

И. А. Акимов, А. В. Ястребцов

РЕСПИРАТОРНАЯ СИСТЕМА КЛЕЩА *VARROA JACOBSONI* (PARASITIFORMES, VARROIDAE)

Впервые органы респираторной системы *Varroa jacobsoni*, преимущественно морфология перитрем, были описаны на основании изучения самки клеща А. В. Садовым (1980 а). В настоящее время эта работа требует значительного дополнения и детализации. К сожалению, система органов дыхания недостаточно изучена не только у *V. jacobsoni*, но и у других мезостигмат. Только у некоторых видов гамазовых клещей сем. Parasitidae (Witalinski, 1980) и одного вида уроподового клеща (Woodring, Galbraith, 1976) органы дыхания исследованы подробно. Сведения о респираторной системе других гамазовых клещей (Winkler, 1886; Steding, 1923; Neuman, 1941; Hughes, 1959; Jakeman, 1961) очень кратки и фрагментарны, что затрудняет анализ полученных этими авторами данных. Основными задачами нашей работы было изучение общей топографии респираторной системы самок, самцов и дейтонимф клеща, описание строения и выявление возможных функций перитремального комплекса, а также исследование некоторых особенностей функционирования респираторной системы *V. jacobsoni*.

Материал и методика. Расположение трахейных стволов и строение других частей респираторной системы изучали на тотальных препаратах клещей и их органов в процессе просветления в жидкости Фора и на гистологических срезах. Перитремы изучали также с помощью растрового электронного микроскопа JSM-35с. Кроме того, проводили наблюдения за живыми самками на пчелах и вне их. При этом регистрировали периодичность движений, связанных с изменением объема тела клещей, что хорошо заметно по изменению ширины участков растяжимой кутикулы между щитами вентральной поверхности тела. Наблюдали за движениями клещей при закупорке стигм и щели перитрем вазелиновым маслом.

Результаты исследований. Респираторная система состоит из ветвящихся трахей, открывающихся наружу парой дыхательных отверстий (стигм), и особых кутикулярных структур-перитрем, связанных со стигмами (рис. 1, 2). Последние расположены на вентро-латеральной стороне тела, между коксами III и IV. Каждая стигма (диаметр около 15 мкм) ведет в стигмальную полость, которая антерально соединяется с другими небольшими полостями — преатриумом и атриумом (рис. 1, 2). От каждой правой и левой атриальной полости отходят по две группы главных трахейных стволов — передних и задних (рис. 1, 1). Каждая группа в свою очередь состоит из двух дорсальных и двух вентральных стволов. Передняя группа трахейных стволов обеспечивает газообмен в гнатосоме, I—III парах ног, центральном нервном ганглии, передней части пищеварительной и выделительной систем. В ногах имеется обычно по два трахейных ствола низшего порядка, дорсальный и вентральный. Задняя группа трахейных стволов обеспечивает газообмен в органах опистосомы и III—IV парах ног. Правые и левые аксиальные стволы анастомозируют друг с другом. Направление трахей в полости тела и их ветвление индивидуально и часто несимметрично для правой и левой половин тела одной особи.

Перитремы образованы склеротизированными не замкнутыми с вентральной стороны желобками. В задней части эти желобки замыкаются в трубки, заключенные в соединительно-тканые оболочки (рис. 1, 2, рис. 2, Б, Е). У большинства гамазовых клещей перитремы тянутся от стигмальных отверстий вдоль латерального края вперед, иногда до кокс I (Hughes, 1959). У *V. jacobsoni* расположение перитрем иное (рис. 1, 1, рис. 2, А, Е). Они лежат под углом к продольной оси тела и достигают переднего края метаподального щита на уровне кокс IV. Задняя часть перитрем изгибается, образуя крючок. На утолщениях перитрем имеются стигмальные отверстия (рис. 1, 2, рис. 2, Б, Е). Внутренние поверхности стенок стигмальных и перитремальных полостей несут двухвершинные хетоиды. Наиболее длинные из них расположены

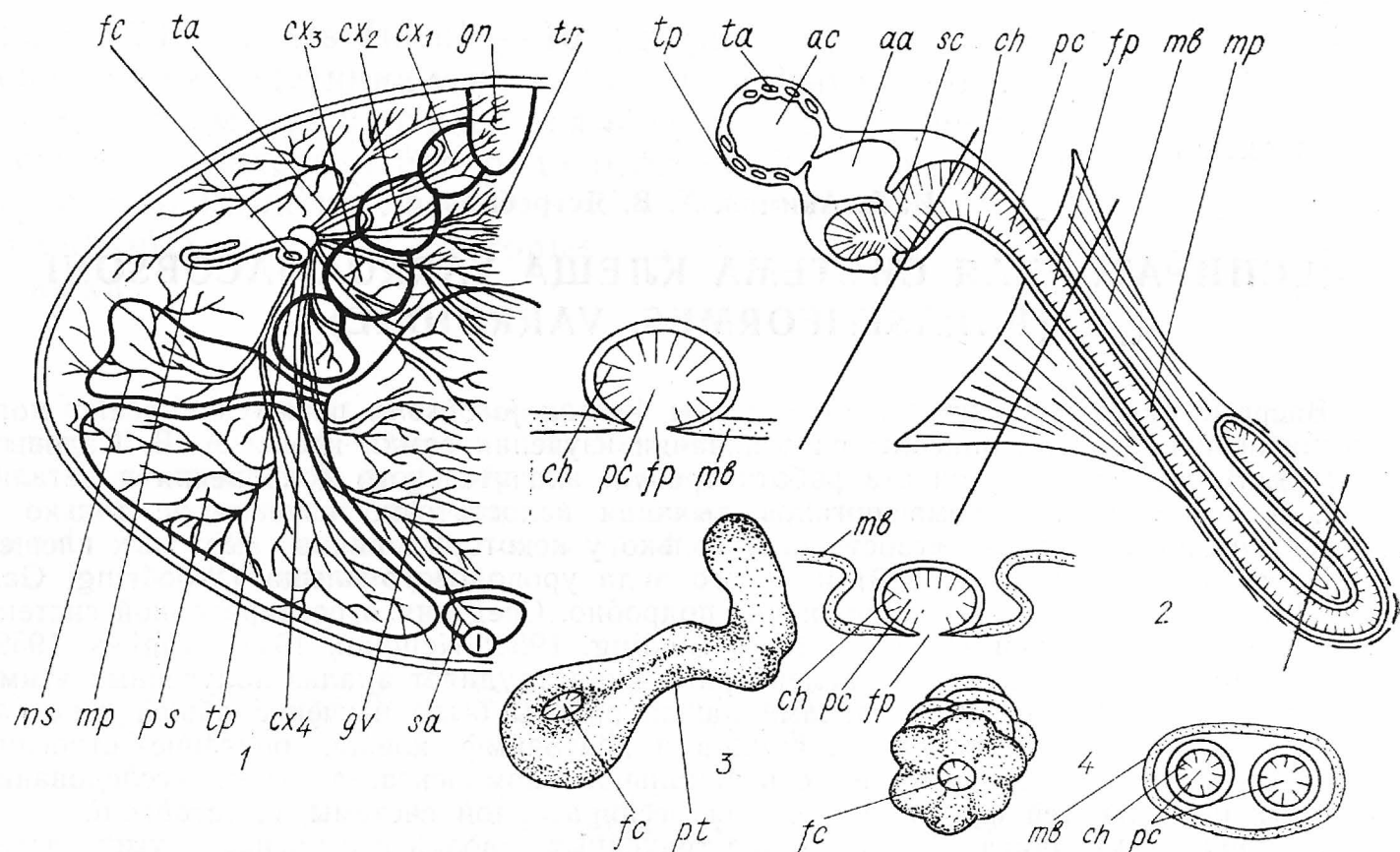


Рис. 1. Схема расположения трахей и строение перитрем:

1 — расположение трахей в левой половине тела самки; 2 — строение перитрем самки (указаны поперечные сечения на различных уровнях перитрем); 3 — перитремы самца; 4 — перитремы протонимфы; *aa* — преатриальная полость; *ac* — атриальная полость; *ch* — хетоиды; *cx*₁₋₄ — коксы I—IV пары ног; *fc* — стигмальное отверстие; *fp* — перитремальное отверстие; *gn* — гнатосома; *gv* — генито-вентральный щит; *mb* — соединительно-тканная мембрана; *ms* — метаподальный щит; *mp* — подвижная (терминальная) часть перитремы; *ps* — плейральный щит; *pt* — перитрема; *pc* — перитремальная полость; *sa* — анальный щит; *sc* — стигмальная полость; *ta* — передняя группа трахеальных стволов; *tp* — задняя группа трахеальных стволов; *tr* — трахеолы.

в стигмальных полостях. Преатриальные полости и атриум лишены хетоидов. Перитремы соединяются с идиосомой клеща мембранами, подробно описанными А. В. Садовым (1980а). Задняя часть перитрем свободная, не приросшая к поверхности идиосомы клеща, и она может отклоняться на угол до 40°. Передняя часть перитрем соединена мембранами с задней частью дугообразного пароподального щита. Мышцы-замыкатели стигмального отверстия и вообще мышцы перитрем у самок клеща нами не обнаружены.

Расположение перитрем у самцов и протонимф обычное для гамазовых клещей (рис. 1, 3, 4, рис. 2, Г). Форма и длина перитрем служат характерным признаком для каждой фазы. Перитремы протонимф находятся в зачаточном состоянии и направлены вперед (рис. 1, 4). Их длина 47, диаметр стигмального отверстия 15 мкм. Перитремы дейтонимф имеют такие же очертания, как у взрослых самок или самцов, но их границы выражены менее четко в связи с меньшей склеротизацией. Перитремы самцов (рис. 1, 3, рис. 2, Г) расположены иначе, чем у самок. Базальная часть перитрем направлена латерально, а терминальная антерально. Диаметр их стигмального отверстия составляет 25 мкм, длина частей соответственно 55 и 40 мкм.

Наблюдения показывают, что у самок клеща *Varroa*, находящихся в состоянии покоя на субстрате или под тергитами брюшка пчелы, тело периодически (2—5 раз в мин) кратковременно сжимается. Внешне это проявляется в том, что полоски растяжимой кутикулы между щитами брюшной поверхности тела и дорсальным щитом сокращаются. Одновременно наблюдается некоторое (незначительное) распрямление, а затем сгибание конечностей, вслед за которым объем тела клеща снова увеличивается. Если наблюдать клеща с дорсальной стороны, то указанное движение проявляется в том, что он периодически «вздрагивает». У лежащего на дорсальной стороне клеща, не имеющего опоры для ног, каждое «вздрагивание» сопровождается кратковременным беспорядочным движением ног. У передвигающихся клещей изменение объема тела,

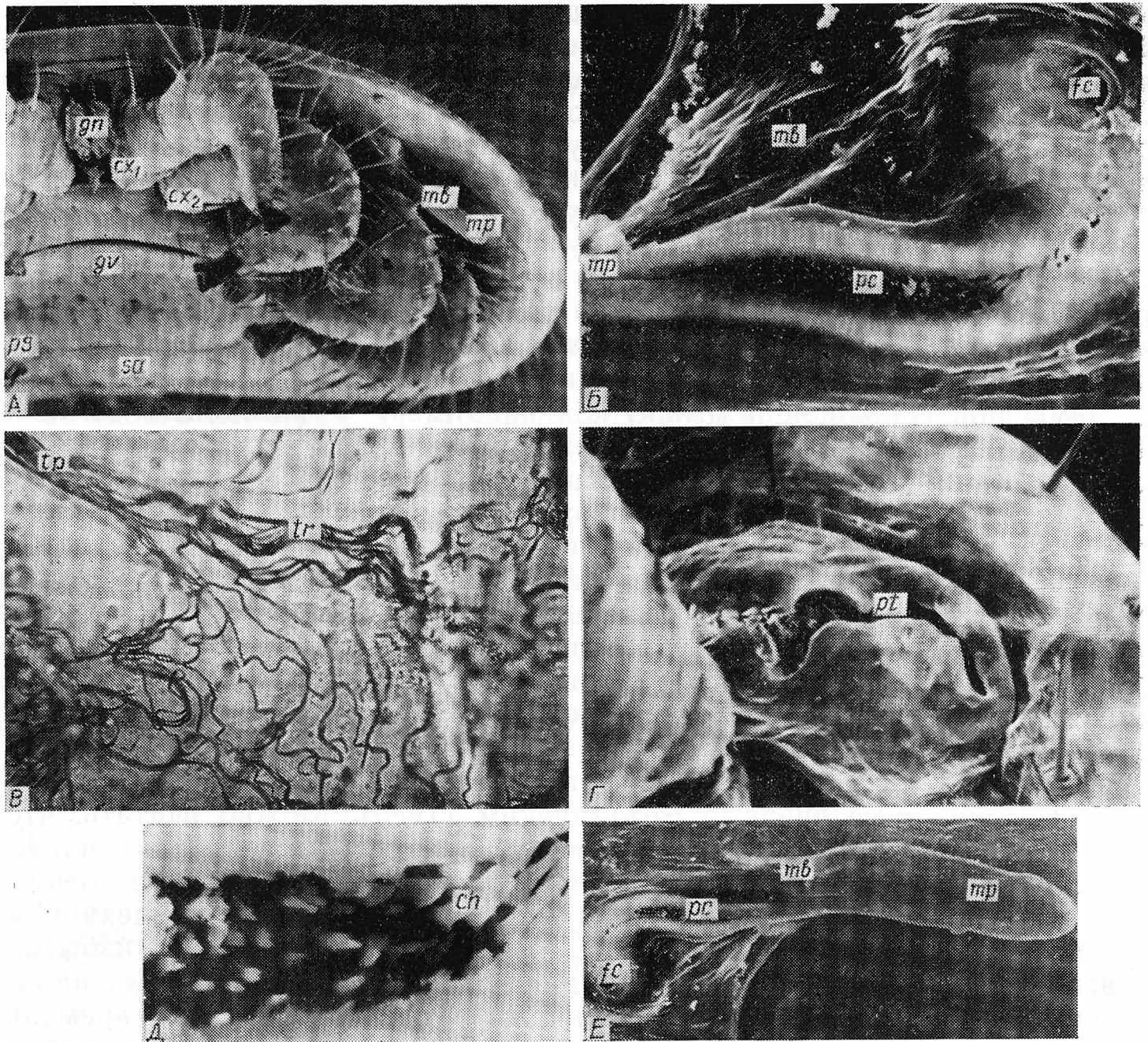


Рис. 2. Трахеи и перитремы самки и самца:

А — самка клеща с брюшной стороны (РЭМ, $\times 70$); Б — перитрема самки (РЭМ, $\times 1000$); В — ветвление трахей в теле самки (задняя группа, $\times 120$); Г — перитрема самца (РЭМ, $\times 450$); Д — хетоиды в незамкнутой части перитремы (РЭМ, $\times 6000$); Е — перитрема самки (общий вид, РЭМ, $\times 440$); ch — хетоиды; cx₁₋₂ — коксы I—II пары ног; fc — стигмальное отверстие; gn — гнатосома; gv — генито-вентральный щит; mb — соединительно-тканная мембрана; mp — подвижная часть перитремы; ps — плеуральный щит; pt — перитрема; pc — перитремальная полость; sa — анальный щит; tp — задняя группа трахеальных стволов; tr — трахеи.

судя по полоскам растяжимой кутикулы между щитами, происходит синхронно с движением ног. Закупорка одной из перитрем вазелиновым маслом приводит к резкому увеличению двигательной активности, беспорядочному сокращению флексоров ног и объема тела. Закупорка обеих стигм и щелей перитрем приводит к гибели клеща в течение 30—60 сек. Однако если при этом оставить функционировать небольшой терминальный участок перитрем, то клещ погибает лишь через 30—60 мин.

Обсуждение результатов. Важной частью хорошо развитой респираторной системы клеща *V. jacobsoni* служит перитремальный комплекс, т. е. перитремы и связанные с ними функционально полости и структуры. В отличие от других гамазид перитремы у этого вида весьма подвижны. В зависимости от действия различных факторов среды (Садов, 1980а) и в различные периоды жизнедеятельности клеща перитремы могут располагаться относительно вентральных щитов идиосомы различным образом, отгибаясь у основания. Необычность поперечного расположения перитрем у клеща *V. jacobsoni* по сравнению с большинством гамазовых клещей может быть следствием уплощения и расширения идиосомы этого эктопаразита. В процессе питания клещ вынужден погружать переднюю часть проподосомы под тергиты или стерниты брюшка пчелы. Заднее расположение перитрем обеспечивает паразиту (взрослым самкам) воз-

возможность дыхания при питании под краем брюшных члеников пчелы. К сожалению, до настоящего времени нет единого и достаточно обоснованного мнения относительно функции перитрем у гамазовых клещей. Виталинский (Witalinski, 1980) показал невозможность выполнения рецепторной функции хетоидами внутренней поверхности стигм и перитрем. Маловероятно также предположение, что эта структура предотвращает попадание в трахейную систему спор и паразитов.

Не исключено, что перитремы участвуют в регулировании водного баланса клеща. Известно, что через дыхательные отверстия членистоногие теряют значительное количество воды (Шмидт-Нельсон, 1982). Ограничение таких потерь обязательно для наземных форм и осуществляется в основном регулированием величины входного отверстия дыхательной системы при сокращении мышц, как например, у иксодовых клещей (Roshby, Hefnawy, 1973). У гамазовых клещей стигмы респираторной системы не имеют собственных мышц, и потому такой путь регулирования невозможен. В таком случае образование перитремального комплекса, и в результате этого увеличение площади внутренней поверхности полостей, а также относительное уменьшение площади входного отверстия можно рассматривать как компенсацию отсутствия запирающих мышц стигм. При этом образуется своеобразный лабиринт, стенки которого усажены хетоидами. Если хетоиды гигроскопичны, то при прохождении воздуха они должны адсорбировать воду. Не исключено, что такая влага может в дальнейшем за счет градиента осмотического давления проникать внутрь тела, т. к. в хетоидах и кутикуле перитрем имеются каналы, описанные впервые Виталинским (1980). Можно считать, что при инспирации происходит частичное увеличение относительной влажности вдыхаемого воздуха за счет влаги в перитремальном комплексе. В случае значительного содержания воды в теле клеща, этот механизм может функционировать в обратном направлении, т. е. удалять избыток влаги. Предлагаемое объяснение функций перитрем предполагает наличие активных дыхательных движений, которые до настоящего времени не отмечались. Однако наши наблюдения показали, что такие движения возможны за счет изменения объема тела при сокращении дорсо-вентральной мускулатуры опистосомы *V. jacobsoni* и внешней мускулатуры ходильных конечностей подосомы, особенно берущих начало на эндостерните. Благодаря сокращению этих групп мышц возможно создание избыточного давления в полости тела, за счет которого происходит экспирация. Характерно, что одновременно с увеличением давления внутриполостной жидкости на стенки трахей и трахеол, в результате которого происходит экспирация, увеличивается давление на все участки тела, в том числе и на конечности. Как отмечалось ранее (Акимов, Ястребцов, 1983), терминальные членики конечностей не имеют мышц-антагонистов. Мышечная система представлена в них исключительно флексорами, а распрямление конечностей происходит благодаря увеличению гидростатического давления, что и наблюдается при экспирации. Это побочное явление сокращения дорсовентральных мышц компенсируется сокращением флексоров терминальных члеников конечностей. Именно в результате этих процессов при каждом сокращении дорсо-вентральных мышц клещ «вздрагивает». Во время перемещения чередование различных уровней давления в полости тела клеща происходит благодаря сокращению внешних мышц ходильных конечностей.

Перитремальный комплекс может также обеспечивать клещам определенный запас воздуха в полостях перитрем при погружении в воду. Известно, что самки клещей *V. jacobsoni* способны некоторое время находиться под водой (Садов, 1980б). В то же время при закупорке стигм вазелиновым маслом клещ погибает в течение 1 мин. Возможно, что перитремы в случае попадания клеща в воду могут выполнять функцию пластрона орибатид — Krantz, Baker, 1982), подобно тому, как это было отмечено для удоподовых клещей (Woodring, Galbrath, 1976).

В целом респираторная система клеща *V. jacobsoni* характеризуется прежде всего сложно устроенным перитремальным комплексом, обеспечивающим, по нашему мнению, регулирование водного баланса клеща при транспирации за счет развития лабиринтообразных воздухопроводов, стенки которых из-за большого количества хетоидов имеют огромную поверхность. Наличие такого сложно устроенного наружного комплекса связано, по всей видимости, с отсутствием запирающих стигмы мышц, как это наблюдается у иксодид (Roshby, Hefnawy, 1973). Подвижность крыловидных, не прикрепленных к кутикуле идиосомы перитрем, способных отгибаться под различными углами к плоскости вентральной поверхности, обеспечивается не собственными мышцами, а мышцами пароподального щита, связанного мембранами с перитремами. Такая подвижность перитрем *V. jacobsoni* служит характерным показателем адаптации этой системы органов к паразитированию под тергитами пчелы. Впервые отмеченные у гамазовых клещей дыхательные движения способствуют функционированию перитремального комплекса и всей системы.

Таким образом, респираторная система клеща *Varroa jacobsoni* несет черты морфо-функциональной адаптации не только к широкому спектру условий внешней среды, с которыми встречаются гамазовые клещи в целом, но и к специфическим требованиям весьма своеобразной и узкой экологической ниши, характерной для этого эктопаразита пчел.

Respiratory System of the Mite *Varroa jacobsoni* (Parasitiformes, Varroidea). Akimov I. A., Yastrebtsov A. V.—Vestn. zool., 1984, No. 3. Respiratory system in *Varroa jacobsoni* consists of 4 pairs of anterior and 4 pairs of superior tracheal stems, a pair of stigmal orifices, situated laterally between III and IV pairs of coxae, and a pair of peritremes, situated transversally. Preatrial and atrial chambers, giving the rise to tracheal stems and peritremal tubes, are connected with stigmal orifices. Peritremes with their ability to fold downward and stigmae have no own muscles. A complex peritremal system is probably responsible for water balance at a mite transpiration. The active breathing movements (2 to 5 times per min.) are due to opistosomal dors-ventral muscles and external muscles of the walking legs. Under mite movement, tracheal ventilation is continuous.

- Акимов И. А., Ястребцов А. В. Мышечная система самки клеща *Varroa jacobsoni* (Oudemans, 1904) — паразита медоносной пчелы. II. Мышцы ходильных конечностей и идиосомы.—Вестн. зоологии, 1983, № 4, с. 70—75.
- Садов А. В. Дыхательный аппарат самки клеща Варроа яacobsoni.—Ветеринария, 1980а, № 11, с. 43—47.
- Садов А. В. Жизнедеятельность клеща варроа в различных условиях.—Пчеловодство, 1980, б, № 1, с. 17—18.
- Шмидт-Нельсон К. Физиология животных (Приспособление и среда).—М.: Мир, 1982.—Т. 1.—414 с.
- Hughes T. E. Mites or the Acari.—London: Athlonepress, 1959.—224 p.
- Jakeman L. A. R. The Internal Anatomy of the Spiny Rat Mite, *Echinolaelaps echidninus*.—J. Parasitol., 1961, 47, N 2, p. 329—349.
- Krantz G. W., Baker G. T. Observations on the plastron mechanism of *Hydrozetes* sp.—Acarologia, 1982, 23, N 3, p. 273—277.
- Neuman K. W. Beitrage zur Anatomie und Histologie von *Parasitus kempersi*.—Z. Morph. Okol. Tier., 1941, 37, N 4, S.613—682.
- Roshby M. A., Hefnawy T. The Functional Morphology of Haemophysalis spiracles (Ixodidae).—Z. Parasitenk., 1973, 42, p. 1—10.
- Steding E. Zur Anatomie und Histologie von Halarachne otariae.—Zachr. Wiss. Zool., 1923, 121, N 3, S. 443—468.
- Winkler W. Anatomie der Gamasiden.—Arb. Zool. Inst. Un. Wien, 1886, 7, S. 317—354.
- Witalinski W. Fine structure of the respiratory system in mite from the family Parasitidae.—Acarologia, 1980, 21, N 3/4, p. 330—339.
- Woodring J. P., Galbraith C. A. The Anatomy of the adult Uropodid *Fuscouropoda agitis*, with comparative observation on the other Acari.—J. Morphol., 1976, 150, p. 19—58.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 21.02.83