

**СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ МЫШЦ РОТОВОГО АППАРАТА  
И КОНЕЧНОСТЕЙ ОБЫКНОВЕННОГО ПАУТИННОГО КЛЕЩА  
*TETRANYCHUS URTICAE* C. L. КОСН.  
(TROMBIDIFORMES, TETRANYCHOIDEA)**

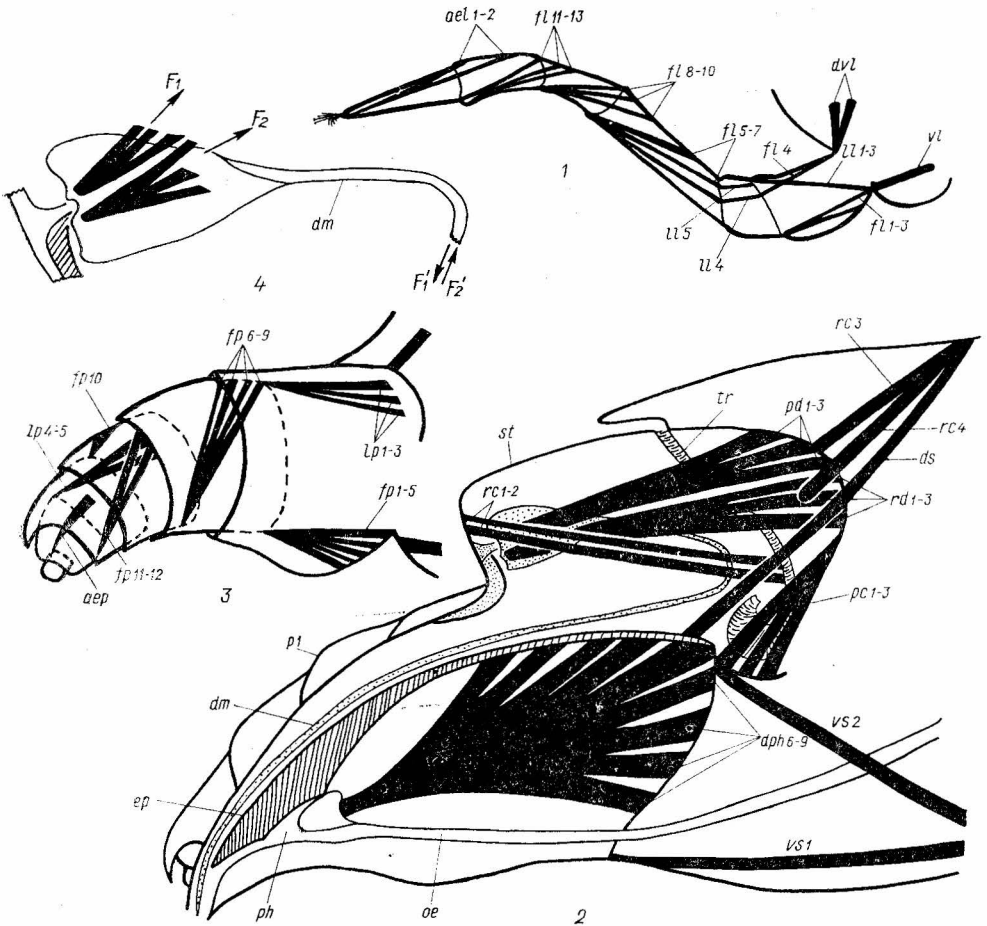
Специализация ротовых органов обыкновенного паутинного клеща к пище давно обратила на себя внимание исследователей. В настоящее время особенности морфологии гнатосомы, как впрочем, и многих других органов этого экономически важного вида изучены сравнительно подробно (Бэккер, 1935; Blauvelt, 1945; Anwarullah, 1963 и др.). Вместе с тем после упомянутой работы Бловельта (Blauvelt, 1945) мускулатура паутинного клеща другими авторами не описывалась, так как считалось, что этот вопрос достаточно изучен. Однако развитие сравнительно-морфологических исследований клещей требует значительного уточнения топографии мышц у изученных в этом отношении видов. Кроме того, не ясна функциональная роль отдельных мышц в движении определенных частей ротового аппарата тетраниховых клещей. Наконец, исследования ротовых органов тромбидиформного клеща *Trombicula (Microtrombidium) alfreddugesi* (Brown, 1952), обладающего менее специализированным ротовым аппаратом, выявили целую группу мышц-протракторов, которые не обнаружены у тетранихид. Все это заставляет пересмотреть морфологию мышечной системы ротового аппарата и конечностей паутинного клеща.

В настоящей работе проведено переописание мышечной системы гнатосомы и ходильной конечности обыкновенного паутинного клеща и сделана попытка объяснить движение частей ротового аппарата и конечностей сокращением соответствующих мышц.

**Материал и методика.** Для исследований брали клещей из лабораторной культуры, разводимых на растениях фасоли. Клещей фиксировали в фиксаторах Буэна и суза. Исследовали тотальные препараты и серийные срезы (толщиной 6—12 мкм) клещей, залитых в парафин. Тотальные препараты окрашивали гемалауном Майера, срезы — гематоксилином Гейденгайна и азокармином (Роскин, Левинсон, 1957). Топографию мышц восстанавливали с помощью графической реконструкции и уточняли на тотальных микропрепаратах. Участие мышц в движении частей ротового аппарата определяли путем сопоставления топографии мышц с движениями, наблюдаемыми у живых клещей.

**Результаты.** У тетраниховых клещей ходильные ноги расчленены на 6 подвижных члеников — коксу, вертлуг, бедро, колено, голень и лапку с коготком (эмподием) (Вайнштейн, 1960). Расположение мышц в ногах I показано на рисунке (1), а места их прикрепления в таблице. В основном топография мышц совпадает с описанием Бловельта, однако нами обнаружено, что сухожилие, проходящее в лапке и соединенное с коготком, берет начало не от одного, а от двух мышечных пучков, прикрепленных к дорсальной поверхности проксимального края голени и к дорсальной поверхности средней части голени. Обращает на себя внимание, что в пяти члениках (вертлуг — лапка) отсутствуют мышцы-антагонисты и имеются лишь сгибатели (флексоры). В коксах располо-

жены кроме флексоров леваторы вертлуга (рисунок, 1, II<sub>1-3</sub>), выступающие в роли антагонистов сгибателям. Кроме того, с конечностями связаны мышцы, находящиеся вне их — в идиосоме. Эти внешние мышцы (*dvl*, *vl*) берут начало либо на коксах смежных пар ног (вентральные мышцы по Бловельту) либо на дорсальной поверхности (дорсо-вентральные мышцы этого автора). Эти мышцы заканчиваются на коксах ног.



### Мускулатура ротовых органов и конечностей паутиного клеща:

1 — внешняя и внутренняя мускулатура ног I; 2 — схема расположения мышечных пучков в гнатосоме; 3 — мышцы пальца; 4 — схема движения основания стилетов; *p* — пальпы; *ep* — эпистом; *st* — стилефор; *ph* — глотка; *oe* — пищевод; *dm* — стилеты; *tr* — главный трахеальный ствол; *pc* — протракторы стилефора; *rc* — ретракторы стилефора; *ll* — леваторы ног; *fl* — флексоры ног; *fp* — флексоры пальца; *lp* — леваторы пальца; *ael* — аддукторы эмподия ног; *aep* — аддукторы эмподия пальца; *vs* — вентральные мышцы субкапитулюма; *ds* — дорсальные мышцы субкапитулюма; *pd* — протракторы стилетов; *rd* — ретракторы стилетов; *dph* — мышцы глотки; *dvl* — дорсо-вентральные мышцы ног; *vl* — вентральные мышцы ног.

Ротовые органы паутиного клеща крайне специализированы и отличаются слиянием своих частей. Фактически гнатосома этого клеща может быть подразделена на субкапитулюм, стилефор и относительно подвижные и расчлененные пальпы.

Субкапитулюм представляет собой сложную структуру, образованную слившимися коксами пальца, коксальными выростами (гипостомом), эпистомом, образующим основание, на котором скользят хелицеры, остатками лабрума и др. Кроме того, как считает А. Б. Ланге (1962), в со-

**Мускулатура ротового аппарата и ног (по Бловельту, 1945 и оригинальным данным)**

Место прикрепления мышц		Обозначение на рисунке
<b>Мышцы ног I</b>		
Аподема между коксами II и III	Медиоventральная поверхность кокс I	vl
Кутикула дорсальной стороны идиосомы	Медиодорсальный задний край кокс I	dvl
Вентральный край кокс	Вентральный край вертлуга	fl <sub>1-3</sub>
Вентральный край кокс	Дорсальный край вертлуга	ll <sub>1-3</sub>
Дорсальный край кокс	Медиальный край вертлуга	fl <sub>4</sub>
Проксимальный край вертлуга	Вентральный (проксимальный) край бедра	ll <sub>4</sub>
Дорсальный край вертлуга	Дорсальный край бедра	ll <sub>5</sub>
Дорсальная поверхность бедра	Вентральная поверхность колена	fl <sub>5-7</sub>
Дорсальная поверхность колена	Вентральная поверхность голени	fl <sub>8-10</sub>
Дорсальная поверхность колена	Вентральная поверхность лапки	fl <sub>11-13</sub>
Дорсальная поверхность голени	Эмподий	acl <sub>1-2</sub>
<b>Мышцы стилофора</b>		
Передняя часть стилофора	Главный трахеальный ствол	gc <sub>1-2</sub>
Аподема дорсальной стороны тела	Вентральная поверхность стилофора на 1/3 длины задней стенки	gc <sub>3</sub>
Аподема дорсальной стороны тела	Дорсо-латеральная поверхность стилофора	gc <sub>4</sub>
Аподема медио-проксимальной части стилофора	Дорсо-проксимальная аподема эпистома	pc <sub>1-3</sub>
<b>Мышцы стилетов (подвижных пальцев хелицер)</b>		
Проксимальная аподема антиаксиальной поверхности стилофора	Основание стилетов с вентральной стороны	rd <sub>1-3</sub>
Проксимальная аподема антиаксиальной поверхности стилофора	Основание стилетов с дорсальной стороны	pd <sub>1-3</sub>
<b>Мышцы субкапитулума</b>		
Аподема между коксами II и III	Вентро-латеральный (проксимальный) край субкапитулума	vs <sub>1</sub>
Аподема между коксами II и III	Дорсальный край субкапитулума	vs <sub>2</sub>
Аподема дорсальной стороны	Дорсальный край субкапитулума	ds
<b>Мышцы глотки</b>		
Латеральная поверхность субкапитулума	Дорсальный край глоточной выемки	dph <sub>1-5</sub>
Дорсо-латеральная поверхность гнатококс и эпистома	Дорсальный край глоточной выемки	dph <sub>6-9</sub>
Эпистом	Латеральная и вентральная поверхности протоков желез	на рисунке не показаны
<b>Мышцы палъп</b>		
Вентральная поверхность субкапитулума	Вентральная поверхность I членика	fp <sub>1-5</sub>
Дорсальная поверхность кокс	Дорсальная поверхность 1 членика	lp <sub>1-3</sub>
Дорсальная поверхность I членика	Вентральная поверхность 2 членика	fp <sub>6-9</sub>

## Продолжение таблицы

Место прикрепления мышц		Обозначение на рисунке
Дорсальная поверхность 2 членика	Дорсальная поверхность 3 членика	fr <sub>10</sub>
Латеральная поверхность 2 членика	Дорсальная поверхность 3 членика	lr <sub>4-5</sub>
Латеральная поверхность 2 членика	Вентральная поверхность 3 членика	fr <sub>11-12</sub>
Латеральная поверхность 3 членика	Дорсальный край булавы	aer

став субкапитулюма входят, сливаясь с ним, и другие структуры (например, дейгостернум). Тела хелицер тетраниховых клещей срастаются в непарный орган — стилофор, окруженный мягким фульгаром (Бэккер, 1935). Подвижная часть пальп состоит из четырех члеников, а коксы, как указывалось, входят в состав субкапитулюма. Мускулатура ротового аппарата может быть подразделена на внешнюю, определяющую движение всей гнатосомы и стилофора, и внутреннюю, которая лежит в самой гнатосоме и обеспечивает движение ее частей. К внешней мускулатуре относятся, прежде всего, мышцы субкапитулюма, берущие свое начало на аподемах между коксами вторых и третьих ног и заканчивающиеся на вентро-латеральном проксимальном крае субкапитулюма, а также на дорсальном крае гнатококка, т. е. кокса пальп (Blauvelt, 1945). К этому же краю гнатококка прикрепляется еще одна пара внешних мышц (ds), которые берут начало на внутренней дорсальной поверхности идиосомы. К наружной мускулатуре относятся и ретракторы стилофора (рисунок, 2, таблица гс<sub>3,4</sub>).

Кроме того, нами обнаружена ранее не описанная группа из трех пар пучков мышц-протракторов стилофора, берущих начало на проксимальной аподеме эпистома и идущих к проксимальной части стилофора (рисунок, 2, таблица рс<sub>1-3</sub>). Эта группа мышц сходна по расположению и, вероятно, гомологична мышцам-леваторам хелицер краснотелковых клещей *Trombidium alfreddugesi* (Brown, 1952). По своему положению эти мышцы являются промежуточными между наружной и внутренней мускулатурой.

К собственно внутренней мускулатуре относятся мышцы пальп, хелицер (стилофора), мышцы глотки и слюнных желез.

Мышцы пальп наиболее близки к мышцам ходильных конечностей (рисунок, 3). В описаниях и рисунках Бловельта отсутствуют мышцы дистальных члеников пальп. Нами такие мышцы обнаружены. Обнаружена также мышца, которая заканчивается на булаве (рисунок, 3, aer). Вероятно она гомологична мышце коготка лапки ходильных конечностей.

Мышцы внутри стилофора (хелицеральные) (рисунок, 2, таблица) представлены двумя пучками по три мышцы в каждом. Эти мышцы-антагонисты приводят в движение видоизмененный подвижный палец хелицеры (рисунок, 2, rd, pd). Кроме того, в стилофоре находятся внутренние ретракторы стилофора (гс<sub>1,2</sub>). Они соединяют внутреннюю поверхность передней стенки стилофора с главным трахеальным стволом, который заходит в глубокий медиальный вырез в проксимальной части стилофора между двумя не до конца сросшимися телами хелицер (рисунок, 2).

Глоточная мускулатура представлена девятью парами мощных мышц-дилататоров, которые начинаются на внутренней поверхности эпистома и гнатококка (рисунок, 2, dph).

Три маленькие мышцы отходят от внутренней поверхности эпистома и прикрепляются к латеральной и вентральной поверхности протоков слюнных желез (на рисунке не показаны).

Расположение точек прикрепления мышц относительно тех или иных органов и частей кутикулярного скелета позволяет понять их функции. Анализ топографии мышц ходильных конечностей показывает, что большинство мышц служат флексорами. Мышцы коготка (ael) служат его аддукторами. Наконец, в основании ноги расположены мышцы-леваторы ног ( $ll_{1-3}$ ), выступающие в роли антагонистов сгибателей. Благодаря им нога от вертлуга может подниматься вверх. В других члениках такие мышцы отсутствуют. Разгибание конечности осуществляется благодаря давлению жидкости внутри тела.

Аналогично функционируют мышцы пальп.

Наружная мускулатура гнатосомы (ретракторы) обеспечивает ей некоторую подвижность относительно продольной оси, что заметно у живых клещей.

Внешние ретракторы стилофора ( $gs_3$ ,  $gs_4$ ) служат для втягивания стилофора внутрь тела в крайне заднее положение. Ретракция происходит также за счет сокращения трахеальных мышц ( $gs_{1-2}$ ). Протракция стилофора осуществляется двумя различными способами. В крайнем заднем положении его движение вперед инициируется сокращением протракторов стилофора ( $ps_{1-3}$ ), которые при этом располагаются под острым углом относительно направления движения стилофора. Дальнейшее же движение стилофора вперед осуществляется за счет гидравлического давления внутри идиосомы. Движения стилетов, представляющих видоизмененные подвижные пальпы хелицер, происходят при действии нескольких групп мышц. В основном они осуществляются за счет сокращения ретракторов и протракторов стилетов ( $rd$ ,  $pd$ ), особенно при крайнем переднем положении стилофора. Причем место прикрепления сухожилий ретракторов и протракторов к основанию стилетов разделены артикуляционным отростком, вокруг которого поворачивается основание стилета. При сокращении протракторов задняя часть основания стилетов опускается, выдавливая стилеты вперед. При сокращении ретракторов основание стилетов принимает исходное положение и втягивает стилеты. Благодаря упругости стилетов усилие, развиваемое мышцами ( $rd_{1-3}$ ,  $pd_{1-3}$ ) передается вдоль согнутых стилетов, дистальные части которых скользят по желобкам субкапитулума и обеспечивает прокалывание стилетами ткани листа (рисунок, 3).

**Обсуждение результатов.** Анализ расположения и функций мышц конечностей и ротовых органов показывает, что среди них мало антагонистов. В ногах I антагонистами многочисленных флексоров служат лишь леваторы бедра, которые сокращаясь поднимают ногу вверх. Однако полное распрямление конечности достигается не за счет действия мышц-разгибателей, а за счет гидравлического давления жидкости внутри тела клеща, как это описано у скорпиона (Manton, 1958). В целом наблюдается сходство в топографии внутренних мышц ног и пальп. В результате слияния некоторых члеников пальп друг с другом кроме мышц-антагонистов базального членика появились антагонисты терминального членика-лапки. Сходна также внешняя мускулатура пальп и ног I, обеспечивающая ограниченную подвижность кокс ног и подвижность субкапитулума, а вместе с ним и всей гнатосомы относительно продольной оси тела.

Что касается сходства мышц ног и хелицер, то обнаруженные нами мышцы-протракторы стилофора ( $ps_{1-3}$ ) происходят, вероятно, от таких же мышц, как внешние мышцы ног (вентральные) и пальп (ретракто-

ры), а внешние мышцы-ретракторы ( $гс_3$  и  $гс_4$ ) стилофора произошли, по всей видимости, от внешней мускулатуры этих конечностей. Не совсем ясно происхождение мышц-ретракторов  $гс_{1-2}$ . Вероятно, это внутренние мышцы, начало которых переместилось на главный трахеальный ствол. Происхождение мышц стилетов хелицер от внутренних мышц клешневидной хелицеры прослеживается достаточно подробно, особенно если принимать во внимание схему эволюции стилофора от клешневидных конечностей (Вайнштейн, 1960).

Совершенно отсутствуют антагонисты в группе глоточных мышц, представленных лишь дилататорами. Это вторичное упрощение мышечного аппарата глотки связано с довольно глубокой специализацией ее к однообразным всасывающим движениям по принципу мембранного насоса.

Таким образом, специализация ротового аппарата тетраниховых клещей к колюще-сосущему типу питания сопровождалась процессом слияния отдельных частей ротовых органов. Это вызвало не только редукцию, но значительную морфологическую и функциональную дифференциацию мышц и субституцию ими функций отсутствующих протракторов. В результате такой субституции функций мышц специализация ротовых органов тетраниховых клещей оказалась весьма глубокой и совершенной. Изначальное отсутствие протракторов хелицер у тетранихид компенсируется на разных этапах протракции действием различных мышц. Начало протракции хелицер (стилофора) инициируется модифицированными вентральными мышцами, затем выдвигание стилофора осуществляется за счет внутреннего гидравлического давления, т. е. за счет сжатия комплекса мышц идиосомы, в основном дорсо-вентральных, и на последних этапах прокальвание пищевого субстрата происходит за счет сокращения модифицированных мышц-леваторов подвижного пальца хелицер.

#### SUMMARY

Morphology and functions of muscles of *Tetranychus urticae* C. L. Koch. mouth organs and legs I are described. Chelicerae (stylofor) protractor muscles previously unknown in *T. urticae* are found and a supposition on their origin is advanced. It is shown that chelicerae protraction and perforation of plant tissue is realized by different muscles at three successive stages, protraction being initiated by contraction of the found protractor muscles. Then stylifer moves forwards forced by hydraulic pressure inside the body and plant perforation occurs due to contraction of the stylet muscles.

- Бэккер Э. Челюстной аппарат паутинного клещика *Tetranychus telarius* L. и его отправления в связи с вопросами о химической борьбе с клещиком.— Зоол. журн., 1935, 14, № 4, с. 637—654.
- Вайнштейн Б. А. Тетраниховые клещи Казахстана.— Тр. НИИ защиты растений, 1960, 5, с. 3—276.
- Ланге А. Б. Строение ротовых органов и система клещеобразных Chelicerata.— В кн.: Вопр. общей зоол. и мед. паразитологии.— М., 1962, с. 155—188.
- Роскин Г. И., Левинсон Л. Б. Микроскопическая техника.— М.: Сов. наука, 1957, с. 3—468.
- Анваруллах. Beitrage zur Morphologie und Anatomie einiger Tetranychiden (Acari, Tetranychidae).— Z. angew. Zool., 1963, 50, N 4, p. 385—426.
- Blauvelt W. The Internal Morphology of the Common Red Spider Mite (*Tetranychus telarius* Linn.).— Mem. Cornell. Univ. agric. Exp. Sta., 1945, 270, p. 1—36.
- Brown J. R. C. The feeding organs of the adult of the common "Chigger".— J. Morphology, 1952, 91, N 1, p. 15—52.
- Manton S. M. Hydrostatic pressure and leg extension in arthropods, with special reference to arachnids.— The annals and magazine of Natural History (Zoology, Botany and Geology), 1958, 1, N 3, p. 161—182.