

увеличиваются размеры конечностей и фурки, число члеников в них и вооруженность щетинками; закладывается и развивается половая система. Взрослый (имагинальный) этап характеризуется гладкой поверхностью в центральной части створок, крупно- и мелко-ячеистой скульптурой вблизи свободного края, на переднем крае хорошо выражена вторичная зона сращения и полые конусовидные бугорки; на заднем крае правой створки имеется крупный шип; отпечатки аддуктора слегка смещены к переднему краю.

2. Размеры раковин зависят от условий обитания и варьируют у половозрелых особей от 1,8 мм в неблагоприятных до 2—2,14 мм в благоприятных условиях. Наиболее стабильны размеры раковин у особей первых двух-трех стадий, по мере роста животных изменчивость усиливается. В меньшей мере у особей данной стадии изменчивы очертания створок, величина обызвествленной части внутренней пластинки, скульптура поверхности и расположение мускульных отпечатков аддуктора. В то же время форма и число мускульных пятен аддуктора на обеих створках одной особи обычно незначительно варьируют, главным образом, у взрослых и предшествующих имагинальному этапу двух стадий (рис. 3, 7, 8).

- Казьмина Т. А. Стратиграфия и остракоды плиоцена и раннего плейстоцена юга Западно-Сибирской равнины.— Новосибирск: Наука, 1975.— 176 с.
- Коваленко А. Л. Морфологические изменения раковины *Cypris rubega* в онтогенезе (Crustacea, Ostracoda).— В кн.: Фауна позднего кайнозоя междуречья Днестр — Прут. Кишинев, 1978, с. 16—28.
- Шорников Е. И. Обзор рода *Zabythocypris* (Ostracoda, Bairdiacea).— Зоол. журн., 1980, 59, вып. 2, с. 186—198.
- Absolon A. Ostracoden aus einigen Profilen Spät- und postglazialer.— Karbonatablagerungen in Mitteleuropa, 1973, 13, S. 47—95.
- Diebel K., Wolfschlagel H. Ostracoden aus der Jungpleistocenen Travertin von Ehringdorf bei Weimar.— Abhandlungen, 1975, H. 23, S. 91—136.
- Müller G. W. Ostracoden.— In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Berlin, 1894, S. 1—450.

Институт геофизики и геологии АН МССР

Получено 25.05.83

УДК 595.422:591.463:638.154.6

И. А. Акимов, А. В. Ястребцов

РЕПРОДУКТИВНАЯ СИСТЕМА КЛЕЩА *VARROA JACOBSONI*

II. РЕПРОДУКТИВНАЯ СИСТЕМА САМЦА И СПЕРМАТОГЕНЕЗ

Самцы клеща *Varroa jacobsoni*, как и его самки, развиваются в запечатаном пчелином и трутневом расплоде и вскоре после оплодотворения самок погибают, не покидая ячеек (Гапонова, Гробов, 1978). Они резко отличаются от самок размерами и формой тела и не способны питаться во взрослом состоянии, так как их хелицеры превратились в часть копулятивного аппарата. Репродуктивная система этих эфемерных самцов до последнего времени никем не изучалась. У гамазовых клещей других видов, как правило, исследовали либо анатомию репродуктивной системы самцов (Winkler, 1886; Michael, 1892; Warren, 1940, 1941; Neuman, 1941; Белозеров, 1957; Young, 1968; Петрова, 1970; Mathews, Oliver, 1976 a, b) без подробного описания гистологии отдельных органов, либо только последние стадии сперматогенеза — спермиогенез (Sokolov, 1934; Witalinski, 1975; 1976, 1979; Alberti, 1980). Целью нашей работы было изучение анатомии, гистологии и развития репродуктивной системы самца *V. jacobsoni*, а также исследование процесса сперматогенеза.

Материал и методика. Самцов клеща *V. jacobsoni* брали из трутневого расплода. Методика тотальной окраски и гистологических исследований описана нами ранее (Акимов, Ястребцов, 1984).

Результаты исследований. Репродуктивная система самца состоит из семенника, пары семяпроводов, семяизвергательного канала, который открывается половым отверстием (воронкой) на стернальной части щита

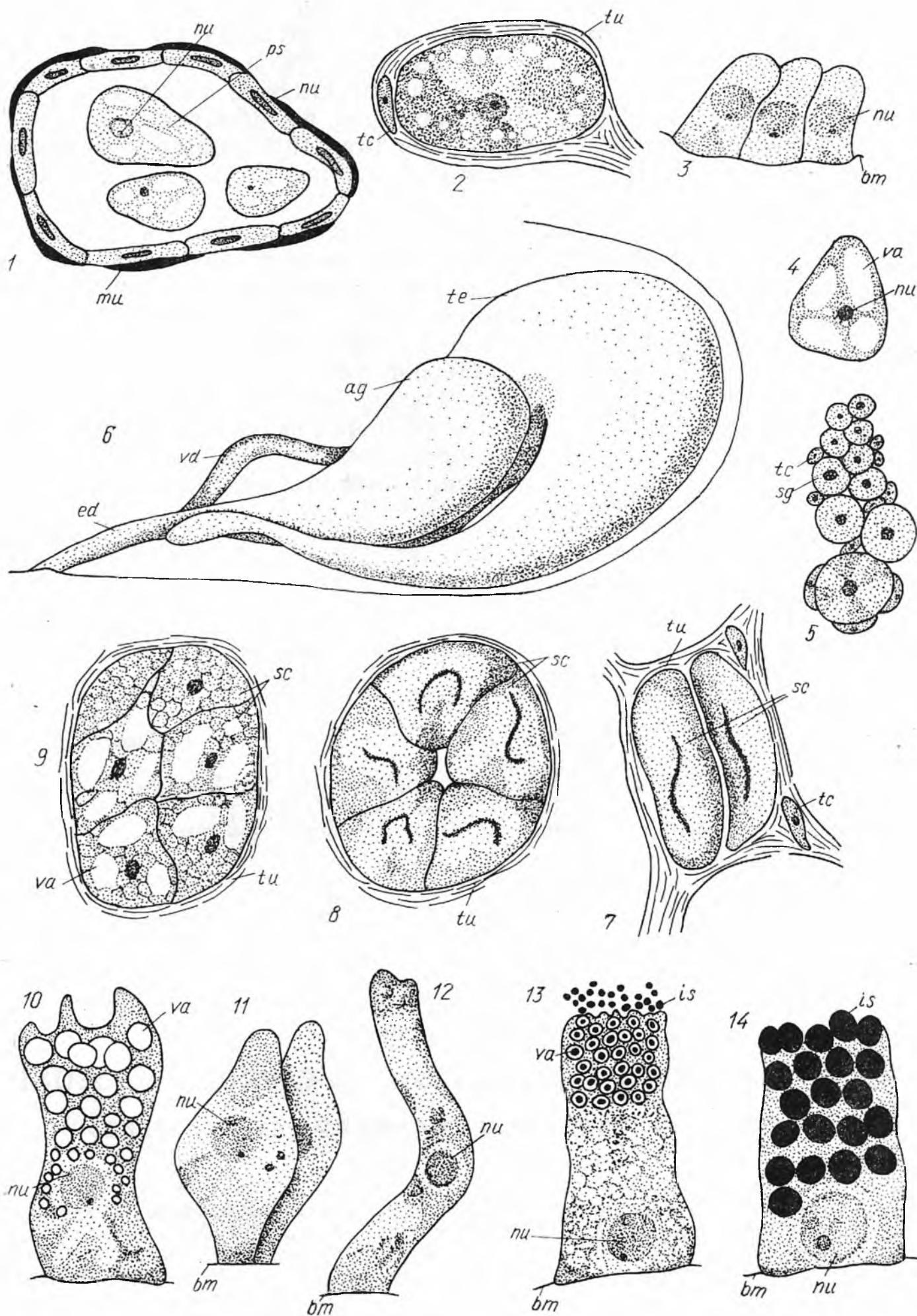


Рис. 1. Схема элементов репродуктивной системы самца *V. jacobsoni*:

1 — проспермии в просвете семяпровода; 2 — сперматоцит перед началом митоза; 3 — клетки придаточной железы дейтонимфы; 4 — зрелый проспермий; 5 — образование сперматоцитов в процессе роста сперматогоний; 6 — общая схема репродуктивной системы самца; 7 — сперматоциты после первого митотического деления; 8 — сперматоциты после последнего митотического деления; 9 — образование проспермиев в сперматоците (ранняя фаза); 10 — клетка придаточной железы первого типа; 11 — клетки придаточной железы второго типа; 12 — клетка придаточной железы третьего типа; 13 — клетка придаточной железы четвертого типа; 14 — клетка придаточной железы пятого типа; *ag* — придаточная железа; *bm* — базальная мембрана; *ed* — семяизвергательный канал; *is* — секреторные гранулы; *mu* — мышцы; *nu* — ядро; *ps* — проспермии; *sc* — сперматоциты; *sg* — сперматогонии; *tc* — трофоциты; *te* — семенник; *tu* — оболочка сперматоцита; *va* — вакуоли; *vd* — семяпроводы.

между коксами второй пары ног, и непарной придаточной железой, проток которой впадает в семяизвергательный канал (рис. 1, 6). Репродуктивная система самца занимает 2/3 объема опистосомы (в основном за

счет крупного семенника). У половозрелых особей подковообразный, непарный семенник занимает заднюю часть опистосомы. Доли семенника направлены антеро-латерально, а центральная часть расположена постеро-дорсально. Размеры семенника зависят от степени развития половых продуктов, но в среднем его высота составляет 370, длина до 250, ширина (в дорсальной части) — 490 мкм. От передних долей семенника отходят парные, извитые семяпроводы, которые, сливаясь друг с другом и с протоком придаточной железы, образуют семяизвергательный канал. Хорошо развитая придаточная железа находится вентрально в опистосоме, задняя ее часть изгибается дорсально. Общая длина железы 180 мкм. Семяизвергательный канал короткий. Значительная часть его проходит под синганглием.

Семенник окружен соединительнотканой оболочкой, внутри которой изредка располагаются мелкие клетки. Толщина оболочки около 5 мкм. Клетки ее имеют овальную форму, длина их в среднем составляет 6,5 мкм, диаметр ядра 5,5 мкм. Весь объем семенника заполнен развивающимися генеративными элементами. Наиболее молодые клетки находятся в центральной части семенника и представлены закончившимися рост сперматогониями. Это довольно крупные клетки, длиной до 50 мкм, с гранулированной цитоплазмой. Ядра их (диаметр до 16 мкм) трудно различимы и слабо окрашиваются, периферическая зона цитоплазмы обычно вакуолизирована. Сперматогонии, как и у *Gamasus magnus* (Sokolov, 1934), проходят четыре митотических деления, суммарный объем клеток при этом практически не увеличивается (рис. 1, 2, 7, 8; 2, 1, 2). Дочерние клетки не разделяются и образуют скопления, называемые сперматоцистами, или «клонами». Каждая сперматоциста окружена мембраной толщиной до 2 мкм. В результате митотических делений в сперматоцисте образуется 16 клеток, причем их деление происходит синхронно. Наиболее часто на препаратах наблюдается профазы митоза. Сперматоциты сперматоцист непосредственно образуют проспермии, как у клеща *Dermanyssus gallinae* (Mathews, Oliver, 1976a). Мейоз не наблюдается. После окончания митоза сперматоциты обособливаются, ядра их становятся хорошо заметными и интенсивно окрашиваются по периферии, цитоплазма вакуолизируется. Далее, в процессе развития, вакуоли увеличиваются и сливаются между собой. Проспермии на срезах треугольной формы, размеры их 32×17 мкм. Дальнейшее развитие половых клеток в теле самца не происходит, а в семяпроводах наблюдаются такие же проспермии (рис. 1, 1, 4). Сперматоцисты, содержащие зрелые проспермии, находятся в передних долях семенника, у семяпроводов. В результате лизиса мембран сперматоцист проспермии попадают в семяпровод. В семеннике половозрелого самца насчитывается около 30 сперматоцист на различных стадиях развития.

Семяпроводы выстланы сидящими на базальной мембране эпителиальными клетками с сильно удлинненными ядрами (рис. 1, 1). Базальная мембрана оплетена снаружи очень тонкими (около 1 мкм) мышечными фибриллами. Просвет семяпроводов округлый, диаметром около 36 мкм. У зрелых самцов в просвете наблюдаются проспермии.

Придаточная железа, проток которой впадает в семяизвергательный канал в месте слияния семяпроводов, окружена тонким слоем эпителиальных клеток. Сама железа образована большой массой секреторных клеток, имеющих различное строение. Среди них можно выделить пять морфологических типов секреторных клеток. Большую часть железы занимают столбчатые клетки (30×14 мкм) с крупными (диаметр 5,5 мкм) ядрами, расположенными в базальной части. Апикальная часть клетки заполнена вакуолями, диаметр которых увеличивается по направлению к апикальной поверхности и достигает 7 мкм (рис. 1, 10). Сама апикальная поверхность клеток неровная. За счет сильной вакуолизации апикальных частей этих клеток просвет железы на срезах кажется пористым и неровным. Клетки второго типа (рис. 1, 11) располо-

жены на вентральной поверхности железы в центральной ее части. Они колбовидные (длина 12 мкм), с ядром в центральной расширенной части клетки (диаметр 2,5 мкм). Ядро и цитоплазма их плотные, интенсивно окрашиваются азаном и гематоксилином, вакуолизации не наблюдается. Эти клетки располагаются группой по 5—6 штук. Клетки третьего типа сходны по морфологии с первым типом, но они в 2 раза уже и имеют S-образный изгиб в центральной части. Ядра этих клеток мельче, цитоплазма также интенсивно окрашивается и не имеет четкой вакуолизации. Как и клетки второго типа, они располагаются на вентральной и дорсальной поверхностях центральной части железы, образуя группы из 2—4 клеток (рис. 1, 12). Клетки четвертого типа обычно сконцентрированы в передней части железы, образуя совместно с клетками пятого типа «пояс». Это столбчатые клетки 55 мкм длиной с расположенным у основания ядром (диаметр его 6 мкм). Ядро имеет хорошо окрашивающееся ядрышко (диаметр 2 мкм). Апикальные части клеток заполнены вакуолями, внутри которых расположены интенсивно окрашивающиеся гранулы (диаметр их достигает 2,5 мкм) (рис. 1, 13). В передней части железы, за клетками четвертого типа, имеются сходные с ними клетки пятого типа. Отличаются они тем, что апикальные части этих клеток имеют более крупные вакуоли с интенсивно окрашивающимся содержимым. Диаметр вакуолей достигает 5 мкм, за счет чего «пояс» клеток пятого типа на срезах имеет вид скопления интенсивно окрашивающихся включений, которые маскируют ядра и границы клеток. Длина этих клеток составляет около 13 мкм, диаметр ядра 5,5 мкм. Диаметр протока придаточной железы у половозрелых самцов 7,5—8,5 мкм. В передней части просвета наблюдаются интенсивно окрашивающиеся включения клеток четвертого типа. Просвет железы незаметно переходит в просвет семяизвергательного канала, строение которого в задней части сходно со строением семяпроводов. Передняя часть семяизвергательного канала выстлана кутикулой. В канале не наблюдалось ни скопления проспермиев, ни каких-либо морфологических образований для накопления созревших половых продуктов. Диаметр просвета семяизвергательного канала 15 мкм.

Описание репродуктивной системы протонимф сделано нами ранее (Акимов, Ястребцов, 1984). У только что перелинявших дейтонимф в дифференцировавшихся к этому времени семенниках наблюдаются сперматогонии на различных стадиях роста (рис. 1, 5), окруженные эпителиальными клетками, которые, вытягиваясь, образуют вокруг растущего сперматогония сперматоцисту. Вокруг каждого сперматогония насчитывается до 6 таких клеток. Сперматогонии достигают размеров 34 мкм с ядром 7 мкм. Клетки оболочки сперматоцист на этой стадии достигают 5 мкм в длину и до 2,5 мкм в диаметре. У самцовых дейтонимф, приступивших после питания к линьке, отсутствуют первичные половые клетки, а также не приступившие к росту сперматогонии. В то же время у них увеличивается количество сформированных сперматоцист с закончившими свой рост сперматогониями и сперматоцист, которые содержат сперматоциты в процессе митоза. У дейтонимф дифференцируются семяпроводы, семяизвергательный канал и зачатки придаточной железы, однако клетки последней еще не дифференцированы. Эти клетки столбчатые с центрально расположенным ядром (размер клеток 9×3 мкм, диаметр ядра 2,5 мкм с хорошо заметным ядрышком) (рис. 1, 3). Диаметр просвета железы на этом этапе развития составляет около 2 мкм. Передняя часть семяизвергательного канала образуется только после линьки. У молодых самцов происходит дифференциация клеток придаточной железы и образование проспермиев в сперматоцистах. В то же время сперматогонии на стадии роста у них исчезают.

В семенниках взрослых самцов имеются только сперматоцисты со сперматоцитами и проспермиями.

С репродуктивной системой самца (с его копулятивным аппаратом) функционально связаны хелицеры, которые в результате специализации у взрослых самцов полностью потеряли функцию органов пищедобывания. Подвижный палец хелицер видоизменился в сперматодактиль (рис. 3, 1, 2), с помощью которого сперма переносится из половой воронки в гонопору самки, как это было описано для *Haemogamasus ambulans* (Young, 1970).

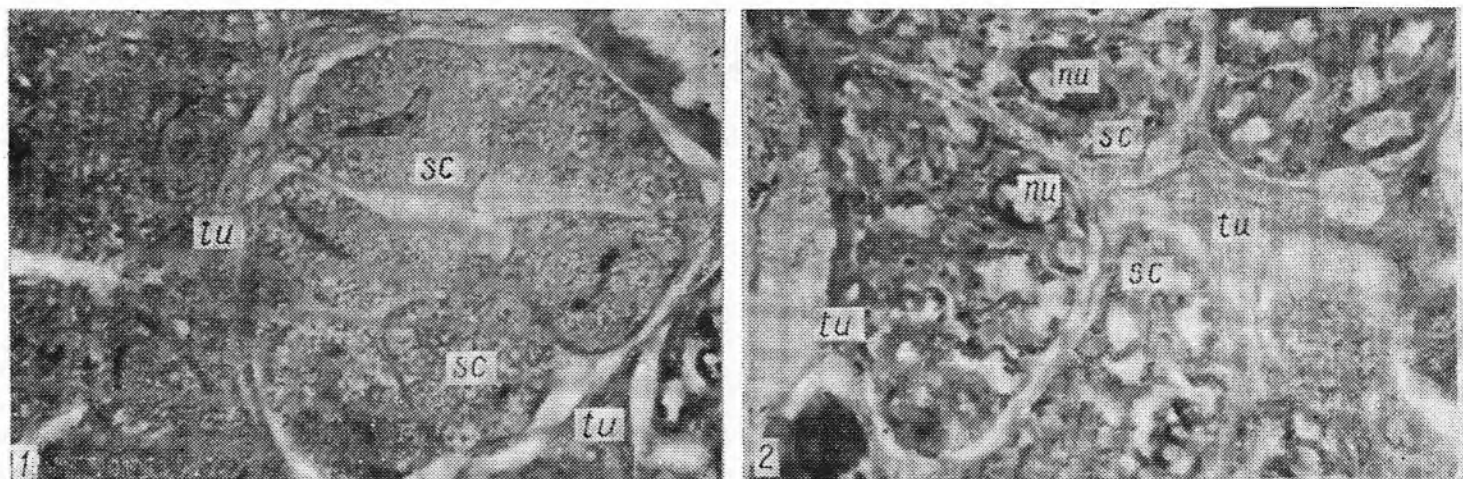


Рис. 2. Процесс образования проспермиев у *V. jacobsoni*:

1 — участок семенника в момент митоза ($\times 700$); 2 — образование проспермиев в сперматоците ($\times 700$); *nu* — ядро; *sc* — сперматоциты; *tu* — оболочка сперматоцита.

Обсуждение результатов. Репродуктивная система самца *V. jacobsoni* в целом сходна с репродуктивной системой других видов гамазовых клещей (Winkler, 1886; Michael, 1892; Warren, 1940, 1941; Neuman, 1941; Белозеров, 1957; Young, 1970; Петрова, 1970; Mathews, Oliver, 1976 a, b). Анатомические различия заключаются в количестве, степени слияния и в форме семенников и других частей репродуктивной системы.

В то же время непродолжительность жизни взрослого самца *V. jacobsoni*, не покидающего ячейку сотов и непитающегося, наложила отпечаток на функциональную морфологию многих органов его репродуктивной системы. Относительно функции хелицер, превратившихся из органов добывания пищи в орган копуляции, мы упоминали. В то же время для самца *V. jacobsoni* характерна ранняя дифференциация половых клеток. Так, в семенниках взрослых самцов *V. jacobsoni* отсутствует герминативная зона, содержащая первичные половые клетки, как это наблюдается у некоторых других гамазовых клещей (Neuman, 1941; Young, 1970; Петрова, 1970). В связи с этим, вероятно, сперматоциты в сперматоцитах в значительной мере обособлены и не представляют собой многоядерную протоплазму, как например у *Cosmolaelaps cuneifer* (Warren, 1941). Установлено, что количество сперматоцитов ограничено, у взрослых самцов новые сперматоциты не образуются. Образование же половых клеток происходит исключительно за счет развития уже закончивших период роста сперматогониев. В процессе сперматогенеза мы не наблюдали ни картины мейотического деления, ни других процессов, которые косвенно были бы с ними связаны. Подобный тип сперматогенеза отмечался для клещей *Dermanyssus gallinae* (Mathews, Oliver, 1976a) и характерен для клещей с гапло-диплоидным типом детерминации пола. Развитие репродуктивной системы самца *V. jacobsoni* непосредственно связано с питанием различных фаз развития клеща на расплоде. Половые клетки начинают развиваться у протонимфы после ее питания, как это было отмечено ранее (Акимов, Ястребцов, 1984). В общем картину сперматогенеза у *V. jacobsoni* можно представить следующим образом. Первичные половые клетки (после питания протонимфы) дают начало сперматогониям и питающим клеткам. К этому времени протонимфа, завершив фазу предлиночного покоя, линяет и превращается в дейтонимфу. Для продолжения сперматогенеза дейтонимфа должна

питаться. После питания дейтонимфы сперматогонии после деления вступают в фазу роста и значительно увеличиваются в размерах. Количество питающих клеток около растущих сперматогониев постоянно. После окончания роста сперматогонии, окруженные питающими клетками, образуют сперматоциты («клоны») и приступают к митотическому делению. Всего проходит 4 митотических деления, в результате которых образуется 16 сперматоцитов. К этому времени дейтонимфа,

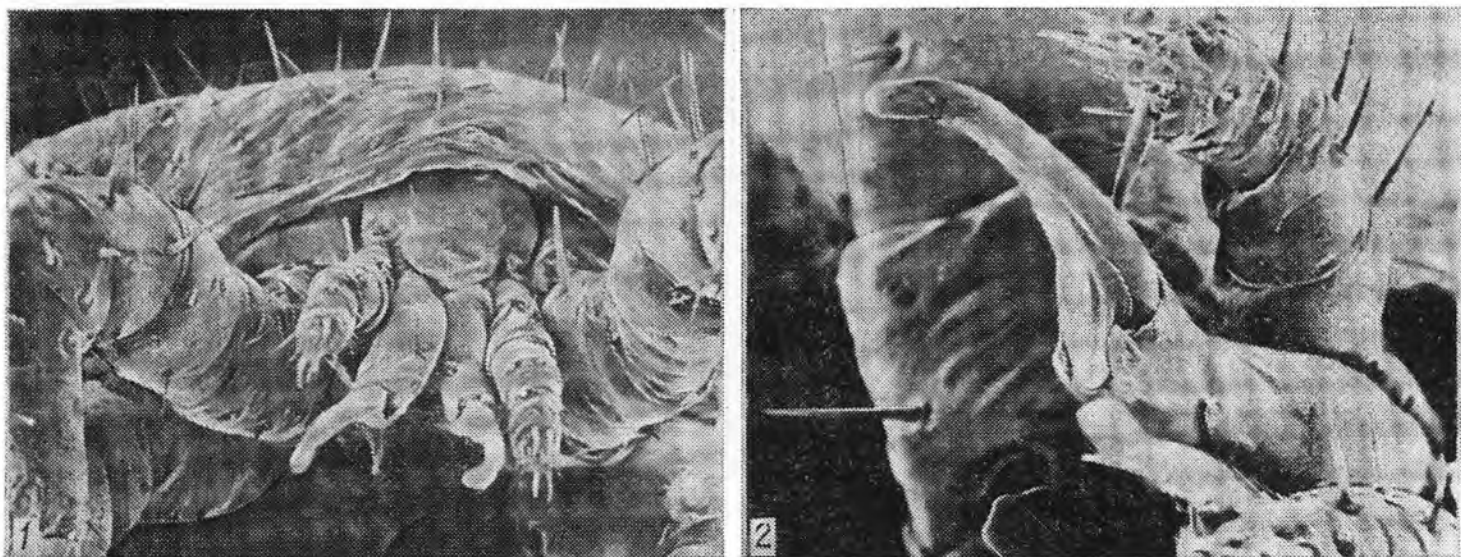


Рис. 3. Хелицеры самца *V. jacobsoni*:
1 — вид спереди (РЭМ, $\times 200$); 2 — сперматодактиль (РЭМ, $\times 700$).

завершив фазу предлиночного покоя, линяет и превращается в молодого самца, в семенниках которого сперматоциты без редукционного деления образуют проспермии. Образованием проспермиев заканчивается процесс сперматогенеза в семенниках самцов. Дальнейшее изменение проспермиев происходит только после попадания их в семяприемник самки. Каждый самец производит всего около 600 проспермиев, но этого количества достаточно, чтобы оплодотворить самок в одной ячейке.

Важной частью репродуктивной системы самцов является придаточная железа, описанная практически у всех изученных в этом отношении видов. К сожалению, большинство авторов не описывают гистологию этой важной структуры. Такие данные имеются лишь в работе Ноймана (Neuman, 1941), который выделяет пять типов клеток в придаточной железе клеща *Parasitus kampersi*. Дифференциация клеток придаточной железы самца *V. jacobsoni* несколько отличается от описания Ноймана (1941), хотя общее количество типов клеток совпадает. Секрет придаточной железы у клеща *Parasitus kampersi*, по-видимому, формирует сперматофор, однако у *V. jacobsoni* он не обнаружен. Считается также, что секрет такого рода желез стимулирует физиологические функции самки (Кожанова, Реутская, 1983). Возможно, что именно многообразие функций и связано с такой значительной дифференциацией клеток придаточной железы самца.

Таким образом, при общем сходстве репродуктивной системы самцов гамазовых клещей, у самца *V. jacobsoni* наблюдаются черты специализации отдельных элементов этой системы к паразитированию на расплоде медоносной пчелы. Это проявляется прежде всего в синхронизации сперматогенеза с основными этапами развития расплода пчел и в общей специализации взрослых самцов исключительно к функции репродукции за счет атрофии других важных функций организма.

Reproductive System of *Varroa jacobsoni*. II. Male Reproductive System and Spermatogenesis. Akimov I. A., Yastrebtsov A. V.—Vestn. zool., 1985, No. 2. Reproductive system of *Varroa jacobsoni* male is represented by horse shoe-shaped testicle, paired vas deferens, ejaculatory duct and unpaired accessory gland. Five structurally distinct cell

types are recognized in the accessory gland. Germarium absence is shown in adult male testicles, so that reproductive capacity realization depends on qualities acquired during instar development. No meiosis takes place during spermatogenesis. During its life, a male produces ca. 600 spermatids (prespermatozoa). Spermatogenesis is completed at the stage of spermatids, spermiogenesis continues within female's sacculus foemineus. Adult male activity is restricted to reproduction, other important organic functions are respectively suppressed. Male's chelicerae are adjusted for copulation only and cannot bear any other functions. Reproductive system development during male nymphal stages is strongly connected with feeding on the bee brood.

- Акимов И. А., Ястребцов А. В. Репродуктивная система клеща *Varroa jacobsoni*. I. Репродуктивная система самки и оогенез.— Вестн. зоологии, 1984, № 6, с. 61—68.
- Белозеров В. Н. К биологии и анатомии клеща *Poecilochirus necrophori* (Parasitiformes, Parasitidae).— Зоол. журн., 1957, 36, вып. 12, с. 1802—1813.
- Гапонова В. С., Гробов О. Ф. Клещевые заболевания пчел.— М.: Россельхозиздат, 1978.— 91 с.
- Кожанова Н. И., Реутская О. Е. Гормональная регуляция репродуктивного развития.— В кн.: Гормональная регуляция развития насекомых. Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва, 1983, 64, с. 64—81.
- Петрова В. И. Строение и развитие мужской половой системы хищного клеща фитосейюлюса.— Изв. АН Латв. ССР, 1970, № 5, с. 24—27.
- Alberti G. Zur Feinstruktur der Spermien und Spermacytogenese der Milben (Acari). 1. Anactinotrichida.— Zool. Jb. Anat., 1980, 104, p. 77—138.
- Michael A. D. On the variations in the internal anatomy of the Gamasinae, especially in that of the genital organs, and on their mode of coition.— Trans. Linn. Soc. London, 1892, 5, p. 281—314.
- Neuman K.-W. Beitrage zur Anatomie und Histologie von *Parasitus kampersi*.— Z. Morph. Ökol. Tier., 1941, 37, S. 613—682.
- Mathews J., Oliver J. Reproductive morphology and spermatogenesis in *Dermanyssus gallinae* (Acari, Dermanyssidae).— J. Morphol., 1976 a, 150, p. 825—242.
- Mathews J., Oliver J. Reproductive morphology of *Ornityonysus sylviarum* (Acari, Macroonyssidae).— J. Parasitol., 1976 b, 62, p. 470—474.
- Sokolov I. I. Untersuchungen über die Spermatogenese bei den Arachniden V. Über die Spermatogenese der Parasitidae (Gamasidae, Acarie).— Z. Zellforsch. mikrosk. Anat., 1934, 21, S. 42—109.
- Warren E. On the genital system of *Dermanyssus gallinae* and several other Gamasidae.— Ann. Natal. Mus., 1940, 9, p. 841—859.
- Warren E. On the genital system and the modes of reproduction and dispersal in certain gamasid mite.— Ibid., 1941, 10, p. 95—126.
- Winkler W. Anatomie der Gamasiden.— Arb. Zool. Inst. Wien., 1886, 7, S. 317—354.
- Witalinski W. Spermatogenesis in Free Living Mite, *Pergamasus viator* Halas. 1. Fine structure of spermatozoa.— Z. mikr.-anat. Forsch., 1975, 89, p. 1—17.
- Witalinski W. Spermatogenesis in Free Living Mite, *Pergamasus viator* Halas. 2. Spermatogenesis.— Ibid., 1976, 90, p. 657—680.
- Witalinski W. Fine structures of the spermatozoon in the mite *Parasitus niveus* (Mesostigmata, Acari).— Int. J. Invert. Reprod., 1979, 1, p. 141—149.
- Young J. H. The morphology of *Haemogamasus ambulans*. Reproductive system (Acari, Haemogamasidae).— J. Kansas Entomol. Soc., 1970, 41, p. 532—543.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 21.02.83