

УДК 576.895

**СТРОЕНИЕ ОРГАНА ГАЛЛЕРА И СИСТЕМАТИКА  
ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (СЕМЕЙСТВО IXODIDAE)  
ПОДСЕМЕЙСТВА AMBLYOMMINAE**

© 2021 г. С. А. Леонович\*

Зоологический институт РАН,  
Университетская наб. 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия  
\*e-mail: leonssa@mail.ru

Поступила в редакцию 21.04.2021 г.

После доработки 28.04.2021 г.

Принята к публикации 15.05.2021 г.

На основании собственных и литературных данных проведен анализ строения органа Галлера, главного рецепторного органа иксодовых клещей, изученного методами растровой электронной микроскопии, у 40 видов клещей подсемейства *Amblyomminae* (*Metastricata*), представителей родов *Amblyomma* Koch, 1844 (10 видов, включая 3 вида, ранее выделявшихся в род *Aponomma*), *Anomalohimalaya* Filippova, 1994 (1 вид), *Dermacentor* Koch, 1844 (6 видов), *Haemaphysalis* Koch, 1844 (6 видов), *Hyalomma* Koch, 1844 (6 видов), *Margaropus* Pomerantzev, 1947 (1 вид) и *Rhipicephalus* Koch, 1844 (10 видов, включая 2 вида, ранее выделявшихся в род *Boophilus*). Выделены основные таксономические признаки (число и топография сенсилл в передней ямке и форма капсулярного отверстия). Показано, что строение органа Галлера специфично для отдельных родов, в то время как подродовые и видовые различия в пределах каждого рода практически не выражены. На этом основании последние ревизии подсемейства, основанные исключительно на молекулярно-генетических данных, подвергаются сомнению. Проведено сравнение полученных данных с существующими представлениями о таксономии подсемейства *Amblyomminae*.

**Ключевые слова:** орган Галлера, растровая электронная микроскопия, *Ixodidae*, *Metastricata*, *Amblyomminae*, систематика

**DOI:** 10.31857/S0031184721040013

Орган Галлера, впервые описанный естествоиспытателем Галлером в 1881 г. (Haller, 1881), – основной чувствительный орган иксодовых клещей, переносчиков опасных трансмиссивных заболеваний. У клещей, как известно, нет антенн – придатков головной капсулы, несущих основную массу сенсорных образований, как это

наблюдается у насекомых, поэтому роль антенн насекомых у клещей выполняют передние ноги. Клещи перемещаются на трех парах ног, а передняя пара ног служит им своеобразными аналогами антенн насекомых. Именно поэтому на передних ногах, а точнее, на их дистальных сегментах, лапках, располагаются основные органы чувств, позволяющие обнаруживать источник пищи или полового партнера. У гамазовых клещей – это тарзальный рецепторный орган (Leonovich, Dimov, 2012), а у иксодовых клещей – это орган Галлера. Кроме того, у большинства клещей отсутствуют глаза (Леонович, 2005)

Орган Галлера – чрезвычайно сложно устроенный орган чувств, в составе которого обнаружены сенсиллы (элементарные чувствительные образования членистоногих), реагирующие на запахи, градиенты температуры, влажности и на некоторые другие стимулы (Леонович, 2005).

В строении органа Галлера есть черты, определяющие его функциональные особенности. И одновременно есть морфологические признаки, никак не связанные с функциональными особенностями. Примеры – пористый волосок передней группы сенсилл (обонятельный рецептор) может располагаться по-разному среди остальных сенсилл передней группы, но при этом он остается сенсиллой, расположенной в переднем углублении, и вместе с таким же волоском (сенсиллой), расположенным на симметричной передней лапке, способен определять направление источника обонятельного стимула. Учитывая мельчайшие размеры органа Галлера, расположение этой сенсиллы относительно остальных сенсилл никак не влияет на ее функцию и поведенческую роль. Далее, основное значение отверстия капсулы – обеспечить доступ обонятельных (летучих) молекул к обонятельным сенсиллам капсулы. При этом форма отверстия, т. е. вытянуто оно вдоль или поперек продольной оси членика, округлое оно или овальное, или изрезанное, – никакого функционального значения не имеет. Подобные морфологические признаки, на которые эволюционный пресс не оказывает давления, могут быть использованы в качестве таксономических признаков.

Следует отметить, что ни в одной из таксономических работ данные по строению органа Галлера никак не использовались (и не используются до сих пор). Вместе с тем игнорировать данные по такому важному органу вряд ли правомочно.

Анализ современных работ, которые посвящены таксономии иксодовых клещей и в которых в том числе использованы молекулярные данные, показывает, что на основании этих данных делаются весьма скоропалительные выводы, никак не соответствующие морфологическому анализу. В связи с этим автору представляется важным рассмотреть строение органа Галлера, основного сенсорного органа иксодовых клещей, не в связи с его функциональными особенностями, а в связи с таксономией этой группы.

Данная статья представляет собой продолжение серии статей автора, посвященной строению органа Галлера в связи с систематикой Ixodidae.

В первой статье серии (Леонович, 2020) автор рассмотрел представителей одной из основных таксономических групп семейства Ixodidae, в настоящей работе рас-

смотрены клещи семейства Amblyomminae в трактовке и терминологии Филипповой (1997). В западной литературе все иксодовые клещи, не входящие в состав рода *Ixodes* (подсемейство Ixodinae) обозначаются как группа семейств Metastriata. Согласно современным ревизиям, род *Amblyomma* является полифилетическим и распадается на ряд родов (Dobson, Barker, 1999; Burger et al., 2012), поэтому ставить такой род в название семейства нецелесообразно. Вместе с тем группа Metastriata разделяется на ряд подсемейств, которые Н.А. Филипповой тракуются как трибы в составе общего подсемейства. В настоящей работе автор следует таксономическим представлениям Филипповой (1997).

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Всего в данной работе было проанализировано строение органа Галлера у 40 видов клещей. Видовые названия клещей приведены по последней работе, в которой указаны валидные названия видов (The Argasidae, Ixodidae and Nuttalliellidae (Acari: Ixodida) of the world: a list of valid species names) (Guglielmone et al., 2010). Подродовые названия даны в скобках после названия вида согласно работе Филипповой (1997). Далее в скобках дается ссылка на литературный источник, из которого взяты данные. Рисунки выполнены с фотографий в растровом электронном микроскопе. Звездочкой (\*) помечены виды, изученные автором совместно с Балашовым (Балашов, Леонович, 1981). Виды, изученные кроме автора и другими специалистами, также обозначены звездочкой.

Методы подготовки препаратов для исследования в растровом электронном микроскопе и особенности исследований изложены в предыдущей работе, посвященной органу Галлера подсемейства Ixodinae (Леонович, 2020). Многие рисунки выполнены заново по фотографиям, изготовленным автором с помощью растрового электронного микроскопа.

Список изученных видов, использованных в настоящей работе:

Род *Haemaphysalis* Koch, 1844

*H. concinna* Koch, 1844 (*Haemaphysalis* s. str.) \*

*H. inermis* Birula, 1895 (*Allocera*)\*

*H. longicornis* Neumann, 1901 (*Kaizeriana*)\*(Leonovich, Belozеров, 2004)

*H. punctata* Canestrini et Fanzago, 1878 (*Aboimimalis*) \*

*H. sulcata* Canestrini et Fanzago, 1878 (*Herpetobia*) \*

*H. erinacei* Pavesi, 1884 (= *Haemaphysalis numidiana* Neumann, 1905) \*

Род *Dermacentor* Koch, 1844

*D. andersoni* Stiles, 1908 (Wooley, 1972)\*(*Olenevia*)

*D. marginatus* Sulzer, 1776\* (*Serdjukovia*)

*D. nuttali* Olenov, 1928\* (*Serdjukovia*)

*D. niveus* Neumann, 1897 \*(= *D. daghestanicus*) (Леонович, 2009) (*Serdjukovia*)

*D. silvarum* Olenov, 1931\*(*Serdjukovia*)

*D. reticulatus* Fabricius, 1794 (= *D. pictus*)\*(*Dermacentor* s. str.) (Buzcek et al., 2002)

Род *Rhipicephalus* Koch, 1844

*Rh. sanguineus* Latreille, 1806\*(*Rhipicephalus* s. str.)

*Rh. evertsi* Neumann, 1897 (*Digeneus*) (Cross et al., 1975; Arthur, 1975a, 1975b)\*

*Rh. pulchellus* Gerstäcker, 1873\*(*Lamellicauda*)

- Rh. pumilio* Schulze, 1935\* (*Rhipicephalus* s. str.)  
*Rh. rossicus* Yakimov & Kol-Yakimova, 1911\* (*Rhipicephalus* s. str.)  
*Rh. shulzei* Olenev, 1929\* (*Rhipicephalus* s. str.)  
*Rh. simus* Koch, 1844 (Arthur, 1975a) (*Rhipicephalus* s. str.)  
*Rh. (Boophilus) decoloratus* (Koch, 1844)\* (Arthur, Londt, 1973)  
*Rh. (Boophilus) microplus* (Canestrini, 1887) (Waladde, 1977)  
*Rh. turanicus* Pomerantsev 1936\* (*Rhipicephalus* s. str.)
- Род *Hyalomma* Koch, 1844  
*H. aegyptum* Linnaeus, 1758\*  
*H. anatolicum* (Koch, 1844)\* (*Euhyalomma*)  
*H. asiaticum* Schulze & Schlottke, 1929 (*Euhyalomma*) (Леонович, 1978 )  
*H. brevipunctata* Sharif, 1928\* (*Hyalomma*)  
*H. marginatum* Koch, 1844\* (*Euhyalomma*) (Buzcek et al., 1998)  
*H. scupense* Schulze, 1919 [= *H. detritum* Schulze (Apanaskevich et al., 2010)]\* (*Euhyalomma*)
- Род *Amblyomma* Koch, 1844  
*A. marmoreum* Koch, 1844 (Axtell et al., 1973)  
*A. cajennense* (Fabricius) (Famadas et al., 1997) (type species of the genus)  
*A. hebraeum* Koch, 1844\* (Rechav et al., 1977)  
*A. nuttali* Dönitz, 1909\*  
*A. testudinarium* Koch, 1844 (Chow, Wang, 1975)  
*A. americanum* Linnaeus, 1758 (Bruce, 1971; Foelix, Axtell, 1972)  
*A. variegatum* Fabricius, 1794\*  
*A. komodoense* Oudemans, 1928\* (*Aponomma*)  
*A. (Aponomma) elaphense* Price, 1959 (*Aponomma*) [= *Robertisicus elaphense* (Barker, Burger, 2018)] (Keirans, Degenhardt, 1985).  
*A. trachysauri* Neumann, 1899\* (*Aponomma*)
- Род *Anomalohimalaya* Filippova, 1994  
*An. lotzkyi* Filippova et Panova, 1978 (Филиппова, 1992)
- Род *Margaropus* Pomerantzev, 1947  
*M. winthemi* Karsch, 1879 (Belozеров et al., 2002)

Результаты исследования проиллюстрированы снимками, полученными в растровом электронном микроскопе, а также схематическими изображениями органа Галлера, выполненными в одинаковом ракурсе (рис. 1–10, см. ниже). В рисунках намеренно опущены изображения дистальных сенсилл (в отличие от представителей подсемейства Ixodinae, у которых строение данного отдела органа Галлера может варьировать (Леонович, 2020), клещи группы *Metastricata* всегда характеризуются строго однотипным набором дистальных сенсилл, включающим один пористый волосок обонятельной сенсиллы и один волосок вкусовой сенсиллы (рис. 1).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У всех исследованных видов клещей *Metastricata* орган Галлера состоит из нескольких морфологически обособленных частей: (1) капсулы, углубления в кутикуле переднего тарзуса, в которой размещены обонятельные сенсиллы. У всех представителей группы капсула закрыта крышкой, сообщающейся со средой посредством сложного

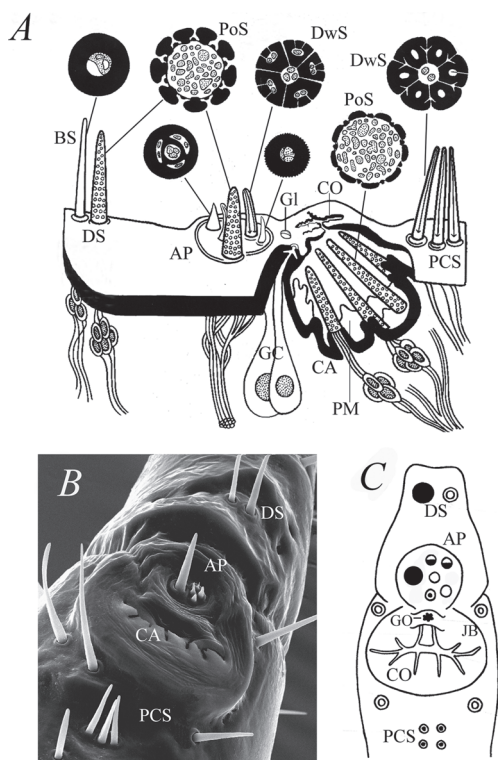
капсулярного отверстия (рис. 1); (2) передней группы сенсилл, расположенной не на расстоянии одна от другой в обширном углублении (*anterior trough*) (как это отмечено для представителей *Ixodinae*), а собранных компактно в особой ямке (*anterior pit*), зачастую ограниченной общим сочленовным валиком: (3) дистальных сенсилл (в отличие от *Ixodinae*, их не 4, а всегда 2), никогда не расположенных на особом бугорке, но всегда на ровной поверхности тарзуса, и (3) посткапсулярных сенсилл (рис. 1A, 1B). Половых различий в строении органа Галлера не было обнаружено, поэтому в дальнейшем изложении рассматриваются взрослые клещи (самцы и самки вместе), нимфы и личинки.

Передняя группа сенсилл всегда включает набор из 4 типов сенсилл (пористый, тонкий, конический и двуслойный волоски сенсилл соответствующих типов) (Леонович, 2005) (рис. 1A). Пористый волосок принадлежит обонятельной сенсилле, бороздчатые волоски содержат хемо-терморесепторы, тонкий волосок – гигроресептор, функция конического волоска до конца не выяснена (рис. 1A). Количество сенсилл разных типов может варьировать, но их набор (из 4 типов) остается неизменным, как обычно неизменна их ориентация по отношению друг к другу (рис. 1C) (Леонович, 2005).

Капсула – отдел органа Галлера, в состав которого входят от 4 до 7 пористых волосков обонятельных сенсилл. Сенсилла – элементарный орган чувств членистоногих, включающий в себя кутикулярный отдел, представленный волоском (в таксономической литературе волосок также обозначается как сета, щетинка, хета и т. п.). Сета иннервируется одним или несколькими биполярными сенсорными нейронами. Дендриты этих нейронов определяют модальность (функцию) сенсиллы. Так, в обонятельных сенсиллах полый тонкостенный волосок (сета, хета) пронизан многочисленными мелкими порами, а в полости волоска обнаруживаются многочисленные ветвления рецепторных ресничек (Леонович, 2005). Более подробно о связи ультраструктуры сенсилл клещей с их функцией можно узнать из монографии Леоновича (2005).

Одним из основных признаков, отличающих капсулу *Metastricata* от капсулы *Ixodinae*, является присутствие плеоморфов – несенсорных выростов дна капсулы. Предполагается, что крышка капсулы у амблиоммин образовалась за счет разрастания верхних отделов плеоморфов (подробнее, см. Леонович, 2005). Второй главный признак, отличающий орган Галлера *Ixodinae* от органа Галлера *Amblyommina*, это наличие специализированных сложных желез, открывающихся либо снаружи от капсулы, либо внутри капсулы, но всегда в ее проксимальном отделе. Подробно эти железы исследованы у трех видов: *A. americanum* (Foelix, Axtell, 1972), *Hyalomma asiaticum* (Леонович, 1978) и *D. niveus* (Леонович, 2009). Железистые клетки объединяются в один или два общих протока, которые открываются либо проксимальнее капсулы, так что отверстия протоков хорошо видны, либо вовнутрь капсулы.

Роль этих желез не совсем понятна, но остается очевидным, что эти железы имеются у всех представителей группы (в тех случаях, когда наружные отверстия протоков желез не видны, они обнаруживаются при исследовании на срезах (Леонович, 2005). Остается неясным, имеются ли железы у представителей рода *Haemaphysalis*.



**Рисунок 1.** Строение органа Галлера клещей подсемейства Amblyomminae на примере лугового клеща *Dermacentor niveus*: *A* – внутреннее строение по данным трансмиссивной электронной микроскопии (по: Леонович, 2005, 2009); *B* – общий вид в растровом электронном микроскопе; *C* – схематическое изображение (локализация сенсилл в основных отделах, форма переднего углубления и капсулярного отверстия) деталей строения, показанных на рис. 1*A* и 1*B*.

Условные обозначения: AP – передняя ямка (anterior pit), в которой расположена передняя группа сенсилл; DS – дистальные сенсиллы; CA – капсула (capsule); CO – капсулярное отверстие (capsular orifice); DS – дистальные сенсиллы (distal sensilla); GC – железистые клетки (glandular cells); Gl – отверстие капсулярной железы; GO – выводное отверстие протока желез; PCS – посткапсулярные сенсиллы (postcapsular sensilla); PoS – сенсилла с порами (porous sensillum) (обонятельная сенсилла); DwS – сенсилла с дополнительными полостями (double-walled sensillum) (комбинированная хемо-терморепцепторная сенсилла); BS – контактный хеморецептор, вкусовая сенсилла (gustatory (upper-pore) sensillum); TS – терморепцепторная сенсилла (thermo-sensitive sensillum); PM – плеоморфы; SC – сенсорные нейроны.

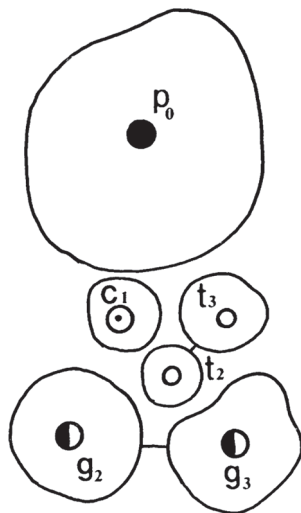
**Figure 1.** Structure of Haller's organ in ticks of the subfamily Amblyomminae with an example of the meadow tick *Dermacentor niveus*: *A* – fine structure of the organ according to transmission electron microscopy data (from Leonovich, 2009); *B* – general view of the organ in a scanning electron microscope; *C* – scheme of the outer structure of the organ of the meadow tick (shown in Fig. 1*A* and 1*B*).

Designations: AP – anterior pit with anterior group of sensilla; DS – distal sensilla; CA – capsule; CO – capsular orifice; DS – distal sensilla; GC – glandular cells; GO – orifice of the common duct of glandular cells; PCS – postcapsular sensilla; PoS – porous sensillum (olfactory sensillum); DwS – double-walled sensillum (combined chemo-thermoreceptor); BS – contact chemoreceptor, gustatory (upper-pore) sensillum; TS – thermo-sensitive sensillum; PM – pleomorphs; SC – sensory neurons.

Для каждого вида клещей характер взаимного расположения сенсилл передней группы остается строго постоянным. В специальных исследованиях, посвященных регенерации органа Галлера у клеща *Hyalomma asiaticum*, путем суперимпозиции (последовательного наложения изображений, полученных в одном ракурсе и при одинаковом увеличении растрового электронного микроскопа), было показано, что расположение сенсилл передней группы варьирует в определенных пределах, никак не меняя характер относительного взаиморасположения сенсилл (рис. 2). При этом вся группа сенсилл целиком располагается так, что пористый волосок занимает наиболее дистальное положение, либо вся группа повернута так, что пористый волосок занимает латеральное положение. Вне зависимости от ориентации всей группы сенсилл относительное взаиморасположение пористого, двух бороздчатых, тонкого и конической волоска остается постоянным (Леонович, 2005).

Проксимальнее капсулы располагается группа посткапсулярных волосков (сенсилл) (рис. 1). Латеральные сенсиллы представлены вкусовыми рецепторами (так же как и латеральные волоски по бокам сенсилл дистального бугорка), центральные сенсиллы этой группы относятся к двухслойным сенсиллам (комбинированным хемо-, термо-, гигрорецепторам) (рис. 1). Функция этих сенсилл остается неясной.

Посткапсулярные сенсиллы (точнее, их топография) сильно варьируют в пределах видов, что не позволяет использовать их в качестве надежного таксономического признака.



**Рисунок 2.** Локализация мест расположения оснований сенсилл передней группы (anterior pit sensilla) у клеща *Hyalomma asiaticum*, полученная путем наложения изображений (по: Belozero, Leonovich, 1995):  $c_1$  – коническая сенсилла,  $p_0$  – пористая сенсилла,  $t_2$ – $t_3$  – тонкие сенсиллы,  $g_2$ – $g_3$  – двухслойные сенсиллы

**Figure 2.** Topography of anterior pit sensilla in the tick *Hyalomma asiaticum* created by superimposition of images obtained in scanning electron microscope (Belozero, Leonovich, 1995).

Самыми надежными таксономическими признаками служат форма капсулярного отверстия и ориентация сенсилл передней группы. Капсулярное отверстие обеспечивает поступление пахучих молекул к обонятельным сенсиллам капсулы, и форма этого отверстия (изрезанное или нет, поперечное или продольное и т. п.) не имеет никакого функционального значения. Имеет значение общая площадь отверстия, но она также никак не связана с формой. То же касается топографии (ориентации) сенсилл передней группы – учитывая мелкие размеры как клещей, так и их органов Галлера, и то, что передняя группа сенсилл сконцентрирована на очень небольшой площади передней ямки, относительная ориентация ее сенсилл не имеет никакого функционального значения. Таким образом, обе эти морфологические особенности – форма капсулярного отверстия и ориентация сенсилл передней группы – могут служить хорошими таксономическими признаками.

Род *Haemaphysalis* Koch, 1844

Передняя группа сенсилл содержит 7 сенсилл (из них два пористых волоска) (рис. 3А, 3В). Передняя ямка практически не выражена – сенсиллы располагаются в относительно обширном углублении дистальнее капсулярного отверстия. Валик, у других видов семейства совершенно отчетливый, здесь совершенно не выражен. Передняя группа сенсилл состоит из скомпонованных на небольшом участке сенсилл и крупного пористого волоска обонятельной сенсиллы, а также дополнительного крупного пористого волоска, стоящего отдельно в латеральном положении. Капсулярное отверстие выглядит как простая поперечная щель, иногда изогнутая (рис. 5А–5F).

У нимф и личинок размеры органа Галлера меньше, но форма капсулярного отверстия сохраняется. В передней группе не 7, как у взрослых клещей, а только 5 сенсилл (отсутствуют один пористый и один бороздчатый волосок). Ориентация сенсилл передней группы у личинок характеризуется смещением расположения пористой сенсиллы с латерального на латеро-дистальное положение (рис. 5G, 5H).

Особенно примечательной чертой является практически полное отсутствие (за исключением мелких несущественных деталей, или черт, находящихся в пределах внутривидовой изменчивости) разницы в строении органа Галлера у представителей разных подродов рода *Haemaphysalis*.

Род *Dermacentor* Koch, 1844

Передняя группа сенсилл располагается в компактной передней ямке, ограниченной сочленовным валиком (рис. 1В, 3Е). В передней группе стандартный набор из 6 сенсилл, вся группа повернута так, что пористый волосок занимает латеральное положение (рис. 3Е).

По топографии сенсилл передней группы все изученные виды сходны. У *D. marginatus* пористый волосок смещен более проксимально (рис. 6Е), у *D. andersoni* общая ячейка, в которой расположены сенсиллы, практически округлая, менее вытянутая в сравнении с прочими изученными видами (рис. 6А–6F).



Форма капсулярного отверстия у всех изученных представителей рода также сходна: поперечная слегка изогнутая изрезанная щель (рис. 6). Наиболее характерная черта строения капсулярного отверстия – наличие двух сочлененных лопастей в середине дистальной части (рис. 3D, 6A–6F). У некоторых видов (*D. reticulatus*, *D. nuttali*, *D. niveus*) в районе сочлененных лопастей видны наружные отверстия капсулярных желез, напоминающие двустворчатый клапан (рис. 3F; 6A, 6C, 6D).



**Рисунок 3.** Строение органа Галлера у клещей подсемейства Amblyomminae в растровом электронном микроскопе: *A* – самка *Haemaphysalis longicornis* (левая лапка); *B* – самка *H. punctata* (правая лапка); *C* – то же, нимфа; *D* – то же, личинка; *E* – *Dermacentor variabilis*, самка; *F* – *D. niveus*, капсулярное отверстие с сочлененной лопастью (JB) и отверстиями выводных протоков капсулярных желез (GO).

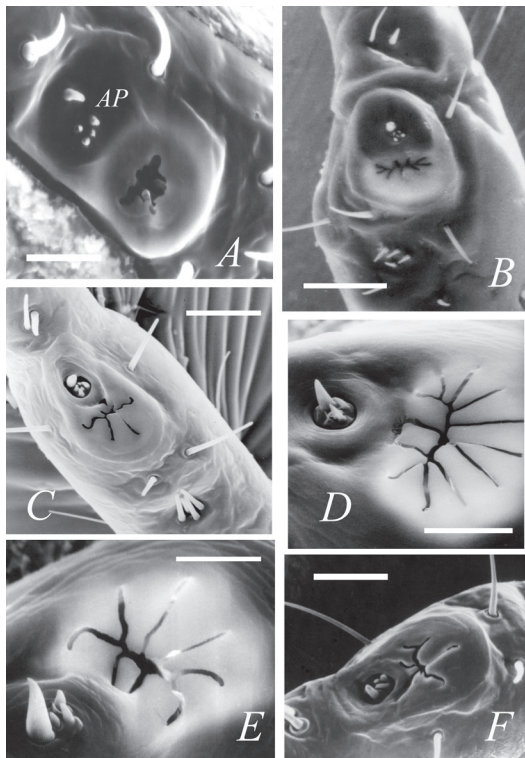
Масштабная линейка, мкм: *A*, *B*, *E* – 30; *C* – 20; *B* – 5; *D* – 10.

**Figure 3.** Structure of Haller's organ in ticks of the subfamily Amblyomminae in a scanning electron microscope: *A* – Female of *Haemaphysalis longicornis* (left tarsus); *B* – female of *H. punctata* (right tarsus); *C* – same species, nymph; *D* – same species, larva; *E* – *Dermacentor variabilis*, female; *F* – *D. niveus*, capsular orifice with joint blade (JB) and orifices of capsular glands.

Scale,  $\mu\text{m}$ : *A*, *B*, *E* – 30; *C* – 20; *B* – 5; *D* – 10.

Личинки представителей рода *Dermacentor* характеризуются наличием 5 сенсилл передней группы (отсутствует один из бороздчатых волосков), дистальным (а не латеральным) расположением пористой сенсиллы и своеобразной формой капсулярного отверстия (рис. 4А). Это отверстие – Т-образная слегка изрезанная и довольно широкая щель (рис. 10I–10K).

Нимфы *Dermacentor* характеризуются достаточно широким изрезанным капсулярным отверстием, иногда крестовидным (рис. 10E). Набор сенсилл передней группы идентичен набору сенсилл взрослых клещей, а вот ориентация этих сенсилл иная – пористый волосок занимает крайнее дистальное, а не латеральное положение (рис. 10E, 10F).



**Рисунок 4.** Строение органа Галлера у клещей подсемейства Amblyomminae в растровом электронном микроскопе: *A* – *Dermacentor pictus*, личинка; *B* – *Rhipicephalus turanicus*, самка; *C* – тот же вид, нимфа; *D* – *Hyalomma asiaticum*, самка; *E* – *Hyalomma anatolicum*, самка; *F* – *H. anatolicum*, нимфа.

Масштабная линейка, мкм: *A*, *C* – 5; *B* – 50; *D*, *E* – 30; *C*, *F* – 10.

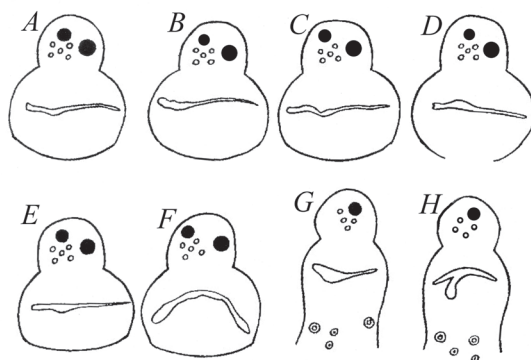
**Figure 4.** Structure of Haller's organ in ticks of the subfamily Amblyomminae in a scanning electron microscope. *A* – *Dermacentor pictus*, larva; *B* – *Rhipicephalus turanicus*, female; *C* – same species, nymph; *D* – *Hyalomma asiaticum*, female; *E* – *Hyalomma anatolicum*, female; *F* – *H. anatolicum*, nymph.

Scale,  $\mu\text{m}$ : *A*, *C* – 5, *B* – 50; *D*, *E* – 30; *C*, *F* – 10.

Если проследить изменения органа Галлера в онтогенезе клещей рода *Dermacentor* на примере личинки, нимфы и взрослого клеща *D. silvarum* (рис. 10I, 10E, и 6B) или тех же фаз развития *D. reticulatus* (рис. 6A, 10E, 10J), то можно заметить следующее. У личинок капсулярное отверстие вытянуто примерно одинаково в дистально-проксимальном и латеро-латеральном направлении, у нимф отверстие становится более вытянутым поперечно, у взрослых клещей отверстие в виде поперечной изрезанной щели, появляются сочлененные лопасти и железы. Передняя группа сенсилл у личинок и нимф характеризуется дистальной ориентацией пористого волоска и отсутствием кутикулярного валика вокруг сенсилл группы.

#### Род *Rhipicephalus* Koch, 1844

Передняя группа сенсилл и капсула окружены общим кутикулярным валиком, выдающимся над поверхностью переднего тарзуса (рис. 4B, 4C). У представителей подродов *Rhipicephalus* s. str. (*Rh. sanguineus*, *Rh. pumilio*, *Rh. rossicus*, *Rh. shulzei*, *Rh. simus*) и *Digeneus* (*Rh. evertsi*) (взрослые клещи) передняя группа сенсилл окружена общим кутикулярным валиком, ориентирована пористым волоском в дистальном направлении (рис. 7A–7F), Капсулярное отверстие в виде поперечной лопастной щели, сочлененные лопасти отсутствуют. У нимф тот же набор сенсилл передней группы и такая же как у взрослых ориентация сенсилл в этой группе, капсулярное отверстие крестовидное (рис. 10A–10C). У личинок капсулярное отверстие крестовидное, сильно изрезанное (рис. 7G–7L)



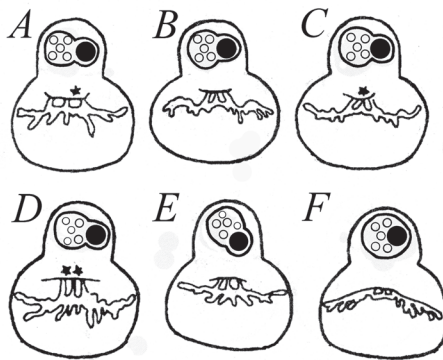
**Рисунок 5.** Схема строения основных отделов органа Галлера (топография сенсилл передней группы и форма капсулярного отверстия) у представителей рода *Haemaphysalis*. Взрослые клещи: A – *H. erinacei*, B – *H. concinna*, C – *H. sulcata*, D – *H. punctata*, E – *H. longicornis*, F – *H. inermis*. Личинки: G – *H. concinna*, H – *H. inermis*.

**Figure 5.** Scheme of the structure of main parts of the Haller's organ (topography of anterior pit sensilla and shape of capsular orifice) in representatives of the genus *Haemaphysalis*. Adults: A – *H. erinacei*, B – *H. concinna*, C – *H. sulcata*, D – *H. punctata*, E – *H. longicornis*, F – *H. inermis*. Larvae: G – *H. concinna*, H – *H. inermis*.

Совершенно особняком стоят представители подрода *Boophilus*. Ранее этот род рассматривался как самостоятельный род (Филиппова, 1997), а в последних классификациях был сведен в подрод в составе рода *Rhipicephalus* (Murrell, Barker, 2003; Guglielmo et al., 2010). У двух изученных в отношении органа Галлера видов, *Rhipicephalus (Boophilus) microplus* (Waladde, 1977; Балашов, Леонович, 1981) и *Rh. (B.) decoloratus* (Arthur, Londt, 1973; наши данные), ориентация сенсилл передней группы резко отличается от ориентации, типичной для *Rhipicephalus* (рис. 7J, 7H): пористый волосок расположен не дистально, а латерально. Такое же положение передней группы характерно для нимфы *B. microplus* (рис. 10D). У личинки *Boophilus decoloratus* (рис. 7I) ориентация передней группы дистальная (рис. 7I). Кроме того, резко отличается и форма капсулярного отверстия. У представителей подрода *Boophilus* отверстие округлое, с изрезанными краями, а не лопастное (сравнить рис. 7A–7J и рис. 7J–7H).

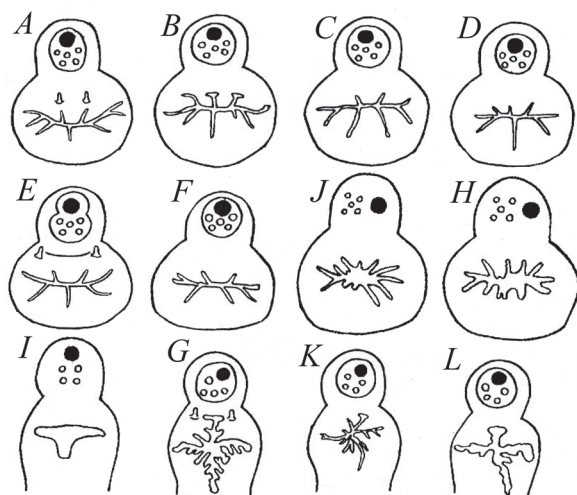
#### Род *Hyalomma* Koch, 1844

Сенсиллы передней группы в общей хорошо выраженной ячейке. Ориентация передней группы дистальная, капсулярное отверстие обширное, лопастное (рис. 4D, 4E). В середине дистальной части капсулярной щели у всех видов присутствует одна сочлененная лопасть (рис. 4D, 4E, 8A–8E). Отверстие общего выводного протока капсулярных желез (Леонович, 1978) расположено в районе сочлененной лопасти, в наиболее дистальной части отверстия видны кутикулярные выросты (шипики).



**Рисунок 6.** Схема строения основных отделов органа Галлера (топография сенсилл передней группы и форма капсулярного отверстия) у представителей рода *Dermacentor*, взрослые клещи: A – *D. reticulatus*, B – *D. silvarum*, C – *D. nuttali*, D – *D. niveus*, E – *D. marginatus*, F – *D. andersoni*.

**Figure 6.** Scheme of the structure of main parts of the Haller's organ (topography of anterior pit sensilla and shape of capsular orifice) in representatives of the genus *Dermacentor*, adult ticks. A – *D. reticulatus*, B – *D. silvarum*, C – *D. nuttali*, D – *D. niveus*, E – *D. marginatus*, F – *D. andersoni*.



**Рисунок 7.** Схема строения основных отделов органа Галлера (топография сенсилл передней группы и форма капсулярного отверстия) у представителей рода *Rhipicephalus* (включая *Boophilus*). Взрослые клещи: *A* – *Rh. turanicus*, *B* – *Rh. pumilio*, *C* – *Rh. shulzei*, *D* – *Rh. rossicus*, *E* – *Rh. sanguineus*, *F* – *Rh. evertsi*, *J* – *Rh. (Boophilus) microplus*, *H* – *Rh. (Boophilus) decoloratus*. Личинки: *I* – *Rh. (Boophilus) decoloratus*, *G* – *Rhipicephalus turanicus*, *K* – *Rh. shulzei*, *L* – *Rh. evertsi*.

**Figure 7.** Scheme of the structure of main parts of the Haller's organ (topography of anterior pit sensilla and shape of capsular orifice) in representatives of the genus *Rhipicephalus* (including *Boophilus*). Adult ticks: *A* – *Rh. turanicus*, *B* – *Rh. pumilio*, *C* – *Rh. shulzei*, *D* – *Rh. rossicus*, *E* – *Rh. sanguineus*, *F* – *Rh. evertsi*, *J* – *Rh. (Boophilus) microplus*, *H* – *Rh. (Boophilus) decoloratus*. Larvae: *I* – *Rh. (Boophilus) decoloratus*, *G* – *Rhipicephalus turanicus*, *K* – *Rh. shulzei*, *L* – *Rh. evertsi*.

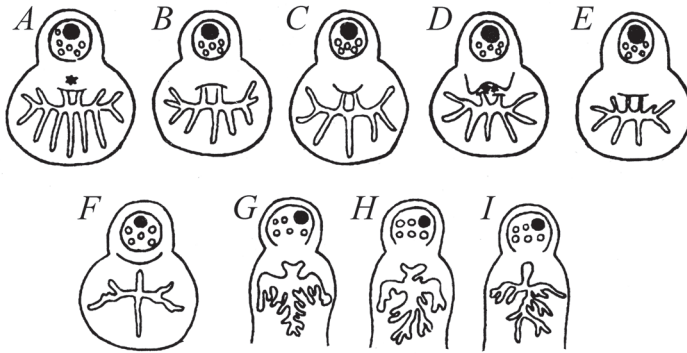
У нимф капсулярное отверстие лопастное, но форма его близка к крестовидной (рис. 4*F*, 10*G*, 10*H*). Набор и расположение сенсилл передней группы такие же, как у взрослых клещей (рис. 8*F*, 10*G*, 10*H*).

У личинок капсулярное отверстие в виде широкой, сильно изрезанной Т-образной щели (рис. 8*G*–8*I*). Сенсиллы передней группы располагаются в два ряда, причем пористый волосок занимает не наиболее дистальное положение, как у нимф и взрослых клещей, а крайнее положение в дистальном ряду (рис. 8*G*–8*I*).

#### Род *Amblyomma* Koch, 1844

Строение органа Галлера может сильно различаться у представителей рода. Капсулярное отверстие в виде поперечной изогнутой щели с двумя изгибами (рис. 9*A*–9*C*). У некоторых видов в передней группе 6 сенсилл, причем пористый волосок занимает дистальное положение, как у *Amblyomma variegatum* (рис. 9*A*). У некоторых видов в передней группе 7 сенсилл. В этом случае, в составе группы имеются 2 пористых волоска: самый крупный занимает латеральное положение по отношению к основной части группы из 6 сенсилл, включающей дистально расположенный пористый волосок

(*A. americanum*, *A. nuttali*, рис. 9B, 9C). У видов, ранее относимых к роду *Aponomma* (автор имел возможность использовать данные по *Amblyomma (Aponomma) elaphense*, *A. (A.) trachysauri* и *A. (A.) komodoense*), строение органа Галлера сильно отличается от строения этого органа у остальных видов рода *Amblyomma*. В частности, ориентация передней группы сенсилл у *A. (A.) komodoense* и *A. (A.) trachysauri* уникальна среди всех изученных *Metastricata (Amblyomminae)*: передняя группа сенсилл ориентирована таким образом, что пористый волосок занимает крайнее проксимальное (а не дистальное) положение (рис. 9F, 9H). Капсулярное отверстие выглядит как подковообразная узкая щель (рис. 9F, 9H). У *A. elaphensis* ориентация передней группы сходна с таковой *A. variegatum*, а капсулярное отверстие можно рассматривать как переходное между изогнутой щелью «классических» *Amblyomma* и *Aponomma* (сравнить рис. 9E и рис. 9F, 9H). Весьма примечательно, что такая форма капсулярного отверстия сохраняется и у личинок (рис. 9G), но при этом ориентация сенсилл передней группы сходна с таковой личинок *Dermacentor*, *Rhipicephalus* и некоторых *Haemaphysalis*.



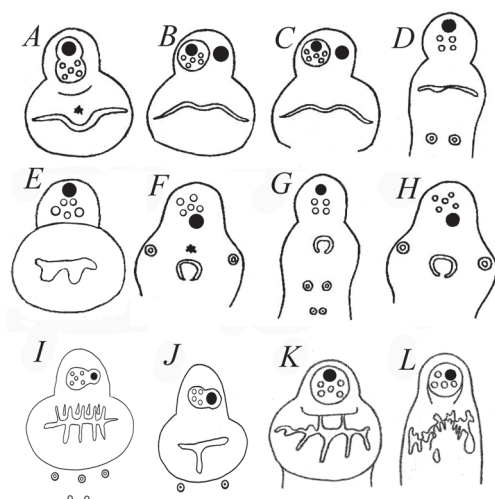
**Рисунок 8.** Схема строения основных отделов органа Галлера (топография сенсилл передней группы и форма капсулярного отверстия) у представителей рода *Hyalomma*. Взрослые клещи: A – *H. asiaticum*, B – *H. marginatum*, C – *H. anaticum*, D – *H. aegyptum*, E – *H. brevipunctata*. Нимфы: F – *H. asiaticum*. Личинки: G – *H. asiaticum*, H – *H. anaticum*, I – *H. scupense* (= *H. detritum*).

**Figure 8.** Scheme of the structure of main parts of the Haller's organ (topography of anterior pit sensilla and shape of capsular orifice) in representatives of the genus *Hyalomma*. Adult ticks: A – *H. asiaticum*, B – *H. marginatum*, C – *H. anaticum*, D – *H. aegyptum*, E – *H. brevipunctata*. Nymphs: F – *H. asiaticum*. Larvae: G – *H. asiaticum*, H – *H. anaticum*, I – *H. scupense* (= *H. detritum*).

#### Род *Margaropus* Pomerantzev, 1947

У единственного исследованного в отношении органа Галлера вида *M. winthemi* Karsch 1879 (Belozero et al., 2002) передняя группа сенсилл содержит стандартный набор из 6 сенсилл, ориентированных пористым волоском в латеральном направлении (рис. 9J). Капсулярное отверстие в виде лопастной щели, в дистальной части щели на дорзальной поверхности видны 4 кутикулярных выроста (шипики) (рис. 9J).

У личинки ориентация сенсилл передней группы сохраняется, при этом ориентация передней группы сенсилл слегка смещена так, что пористый волосок занимает более проксимальное положение. Капсулярное отверстие Т-образное (рис. 9J).



**Рисунок 9.** Схема строения основных отделов органа Галлера (топография сенсилл передней группы и форма капсулярного отверстия) у представителей родов *Amblyomma* (включая *Aponomma*), *Margaropus* и *Anomalohimalaya*. *A* – *Amblyomma variegatum*, *B* – *A. americanum*, самка, *C* – *A. nuttali*, самка, *D* – *A. nuttali*, личинка, *E* – *Amblyomma (Robertsicus) elaphensis*, *F* – *Amblyomma (Aponomma) trachysauri*, самка, *G* – тот же вид (личинка); *H* – *Amblyomma (Aponomma) komodoense*, *I* – *Margaropus winthemi*, самка; *J* – тот же вид, личинка; *K*, *L* – *Anomalohimalaya lotozkyi*, самка и личинка.

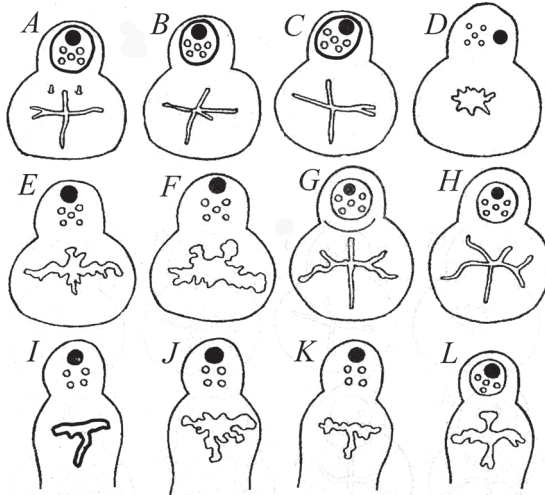
**Figure 9.** Scheme of the structure of main parts of the Haller's organ (topography of anterior pit sensilla and shape of capsular orifice) in representatives of the genera *Amblyomma* (including *Aponomma*), *Margaropus*, and *Anomalohimalaya*. *A* – *Amblyomma variegatum*, *B* – *A. americanum*, female, *C* – *A. nuttali*, female, *D* – *A. nuttali*, larva, *E* – *Amblyomma (Robertsicus) elaphensis*, *F* – *Amblyomma (Aponomma) trachysauri*, female, same species, larva, *H* – *Amblyomma (Aponomma) komodoense*, *I* – *Margaropus winthemi*, female, *J* – same species, larva, *K*, *L* – *Anomalohimalaya lotozkyi*, female and larva.

#### Род *Anomalohimalaya* Filippova, 1994

У исследованного вида *An. lotozkyi* Filippova et Panova, 1978 (Филиппова, 1992) ориентация передней группы сенсилл дистальная, капсулярное отверстие лопастное, при этом лопасти расположены только с проксимальной стороны капсулярной щели. Имеется одна сочлененная лопасть (рис. 9K). У личинки капсулярная щель в виде сильно изрезанной изогнутой щели (рис. 9L).

Таким образом, по результатам анализа имеющихся в литературе данных по строению органа Галлера можно отметить, что в большинстве случаев особенности строения органа совпадают с разделением *Metastricata* (*Amblyomminae*) на роды. Причем

роды, по мнению большинства систематиков несомненно монофилетические, обладают сходством в строении органа Галлера (например, род *Haemaphysalis*). Различия между под родами рода *Haemaphysalis* в отношении таксономических признаков, выделенных в данной работе, несущественны (см. рис. 5). У представителей всех под родов (*Haemaphysalis* s. str., *Allocera*, *Kaizeriana*, *Aboimialis* и *Herpetobia*) основные признаки строения передней группы сенсилл и капсулярного отверстия практически идентичны.



**Рисунок 10.** Схема строения основных отделов органа Галлера у неполовозрелых фаз развития: *A – H*: нимфы; *I – L*: личинки. *A – Rhipicephalus turanicus*, *B – Rh. pumilio*, *C – Rh. shulzei*, *D – Rh. (Boophilus) microplus*, *E – Dermacentor silvarum*, *F – D. reticulatus*, *G – Hyalomma asiaticum*, *H – H. scupense (= H. detritum)*, *I – D. silvarum*, *J – D. reticulatus*, *K – D. marginatus*, *L – Rhipicephalus pulchellus*.

**Figure 10.** Scheme of the structure of main parts of the Haller's organ in immature stages. *A – H*: nymphs; *I – L*: larvae. *A – Rhipicephalus turanicus*; *B – Rh. pumilio*; *C – Rh. shulzei*; *D – Rh. (Boophilus) microplus*; *E – Dermacentor silvarum*; *F – D. reticulatus*; *G – Hyalomma asiaticum*; *H – H. scupense (= H. detritum)*; *I – D. silvarum*; *J – D. reticulatus*; *K – D. marginatus*.

То же самое касается и представителя рода *Dermacentor* (6A–6F): практически идентичная форма капсулярного отверстия и присутствие двух сочлененных лопастей; передняя группа сенсилл, содержащая 6 рецепторных волосков; ориентация передней группы с латеральным расположением пористого волоска (6A–6F). Такое строение типично для изученных представителей под родов *Olenevia*, *Serdjukovia* и *Dermacentor* s. str.

У представителей рода *Hyalomma* наблюдается та же картина. Принципиальной разницы в строении органа у изученных представителей *Euhyalomma* и *Hyalommina* не обнаружено (рис. 8)



Иная ситуация характерна для рода *Rhipicephalus* (рис. 7). У представителей подродов *Rhipicephalus* s. str. и *Digeneus* (7A–7F) орган Галлера характеризуется лопастной капсулярной щелью и передней группой сенсилл, ориентированной пористым волоском дистально. В то же время, у представителей подрода *Boophilus* (рис. 7G, 7H) ориентация сенсилл передней группы принципиально иная (такая же, как у *Dermacentor*) (рис. 6) – т.е. не с дистальным, а латеральным расположением пористого волоска (напомним, что во всех случаях взаимное расположение сенсилл в составе передней группы остается постоянным, т.е. не пористый волосок перемещается и принимает дистальное или латеральное положение, а вся группа «разворачивается»). Кроме того, и форма капсулярного отверстия у изученных представителей *Boophilus* принципиально иная (см. рис. 7J–7H). Таким образом, наши данные категорически не согласуются с объединением родов *Rhipicephalus* и *Boophilus* в один род. Такое мнение против объединения указанных родов в один род на основании исключительно молекулярных данных высказывают и другие систематики-морфологи (в частности, Каэйро (Caeiro, 2006), который приводит данные о существовании многочисленных морфологических различий между представителями данных родов и считает, что эти данные необходимо учитывать, а не слепо принимать «новую» молекулярную классификацию). Некоторые генетические данные также опровергают подродовой статус *Boophilus* (Abdigidarzi et al., 2011).

Многие систематики указывают на полифилию рода *Amblyomma* (Burger et al., 2012), и наши данные подтверждают эту точку зрения (рис. 9). Даже в пределах «чистых» представителей *Amblyomma* (Guglielmone et al., 2010) ориентация сенсилл передней группы может принципиально различаться (различия на родовом уровне, если сравнить с другими родами *Metastrata*). Изученные представители подрода *Aponomma* (*A. elaphense*, *A. tachysauri*, *A. komodoense*) отличаются совершенно особым, подковообразным строением капсулярного отверстия (у *A. elaphense* эта черта строения выражена слабее). *A. tachysauri* и *A. komodoense* дополнительно характеризуются уникальной ориентацией сенсилл передней группы (развернутой так, что пористый волосок занимает самое проксимальное положение). Таким образом, представители подрода *Aponomma* (по крайней мере, три вида, изученных в отношении структуры органа Галлера) имеют черты, типичные для самостоятельного рода. Видимо, реальная ревизия этого рода еще впереди. Следует надеяться, что в таких ревизиях будут использоваться не только молекулярные данные, но и материалы по строению органа Галлера – важнейшего рецепторного органа иксодовых клещей.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по Государственному заданию «Разнообразие паразитарных систем, адаптаций и путей эволюции паразитов» (номер темы: АААА-А19-119020690109-2). В работе использованы материалы коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балашов Ю.С., Леонович С.А. 1981. Строение и пути эволюции органа Галлера иксодовых клещей подсемейства Amblyomminae. Паразитологический сборник (ЗИН РАН, Ленинград), 5–21. [Balashov Yu.S., Leonovich S.A. 1981. Stroenie i puti evolyutsii organa Gallera iksodovykh kleshchei podsemeistva Amblyomminae. Parazitologicheskii Sbornik ZIN RAN, Leningrad, 5–21. (in Russian)].
- Леонович С.А. 2005. Сенсорные системы паразитических клещей. Санкт-Петербург, Наука, 236 с. [Leonovich S.A. 2005. Sensory systems of parasitic ticks and mites. St. Petersburg, Nauka, 236 pp. (in Russian)].
- Леонович С.А. 1978. Тонкое строение органа Галлера иксодового клеща *Hyalomma asiaticum* P.Sch. et E.Sch. (Parasitiformes, Ixodidae, Amblyomminae). Энтомологическое обозрение 57 (1): 221–226. [Leonovich S.A. 1978. Fine structure of Haller's organ in ixodid tick *Hyalomma asiaticum* P.Sch et E.Schl. (Parasitiformes, Ixodidae, Amblyomminae). Entomologicheskoe Obozrenie 57 (1): 221–226. (in Russian)].
- Леонович С.А. 2005. Сенсорные системы паразитических клещей. Спб., Наука, 232 с. [Leonovich S.A. 2005. Sensory systems of parasitic ticks and mites, SPb., Nauka, 232 pp. (in Russian)].
- Леонович С.А. 2009. Особенности строения сенсорной системы иксодового клеща *Dermacentor niveus* (Parasitiformes, Ixodidae). Паразитология 43 (1): 3–11. [Leonovich S.A. 2009. Fine structural features of the sensory system in the ixodid tick *Dermacentor niveus* (Parasitiformes, Ixodidae). Parazitologiya 43 (1): 3–11. (in Russian)].
- Леонович С.А. 2020. Строение органа Галлера и систематика иксодовых клещей подсемейства Ixodinae (семейство Ixodidae). Паразитология 54 (6) 470–490. [Leonovich S.A. 2020. Structure of Haller's organ and taxonomy of hard ticks of the subfamily Ixodinae (family Ixodidae). Parazitologiya 54 (6): 470–490. (in Russian)]. DOI: 10.31857/S123456780600024
- Филиппова Н.А. 1992. Орган Галлера самки и личинки иксодового клеща *Anomalohimalaya lotozkyi*. Паразитология 26 (1): 78–80. [Filippova N.A. 1992. Haller's organ in female and larva of the ixodid tick *Anomalohimalaya lotozkyi*. Parazitologiya 26 (1): 78–80. (in Russian)].
- Филиппова Н.А. 1997. Иксодовые клещи подсемейства Amblyomminae. Фауна России и сопредельных стран. Паукообразные. Том 4, вып. 5. СПб., Наука, 436 с. [Filippova N.A. Ixodid ticks of the family Amblyomminae. Fauna of Russia and neighboring countries. Arachnoidea, Vol. 4, issue 5, St. Petersburg, Nauka, 436 pp. (in Russian)].
- Abdigoudarzi M., Noureddine R., Seitzer U., Ahmed J. 2011. rDNA-ITS2 Identification of *Hyalomma*, *Rhipicephalus*, *Dermacentor* and *Boophilus* spp. (Acari: Ixodidae) collected from different geographical regions of Iran. Advanced Studies in Biology 3 (5): 221–238.
- Apanaskevich D.A., Filippova N.A., Horak I.G. 2010. The genus *Hyalomma* Koch, 1844. X. Redescription of all parasitic stages of *H. (Euhyalomma) scupense* Schulze, 1919 (= *H. detritum* Schulze) (Acari: Ixodidae) and notes on its biology. Folia Parasitologica 57 (1): 69–78.
- Arthur D.R. 1975a. The larvae of some ixodid ticks (Acarina) from the eastern Cape Province of South Africa. Bulletin of Entomological Research 65: 405–421.
- Arthur D.R. 1975b. The nymphs of some ixodid ticks (Acarina) from the eastern Cape Province of South Africa. Bulletin of Entomological Research 65: 423–431.
- Arthur D.R., Londt J.G.H. 1973. The parasitic cycle of *Boophilus decoloratus* (Kock 1844). Journal of Entomological Society of South Africa 36 (1): 87–116.
- Axtell R.C., Foelix R.F., Coons L.B., Roshdy M.A. 1973. Sensory receptors in ticks and mites. Proceedings of 3<sup>rd</sup> International Acarological Congress, Prague, 35–40.
- Barker S.C., Burger T.D. 2018. Two new genera of hard ticks, *Robertsicus* n. gen. and *Archaeocroton* n. gen., and the solution to the mystery of Hoogstraal's and Kaufman's "primitive" tick from the Carpathian Mountains. Zootaxa 4500 (4): 543–552. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4500.4.4> <http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:9B710DFE-6869-479B-A33F-79045E9A006A>
- Belozerov V.N., Kok D.J., Fourie L.J., Voltzit O.V. 2002. Haller's organ and ontogenetic changes in its external structure during life cycle of the tick *Margaropus winthemi* Karsch (Acari: Ixodidae). Entomological Review 82 (7): 809–815.

- Belozherov V.N., Leonovich S.A. 1995. Pathways of regeneration of Haller's sensory organ in ixodid tick *Hyalomma asiaticum* during life cycle. *Journal of Experimental Zoology* 271: 194 – 204.
- Bruce W.A. 1971. Posterior capsule of Haller's organ in the lone star tick, *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae). *Florida Entomologist* 54: 65–72.
- Buczek L., Buczek A., Kusmierz K., Olszewski K., Jasik K. 2002. Ultrastructural investigations of Haller's organ in *Dermacentor reticulatus* (Fabr.) (Acari: Ixodida: Ixodidae), In: *Acarid phylogeny and evolution. Adaptations in mites and ticks*, 227–231.
- Buczek A., Jasik K., Buczek L. 1998. Sense organs in post-embryonic stages of *Hyalomma marginatum marginatum* Koch, 1844 (Acari: Ixodidae). 1. Tarsal sensory system. *Parassitologia (Rome)* 40 (3): 279–282.
- Burger T.D., Shao R., Beati L., Hilary Miller H., Barker S.C. 2012. Phylogenetic analysis of ticks (Acari: Ixodida) using mitochondrial genomes and nuclear rRNA genes indicates that the genus *Amblyomma* is polyphyletic. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 64 (1): 45–55. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.03.004>
- Caeiro V. 2006. Reflexão sobre a taxonomia actual dos Ixodidae. A sistemática morfológica versus sistemática molecular - o género *Rhipicephalus* eo género *Boophilus*. *Revista Portuguesa de Ciencias Veterinarias* 101 (557–558): 37–39.
- Chow Y.S., Wang C.H. 1975. External structures of Haller's organ of the Ixodes tick. *Bulletin of the Institute of Zoology, Academia Sinica (Taipei)*, 14: 9–17.
- Cross R.H.M., Von Maltzahn H.C., Whitehead G.B. 1975. A scanning electron microscope investigation of the structure of Haller's organ of the ixodid tick, *Rhipicephalus evertsi* Neumann 1897. *Proceedings of Electron Microscopy Society of South Africa* 5: 77 – 78.
- Dobson S.J., Barker S.C. 1999. Phylogeny of the hard ticks (Ixodidae) inferred from 18S rRNA indicates that the genus *Aponomma* is paraphyletic. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 11 (2): 288–295. <https://doi.org/10.1006/mpev.1998.0565>
- Famadas K.M., Serra-Freire N.M., Lanfredi R.M. 1997. Redescription of the larva of *Amblyomma cajennense* (Fabricius) (Acari: Ixodidae) using optical and scanning electron microscopy. *Acarologia* 38 (2): 101–109.
- Foelix R.F., Axtell R.C. 1972. Ultrastructure of Haller's organ in the tick *Amblyomma americanum* L. *Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie* 124: 275–292.
- Guglielmo A.A., Robbins R.G., Apanaskevich D.A., Petney T.N., Estrada-Pena A., Horak, I.G., Shao R., Barker S.C. 2010. The Argasidae, Ixodidae and Nuttalliellidae (Acari: Ixodida) of the world: a list of valid species names. *Veterinary Tropical Diseases, Research Articles*. <http://hdl.handle.net/2263/17278>
- Haller G. 1881. Vorläufige Bemerkungen Über das Gehurorgan der Ixodiden. *Zoologische Anzeiger* 4: 165–167.
- Keirans J.E., Degenhardt W.G. 1985. *Aponomma elaphense* Price, 1959 (Acari: Ixodidae) diagnosis of the adults and nymph with first description of the larva. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 98 (3): 711–717.
- Leonovich S.A., Belozherov V.N. 2004. Regeneration of Haller's sensory organ in two species of hard ticks of the genus *Haemaphysalis* (Acari: Ixodidae). *Experimental and Applied Acarology* 33: 131–144.
- Leonovich S.A., Dimov I. 2012. Sense organs on palps and fore tarsi of gamasid mites (Parasitiformes, Rhinonyssidae), parasites of the nasal cavity of the Great Tit, the Rock Dove, and the Eurasian Coot. *Entomological Review* 92: 1012–1019.
- Murrell A., Barker S.C. 2003. Synonymy of *Boophilus* Curtice, 1891 with *Rhipicephalus* Koch, 1844 (Acari: Ixodidae). *Systematic Parasitology* 56: 169–172.
- Rechav Y.H., Terry S., Knight M.M., Cross R.M.M. 1977. Chemoreceptor organs used in detection of pheromone(s) of the tick *Amblyomma hebraeum* (Acarina, Ixodidae). *Journal of Medical Entomology* 14: 395–400.
- Waladde S.M. 1977. The sensory nervous system of the adult cattle tick *Boophilus microplus*. II. Scanning electron microscopy. *Journal of Australian Entomological Society* 16: 73–79.
- Wooley T.A. 1972. Some sense organs of ticks as seen by scanning electron microscopy. *Transactions of American Microscopical Society* 91 (1): 35–74.

STRUCTURE OF HALLER'S ORGAN AND TAXONOMY  
OF HARD TICKS (FAMILY IXODIDAE)  
OF THE SUBFAMILY AMBLYOMMINAE

S. A. Leonovich

**Keywords:** Haller's organ, scanning electron microscopy, Ixodidae, Metastrata, Amblyomminae, taxonomy

SUMMARY

The structure of the Haller's organ, the main sensory organ of hard ticks, studied by means of scanning electron microscopy, was analyzed in 40 species of the subfamily Amblyomminae (Metastrata), representatives of the genera *Amblyomma* Koch, 1844 (10 species, including 3 species earlier separated as the genus *Aponomma*), *Anomalohimalaya* Filippova, 1994 (1 species), *Dermacentor* Koch, 1844 (6 species), *Haemaphysalis* Koch, 1844 (6 species), *Hyalomma* Koch, 1844 (6 species), *Margaropus* Pomerantzev, 1947 (1 species), and *Rhipicephalus* Koch, 1844 (10 species, including 2 species earlier distinguished as a separate genus *Boophilus*). The main taxonomic characters (number and topography of anterior pit sensilla and shape of capsular orifice) were distinguished. It was demonstrated that the structure of the organ is specific for separate genera, whereas subgeneric and species differences within the genus are virtually insignificant. On the basis of these results, some modern revisions of the subfamily based exclusively on genetic and molecular data seem doubtful. The obtained data are compared with existing views on taxonomy of metastriate ticks.