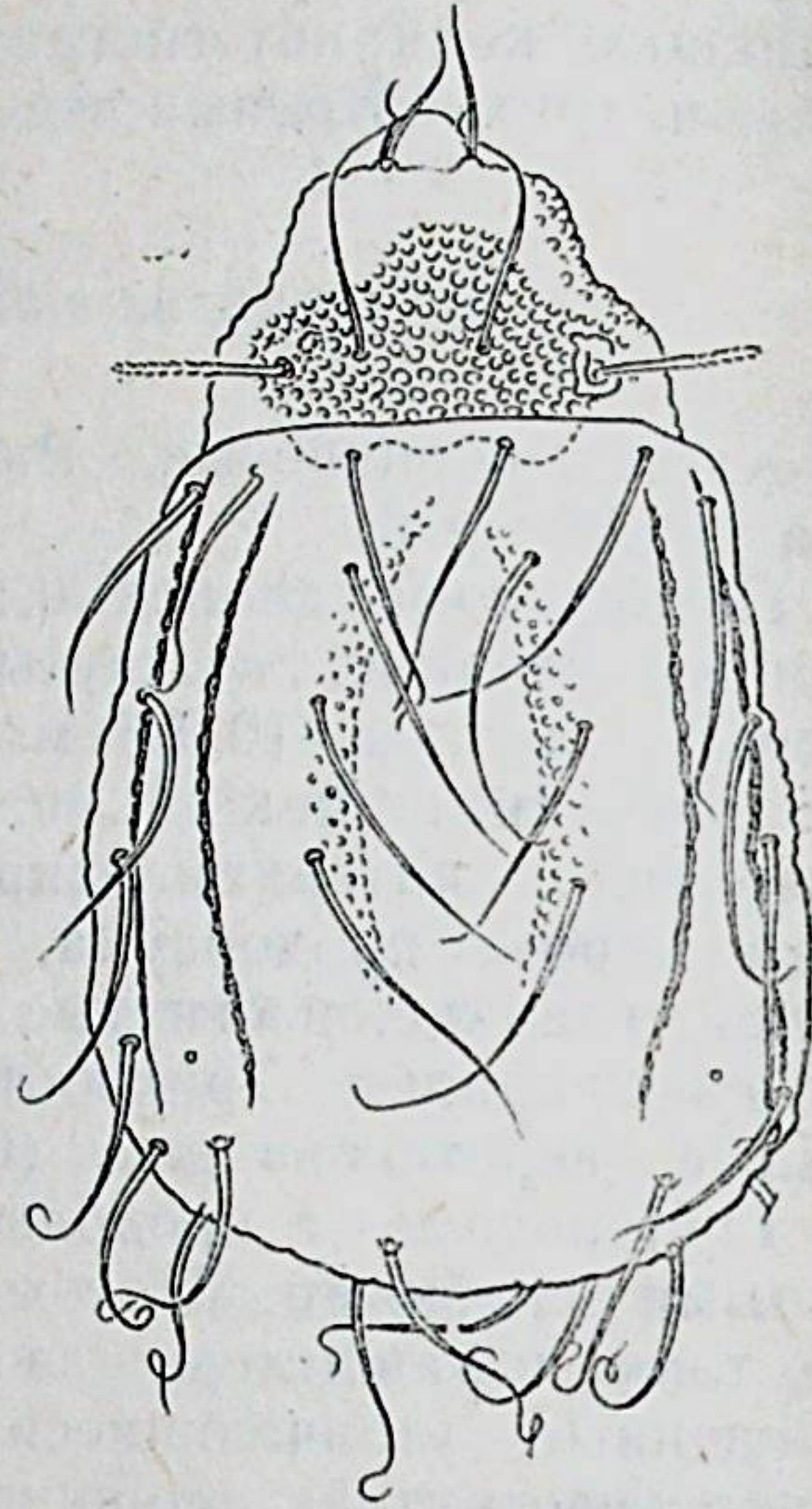


Рис. 4. *Platynothrus sibiricus* sp. n., дорсальная сторона идиосомы (ориг.).

ЛИТЕРАТУРА

- Ситникова Л. Г. Надсемейство Nothroidea — В кн.: Определитель обитающих в почве клещей, т. 1, М., «Наука», 1975, с. 71—84.
 Aoki J. Zwei Heminothrus — Arten aus Japan (Acarina, Oribatei). — Ann. Zool. Japan, 1958, vol. 31, N 2, p. 121—125.

РЕФЕРАТЫ

УДК 595.46 : 591.48

Органы чувств скорпионов (Scorpiones). Иванов В. П. — В кн.: Морфологические особенности клещей и паукообразных. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 106), Л., 1981, с. 4—33.

В статье подводятся некоторые итоги проводившихся нами в последние годы электронно-микроскопических и электрофизиологических исследований рецепторов скорпионов *V. eureus* и *V. caucasicus*; обсуждается ряд вопросов, связанных с выяснением строения и функциональных особенностей органов чувств скорпионов. Илл. 82, библ. 63.

УДК 595.42

Рецепторные органы на передних конечностях у гамазовых клещей (Acarina, Gamasina). Леонович С. А., Троицкий В. А. — В кн.: Морфологические особенности клещей и паукообразных (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 106). Л., 1981, с. 34—46.

В растровом электронном микроскопе исследованы скопления сенсилл на тарзусах передних ног (тарзальные рецепторные органы) у 35 видов гамазовых клещей, относящихся к 24 родам, 13 семействам и 6 надсемействам. Показано, что на TI у всех видов размещены четыре основных типа сенсилл: хетоидные стержневидные волоски (тактильные механорецепторы), трихонидные волоски (контактные хеморецепторы), пористые базиконические волоски (дистантные хеморецепторы) и бороздчатые базиконические волоски (термо-гигрорецепторы). Последние 3 типа и формируют тарзальный орган. Прослежены гомологии основных типов сенсилл в пределах группы. Выделены основные эволюционные процессы, прослеживаемые в рецентных группировках: общая концентрация сенсилл, концентрация сенсилл определенного типа, связанная, либо не связанная с концентрацией сенсилл иных типов, дифференцировка и специализация сенсилл в пределах определенного типа, упорядочение строения органа, развитие защитных приспособлений. Намечены две основные тенденции в эволюции тарзального органа гамазид, развивавшиеся параллельно и независимо в различных надсемействах и определявшие возможность высвобождения ног I для выполнения исключительно рецепторной функции. Илл. 49, библ. 28.

УДК 595.42

Ультраструктура дермальных желез иксодового клеща *Hyalomma asiaticum* (Acarina, Ixodidae). Амосова Л. И. — В кн.: Морфологические особенности клещей и паукообразных (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 106). Л., 1981, с. 47—56.

Электронно-микроскопически изучено строение двух типов дермальных желез нимф иксодового клеща *Hyalomma asiaticum*. Проведено сопоставление их ультраструктуры с тонким строением дермальных желез насекомых. Прослежены изменения в характере секреторной деятельности желез в различные периоды физиологической активности клеща: в периоды голодания, питания, подготовки к линьке и линьки. На основании исследования особенностей ультраструктуры секреторных клеток высказаны предположения о возможной природе и функции секрета дермальных желез во время питания и линьки. Илл. 18, библ. 24.

УДК 595.44

Морфологическое строение педипальп паука *Haplodrassus signifer* (C. L. Koch), (Aranei, Gnaphosidae). Овчаренко В. И. — В кн.: Морфологические особенности клещей и паукообразных. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 106). Л., 1981, с. 57—65.

Дается морфологический обзор внешних структур педипальп самцов и самок *H. signifer*. Педипальпы несут густой покров из различных щетинок, основными из которых являются механорецепторные щетинки. Приводится классификация щетинок. Голень и лапка имеют на дорсальной поверхности трихоботрии; дается их внешнее строение и расположение. На челюстных лопастях, вертлуге и бедре обнаружены щелевидные и лировидные органы; дается их точное место локализации, внешнее строение.

Проводится предварительный сравнительно-морфологический анализ внешних структур педипальп и ходильных конечностей у пауков сем. Gnaphosidae и близких семейств. Выделены типы щетинок, характерные для определенных групп семейств. Обсуждается новая система отряда Aranei, предложенная Лехтиненом (Lehtinen, 1978). Илл. 19, библ. 25.

УДК 595.42

Перьевые клещи (Acarina Sarcoptiformes, Analgoidea) птиц семейства Charadriidae Куршской косы. Миронов С. В. — В кн.: Морфологические особенности клещей и паукообразных (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 106). Л., 1981, с. 66—75.

Для 14 видов птиц семейства Ржанковых (Charadriidae) указывается 25 видов перьевых клещей семейств: Avenzoariidae, Pterolichidae, Alloptidae, Analgidae, Proctophyllodidae, Syringobiidae. Ingrassia fissitarsa Gaud — впервые отмечен для фауны СССР. Три вида — Avenzoaria tetradentata sp. n., Alloptes Lymnocrypti sp. n., All. tempincki sp. n. описываются новыми для науки. Все 25 видов сведены в таблицу, показывающую характерную локализацию клещей на перьевом покрове соответствующих хозяев. Илл. 12, библи. 8.

УДК 595.42

Новые виды клещей рода Gamasellus Berl. (Acarina, Gamasina, Rhodacaridae). — Брегетова Н. Г., Троицкий В. А. — В кн.: Морфологические особенности клещей и паукообразных (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 106). Л., 1981, с. 76—83.

В статье приводится описание двух новых видов семейства Rhodacaridae (Acarina, Mesostigmata) фауны СССР — Gamasellus caucasicus sp. n. и G. kurilensis sp. n.; первый вид найден в Северной Осетии, второй — на острове Парамушир (Курильские острова). Илл. 13, библи. 10.

УДК 595.42

Новый род и новый вид норовых клещей семейства Glycyphagidae (Acarina, Acaroidea). Волгин В. И., Севастьянов В. Д. — В кн.: Морфологические особенности клещей и паукообразных (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 106). Л., 1981, с. 84—88.

Приводится описание Myoglyphus rugulosus — нового рода и нового вида норовых клещей семейства Glycyphagidae из гнезда Mus musculus portulanus Nordm., найденного в окрестностях г. Одессы. Илл. 3, библи. 2.

УДК 595.42

Три новых вида панцирных клещей из семейств Camisiidae и Nothridae (Acarina, Oribatei) фауны СССР. Ситникова Л. Г. — В кн.: Морфологические особенности клещей и паукообразных (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 106). Л., 1981, с. 89—92.

Дается описание трех новых видов панцирных клещей, обнаруженных в почвах Сибири и Дальнего Востока. Один из них Platynothrus sibiricus sp. n. из сем. Camisiidae распространен широко, два других вида из сем. Nothridae — Nothrus parvus sp. n. и N. reticulatus sp. n. — редкие. Илл. 4, библи. 2.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Предисловие	3
В. П. Иванов. Органы чувств скорпионов (Scorpiones)	4
С. А. Леонович, В. А. Троицкий. Рецепторные органы на передних конечностях у гамазовых клещей (Acarina, Gamasina)	34
Л. И. Амосова. Ультраструктура дермальных желез иксодового клеща Nyalomma asiaticum (Acarina, Ixodidae)	47
В. И. Овчаренко. Морфологическое строение педипальпы паука Haplodrassus signifer (C. L. Koch), (Aranei, Gnaphosidae)	57
С. В. Миронов. Перьевые клещи (Acarina, Sarcoptiformes, Analgoidea) птиц семейства Charadriidae Куршской косы	66
Н. Г. Брегетова, В. А. Троицкий. Новые виды клещей рода Gamasellus Berl. (Acarina, Gamasina, Rhodacaridae)	76
В. И. Волгин, В. Д. Севастьянов. Новый род и новый вид норовых клещей семейства Glycyphagidae (Acarina, Acaroidea)	84
Л. Г. Ситникова. Три новых вида панцирных клещей из семейств Camisiidae и Nothridae (Acarina, Oribatei)	89

CONTENTS

	Pages
<i>Preface</i>	3
<i>V. P. Ivanov</i> . The sense organs of the scorpions (Scorpiones)	4
<i>S. A. Leonovich, V. A. Troitsky</i> . The receptor organs on forelegs of gamasid mites (Acarina, Gamasina)	34
<i>L. I. Amosova</i> . The ultrastructure of dermal glands of an ixodid tick <i>Hyalomma asiaticum</i> (Acarina, Ixodidae)	47
<i>V. I. Ovcharenko</i> . Morphology of pedipalps in the spider <i>Haplodrassus signifer</i> (C. L. Koch), (Aranei, Gnaphosidae)	57
<i>S. V. Mironov</i> . The bird mites (Acarina, Sarcoptiformes, Analgoidea) from the birds of family Charadriidae in Kurshskoy spit of land	66
<i>N. G. Bregetova, V. A. Troitsky</i> . New species of mites of the genus <i>Gamasellus</i> Berl. (Acarina, Gamasina, Rhodacaridae)	76
<u><i>V. I. Volgin, V. D. Sevastyanov</i></u> . New genus and new species of the mites of the family Glycyphagidae (Acarina, Acaroidea)	84
<i>L. G. Sitnikova</i> . Three new species of oribatid mites of the families Camisiidae and Nothridae (Acarina, Oribatei)	89

ИЛЛЮСТРАЦИИ

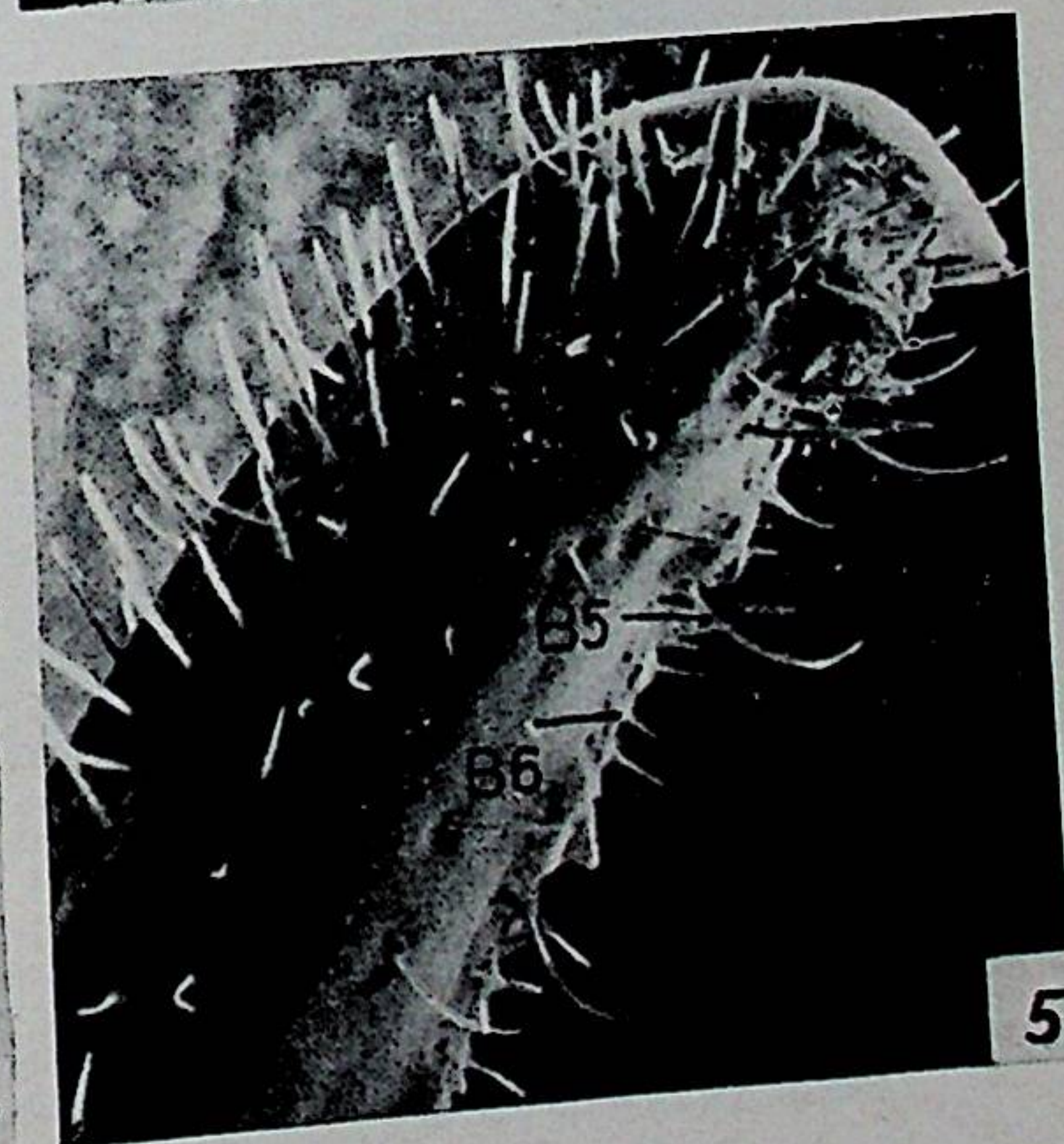
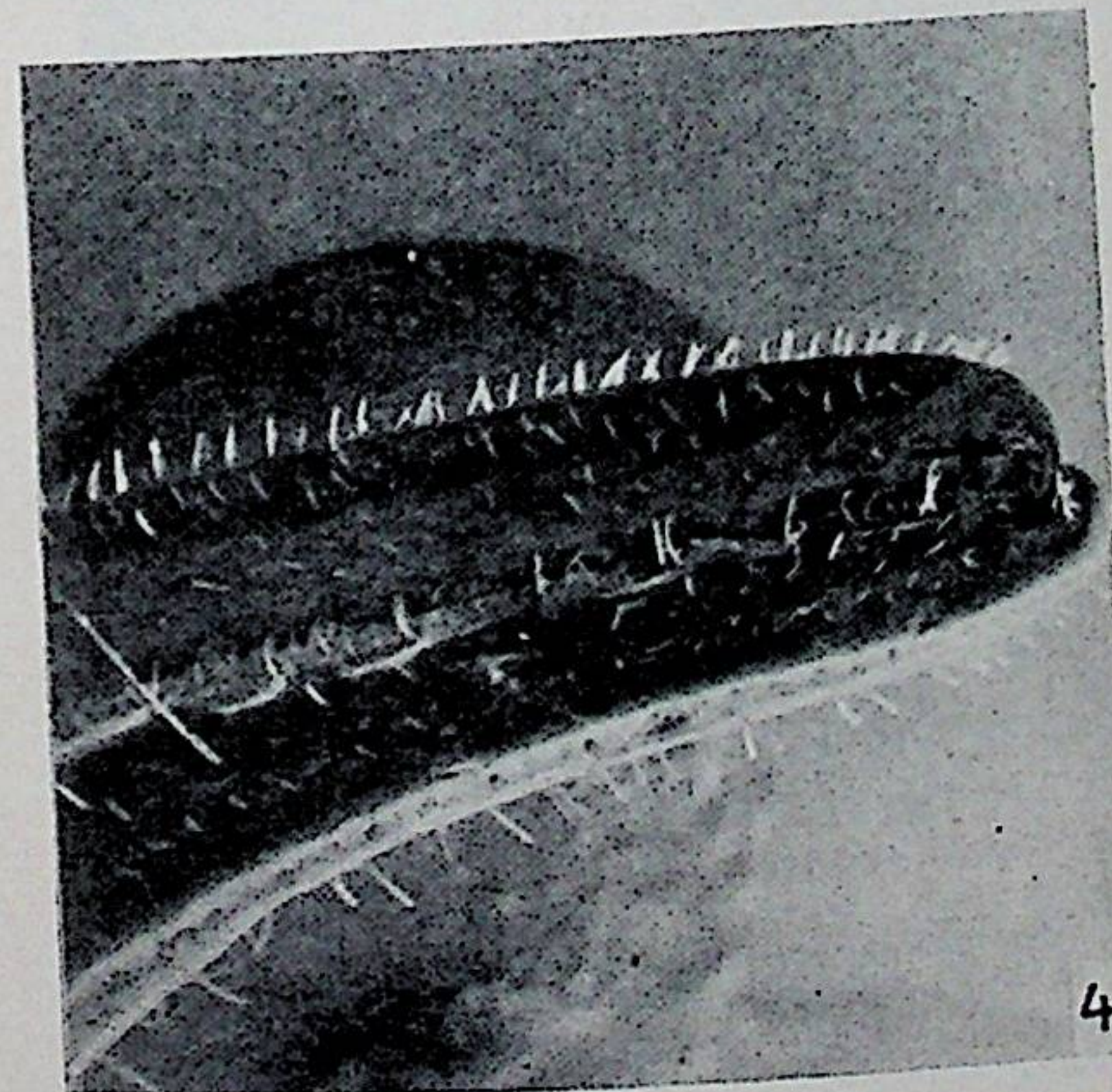
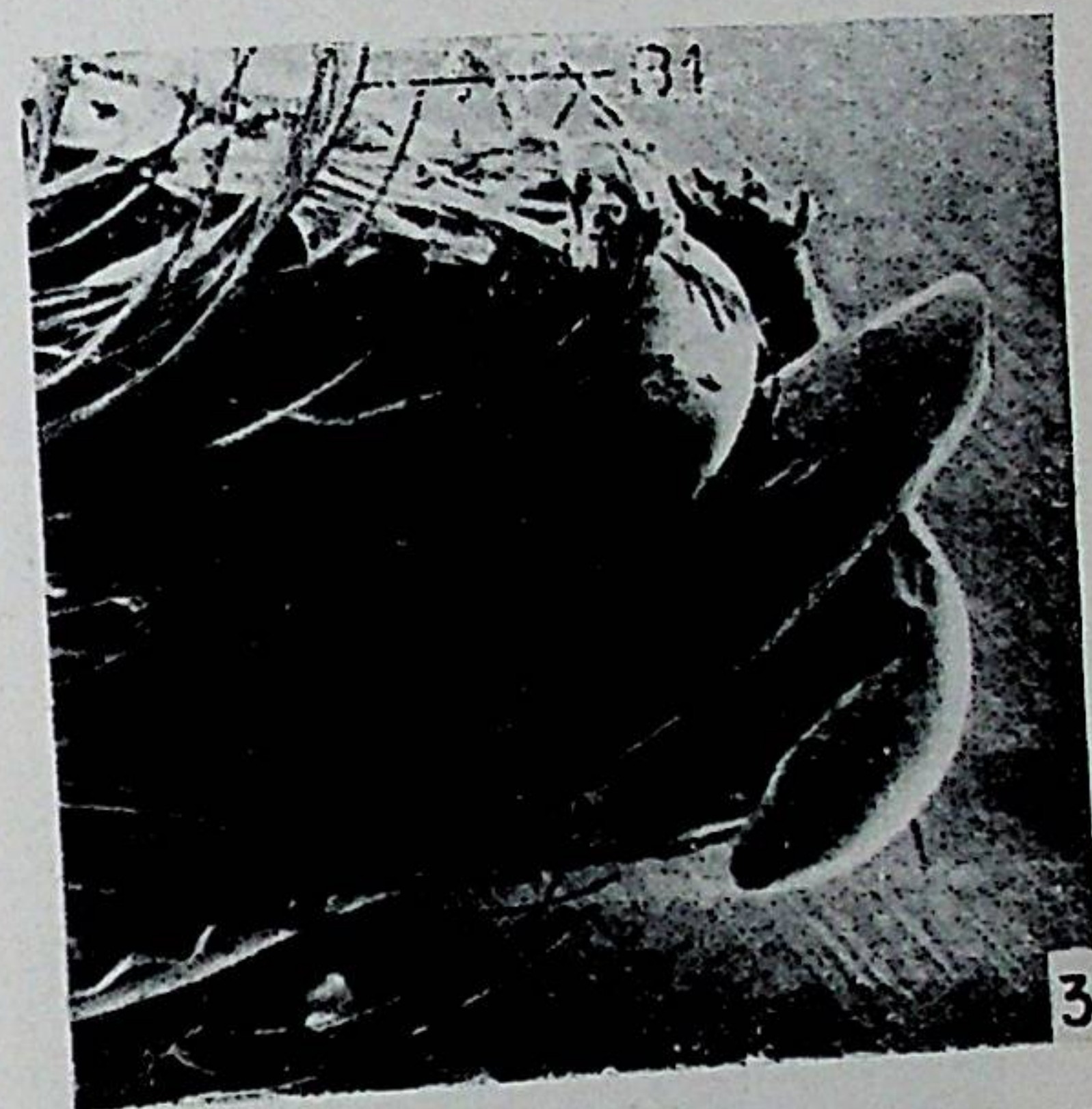
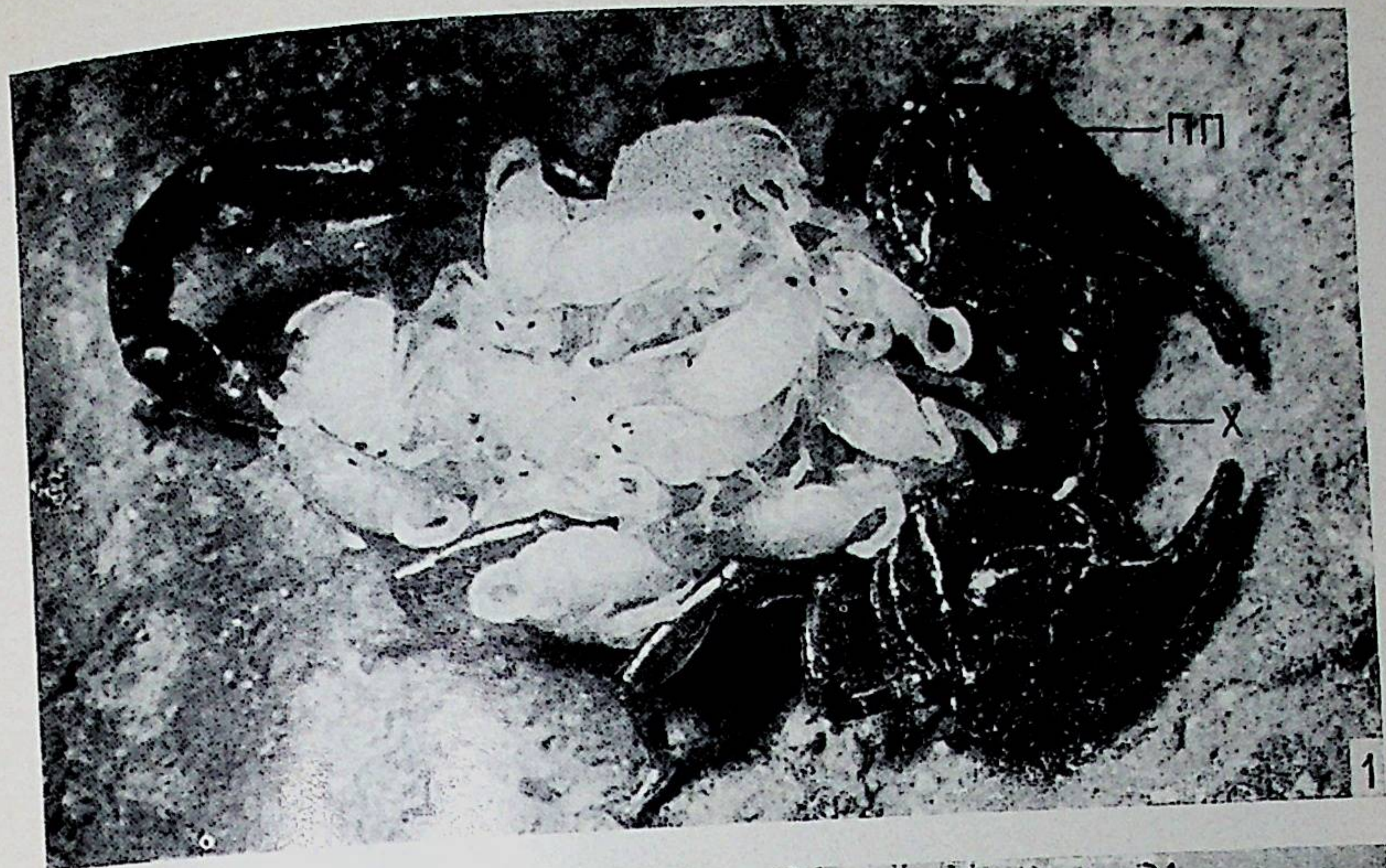


Рис. 1—5. Самка скорпиона *V. caucasicus* (рис. 1) и участки хелицеры (рис. 2, 3) и клешни педипальпы (рис. 4, 5) скорпиона *V. eurus*.
 1 — самка *V. caucasicus* со скорпионятами младшего возраста; 2, 3 — волоски *в1*, *в2* на хелицерах, 2 — $\times 80$, 3 — $\times 70$; 4 — две группы волосков (*в3*, *в4*), расположенные на вершине клешни, $\times 23$; 5 — волоски *в5*, *в6*, $\times 80$.
m — педипальпа, *x* — хелицера. (Рис. 1: фотография Н. Е. Миккау; рис. 2, 3 из: Иванов и др., 1980).

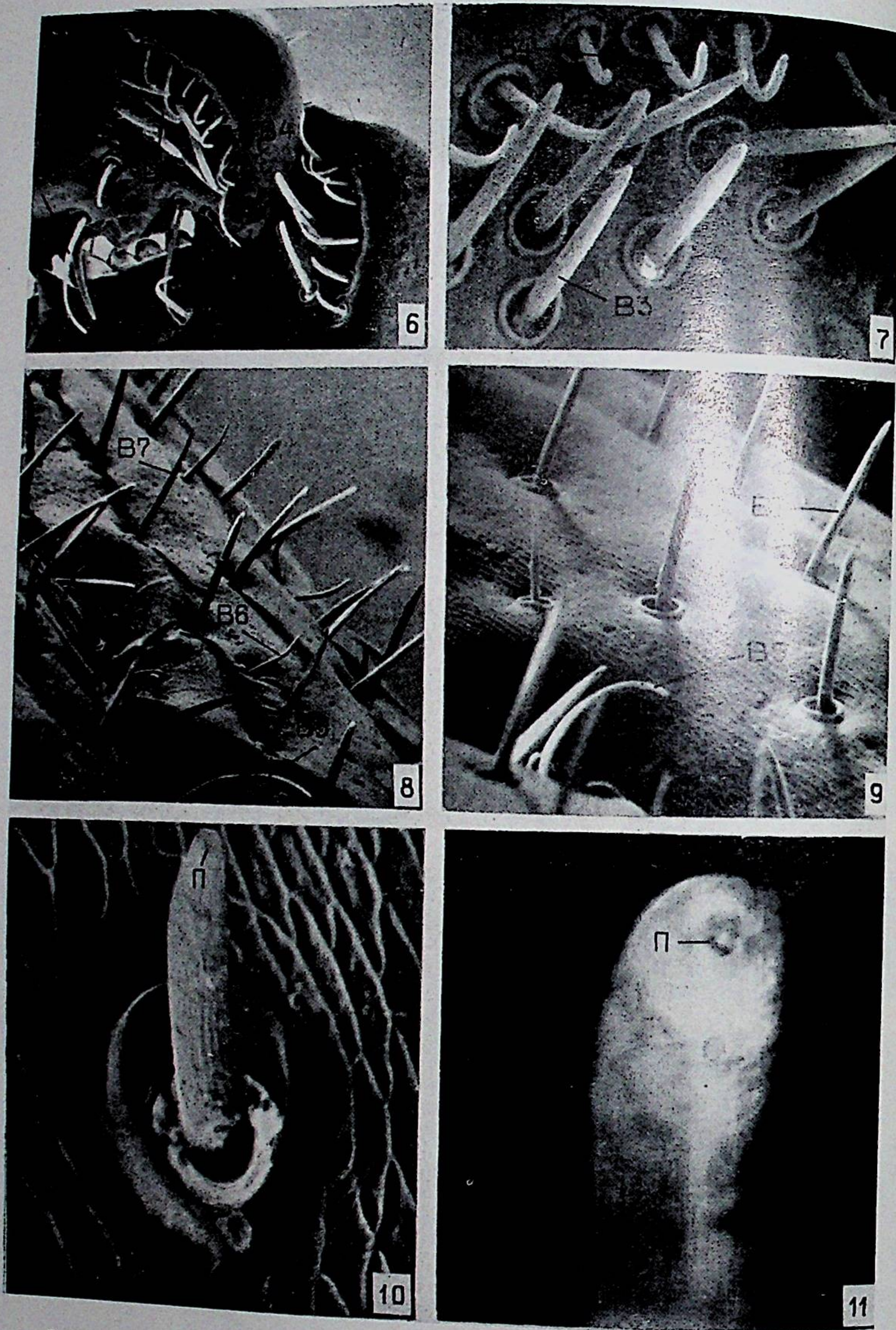


Рис. 6—11. Волоски на педипальпах скорпиона *V. eireus* по данным электронно-растровой микроскопии.
6 — две группы волосков (*v3*, *v4*), расположенных на вершине клешни, $\times 50$; 7 — волоски *v3*, *v4* при большем увеличении, $\times 430$; 8 — волоски *v5*, *v6*, *v7* на клешне педипальпы, $\times 160$; 9 — волоски *v5*, *v7* на клешне педипальпы, $\times 240$; 10 — пора на вершине волоска, $\times 1000$; 11 — пора на вершине волоска при большем увеличении, $\times 5000$. *п* — пора.

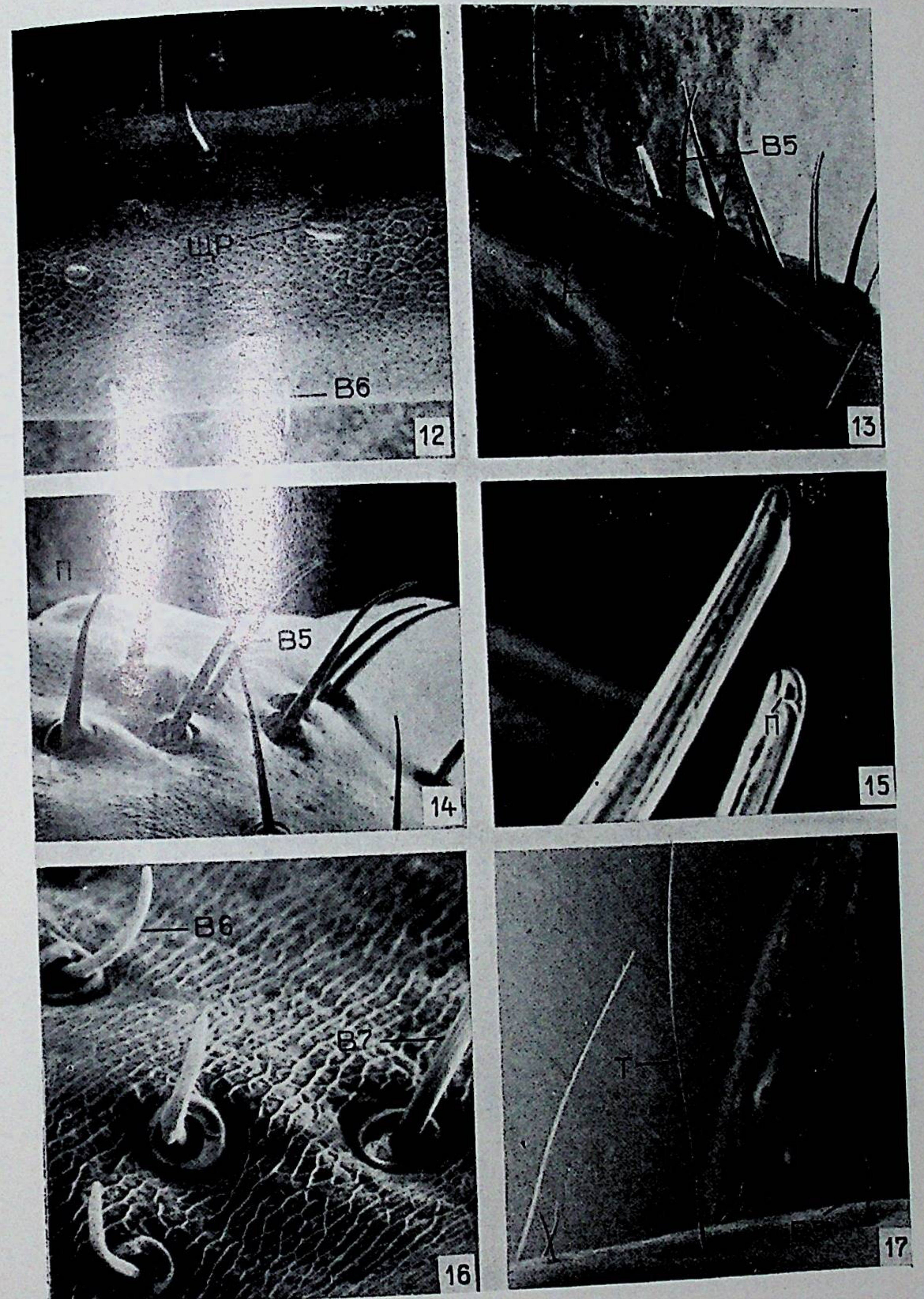


Рис. 12—17. Волоски на педипальпах скорпиона *V. eireus* по данным электронно-растровой микроскопии.
12 — волоски *v6* на клешне педипальпы, $\times 160$; 13 — волоски *v5*, *v6* на бедре педипальпы, $\times 210$; 14 — волоски *v5* при большем увеличении, $\times 2800$; 15 — вершины двух волосков *v5* при большем увеличении, $\times 100$;
16 — волоски *v6*, *v7*, $\times 460$; 17 — волосок *v5* и трихоботрия, $\times 100$.

п — пора, *т* — трихоботрия, *щр* — щелевидный рецептор. (Рис. 13—15 из: Иванов и др., 1980).

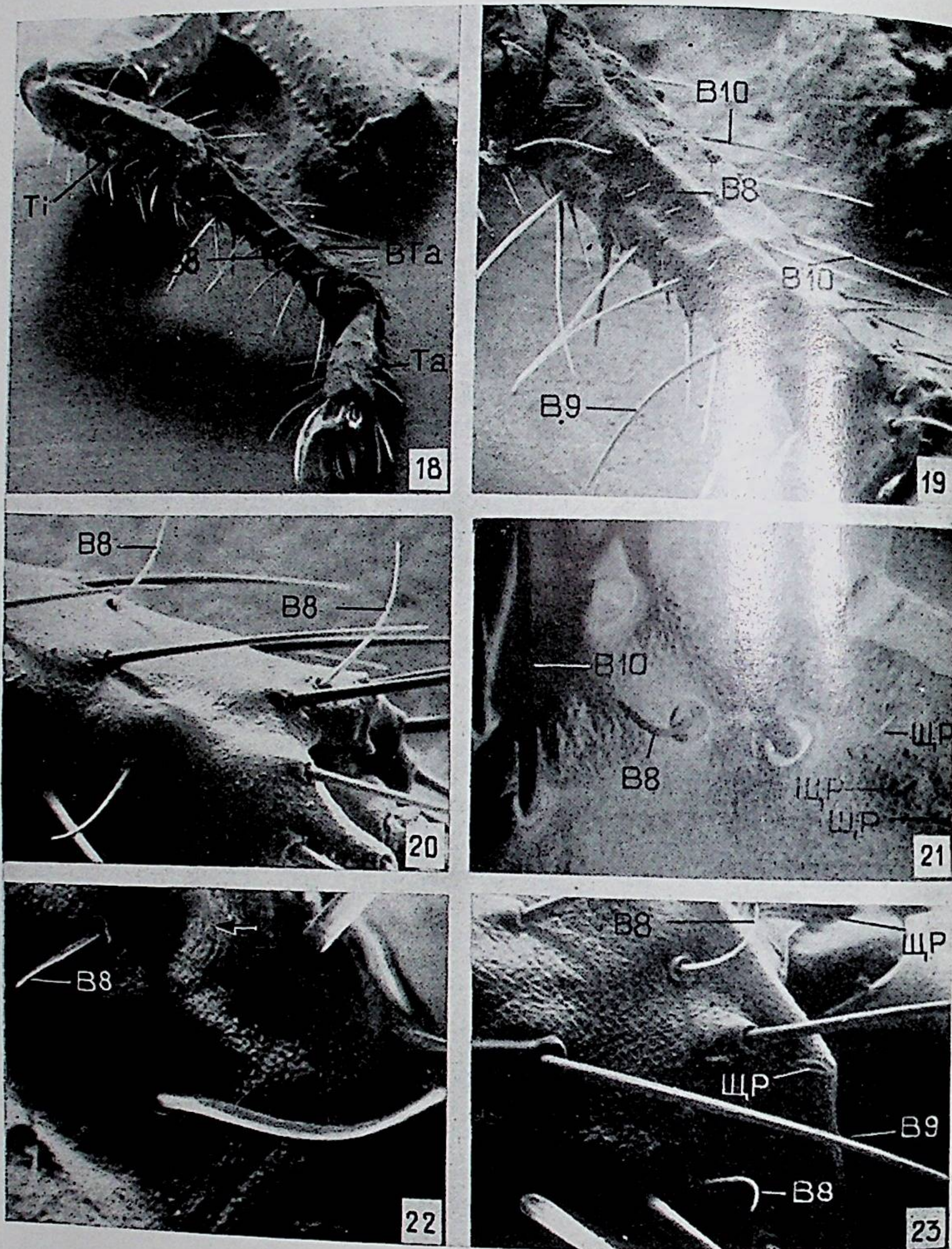


Рис. 18—23. Волоски и щелевидные рецепторы на ногах скорпiona *V. eireus* по данным электронно-растровой микроскопии.

18 — часть ноги, $\times 18$; 19 — волоски *v8*, *v9*, *v10* на предлапке, $\times 47$; 20 — волоски *v8* при большем увеличении, $\times 160$; 21 — волоски *v8*, *v10* и группа щелевидных рецепторов в дистальной области предлапки, $\times 170$; 22 — волоски *v8*; стрелочкой обозначена округлая кутикулярная пластинка, расположенная на поверхности кутикулы в дистальной области предлапки, $\times 180$; 23 — волоски *v8*, *v9* и одиночные щелевидные рецепторы в дистальной области предлапки, $\times 160$.

Bta — basitarsus (предлапка), *Ta* — tarsus (лапка), *Ti* — tibia (голень), *щр* — щелевидный рецептор.

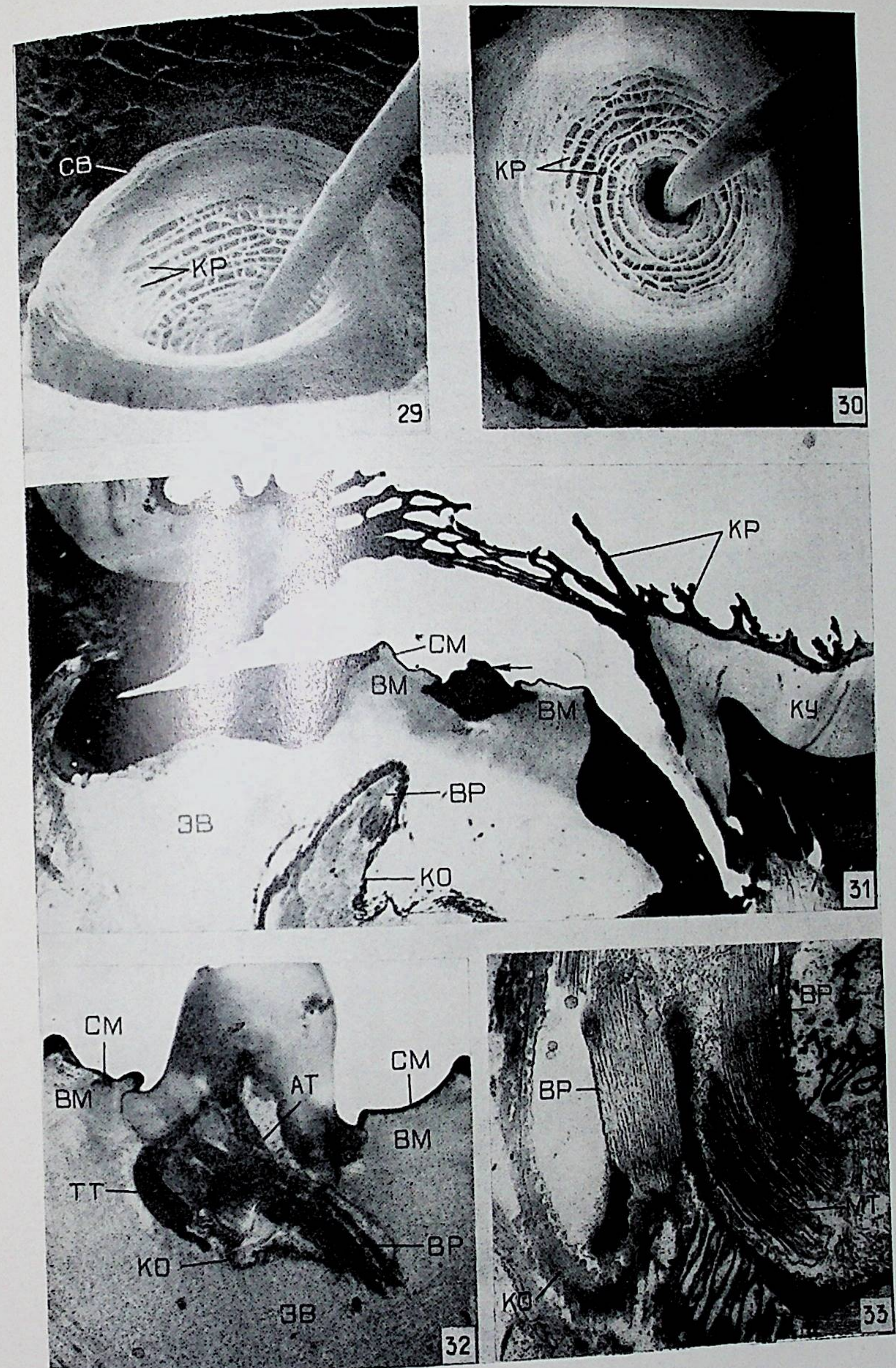


Рис. 29—33. Ультраструктурные особенности трихоботрии скорпiona *V. eireus*. Сочленовная ячейка волоска трихоботрии (рис. 29—32) и реснички рецепторных клеток (рис. 33).

29, 30 — сочленовная ячейка волоска; вид на сочленовную ячейку волоска (просверлу (рис. 30), 29 — $\times 800$, 30 — $\times 1100$; 31 — сочленовная ячейка волоска (продольный разрез); стрелочкой отмечено местоположение основания волоска, проходящий в плоскости ее симметрии, $\times 9000$; 33 — дистальная область видоизмененных ресничек рецепторных клеток, $\times 15\,000$.

ат — апикальное тельце, *вм* — волокнистая мембрана, *вр* — видоизмененная ресничка рецепторной клетки, *ко* — кутикулярная оболочка, *кр* — кутикулярные ребрышки на наружной поверхности сочленовной ячейки, *ку* — кутикула, *лт* — микротрубочки, *св* — сочленовный валик, *см* — сочленовная мембрана, *тт* — трубчатое тельце реснички. (Рис. 31—33 из: Игнатьев и др., 1976).

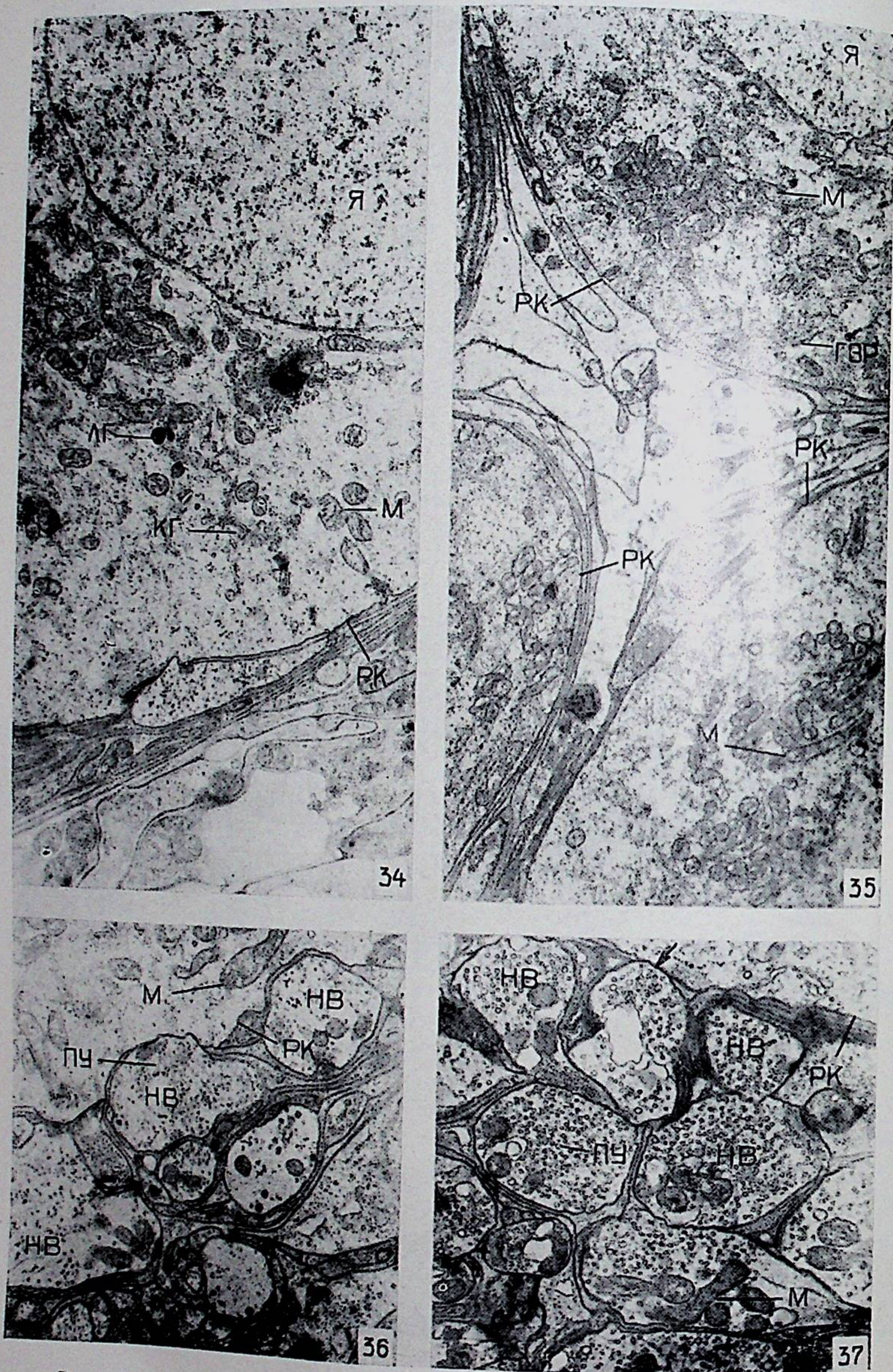


Рис. 34—37. Ультраструктурные особенности трихоботрии скорпиона *V. eurus*. Перикарионы рецепторных клеток (рис. 34, 35) и нервные волокна (рис. 36, 37).

34 — участок перикариона рецепторной клетки, $\times 12000$; 35 — участки перикарионов трех рецепторных клеток, $\times 10000$; 36, 37 — участок перикариона рецепторной клетки и нервные волокна; стрелочкой отмечена зона контакта нервного волокна с перикарионом, 36 — $\times 24000$; 37 — $\times 24000$.

гвр — гранулярный эндоплазматический ретикулум, кг — комплекс аппарата Гольджи, лг — лизосомоподобная гранула, м — митохондрия, нв — нервное волокно, пч — поры, рк — рецепторная клетка, я — ядро. (По: Игнатьев и др., 1976).

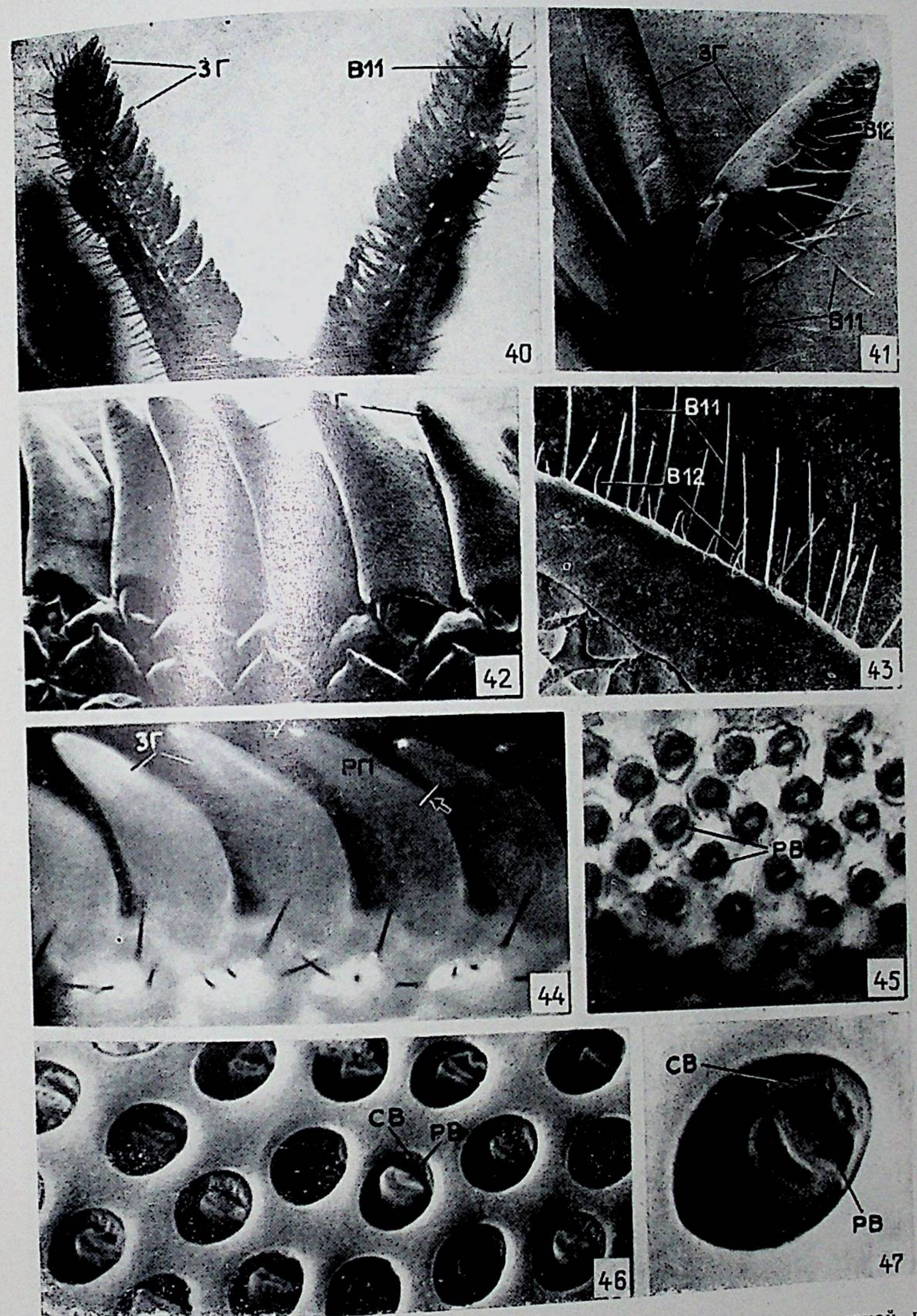


Рис. 40—47. Гребневидный орган скорпиона *V. eurus*. Строение кутикулярной поверхности гребневидного органа по данным световой (рис. 40, 44, 45) и электронно-растровой (рис. 41—43, 46, 47) микроскопии.

40 — общий вид гребневидного органа, $\times 14$; 41, 42 — вершина (рис. 41) и средняя часть (рис. 42) гребешка гребневидного органа (вид с дорсальной стороны), 41 — $\times 80$, 42 — $\times 70$; 43 — волоски *v11*, *v12* на строге гребешка, $\times 65$; 44 — рецепторное поле зубчиков гребешка (отмечено стрелочками), $\times 70$; 45 — участок рецепторного поля зубчика гребешка, $\times 1300$; 46 — участок рецепторного поля зубчика гребешка при большем увеличении, $\times 3000$; 47 — рецепторный волосок при большем увеличении, $\times 8000$.

v11, *v12* — волоски на строге гребешков и апикальных зубчиков гребневидного органа, *зг* — зубчики гребешка, *рв* — рецепторное поле, *св* — сочленовный валик. (Из: Иванов и др., 1979).

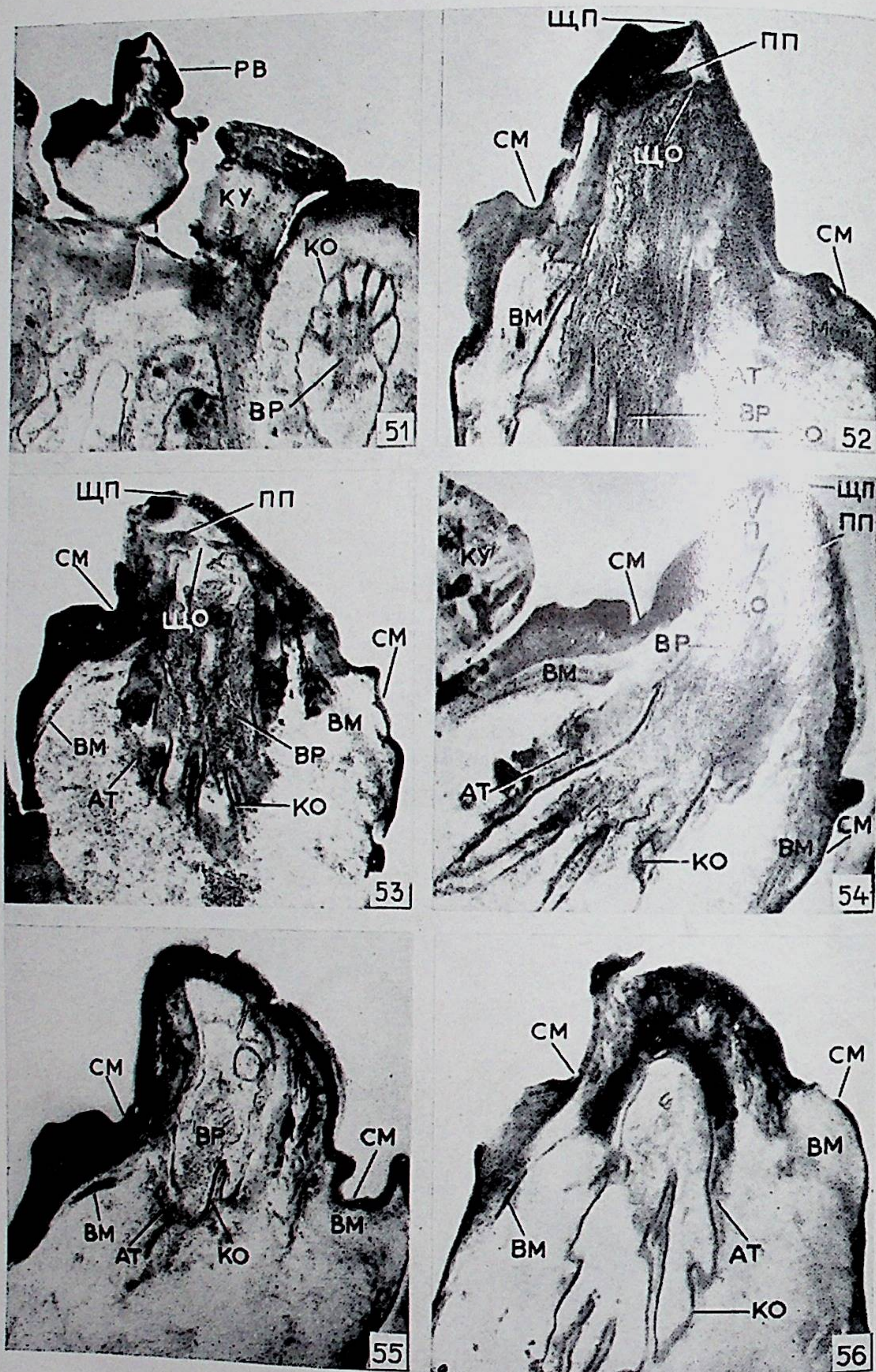


Рис. 51—56. Ультраструктурные особенности волосковых рецепторов гребневидного органа скорпиона *V. eireus*. Рецепторный волосок.
 51, 52 — общий вид рецепторного волоска (рис. 51) и волосок при большем увеличении (рис. 52); продольный срез через среднюю область волоска, 51 — $\times 5000$, 52 — $\times 18000$; 53, 54 — продольные срезы через рецепторный волосок ближе к его боковой поверхности, 53 — $\times 14000$, 54 — $\times 13000$; 55, 56 — продольные срезы через рецепторный волосок вблизи его боковой поверхности (рис. 55) и через боковую поверхность волоска (рис. 56), 55 — $\times 14000$, 56 — $\times 17000$.

ат — апикальное тельце, вл — волокнистая мембрана, вр — видоизмененная ресничка, ко — кутикулярная оболочка, ку — кутикула, п — пора, пл — поперечная перегородка, рв — рецепторный волосок, см — сочленовная мембрана, що — щелевидное отверстие, щп — щелевидная пора. (Из: Иванов и др., 1979).

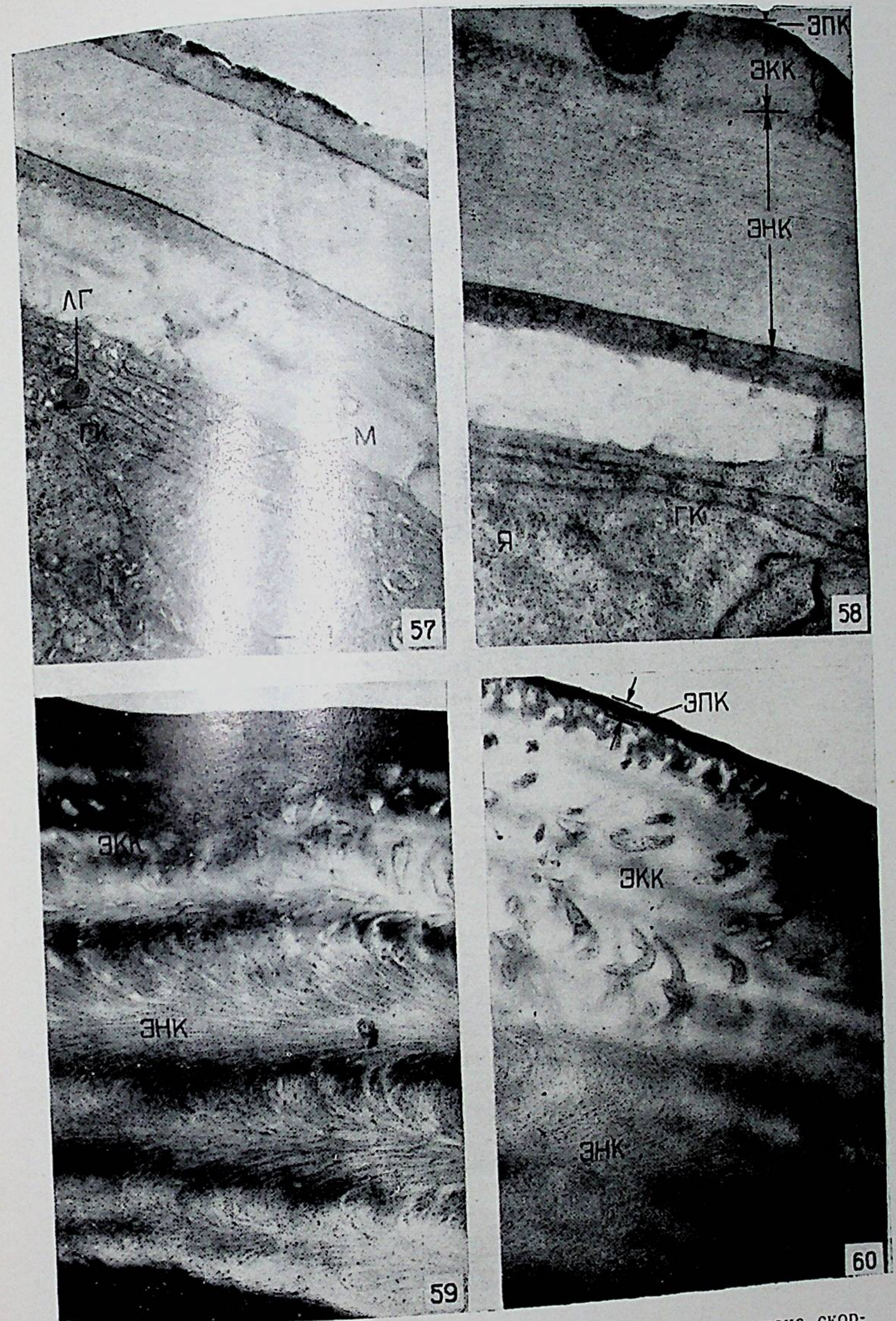


Рис. 57—60. Ультраструктурные особенности гребневидного органа скорпиона *V. eireus*. Кутикулярный покров зубчиков гребневидного органа.

57, 58 — участок кутикулы и гиподермальные клетки, 57 — $\times 9000$; 58 — $\times 15000$; 59, 60 — участок кутикулы при большем увеличении, 59 — $\times 20000$; 60 — $\times 20000$.

гк — гиподермальная клетка, лг — лизосомоподобная гранула, м — митохондрия, экк — экзокутикула, энк — эндокутикула, я — ядро гиподермальной клетки.

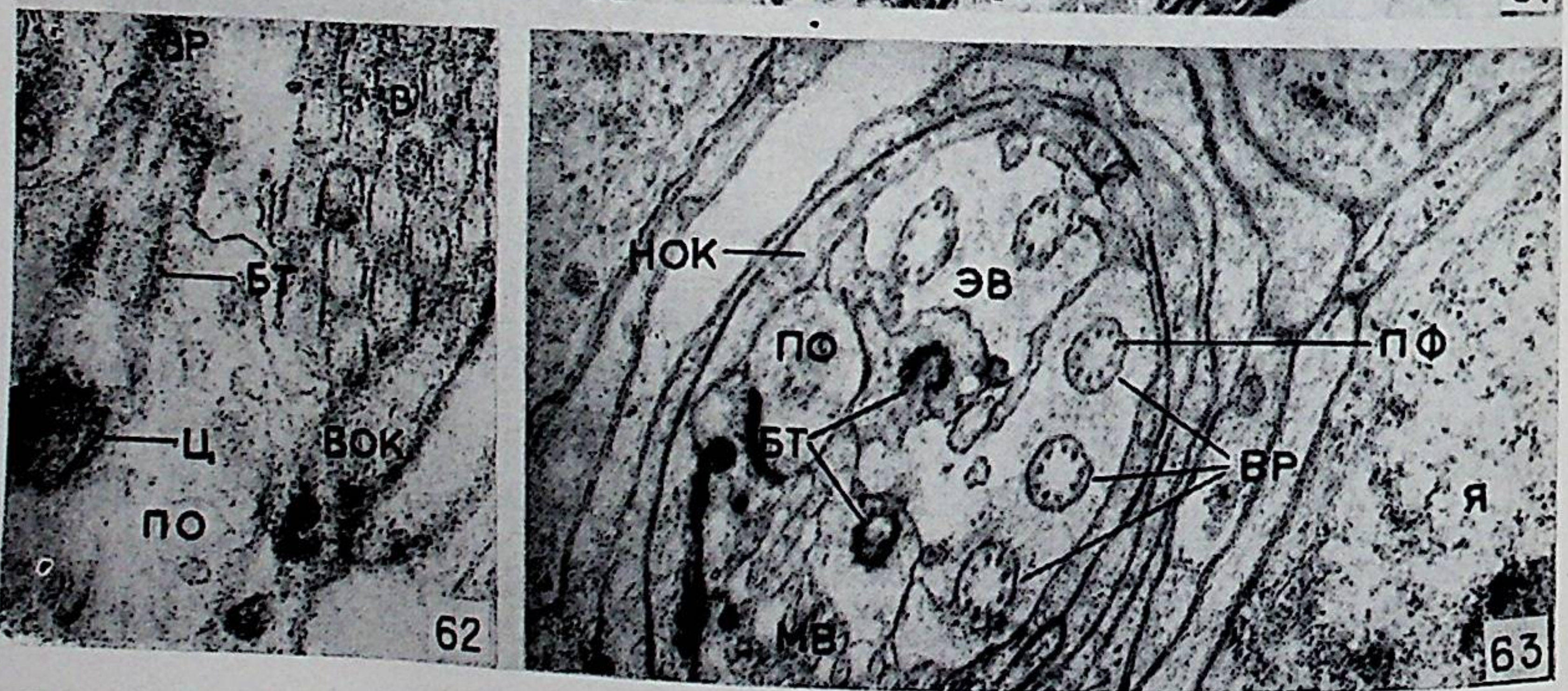


Рис. 61—63. Ультраструктурные особенности волосковых рецепторов гребневидного органа скорпиона *V. eireus*. Реснички рецепторных клеток.
61 — поперечный срез через среднюю область ресничек; стрелочками отмечена центральная осмиофильная зона ресничек, $\times 11000$; 62 — базальное тельце реснички (продольный разрез), $\times 54000$; 63 — поперечный срез через базальные тельца ресничек и реснички вблизи их базальных тел, $\times 18000$.

бт — базальное тельце реснички, вок — внутренняя оборотная клетка, вр — видоизмененная ресничка рецепторной клетки, гк — гиподермальная клетка, ку — кутикула, по — периферический отросток рецепторной клетки, пф — периферические фибриллы реснички, ц — центриоль, эв — экстраклеточная вакуоль, я — ядро. (Из: Иванов и др., 1979)

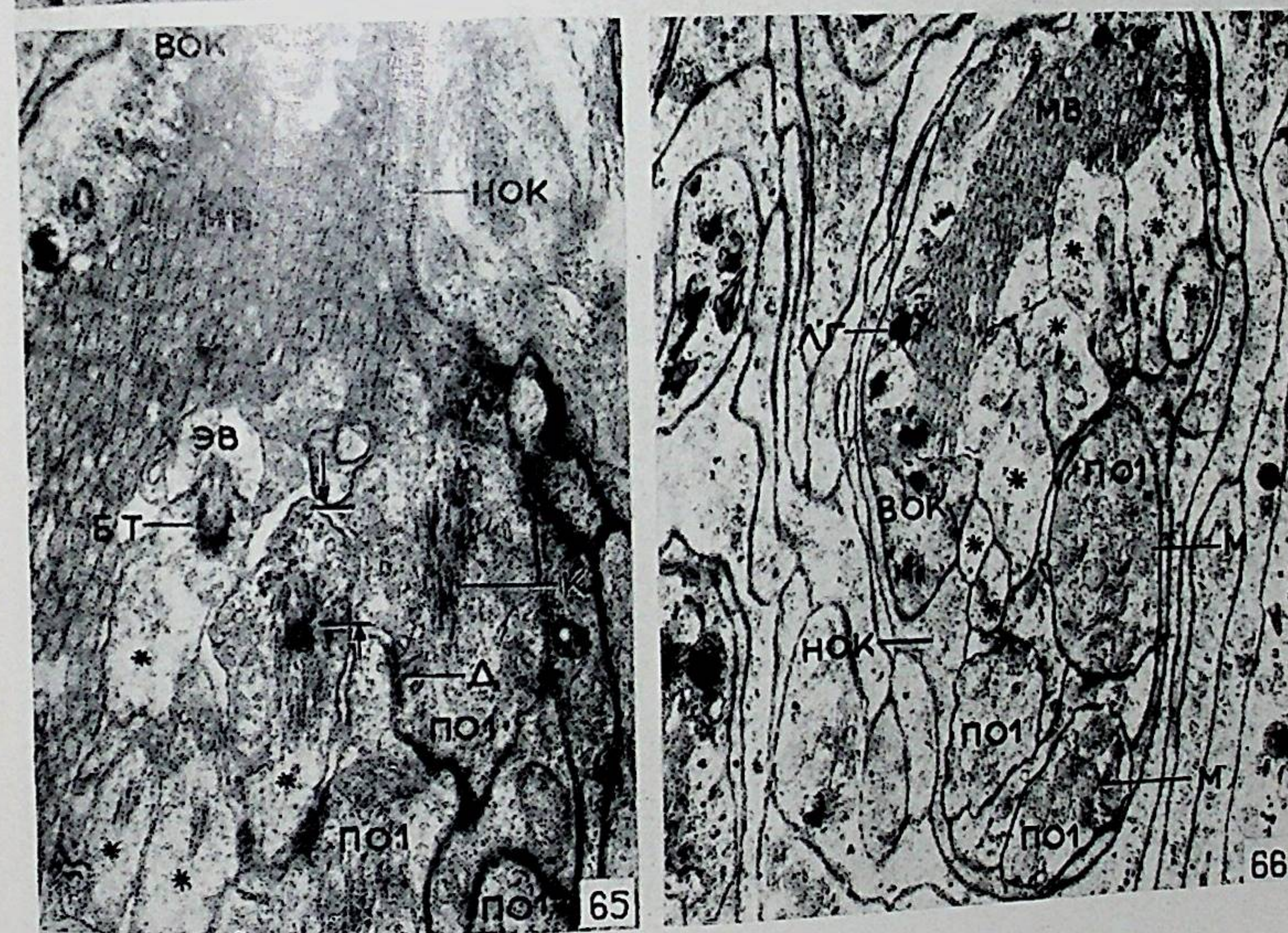
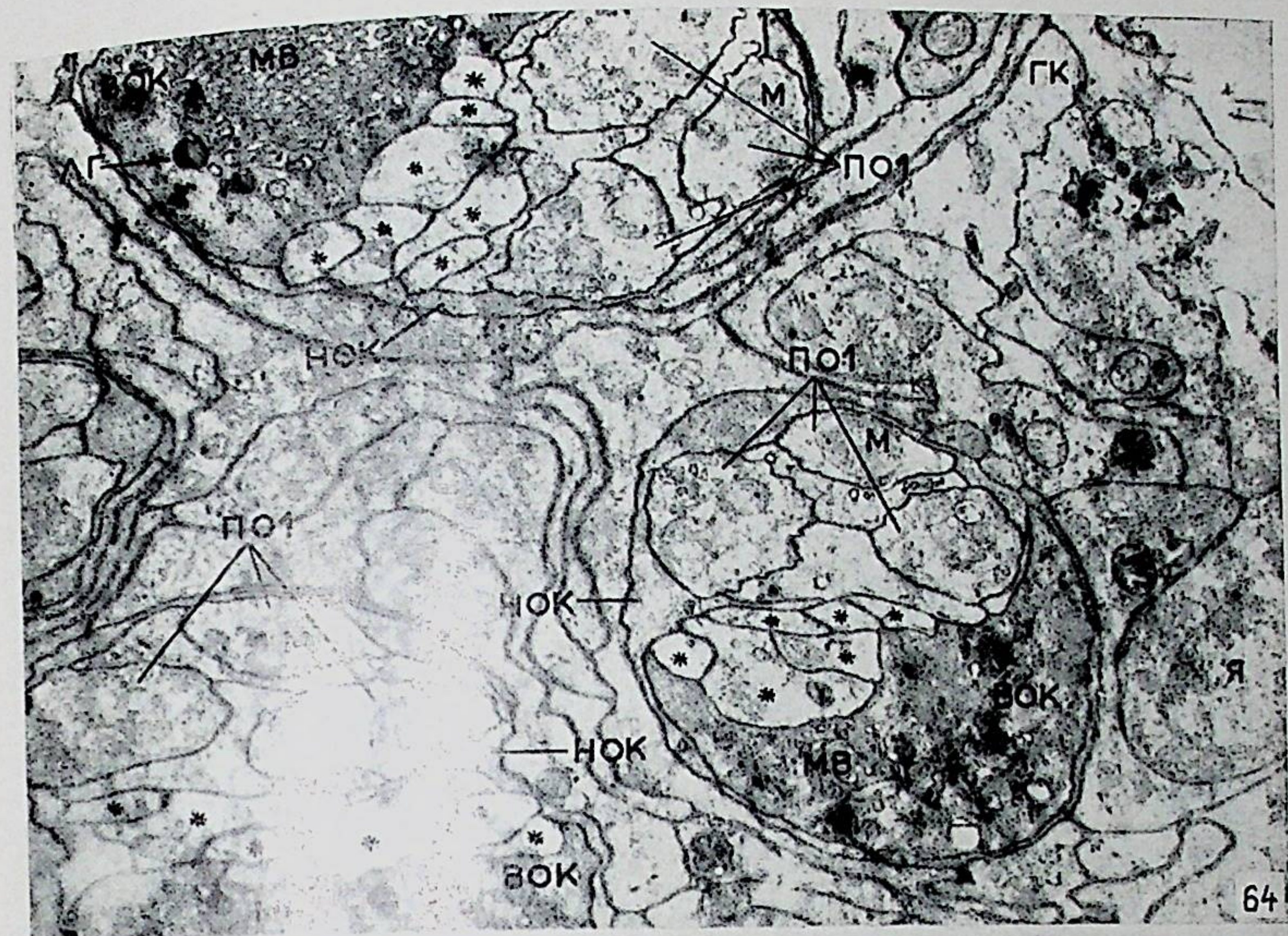


Рис. 64—66. Ультраструктурные особенности волосковых рецепторов гребневидного органа скорпиона *V. eireus*. Периферические отростки рецепторных отростков (поперечный разрез), 64 — $\times 1600$, 65 — $\times 20000$; 66 — поперечный срез через средний отдел периферических отростков, $\times 7000$.

бт — базальное тельце реснички, вок — внутренняя оборотная клетка, гк — гиподермальная клетка, д — десмосомы, к — корешок реснички, лг — лизосомоподобная гранула, м — митохондрия, мв — микроворсинки, нок — наружная оборотная клетка, по1 — периферические отростки рецепторных клеток первого типа (периферические отростки рецепторных клеток второго типа обозначены звездочками), эв — экстраклеточная вакуоль, я — ядро. (Из: Иванов и др., 1979)

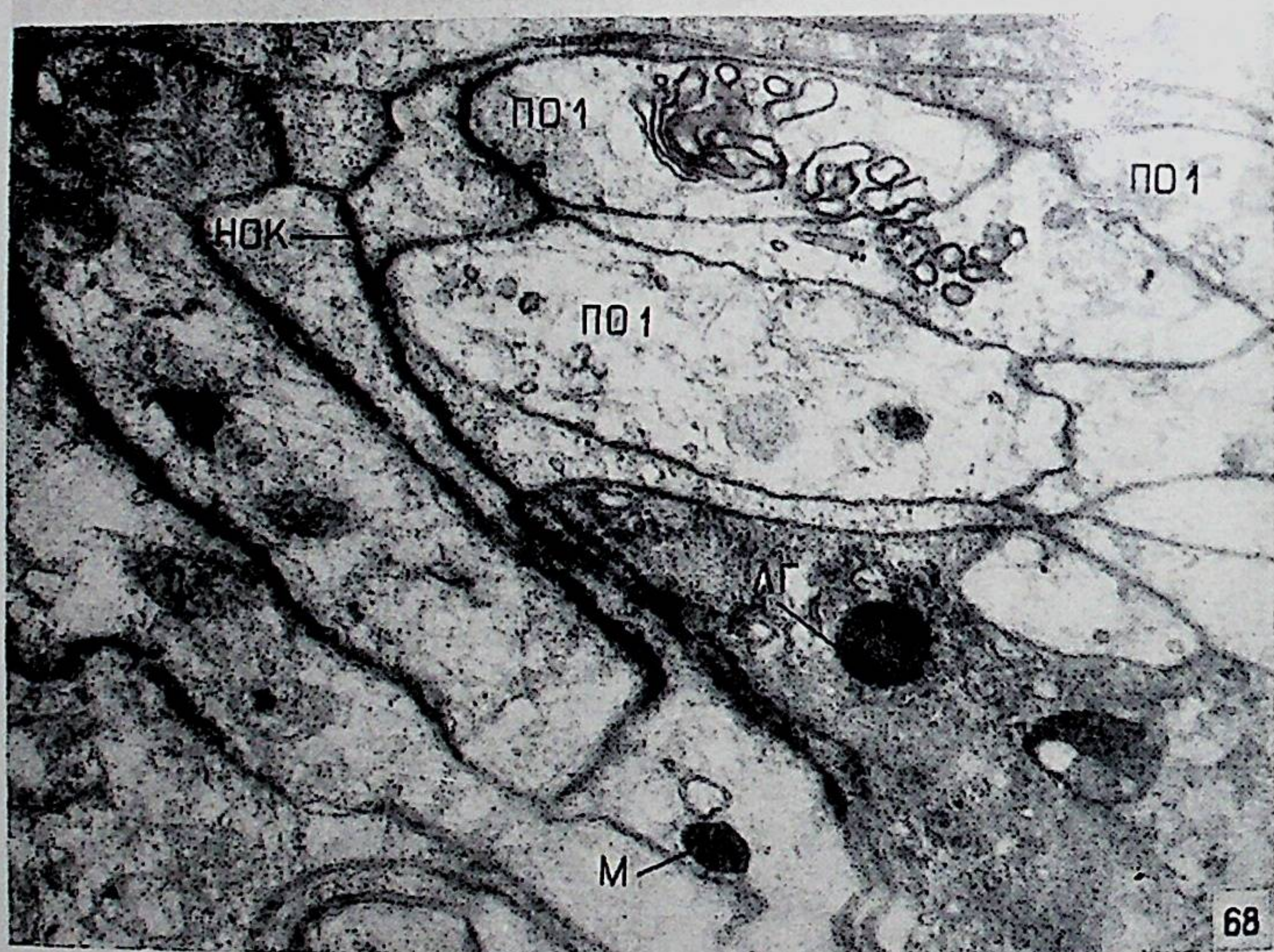


Рис. 67—68. Ультраструктурные особенности волосковых рецепторов гребневидного органа скорпиона *V. eireus*. Периферические отростки рецепторных клеток.

67 — периферические отростки двух типов рецепторных клеток волоскового рецептора, $\times 25000$; 68 — периферические отростки рецепторных клеток при большем увеличении, $\times 29000$.

вок — внутренняя оберточная клетка, лг — лизосомоподобная гранула, м — митохондрия, нок — наружная оберточная клетка, по1 — периферические отростки рецепторных клеток первого типа (периферические отростки рецепторных клеток второго типа обозначены звездочками)

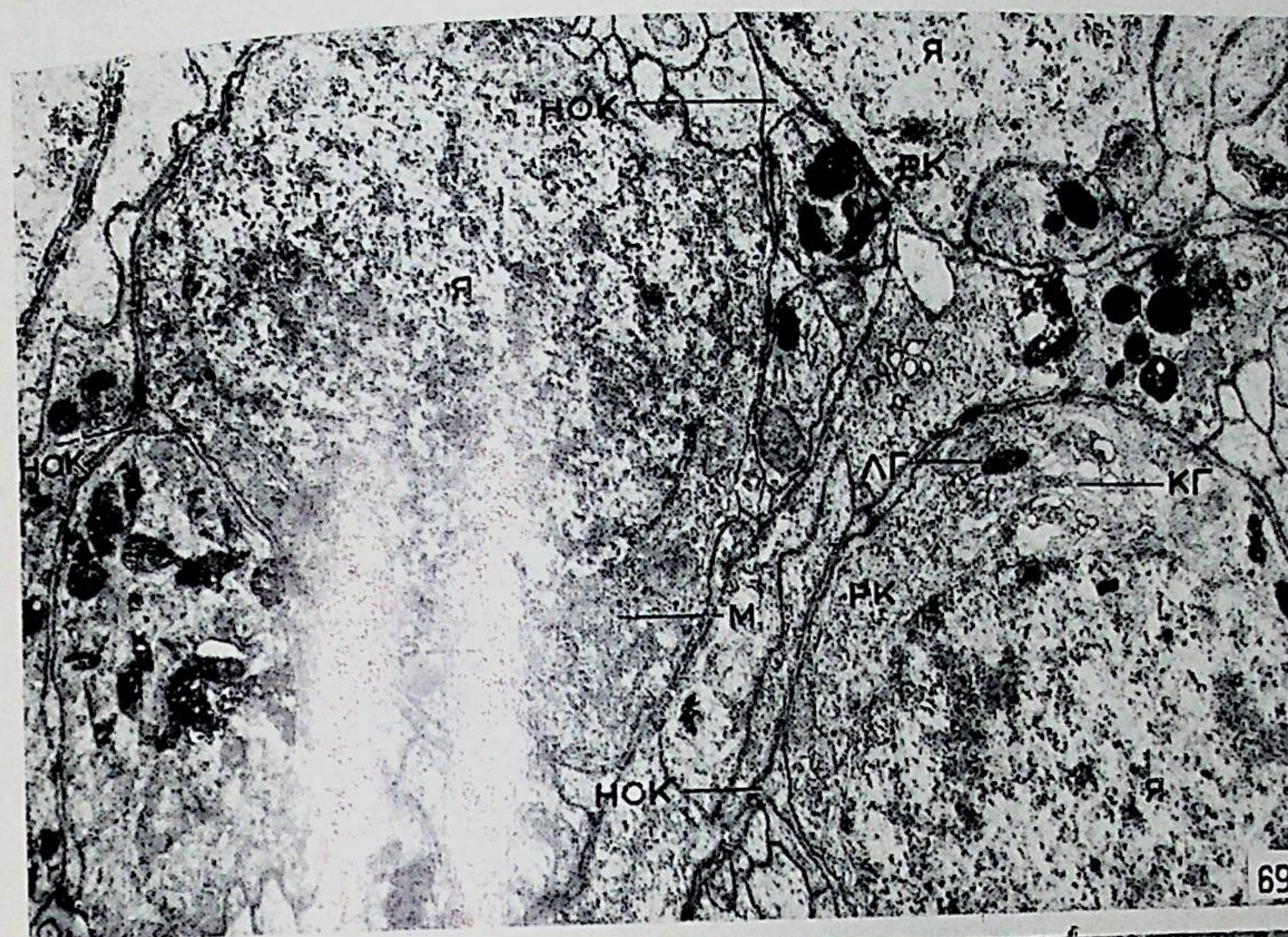


Рис. 69—70. Ультраструктурные особенности волосковых рецепторов гребневидного органа скорпиона *V. eireus*. Перикарионы рецепторных клеток. 69 — участки перикарионов трех рецепторных клеток, $\times 9500$; 70 — перикарионы при большем увеличении, $\times 14000$.

гэр — гранулярный эндоплазматический ретикулум, кг — комплекс аппарата Гольджи, лг — лизосомоподобная гранула, м — митохондрия, нок — наружная оберточная клетка, рк — рецепторная клетка, цо — центральные отростки рецепторных клеток (наиболее крупные центральные отростки обозначены «цо», остальные центральные отростки отмечены звездочками), я — ядро, яд — ядрышко. (Из: Иванов и др., 1979).

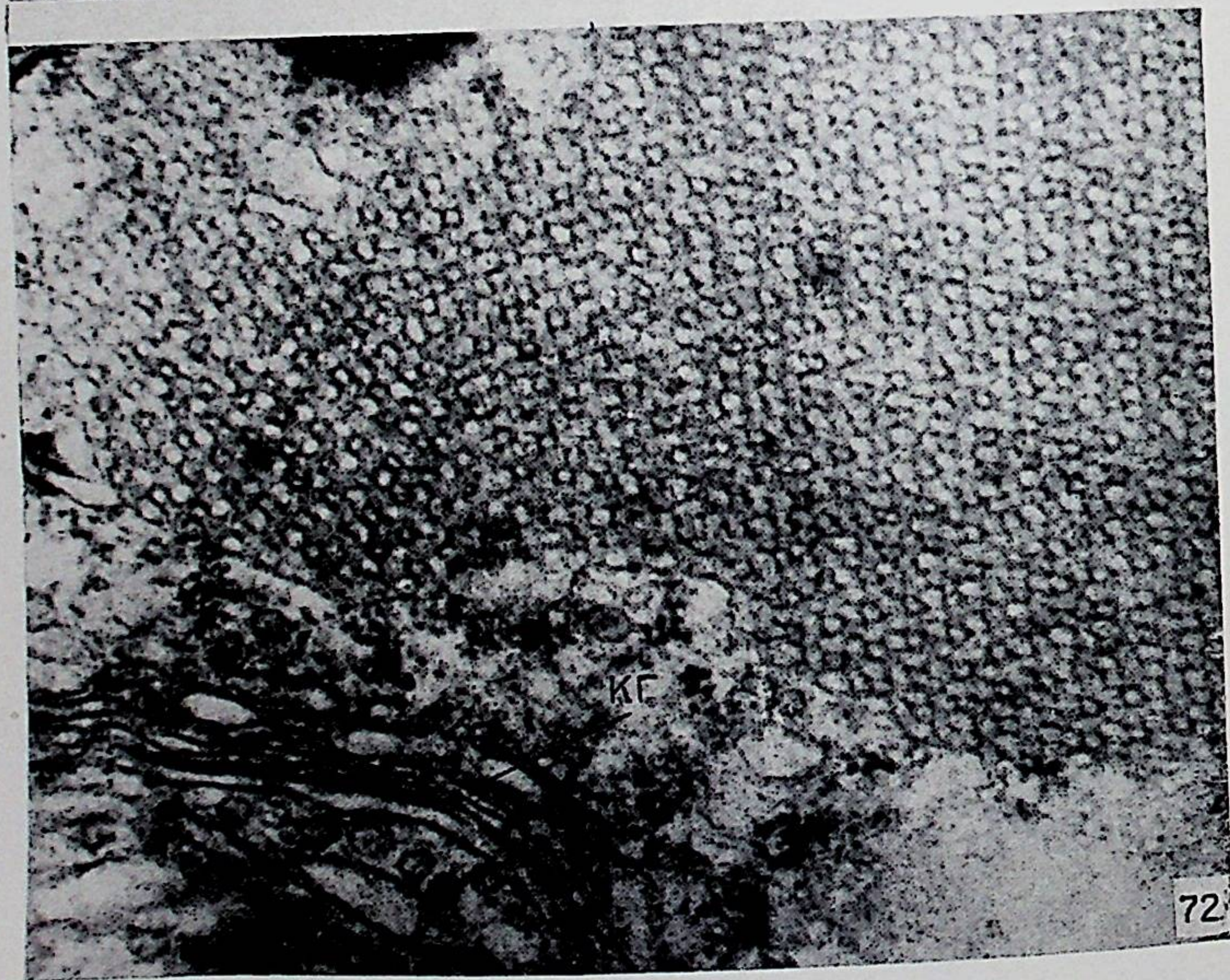
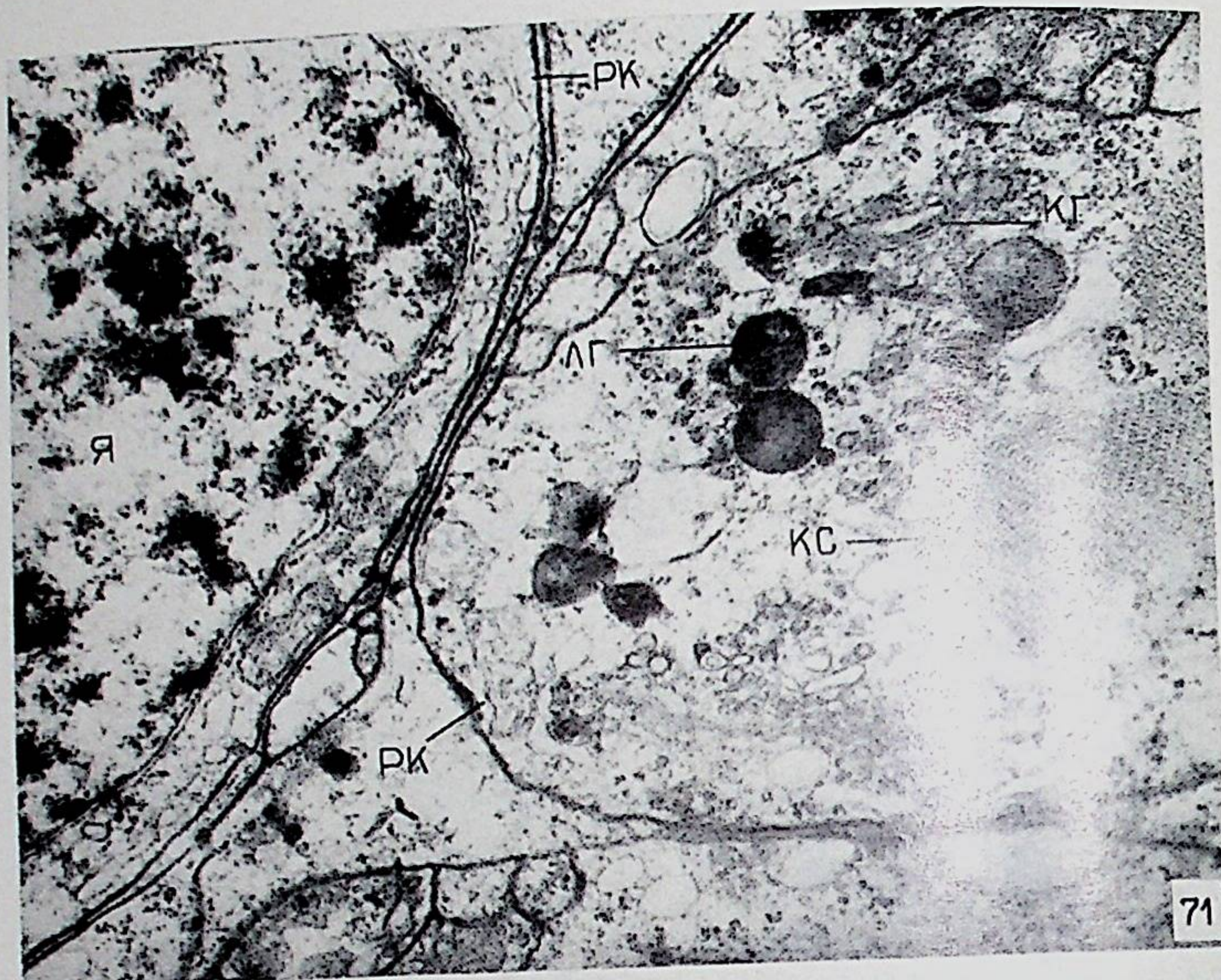


Рис. 71—72. Ультраструктурные особенности волосковых рецепторов гребневидного органа скорпиона *V. eireus*. Перикарионы рецепторных клеток. 71 — участки перикарионов двух рецепторных клеток, $\times 25000$; 72 — участок перикариона при большем увеличении, $\times 84000$.

кг — комплекс аппарата Гольджи, кс — кристаллоидная структура, лг — лизосомоподобная гранула, рк — рецепторная клетка, я — ядро рецепторной клетки.

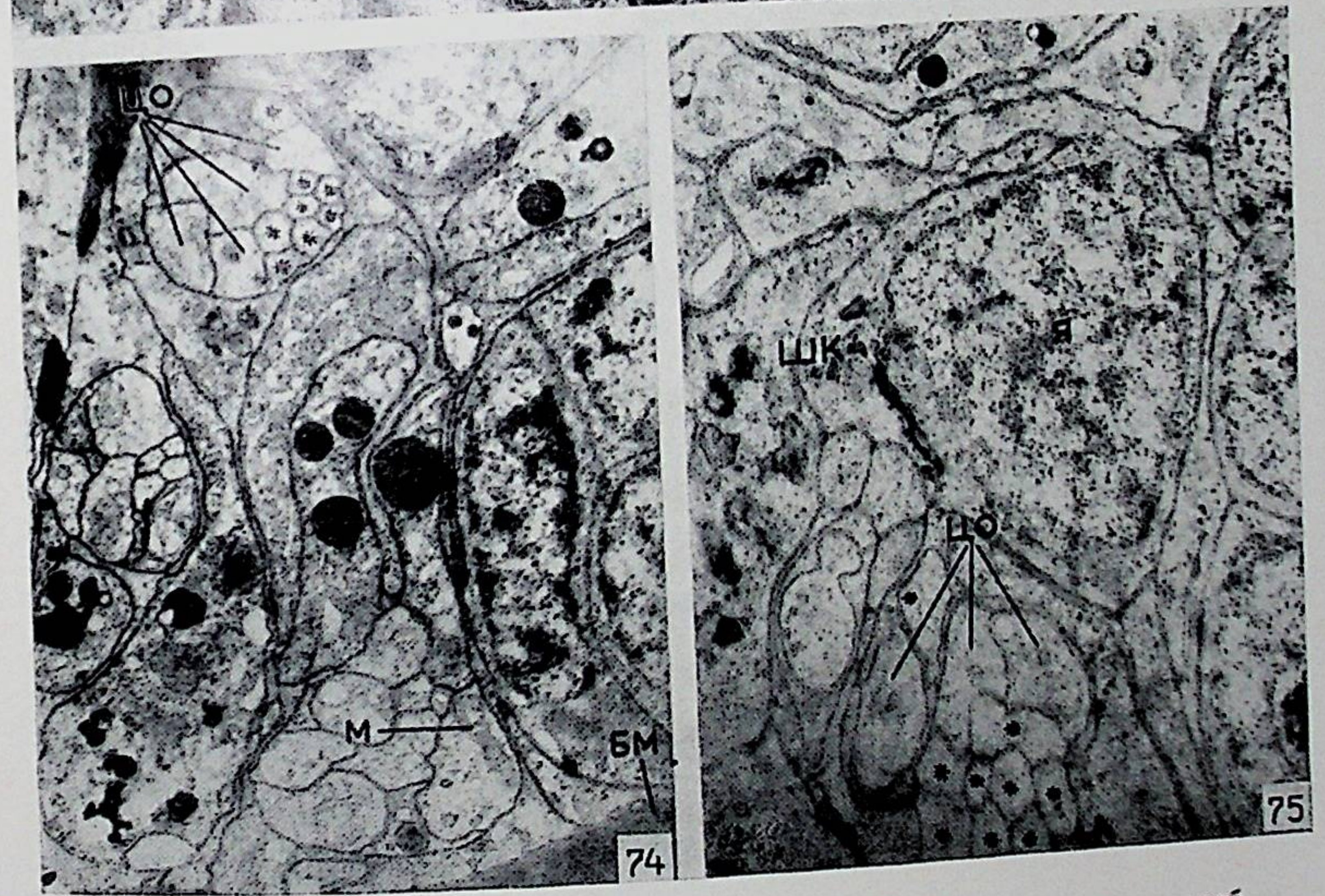
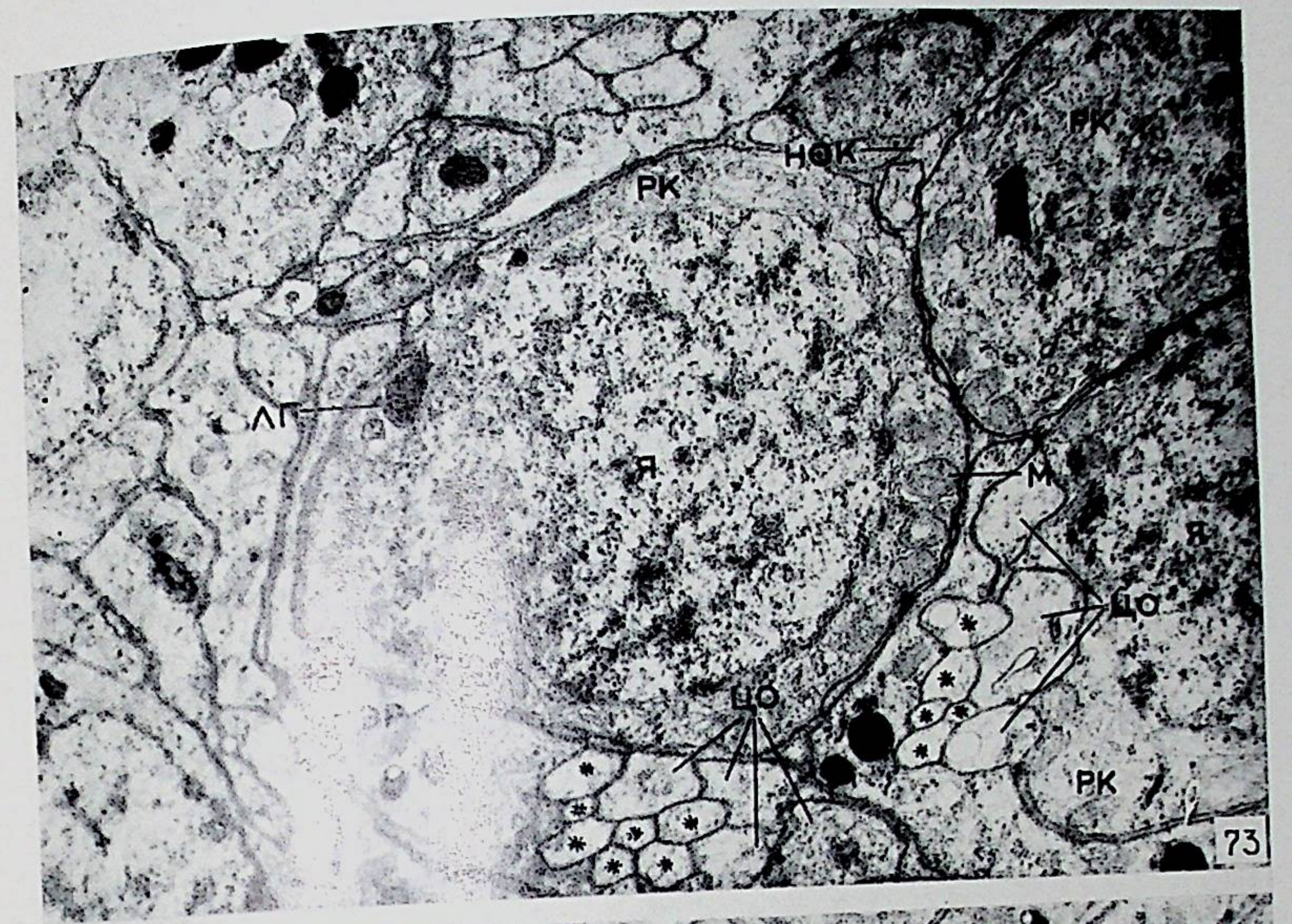


Рис. 73—75. Ультраструктурные особенности волосковых рецепторов гребневидного органа скорпиона *V. eireus*. Центральные отростки рецепторных клеток.

73 — перикарионы и центральные отростки рецепторных клеток, $\times 10000$; 74 — центральные отростки рецепторных клеток вблизи базальной мембраны, $\times 7000$; 75 — центральные отростки рецепторных клеток и окружающая их шванновская клетка, $\times 9500$.

бм — базальная мембрана, гэр — гранулярный эндоплазматический ретикулум, лг — лизосомоподобная гранула, м — митохондрия, нок — наружная оберточная клетка, рк — рецепторная клетка, цо — центральные отростки рецепторных клеток (наиболее крупные центральные отростки обозначены «цо», остальные отмечены звездочками), шк — шванновская клетка, я — ядро. (Из: Иванов и др., 1979).

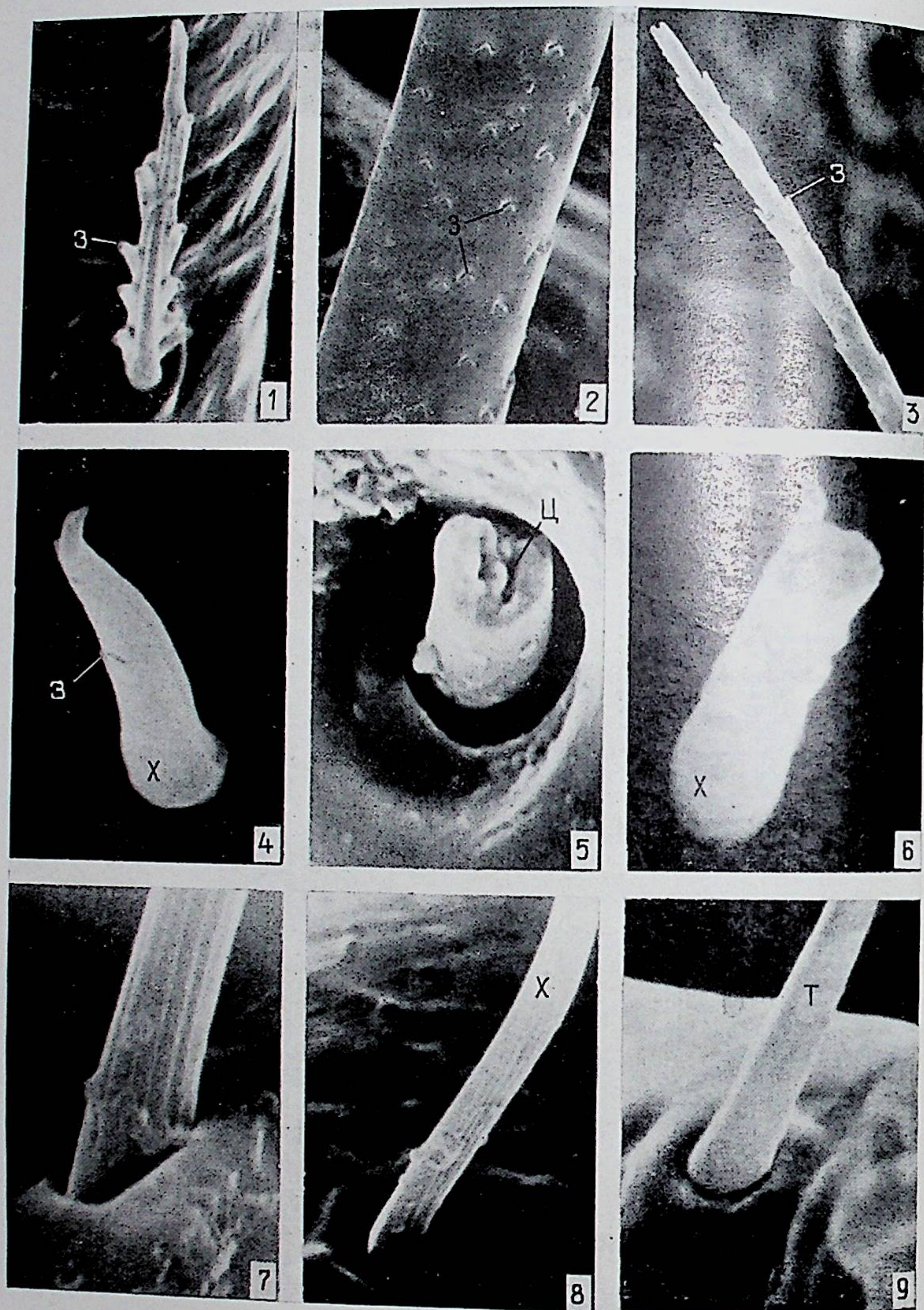


Рис. 1—9. Типы волосков на передних лапках гамазовых клещей. 1—8: хетонидные стержневидные волоски (тактильные рецепторы), 1 — *Ameroseius* sp., $\times 4400$; 2—4: *Spinturnix* sp., 2 — зубчатый волосок в средней области, $\times 4400$; 3 — он же у вершины, $\times 1800$; 4 — микрохета на ТП, $\times 4250$; 5—6: *Euryparasilus emarginatus*. Сколы зубчатого волоска у основания (5 — $\times 9500$) и в средней области (6 — $\times 8500$); 7 — ребристый волосок *Veigaia kochi*, $\times 8500$; 8 — *Eulaelaps kolpakovae*, $\times 5400$; 9 — трихонидный волосок у *Neojordensia levis*, $\times 8000$.

Условные обозначения к рис. 1—49:
 б — бороздчатый базиконический волосок тарзального комплекса, вр — видоизмененная ресничка рецепторной клетки сенсиллы, з — зубчик, к — каналец, п — пора, пб — пористый базиконический волосок тарзального комплекса, пп — периферическая полость, т — трихонидный волосок, х — хетонидный волосок, ц — центральная полость волоска, щ — щелевидный орган.

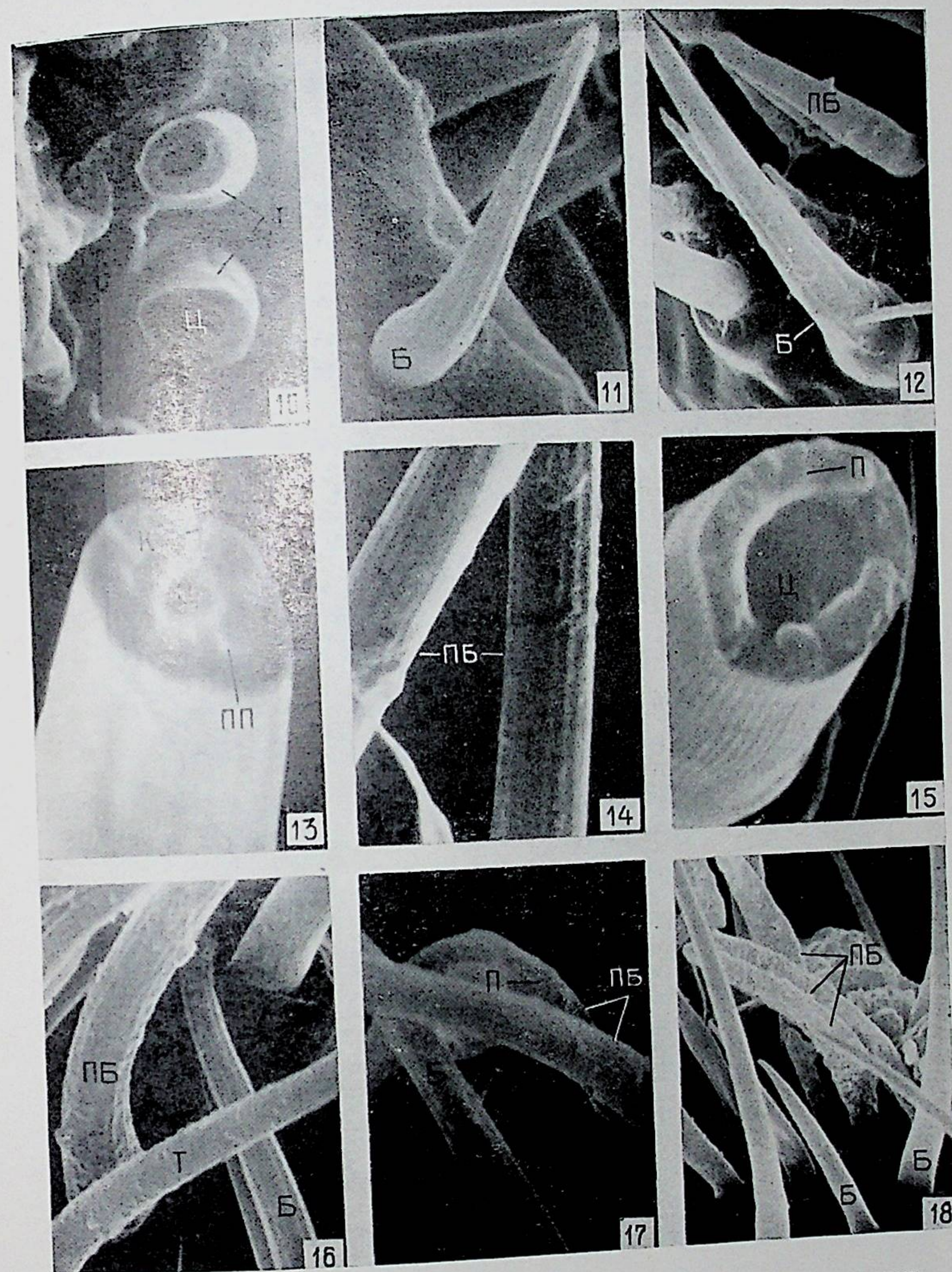


Рис. 10—18. Типы волосков на ТП (продолжение). 10 — сколы трихонидных волосков *Macrocheles* sp., $\times 5700$; 11 — *Haemogamasus nidi*, бороздчатый волосок, $\times 3600$; 12 — участок комплекса *Eulaelaps stabularis*, базиконический волосок, $\times 14500$; 13 — *E. emarginatus*. Скол бороздчатого волоска, $\times 3800$; 14 — *E. stabularis*, «пористые» базиконические волоски, $\times 9300$; 15 — *Spinturnix* sp. Скол пористого волоска, $\times 8400$; 16—18: участки тарзальных комплексов, 16 — *Haemogamasus dauricus*, $\times 4200$; 17 — *E. kolpakovae*, $\times 6000$; 18 — *E. emarginatus*, $\times 2300$.

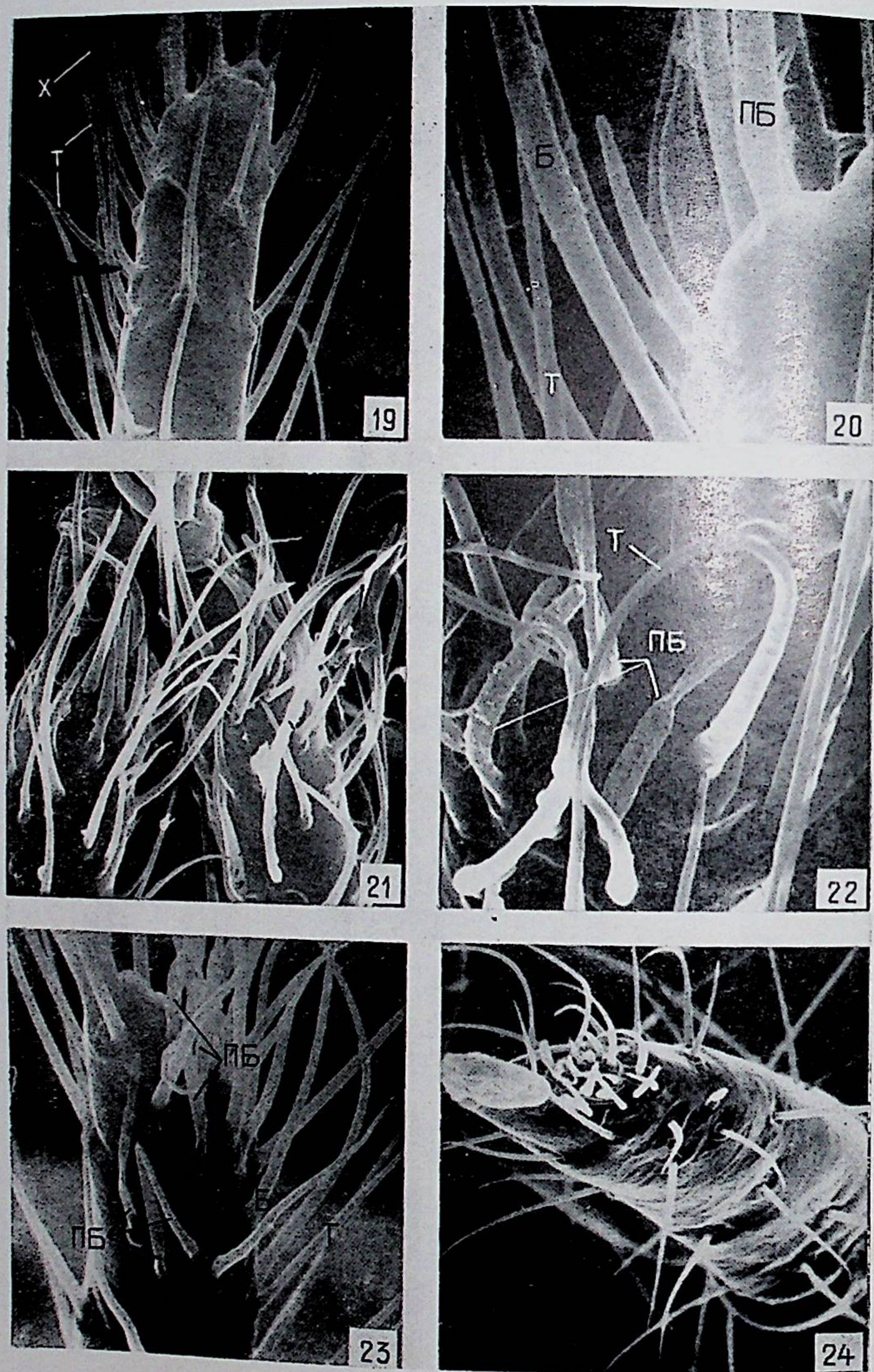


Рис. 19—24. Рецепторные комплексы на T1 у гемазовых клещей. 19 — *Veigaia kochi*, $\times 1300$; 20 — то же, деталь, $\times 3900$; 21 — *Zercon foveolatus*, $\times 1000$; 22 — то же, деталь, $\times 3900$; 23 — *Gamasellus montanus*, $\times 950$; 24 — *E. emarginatus*, $\times 500$.



Рис. 25—30. Рецепторные комплексы на T1 у гемазовых клещей (продолжение). 25 — *E. emarginatus*, $\times 1800$; 26 — *N. levis*, $\times 1800$; 27 — то же, женне). 25 — *E. emarginatus*, $\times 1800$; 26 — *N. levis*, $\times 1800$; 27 — то же, участок, $\times 4400$; 28 — *Proctolaelaps pygmaeus*, $\times 3000$; 29 — *Ameroseius* sp., $\times 3400$; 30 — *Macrocheles matrius matrius*, $\times 1200$.



Рис. 31—36. Рецепторные комплексы на T1 у гамазовых клещей (продолжение). 31 — *M. matrius matrius*, $\times 5600$; 32 — *Neorodocinum mrciaki*, $\times 1600$; 33 — *Pachylaelaps siculus*, $\times 2800$; 34 — *Hypoaspis aculeifer*, $\times 1300$; 35 — *Olotaelaps veneta*, $\times 1700$; 36 — *Haemolaelaps glasgowi*, $\times 3400$.

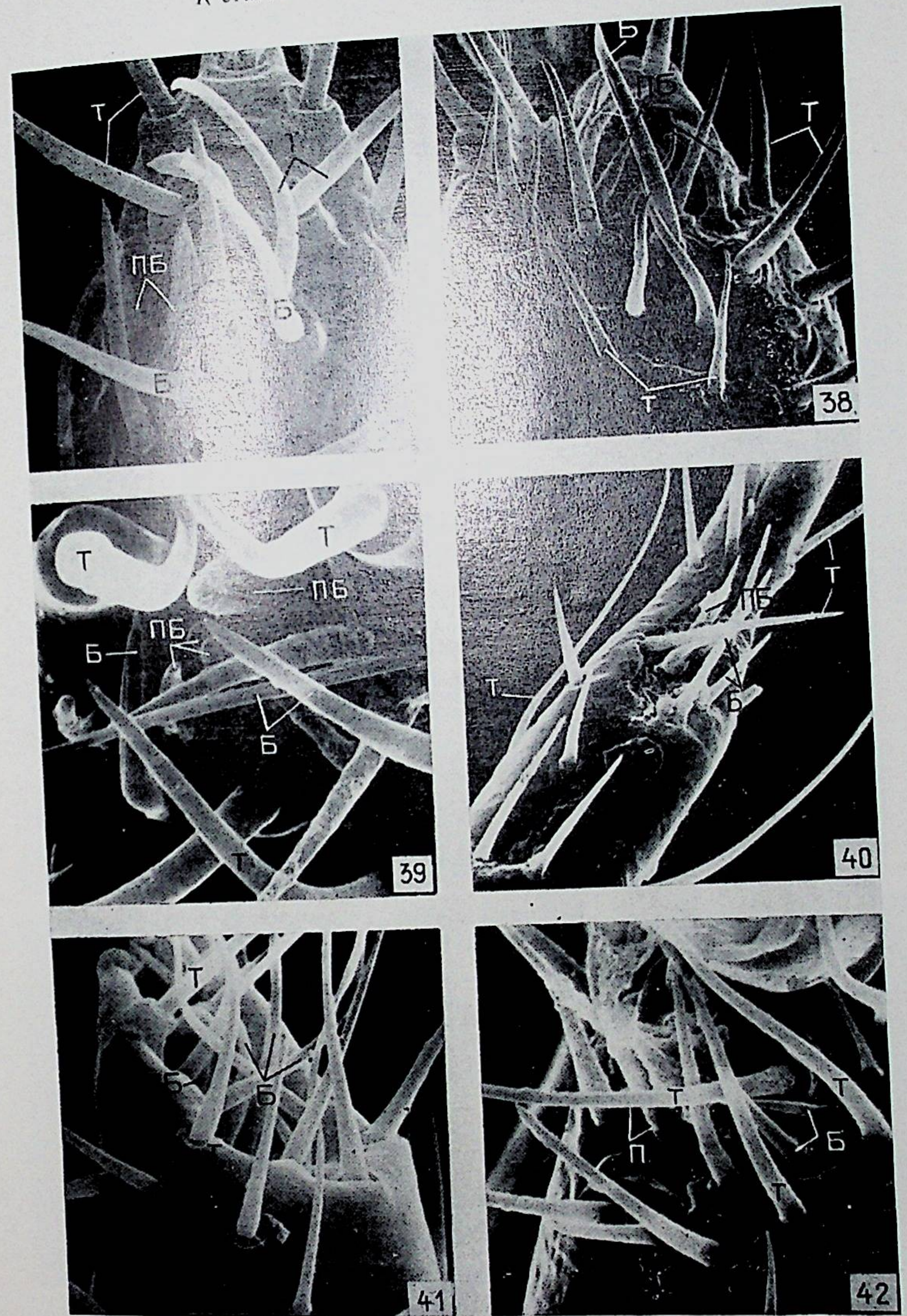


Рис. 37—42. Рецепторные комплексы на T1 у гамазовых клещей (продолжение). 37 — *E. stabularis*, $\times 1500$; 38 — *Laelaps agilis*, $\times 1500$; 39 — *Myonyssus gigas*, $\times 3300$; 40 — *Raillietia auris*, $\times 740$; 41 — *H. nidi*, $\times 1200$; 42 — *Hirstionyssus isabellinus*, $\times 2600$.



Рис. 43—48. Рецепторные комплексы на T1 у гамазовых клещей (продолжение). 43 — *Ornithonyssus bacoti*, $\times 1400$; 44 — то же, участок, $\times 3100$; 45 — *Dermanyssus passerinus*, $\times 900$; 46 — *Liponyssoides (A.) sanguineus*, $\times 1250$; 47—48: *Spinturnix* sp., $\times 1000$.

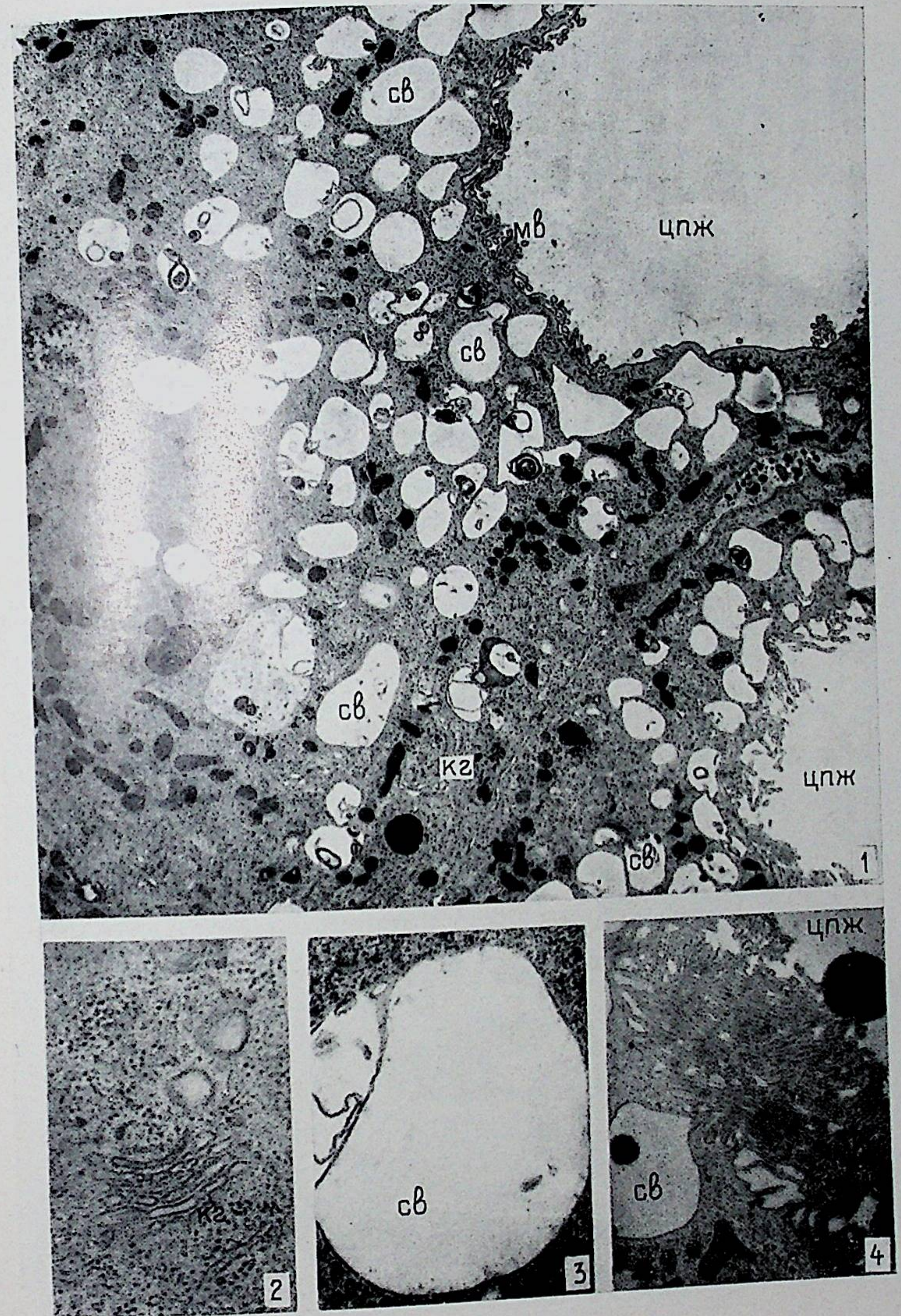


Рис. 1—4. Дermalная железа I типа в период питания. 1 — секреторный отдел, $\times 10\ 000$; 2 — комплекс Гольджи, $\times 50\ 000$; 3 — секреторная вакуоль, $\times 35\ 000$; 4 — секреторная вакуоль в момент выхода ее содержимого в центральную полость, $\times 15\ 000$.
КЗ — комплекс Гольджи, МВ — микроворсинки, СВ — секреторная вакуоль, ЦПЖ — центральная полость железы.

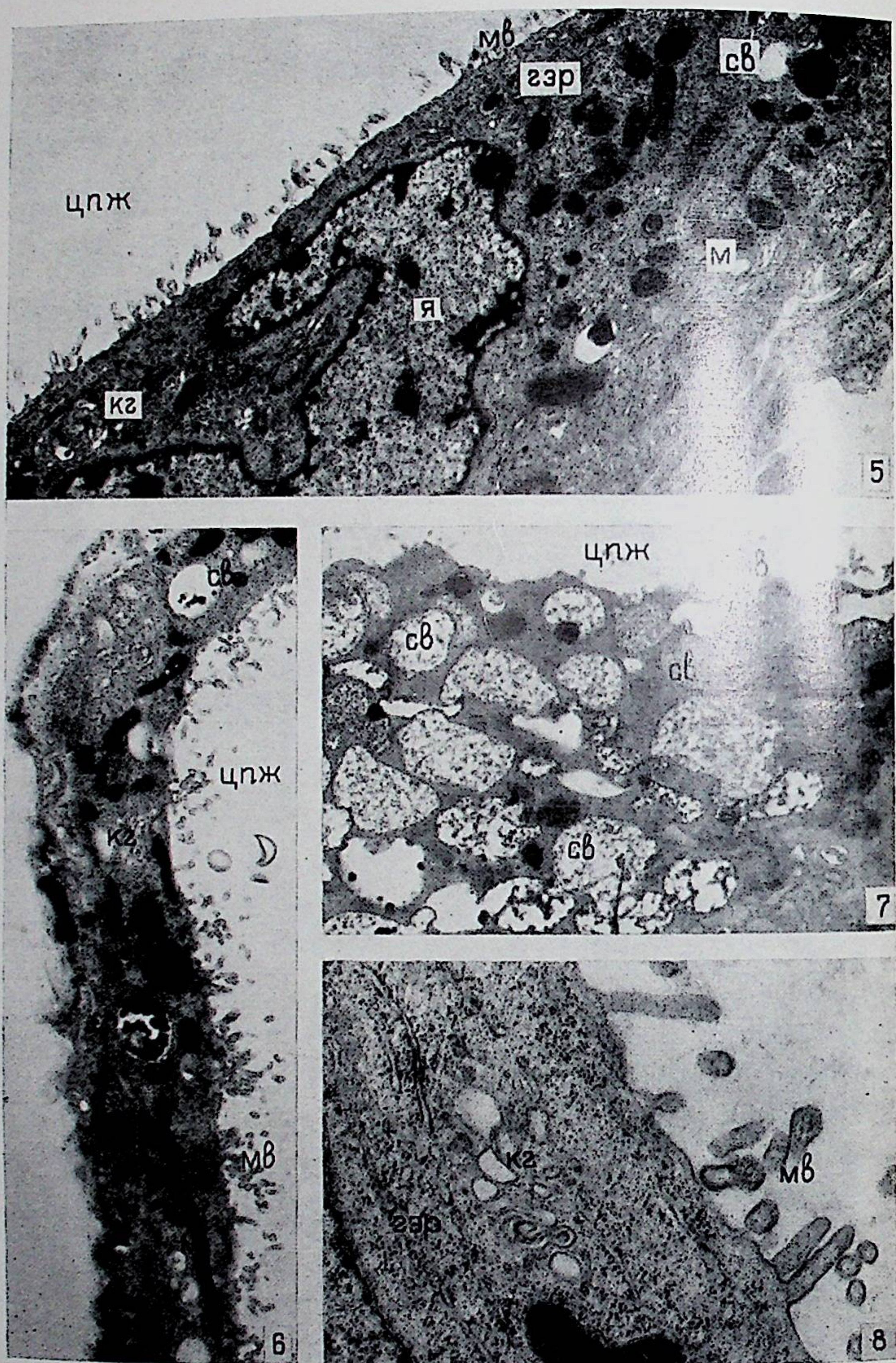


Рис. 5—8. Дермальная железа II типа в период питания.
 5 — околоядерная часть секреторной клетки, $\times 10\,000$; 6 — базальная часть секреторной клетки, $\times 9\,000$; 7 — апикальная часть секреторной клетки, $\times 8\,000$; 8 — комплекс Гольджи, $\times 45\,000$.
 гэр — гранулярный эндоплазматический ретикулум, м — митохондрия. Остальные обозначения те же, что на рис. 1—4.

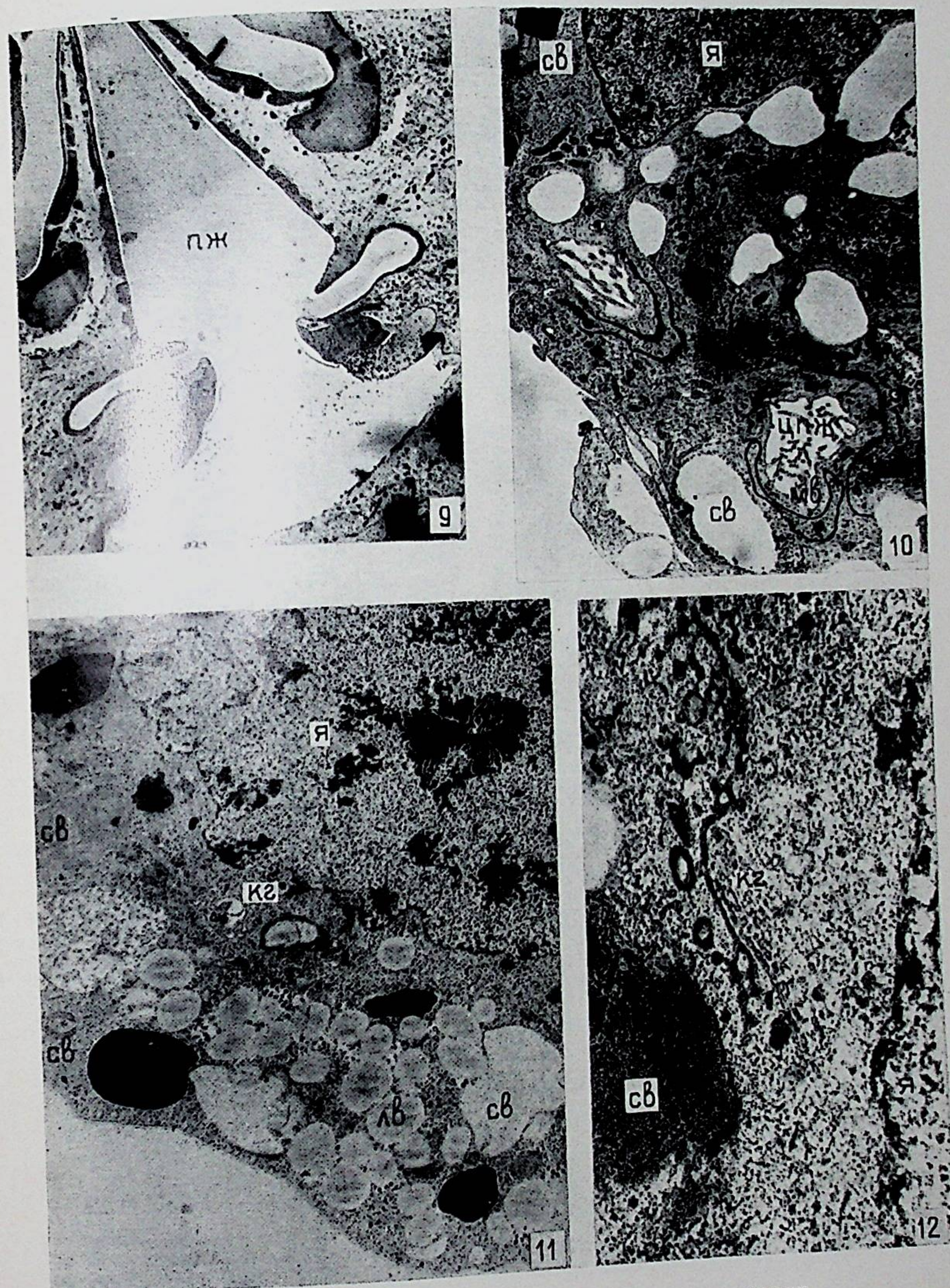


Рис. 9—12. Дермальная железа II типа в период линьки.
 9 — формирование протока железы, $\times 4\,000$; 10 — секреторный отдел в начале линьки, $\times 9\,000$; 11 — секреторный отдел в середине линьки, $\times 8\,000$; 12 — комплекс Гольджи, $\times 36\,000$.
 лв — липидные включения, пж — проток железы, я — ядро. Остальные обозначения те же, что на рис. 1—8.

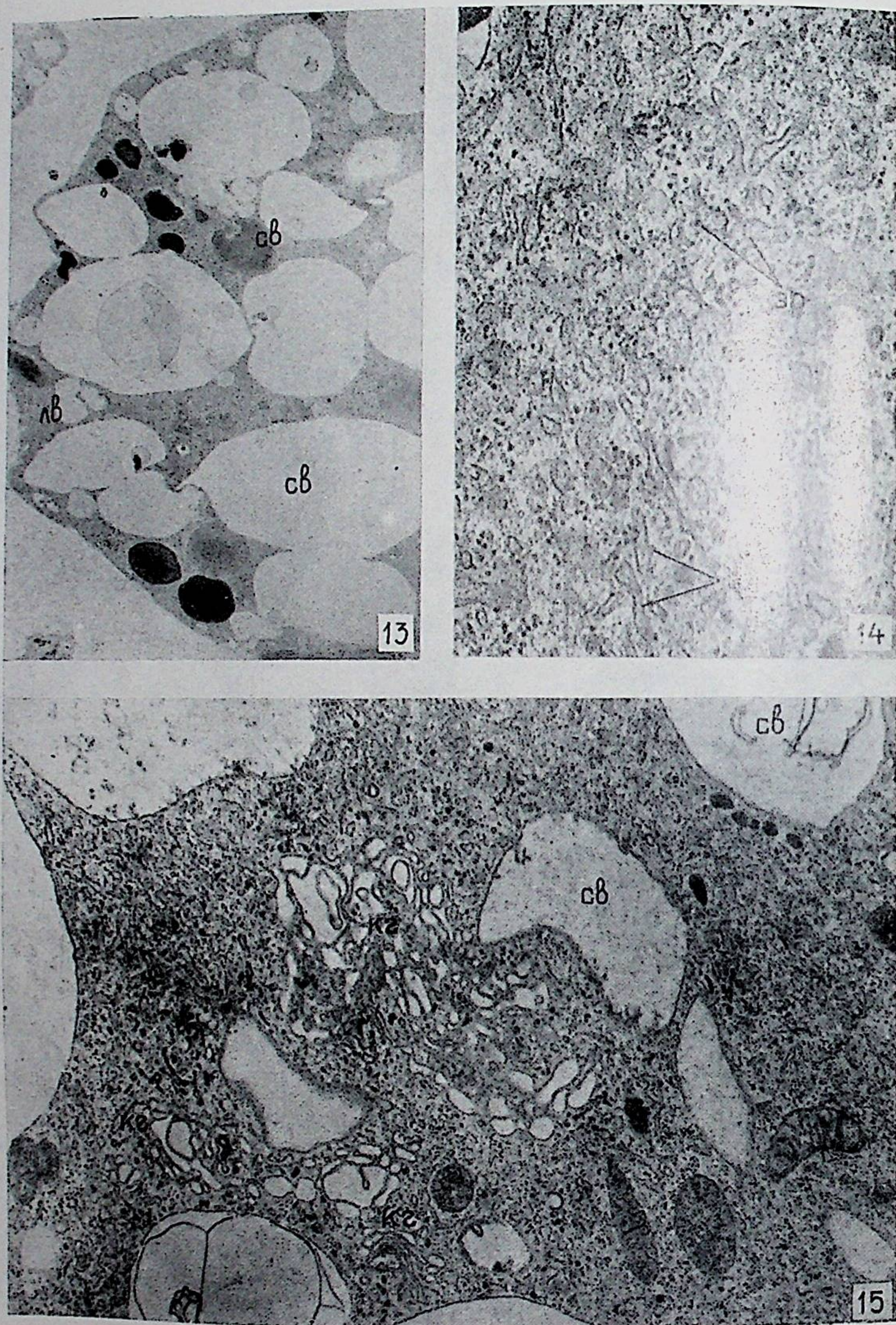


Рис. 13—15. Дermalная железа II типа в конце линьки.
13 — общий вид секреторного отдела; $\times 5\ 000$; 14 — эндоплазматический ретикулум, $\times 52\ 000$; 15 — комплексы Гольджи, $\times 21\ 000$.
эр — эндоплазматический ретикулум. Остальные обозначения те же, что на рис. 1—12.

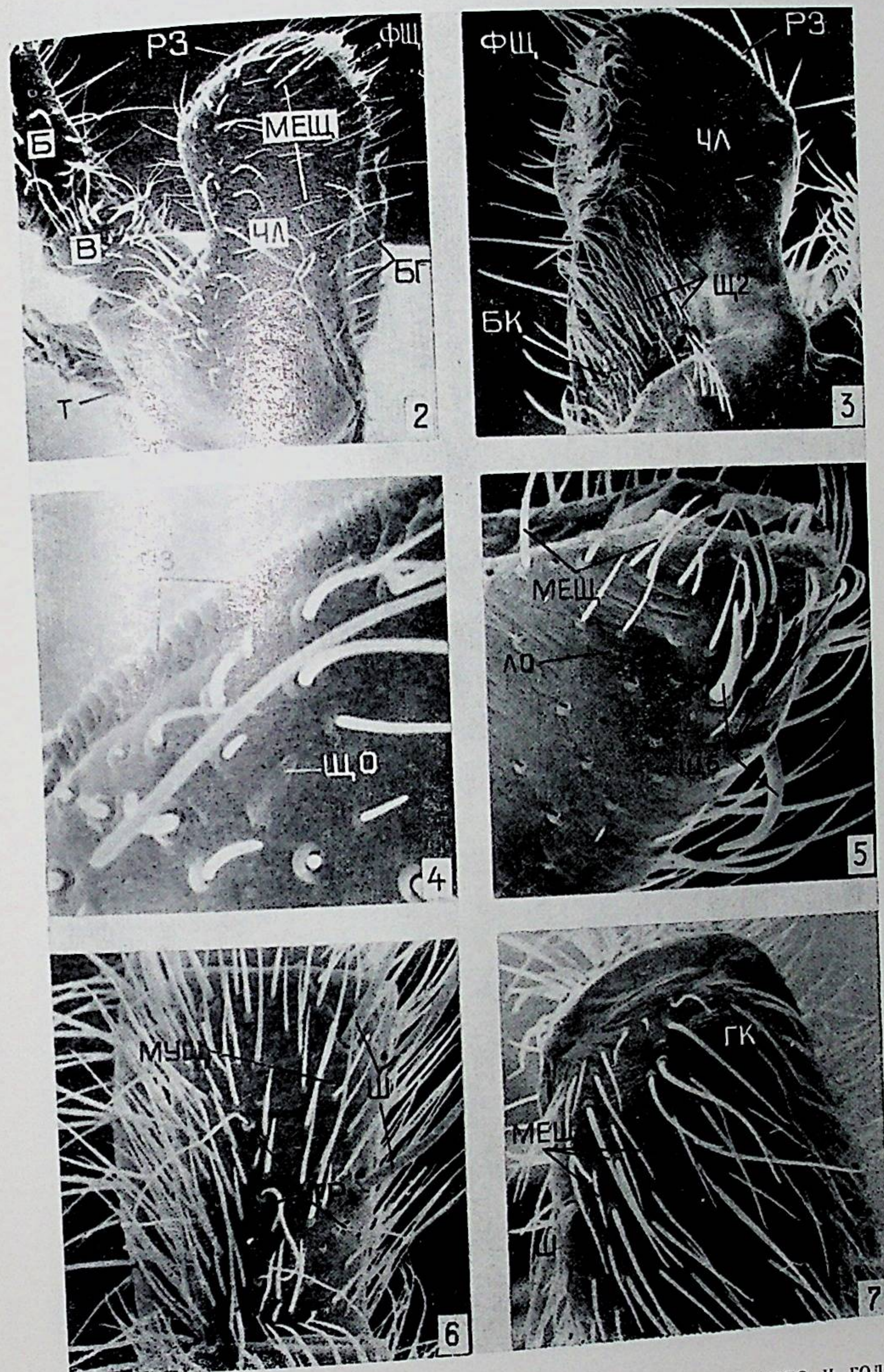


Рис. 2—7. Тазик, челюстная лопасть, вертлуг, бедро, колено и голень педипальпы *Haplodrassus signifer*.
2 — тазик, челюстная лопасть, вертлуг и бедро вентрально, $\times 80$; 3 — челюстная лопасть дорсально, $\times 130$; 4 — ряд режущих зубчиков на латеральной поверхности челюстной лопасти, $\times 425$; 5 — дистальная часть бедра, $\times 240$; 6 — голень самки дорсально, $\times 190$; 7 — колено самки дорсально, $\times 140$.
мещ — механорецепторные щетинки. Остальные обозначения те же, что на рис. 1

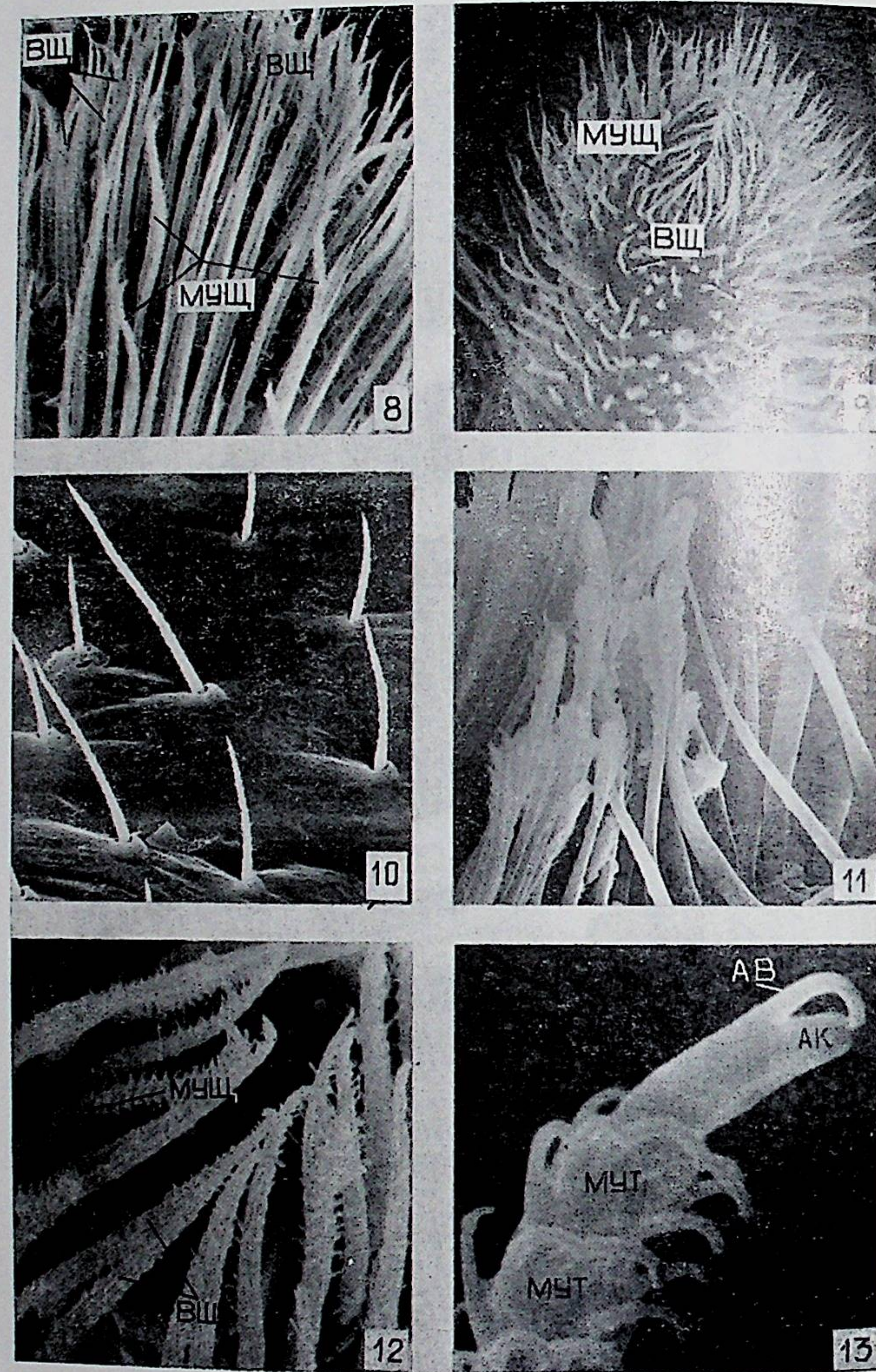


Рис. 8—13. Кончик лапки и щетинки педипальп *Haplodrassus signifer*. 8 — кончик лапки дорсально, $\times 450$; 9 — кончик лапки вентрально, $\times 96$; 10 — тазик дорсально, механорецепторные щетинки, $\times 650$; 11 — фильтрующие щетинки, $\times 950$; 12 — мутовчатые и волокнистые щетинки на кончике лапки, $\times 1000$; 13 — мутовчатая щетинка, дистальная часть, $\times 9000$. ав — апикальный волосок, ак — апикальный конус, мут — мутовки щетинки. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

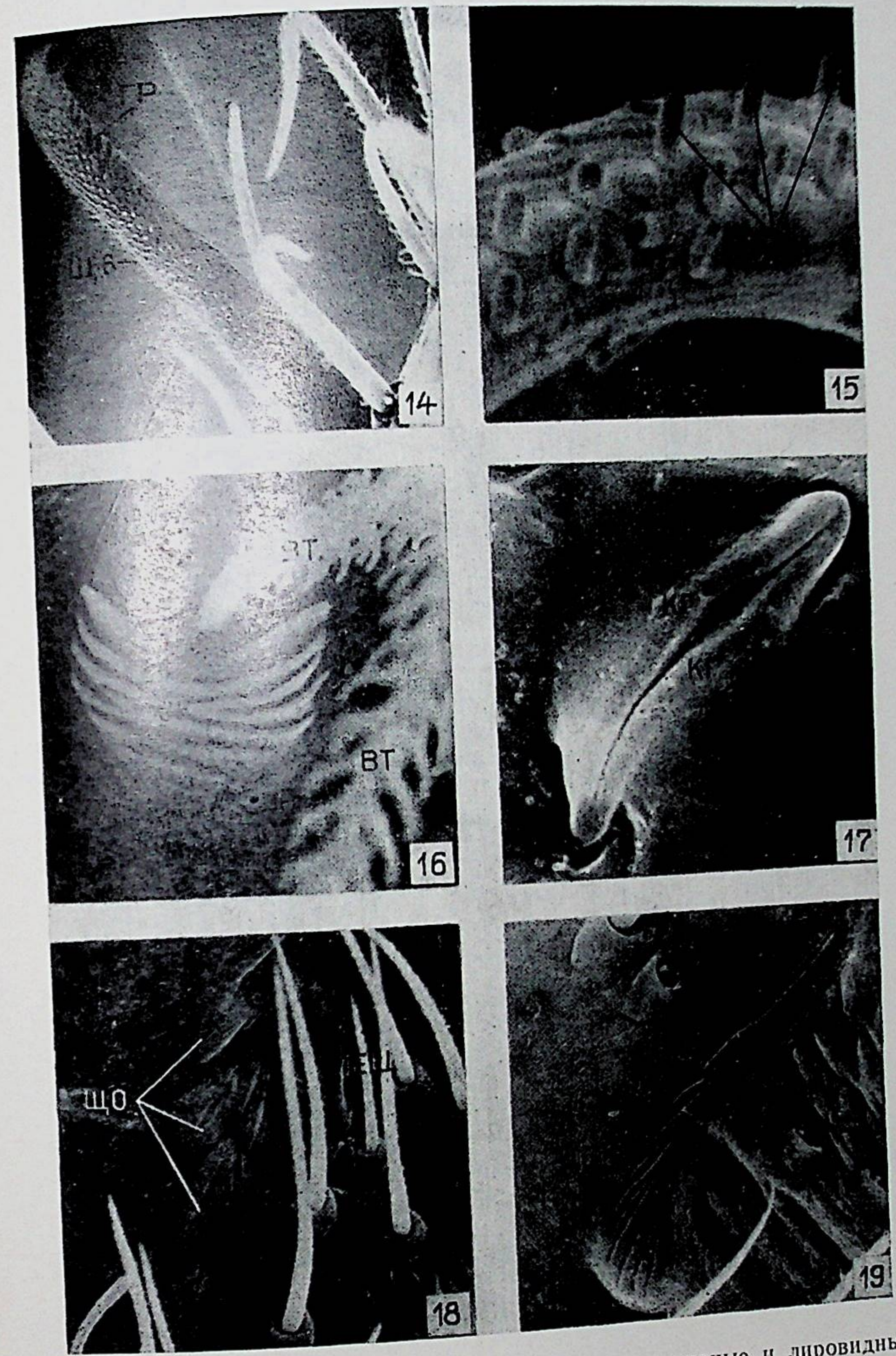


Рис. 14—19. Щетинки 6-го типа, трихоботрия, щелевидные и лировидные органы педипальп *Haplodrassus signifer*. 14 — щетинка 6-го типа с пальцевидными отростками, $\times 1000$; 15 — дистальная часть щетинки 6 типа, $\times 10000$; 16 — трихоботрия на дорсальной поверхности голени, $\times 4750$; 17 — одиночная крупная щель на челюстной лопасти, $\times 1700$; 18 — группа из отдельных щелей на вертлуге, $\times 600$; 19 — лировидный орган в дистальной части бедра, $\times 500$. вт — волосок трихоботрии, гр — гладкий участок с поперечными ребрами, гу — гладкий участок кутикулярного валика, кг — кутикулярные губы, по — пальцевидные отростки, ск — складчатый участок кутикулярного валика. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
КЛЕЩЕЙ И ПАУКООБРАЗНЫХ**

Труды Зоологического института АН СССР
Том 106

Утверждено к печати
Зоологическим институтом АН СССР
План 1981 г.

Редактор Т. А. Асанович
Художник Т. Г. Кашицкая

Сдано в набор 29.07.81. Подписано к печати 14.12.81. М-20309.
Формат 70×108^{1/16}. Бумага № 1. Гарнитура литературная.
Печать высокая. Печ. л. 6+2 вкл. Усл.-печ. л. 10,85. Уч.-изд. л. 10.
Тираж 700 экз. Заказ № 560. Цена 1 р. 20 к.

Зоологический институт АН СССР, Ленинград, 199164, Университетская наб., 1.
Типография № 2 Ленуприздата, 191104, Ленинград, Литейный пр., 55.