

УДК 578.895

**СТРОЕНИЕ ОРГАНА ГАЛЛЕРА У КЛЕЩА *IXODES (EXOPALPIGER) TRIANGULICEPS* VIRULA, 1895 (PARASITIFORMES, IXODIDAE) В СВЯЗИ С ТАКСОНОМИЕЙ РОДА *IXODES* LATREILLE, 1795**

© 2022 г. Д. С. Федоров\*

Зоологический институт РАН,  
Университетская наб. 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия  
\*e-mail: den\_fedorov\_93@mail.ru

Поступила в редакцию 01.04.2022 г.

После доработки 20.04.2022 г.

Принята к публикации 22.04.2022 г.

Впервые методами сканирующей электронной микроскопии изучен орган Галлера – основной рецепторный орган у взрослых, нимф и личинок *Ixodes (Exopalpiger) trianguliceps* и других иксодовых клещей. Рассмотрены различия в строении органа на каждой фазе развития *I. trianguliceps*. Обсуждаются особенности строения органа в сравнении с аналогичными признаками представителей ранее изученных подродов рода *Ixodes* и возможное использование полученных данных для уточнения вопросов о таксономическом и филогенетическом положении подрода *Exopalpiger* в системе рода *Ixodes*.

**Ключевые слова:** *Ixodes trianguliceps*, *Exopalpiger*, Ixodidae, орган Галлера, сканирующая электронная микроскопия

**DOI:** 10.31857/S0031184722030036, **EDN:** FFVRJC

Настоящая публикация посвящена результатам исследования строения органа Галлера клеща *Ixodes (Exopalpiger) trianguliceps* Virula, 1895 на всех фазах развития. Интерес к исследованиям *I. trianguliceps* обусловлен как не изученностью этой сенсорной структуры, так и значением этого вида в переносе клещевого энцефалита, боррелиоза, туляремии, анаплазмоза и ряда других инфекций (Doby et al., 1990; Bown et al., 2008; Kormilitsyna et al., 2016; Cayol et al., 2018; Matei et al., 2019).

Клещ *I. trianguliceps* – единственный вид подрода *Exopalpiger* Schultze, 1935, который широко распространен в лесных биотопах Палеарктики. Кроме него из Евразии известен еще *I. (Exopalpiger) ghilarovi* Filippova et Panova, 1988, который был

описан с территории Большого Кавказа. Остальные представители подрода *Exopalpiger* являются обитателями Южного полушария. Так, *I. alluaudi* Neumann, 1913 известен из фауны Южной Африки; *I. andinus* Kohls, 1957 и *I. jonesae* Kohls, Sonenshine et Clifford, 1969 описаны из Южной Америки – Перу и Венесуэлы, соответственно. Четыре вида подрода *Exopalpiger* – *I. antechini* Roberts, 1960, *I. feicalis* Warburton et Nuttall, 1909, *I. priscicollaris* Schulze, 1932 и *I. vestitus* Neumann, 1908 – распространены в Австралии, Новой Гвинее и Новой Зеландии (Филиппова, 1977).

*I. trianguliceps* паразитирует на мелких млекопитающих – мышевидных грызунах и бурузубках. Клещи других видов подрода *Exopalpiger* паразитируют не только на мелких плацентарных млекопитающих, но и на сумчатых. Взрослые клещи *I. trianguliceps*, как и другие представители подрода *Exopalpiger*, нападают на хозяев с поверхности почвенной подстилки (Cotton, Watts, 1967; Филиппова, 1977; Tretyakov et al., 2012; Леонович, 2015). Личинки и нимфы *I. trianguliceps* также могут нападать на прокормителя из почвенных микропор в стенках туннелей нор (Арзамасов, 1963; Estrada-Peña et al., 2018).

Орган Галлера изучен у представителей большинства подродов рода *Ixodes*. В частности, он изучался у представителей как номинативного подрода *Ixodes* (Sixl et al., 1971; Homsher, Sonenshine, 1975; Леонович, 1977, 2020; Hayashi, Hasegawa, 1983; Ronghang, Roy, 2014), так и других подродов рода *Ixodes*. В частности, исследованиями органа Галлера были охвачены следующие подроды: *Ixodiopsis* Filipova, 1957 (Homsher, Sonenshine, 1975; Леонович, 2020), *Pholeoixodes* Schulze, 1942 (Homsher, Sonenshine, 1975; Леонович, 2020), *Trichotoixodes* Reznik, 1961 (Homsher, Sonenshine, 1977; Леонович, 2020), *Ceratixodes* Neumann, 1902 (Леонович, 2020), *Sternalixodes* Schulze, 1938 (Homsher et al., 1988), *Scaphixodes* Schulze, 1941 (Леонович, 2020), *Multidentatus* Clifford, Sonenshine, Keirans et Kohls, 1973 (Homsher, Sonenshine, 1979; Homsher et al., 1988; Barros-Battesti et al., 2003), *Endopalpiger* Schulze (1935) (Ash et al., 2017), *Partipalpiger* Hoogstraal, Clifford, Saito et Keirans 1973 (Леонович, 2020), *Pomerantzevella* Feider, 1965 (Леонович, 2020), *Eschatocephalus* Frauenfeld, 1851 (Hornok et al., 2015; Леонович, 2020), *Afrixodes* Morel, 1966 (Belozerov et al., 1996; Леонович, 2020). Однако строение органа Галлера у представителей подрода *Exopalpiger* – одного из древних и ключевых для понимания филогении таксона рода *Ixodes* (Филиппова, 1977) – остается не изученным.

Ранее было показано, что основные таксономические признаки в строении этого органа (Леонович, 2020) в пределах рода *Ixodes* являются общими в пределах отдельных подродов (за исключением подродов с неясной таксономической структурой), при практически полном отсутствии межвидовых различий (Leonovich, 2021). Таким образом, можно допустить, что данные по одному виду могут достаточно полно от-

ражать особенности организации основных таксономических признаков строения органа Галлера в подроде *Exopalpiger* в целом.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Всего в данной работе изучены четыре личинки, 15 нимф, один самец и две самки *I. trianguliceps*. Клещи были собраны путем очеса мелких млекопитающих, отловленных ловушками Геро сотрудником лаборатории ЗИН РАН К.А. Третьяковым в лесу у железнодорожной станции Морская (60.0027, 30.0705) и на Северном кладбище (60.0578, 30.2695) на окраине Санкт-Петербурга в июне и сентябре 2006–2007 г. Собранных клещей помещали в 70% этиловый спирт. Всего были отловлены 75 экз. мелких млекопитающих шести видов: *Sorex araneus* L., 1758; *Sorex minutus* L., 1766; *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771), *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834), *Apodemus uralensis* (Pallas, 1811) и *Myodes glareolus* (Schreber, 1780). Виды клещей определяли по монографии Филипповой (1977). Для исследований применяли световой микроскоп Bresser Advance ICD 10x-160x (Bresser GmbH, Германия).

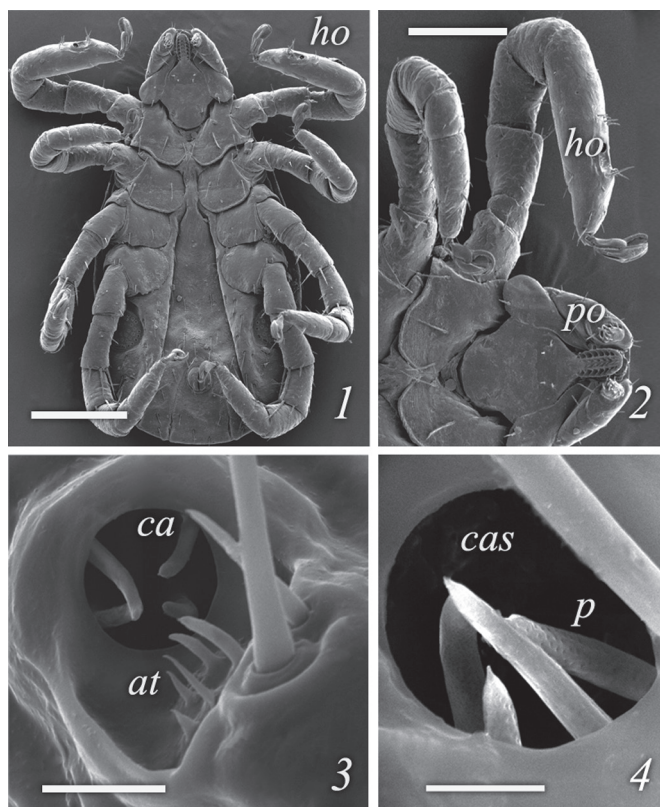
Спиртовой материал обезживали в серии спиртов (70%, 80, 90 и 96%, по 15 мин в каждой концентрации). После обезживания клещей помещали в ультразвуковой очиститель CD-3800A (Codyson, Китай) на 15 мин.

После подготовительных процедур высушенные на воздухе экземпляры клещей закрепляли на столиках-подложках двухсторонней клейкой лентой, покрывали платиной в вакуумном напылителе ЕІКО-5 (Япония), после чего изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа Quanta 250 (FEI, Нидерланды).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

Орган Галлера *I. trianguliceps* расположен на наружной поверхности дистальных сегментов передних ног клеща (рис. 1, 1,2). Он включает в себя следующие основные отделы: сенсиллы дистального бугорка, капсулу с входящим в ее состав набором сенсилл, а также сенсиллы передней группы и посткапсулярные сенсиллы – те же самые, что и у всех исследованных ранее видов иксодовых клещей (Леонович, 2020). Различия в строении этого органа на разных фазах развития проявляется в количестве и размерах волосков в тех или иных группах сенсилл, а также в размере и форме углубления для сенсилл передней группы.

Личинка обладает одной парой дистальных сенсилл, находящихся внутри своего рода альвеолы в дистальном бугорке (рис. 1, 3). Капсула несет четыре отчетливо заметных пористых волоска, которые выступают наружу из круглого капсулярного отверстия (рис. 1, 4). Ямка для сенсилл передней группы представляет собой каплевидную впадину, заметно укороченную по сравнению с постларвальными фазами. Скопление передней группы сенсилл личинок состоит из пяти волосков, представленных тремя тонкими и двумя толстостенными щетинками позади них. Четыре посткапсулярные сенсиллы у личинки расположены в одну линию поперек ноги.



**Рисунок 1.** Общий вид нимфы *Ixodes trianguliceps* (1) и детали строения органа Галлера нимф и личинок (2–4): 1 – нимфа, вентральная сторона; 2 – орган Галлера на тарзальном членике передней ноги; 3 – орган Галлера личинки; 4 – капсулярное отверстие органа Галлера личинки; *ho* – орган Галлера; *at* – сенсиллы передней группы (anterior trough sensilla); *po* – пальпальный орган; *ca* – капсула; *cas* – капсулярные сенсиллы; *p* – поры. Масштабная линейка (мкм): 1 – 100, 2 – 50, 3 – 30, 4 – 10.

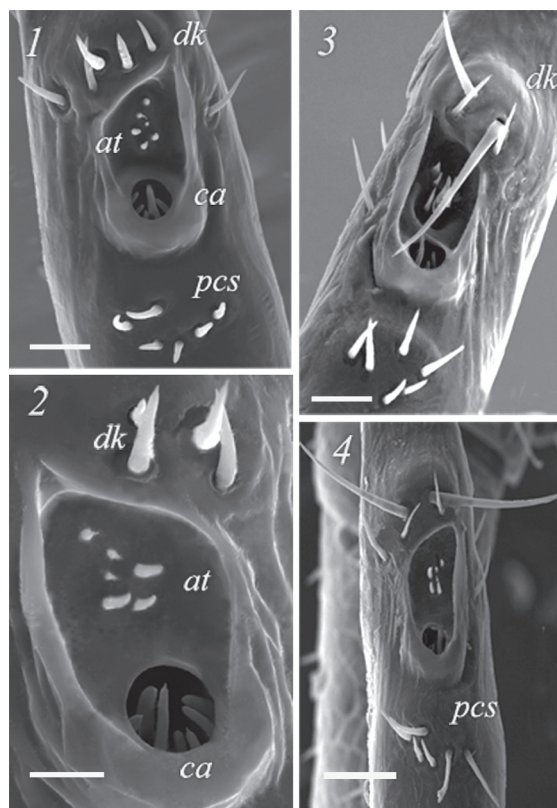
**Figure 1.** General view of *Ixodes trianguliceps* nymph (1) and a detailed structure of the Haller's organ in the nymph and the larva (2–4): 1 – nymph, ventral view; 2 – the Haller's organ on the tarsal appendage of the foreleg; 3 – the Haller's organ of the larva; 4 – capsular aperture of the Haller's organ in the larva.

Designations: *ho* – the Haller's organ, *at* – anterior trough sensilla, *po* – palpal organ, *ca* – capsule, *cas* – capsular sensilla, *p* – pores.  
Scale ( $\mu\text{m}$ ): 1 – 100, 2 – 50, 3 – 30, 4 – 10.

Нимфа имеет две пары сенсилл на дистальном бугорке, которые приблизительно одного размера и стоят либо в одну линию поперек ноги (рис. 2, 1), либо парами – одна позади другой (рис. 2, 2). Капсула в виде относительно глубокой ямки погружена под покровы и имеет связь с внешней средой через круглое сравнительно крупное капсулярное отверстие, верхние края которого формируют подобие навеса. Капсула содержит семь пористых волосков. Ямка для сенсилл передней группы представляет

собой впадину и несет шесть сенсилл передней группы; имеет форму овала и становится слегка конической в дистальном направлении к внутренней стороне ноги, окружена валиком. Начиная с нимфы, к сенсиллам передней группы присоединяется пористый волосок, расположенный в проксимально-латеральном положении по отношению к тонким волоскам. Также у нимфы имеется уже шесть посткапсулярных сенсилл, и их расположение друг относительно друга более хаотично, чем у личинки.

У взрослых клещей общий план строения органа Галлера такой же, как у нимфы. Различия проявляются в размерах самого органа и сенсилл. Взрослые клещи имеют те же две пары сенсилл на дистальном бугорке. Но одна пара представлена очень крупными пористыми волосками, особенно у исследованного самца (рис. 2, 3). У самки один волосок этой пары сравнительно короче другого (рис. 2, 4). Эти длинные волоски находятся строго впереди короткой пары волосков.



**Рисунок 2.** Орган Галлера нимфы (1, 2), самки (3) и самца (4) *Ixodes trianguliceps*: *dk* – сенсиллы дистального бугорка (distal knoll sensilla), *pcs* – посткапсулярные сенсиллы. Остальные обозначения как на Рис. 1. Масштабная линейка (мкм): 1 – 20, 2 – 10, 3 – 30, 4 – 40.

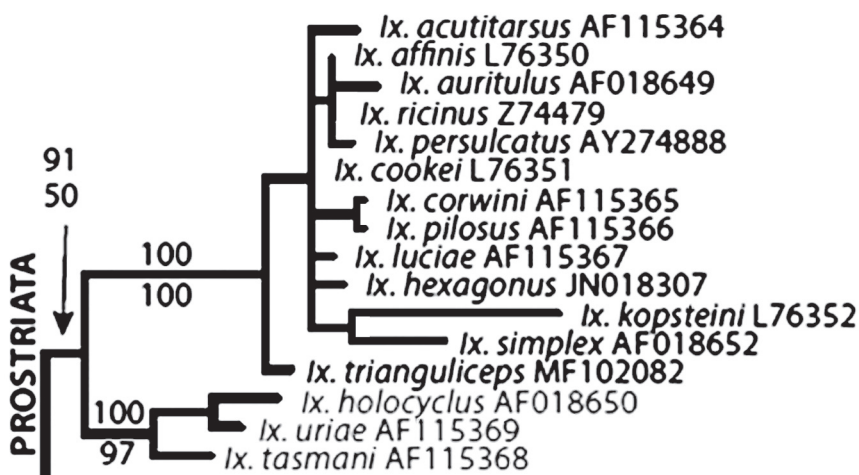
**Figure 2.** Haller's organ in the nymph (1, 2), female (3), and male (4) of *Ixodes trianguliceps*. Designations: *dk* – distal knoll sensilla, *pcs* – postcapsular sensilla. The other designations are the same as in Fig. 1.

Настоящее исследование посвящено подробному описанию видимых наружных отделов органа Галлера у *I. trianguliceps*, что позволяет проследить отличительные черты в строении этого органа у представителя подрода *Exopalpiger*.

Орган Галлера у представителей *Exopalpiger* в основном сохраняет общий вид, характерный для других клещей группы Prostriata. Специфические признаки проявляются в округлой форме и сравнительно больших размерах капсулярного отверстия, а также во взаиморасположении сенсилл передней группы.

Исследование показало, что орган Галлера *I. trianguliceps* имеет ряд общих черт с аналогичным органом большинства клещей из других подродов. Передняя группа содержит шесть обонятельных сенсилл, как у представителей подродов *Eschatocephalus*, *Pomerantzevella*, *Pholeoixodes* и *Ixodes*, у которых передняя группа включает пять или шесть сенсилл (Леонович, 2020). Таким образом, этот признак сближает подвид *Exopalpiger* с другими вышеуказанными подродами. Семь сенсилл в передней группе свойственны подродам *Endopalpiger* и *Sternalixodes*, большинство видов которых относится к Австралийской фауне и являются паразитами широкого круга сумчатых. С ними *Exopalpiger* схож формой капсулярного отверстия и углубления для сенсилл передней группы, а также характером рядного расположения посткапсулярных сенсилл друг относительно друга. Следует отметить, что сходство подродов *Exopalpiger*, *Endopalpiger* и *Sternalixodes* в морфологическом отношении проявляется также и в специализированном строении гнатосомы и кокс, которое, в свою очередь, представлено многообразием развитых фиксаторных приспособлений, а также наличием рудиментарных стернальных склеритов. Данные признаки считаются древними и примитивными (Филиппова, 1977). И здесь стоит обратить внимание на филогению, построенную на основании исследования изменчивости нуклеотидных последовательностей гена 18S рРНК (Beati, Clompen, 2019). Там наряду с так называемой австралийской группой иксодовых клещей, составляющей одну кладу и включающей в том числе представителей подродов *Endopalpiger* и *Sternalixodes*, выделяется вторая кладка, частью которой является *I. trianguliceps* вместе с остальными представителями рода *Ixodes* (рис. 3). С точки зрения кладистики вышеуказанные древние признаки следует считать унаследованными обеими ветвями от общего предка – плезиоморфиями. Отсюда можно предположить, что число сенсилл передней группы, равное семи, является, по-видимому, древним признаком. Это, наряду с вышеуказанной молекулярной филогенией, служит морфологическим обоснованием для помещения подродов *Endopalpiger* и *Sternalixodes* в одну кладку при построении того или иного варианта филогении рода *Ixodes*. При этом подвид *Exopalpiger*, благодаря такому же числу сенсилл передней группы и округлой форме капсулярного отверстия, приобретает

общие черты с *Eschatocephalus*, *Pomerantzevella*, *Pholeoixodes* и *Ixodes*, у некоторых из которых капсулярного отверстие тоже имеет форму круга. Если считать эти признаки частью одной ветви филогении, то их можно рассматривать в качестве апоморфий.

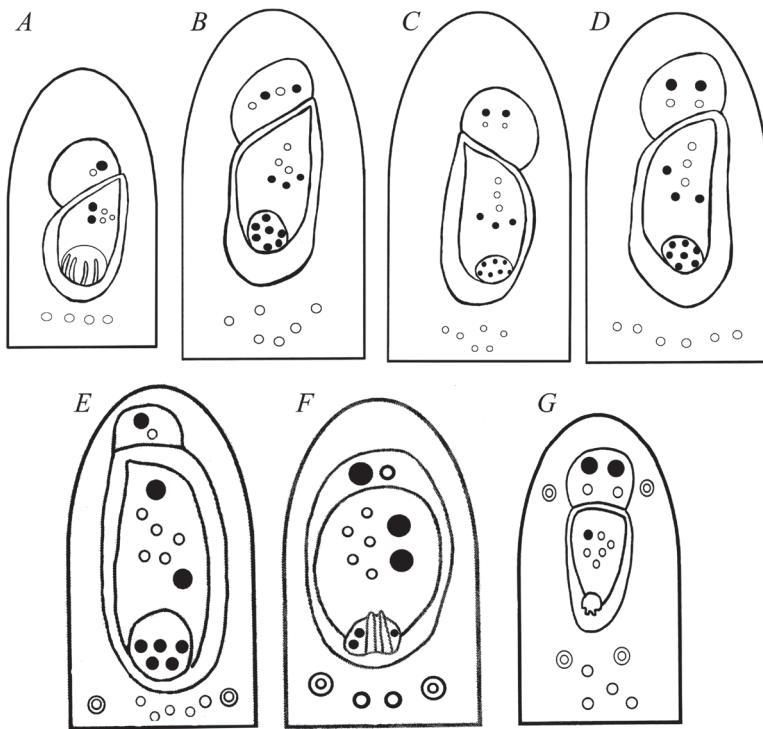


**Рисунок 3.** Филогения представителей рода *Ixodes* на основе последовательности гена 18S рРНК построенная методом Байесовского вывода. Цифры над ветвями обозначают значения апостериорной вероятности; числа под ветвями указывают бутстреп-оценки (по: Beati, Klompen, 2019).

**Figure 3.** Phylogeny based on the sequence of the gene 18S rRNA using the method of Baeyesian inference. The numbers above the branches denote posterior probability values; the numbers below the branches indicate bootstrap values (from: Beati, Klompen, 2019).

При сравнении внешних признаков органа Галлера и паразито-хозяйинных отношений, в первую очередь, бросается в глаза сходство между *Exopalpiger* и под родами *Endopalpiger* и *Sternalixodes*. *Exopalpiger* и *Endopalpiger* в качестве хозяев в основном используют однопроходных и сумчатых. Все три подрода происходят в основном из Австралийской биогеографической области. *Sternalixodes* характеризуется гораздо более разнообразным кругом хозяев, в который, наряду с сумчатыми, входят дикие птицы и домашние животные. Общий морфологический признак органа Галлера у всех трех подродов – овальный желоб передних сенсилл, окруженный валиком. Но у *Endopalpiger* и *Sternalixodes* на дистальном бугорке всего одна пара волосков; передние сенсиллы включают семь волосков, в том числе два пористых волоска; капсульное отверстие овальное и состоит из пяти сенсилл в капсуле. Таким образом, можно предположить, что этот вариант органа Галлера (рис. 4) является наиболее древним, а его обладатели из подродов *Endopalpiger* и *Sternalixodes*, преимущественно паразиты однопроходных и сумчатых, являются наиболее древними видами клещей. Это предположение согласуется с мнением Филипповой (1977), в соответствии

с которым самые древние иксодовые клещи были паразитами древних млекопитающих, живших в меловом периоде и близких к нынешним однопроходным и сумчатым. Вместе с тем, *Exopalpiger*, наряду со сходством с этими под родами, имеет в строении органа Галлера черты, присущие под родам *Trichotoixodes*, *Partipalpiger* и отчасти *Ixodes*. У последних также наблюдается округлое капсульное отверстие, все они имеют шесть передних сенсилл и большинство из них – более двух дистальных волосков. У *Ixodiopsis*, *Pholeoixodes* и отчасти у *Ixodes* встречаются и другие варианты формы капсульного отверстия: округло-зубчатое и даже удлинненно-зубчатое.



**Рисунок 4.** Рисунок-схема органа Галлера *Ixodes trianguliceps* – личинка (A), нимфа (B), самка (C), самец (D) (собственный рисунок-схема) и *I. (Sternalixodes) anatis* (E), *I. (Endopalpiger) woyliei* (F) и *I. (Ixodes) ricinus* (G) (по: Леонович, 2020).

**Figure 4.** Schematic images of the Haller's organ in *Ixodes trianguliceps* – larva (A), nymph (B), female (C), male (D) (own drawings) and *I. (Sternalixodes) anatis* (E), *I. (Endopalpiger) woyliei* (F) and *I. (Ixodes) ricinus* (G) (from: Leonovich, 2020).

У *Pomerantzevella*, *Eschatocephalus*, *Ceratixodes* и *Scaphixodes* наблюдается открытая капсула или отверстие отсутствует. Таким образом, используя форму капсульного отверстия в качестве таксономического признака, можно предположить, что у *Exopalpiger* строение органа Галлера является промежуточным вариантом между бо-



лее древним, присущим *Endopalpiger* и *Sternalixodes*, и более развитым и измененным у подродов *Trichotoixodes* и *Partipalpiger*. Форма с открытой капсулой может быть продолжением развития последних вариантов органа. На текущий момент подроды в роде *Ixodes* выделены преимущественно на основе изучения изменчивости большого количества наружных структур (Clifford et al., 1973). Межвидовые различия в строении органа Галлера, наряду с другими морфологическими признаками, изучались ранее (Schulze-Rostock, 1935; Schulze, 1941, 1942). В более поздних исследованиях органа Галлера подтверждены специфичные для подродов особенности его строения.

Представляется интересным оценить сходство построения различных филогений иксодид, включая молекулярно-генетические, с учетом изучения особенностей строения органа Галлера, который может играть важную роль для подтверждения той или иной гипотезы.

#### ВЫВОДЫ

Орган Галлера у *I. trianguliceps* по набору сенсилл и форме передней ямки схож у взрослых клещей и нимф. Существенные различия по этим признакам наблюдаются только между личиночными и послеличными фазами. Иными словами, в онтогенезе клеща происходят яркие трансформации строения органа Галлера (Леонович, 2005).

Полового диморфизма в строении органа Галлера у Prostriata не отмечается (Леонович, 2005). У единственного исследованного самца *I. trianguliceps* крупные обе пористые дистальные сенсиллы, в то время как у самок – только одна из них. Объем исследованной выборки не позволяет однозначно утверждать, что выявленные особенности строения у самок и самца являются следствием полового диморфизма. Однако важно отметить, что в строении органа Галлера у Metastriata наблюдается половой диморфизм (Ghosh, Misra, 2012).

На основе сравнительного анализа органа Галлера у *I. trianguliceps* (подрод *Exopalpiger*) и представителей других ранее описанных подродов высказана мысль о связи между строением этого органа и таксономией внутри Prostriata. В частности, по признаку число сенсилл передней группы, и некоторым другим, выявлено сходство *I. trianguliceps* с подкладами *Endopalpiger* и *Sternalixodes*, которые скорее всего являются плезиоморфиями, унаследованными от общего предка. В то же время в строении органа Галлера *I. trianguliceps* наблюдаются черты свойственные другим подкладам рода *Ixodes*, что позволяет их считать представителями одной клады. В этом случае эти признаки можно рассматривать как апоморфии. Считаю необходимым эти исследования развивать, для того чтобы выводы о филогении и таксономии клещей базировались не только на данных о внешней морфологии и молекулярно-

генетических, но и учитывали особенности строения такого ключевого и важного органа, каким является орган Галлера.

Хетогаксия – один из признаков, который используют для идентификации клещей на личиночных фазах (Clifford, Anastos, 1960). Показано, что для каждого вида клещей характер положения передних сенсилл остается строго постоянным (Леонович, 2020). Знание строения органа Галлера у личинок дает дополнительную информацию для их видовой диагностики. Изучение органа Галлера позволяет проводить видовую диагностику поврежденных экземпляров клещей любого возраста, в том числе при изучении рациона других животных.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне признателен К.А. Третьякову, чей материал был частично использован в настоящей работе, своему научному руководителю С.А. Леоновичу за критический разбор рукописи и помощь в подготовке иллюстраций, а также заведующему лабораторией паразитических членистоногих ЗИН РАН С.Г. Медведеву за поддержку при выполнении работы. Автор благодарит руководителя ЦКП «Таксон» А.А. Намятову за любезно предоставленное разрешение на использование оборудования подразделения, инженеров ЦУП «Таксон» С.А. Илюткина и А.А. Миролубова за качественную и профессиональную помощь в получении снимков со сканирующего электронного микроскопа. Работа выполнена с использованием оборудования ЦКП «Таксон».

Работа выполнена по теме «Разработка современных основ систематики и филогенетики паразитических и кровососущих членистоногих» (Гос. Регистрационный номер 122031100263-1)».

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арзамасов И.Т. 1963. Эктопаразиты грызунов. В кн.: Арзамасов И.Т. (ред.) Фауна и экология паразитов грызунов. Минск, Наука и техника, 138–235. [Arzamasov I.T. 1963. Ektoparazitov grysunov. Fauna i ekologiya parazitov grysunov. Minsk, Nauka i tekhnika, 138–235. (in Russian)].
- Леонович С.А. 1977. Электронно-микроскопическое исследование органа Галлера клеща *Ixodes persulcatus* (Ixodidae). Паразитология 11 (4): 340–347. [Leonovich S.A. 1977. Electron microscopy studies of Haller's organ of the ticks *Ixodes persulcatus* (Ixodidae) Parazitologiya 11 (4): 340–347. (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. 2015. Поисковое поведение иксодовых клещей (Ixodidae) в онтогенезе. Паразитология 49 (4): 273–288. [Leonovich S.A. 2015. Questing behavior of hard ticks (Ixodidae) in ontogenesis. Parazitologiya 49 (4): 273–288. (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. The structure of the Haller's organ and taxonomy of ixodid ticks of the subfamily Ixodidae. Parazitologiya 54 (6): 470–490. (in Russian)]. doi: 10.31857/S1234567806060024
- Филиппова Н.А. 1977. Иксодовые клещи. Подсемейства Ixodinae. Фауна СССР. Паукообразные. Л, Наука, 4 (4), 396 с. [Filippova N.A. 1977. Ixodid ticks of the subfamily Ixodinae. Fauna of USSR, Leningrad, Nauka, 4 (4), 396 pp. (in Russian)].

- Ash A., Elliot A., Godfrey S., Burnej H., Abdad M.Y., Northover A., Wayne A., Morris K., Clode P., Lymbery A., Thompson R.C.A. 2017. Morphological and molecular description of *Ixodes woyliei* n. sp. (Ixodidae) with consideration for co-extinction with its critically endangered marsupial host. *Parasites & Vectors* 10 (1): 1–16. doi: 10.1186/s13071-017-1997-8
- Barros-Battesti D.M., Arzua M., Pichorim M., Keirans J.E. 2003. *Ixodes (Multidentatus) paranaensis* n. sp. (Acari: Ixodidae) a parasite of *Streptoprocne biscutata* (Sc Slater 1865) (Apodiformes: Apodidae) birds in Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 98 (1). <https://doi.org/10.1590/S0074-02762003000100013>
- Beati L., Klompen H. 2019. Phylogeography of ticks (Acari: Ixodida). *Annual review of entomology* 64: 379–397.
- Belozero V.N., Kok D.J., Fourie L.J., Leonovich S.A. 1996. The external structure of Haller's sensory organ in the Karoo paralysis tick *Ixodes (Afrixodes) rubicundus* Neum. (Ixodidae). *Proceedings IX International Congress of Acarology* (Michigan), 397–399.
- Bown K.J., Lambin X., Telford G.R., Ogden N.H., Telfer S., Woldehiwet Z., Birtles R.J. 2008. Relative importance of *Ixodes ricinus* and *Ixodes trianguliceps* as vectors for *Anaplasma phagocytophilum* and *Babesia microti* in field vole (*Microtus agrestis*) populations. *Applied and environmental microbiology* 74 (23): 7118–7125. doi: 10.1128/AEM.00625-08
- Cayol C., Jääskeläinen A., Koskela E., Kyröläinen S., Mappes T., Siukkola A., Kallio E.R. 2018. Sympatric *Ixodes*-tick species: pattern of distribution and pathogen transmission within wild rodent populations. *Scientific Reports* 8 (16660). doi: 10.1038/s41598-018-35031-0
- Clifford C.M., Anastos G. 1960. The use of chaetotaxy in the identification of larval ticks (Acarina: Ixodidae). *The Journal of Parasitology* 46 (5): 567–578. doi: 10.2307/3274939
- Clifford C.M., Sonenshine D.E., Keirans J.E., Kohls G.M. 1973. Systematics of the Subfamily Ixodinae (Acarina: Ixodidae). 1. The Subgenera of *Ixodes*. *Annals of the Entomological Society of America* 66 (3): 489–500. <https://doi.org/10.1093/aesa/66.3.489>
- Cotton M.J., Watts C.H.S. 1967. The ecology of the tick *Ixodes trianguliceps* Birula (Arachnida; Acarina; Ixodoidea). *Parasitology* 57 (3): 525 – 531. doi: 10.1017/s0031182000072401
- Doby J.M., Bigaignon G., Launay H., Costil C., Lorvellec O. 1990. Presence of *Borrelia burgdorferi*, agent of tick spirochaetosis, in *Ixodes (Exopalgiger) trianguliceps* Birula, 1895 and *Ixodes (Ixodes) acuminatus* Neumann, 1901 (Acari: Ixodidae) and in *Ctenophthalmus baeticus arvernus* Jordan, 1931 and *Megabothris turbidus* (Rothschild, 1909) (Insecta: Siphonaptera), ectoparasites of small mammals in forests in western France. *Bulletin de la Société Française de Parasitologie* 8 (2): 311–322.
- Estrada-Peña A., Mihalc A.D., Petney T.N. (Eds) 2018. *Ticks of Europe and North Africa: a guide to species identification*. Springer. doi: 10.1007/978-3-319-63760-0
- Ghosh H.S., Misra K.K. 2012. Scanning electron microscope study of a snake tick, *Amblyomma gervaisi* (Acari: Ixodidae). *Journal of parasitic diseases* 36 (2): 239–250. doi:10.1007/s12639-012-0117-0
- Hayashi F., Hasegawa M. 1983. Immature stages and reproductive characteristics of the lizard tick, *Ixodes asanumai* (Acarina: Ixodidae). *Applied Entomology and Zoology* 18 (3): 315–323. doi: <https://doi.org/10.1303/aez.18.315>
- Homsher P.J., Keirans J.E., Robbins R.G., Irwin-Pinkley L., Sonenshine D.E. 1988. Scanning electron microscopy of ticks for systematic studies: structure of Haller's organ in eight species of the subgenus *Sternalixodes* of the genus *Ixodes* (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology* 25 (5): 348–353. <https://doi.org/10.1093/jmedent/25.5.348>
- Homsher P.J., Sonenshine D.E. 1975. Scanning electron microscopy of ticks for systematic studies: fine structure of Haller's organ in ten species of *Ixodes*. *Transactions of the American Microscopical Society* 94 (3): 368–374. DOI: 10.2307/3225501 <https://www.jstor.org/stable/3225501>
- Homsher P.J., Sonenshine D.E. 1977. Scanning electron microscopy of ticks for systematic studies 2. Structure of Haller's organ in *Ixodes brunneus* and *Ixodes frontalis*. *Journal of Medical Entomology* 14 (1): 93–97. <https://doi.org/10.1093/jmedent/14.1.93>
- Homsher P.J., Sonenshine D.E. 1979. Scanning electron microscopy of ticks for systematic studies: 3. Structure of Haller's organ in five species of the subgenus *Multidentatus* of the genus *Ixodes*. In *Recent advances in acarology* 485–490. Academic Press.

- Hornok S., Kontschán J., Estrada-Peña A., de Mera I.G.F., Tomanović S., de la Fuente J. 2015. Contributions to the morphology and phylogeny of the newly discovered bat tick species, *Ixodes ariadnae* in comparison with *I. vespertilionis* and *I. simplex*. *Parasites and Vectors* 8: 47. doi: 10.1186/s13071-015-0665-0
- Kornilitsyna M.I., Korenberg E.I., Kovalevskii Yu.V., Meshcheryakova I.S. 2016. First molecular identification of the tularemia agent in the ticks *Ixodes trianguliceps* Bir. in Russia. *Molecular genetics, microbiology and virology* 31 (2): 82–86. doi 10.18821/0208-0613-2016-34-2-67-70
- Leonovich S.A. 2021. Structure of Haller's organ and taxonomy of hard ticks of the subfamily Amblyomminae (family Ixodidae). *Entomological review* 101 (5): 709–724. <https://doi.org/10.1134/S0013873821050110>
- Matei I.A., Estrada-Peña A., Cutler, S., Vayssier-Taussat M., Varela-Castro L., Potkonjak A., Zeller H., Mihalca A.D. 2019. A review on the eco-epidemiology and clinical management of human granulocytic anaplasmosis and its agent in Europe. *Parasites and Vectors* 12 (Art. 599). doi: 10.1186/s13071-019-3852-6
- Ronghang B., Roy B. 2014. Scanning electron microscopic observations on sensilla of *Ixodes acutitarsus* recovered from semi-wild cattle *Bos frontalis* Lambert. *Entomology and Applied Science Letters* 1 (4): 8–15.
- Schulze-Rostock P. 1935. Zur vergleichenden Anatomie der Zecken. (Das Sternale, die Mundwerkzeuge, Analfurchen und Analbeschilderung, ihre Bedeutung, Ursprünglichkeit und Luxurieren). *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 1–40.
- Schulze P. 1941. Das Geruchsorgan der Zecken. Untersuchungen über die Abwandlungen eines Sinnesorgans und seine stammesgeschichtliche Bedeutung. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 37 (3): 491–564.
- Schulze P. 1942. Die morphologische Bedeutung des Afters und seiner Umgebung bei den Zecken. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 38 (3): 630–658.
- Sixl W., Denng E., Waltinger H. 1971. Das Hallersche Organ von *Ixodes ricinus*. *Angewandte parasitologie* 12 (4): 225–228.
- Tretyakov K.A., Medvedev S.G., Apanaskevich M.A. 2012. Ixodid ticks in St. Petersburg: a possible threat to public health. *Estonian Journal of Ecology* 61 (3): 215–224. doi: 10.3176/eco.2012.3.04

STRUCTURE OF THE HALLER'S ORGAN IN THE TICK *IXODES (EXOPALPIGER) TRIANGULICEPS* BIRULA, 1895 (PARASITIFORMES, IXODIDAE) IN RELATION TO TAXONOMY OF THE GENUS *IXODES* LATREILLE, 1795

D. S. Fedorov

**Keywords:** *Ixodes trianguliceps*, *Exopalpiger*, Ixodidae, Haller's organ, scanning electron microscopy

SUMMARY

The Haller's organ, the main receptor organ of adults, nymphs and larvae of *Ixodes (Exopalpiger) trianguliceps* and other hard ticks, was studied using the method of scanning electron microscopy for the first time. The differences in the structure of the organ at each instar are considered. The structural features of the organ are discussed in comparison with the analogous characters of representatives of previously studied subgenera of the genus *Ixodes* and the possible use of the data obtained to clarify questions about the taxonomic and phylogenetic position of the subgenus *Exopalpiger* in the system of the genus *Ixodes*.