

УДК 595.42:591.4

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АНОМАЛИИ КЛЕЩА *VARROA DESTRUCTOR* (PARASITIFORMES, VARROIDAE)

И. А. Акимов, Л. М. Залозная, С. В. Бенедик

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
E-mail: benedik_s@mail.ru

Принято 18 сентября 2006

Морфологические аномалии клеща *Varroa destructor* (Parasitiformes, Varroidae). Акимов И. А., Залозная Л. М., Бенедик С. В. — Проведен сравнительный анализ аномалий морфологических признаков самок *Varroa destructor* Anderson and Trueman, 2000 сезонных и региональных выборок. Установлено, что в весенне-летний период количество аномалий исследованных признаков возрастает, а в осенне-летний — уменьшается. Не выявлены регионы Украины, где был бы зафиксирован относительно высокий или низкий уровень аномалий по всем признакам одновременно. Установлено, что за последние 20 лет частота аномалий некоторых морфологических признаков самок уменьшилась вдвое.

Ключевые слова: *Varroa destructor*, изменчивость, аномалии, морфологические признаки.

Morphological Anomalies of Mite *Varroa destructor* (Parasitiformes, Varroidae). Akimov I. A., Zaloznaya L. M., Benedyk S. V. — A comparative analysis of morphological anomalies in seasonal and regional samples of *Varroa destructor* Anderson and Trueman, 2000 was conducted. It was found, that the abnormality rate of most morphological characters increases from spring to summer and, conversely, decreases from autumn to winter. No region of Ukraine may be characterized by relatively high or low degree of abnormalities in all the studied characters. In the last 20 years, the abnormality rate of same morphological characters has been decreased twice.

Key words: *Varroa destructor*, variability, anomalies, morphological characters.

Введение

В связи с переходом паразитического клеща *Varroa destructor* Anderson and Trueman, 2000 (*Varroa jacobsoni* Oudemans, 1904 в предыдущих работах относительно *Apis mellifera* L.) с восковой пчелы *Apis cerana* F. на медоносную пчелу *A. mellifera* в конце 1960-х годов (Delfinado, 1963) и стремительным распространением его по ареалу своего нового хозяина, значительный интерес представляет изучение морфологической изменчивости представителей этого вида (Гробов, Шабанов, 1979; Залозная, 1988; Акимов и др., 1993; Delfinado-Baker, Houck, 1989). Предыдущие исследования клеща *V. jacobsoni* на территории бывшего СССР показали, что для данного паразита характерны не только географическая и сезонная изменчивость его морфологических признаков, но и определенная частота отклонений этих признаков от нормы их фенотипического проявления, которые были описаны ранее как аномалии (Залозная, 1987, 1988; Акимов и др., 1993). Отечественными исследователями было установлено, что наибольшей частотой и разнообразием типов аномалий характеризуются группы гипостомальных, стеральных, анальных, ланцетовидных щетинок и вентральных щитов клеща. Одновременно был проведен сравнительный анализ этих морфологических аномалий у самок из разных географических регионов, а также у самцов и самок с одной пасеки (Акимов и др., 1993).

Новые сообщения относительно морфологической и генетической изменчивости клеща *V. destructor* на территории Украины (Акимов et al., 2004 a, b; Акимов и др., 2005) и всего мира (Anderson, 2000; Anderson, Trueman, 2000) требуют проведения дополнительных исследований аномалий морфологических признаков паразита как возможного показателя степени постоянства его развития при адаптации к новому хозяину и новым условиям существования.

Целью данной работы был анализ морфологических аномалий самок *V. destructor*, собранных в разные сезоны года на одной пасеке; аномалий самок с одной пасеки по сравнению с аномалиями самок из других регионов Украины и аномалий самок, собранных в наше время, по сравнению с аномалиями самок сборов 1983–1986 гг.

Материал и методы

Исследование аномалий морфологических признаков было проведено на 7106 самках *V. destructor*. Сезонные особенности проявления аномалий исследованы на выборках клеща, собранных на протяжении 2001–2003 гг. из 5 пчелосемей *A. mellifera* (2320 экз.) пасеки Института зоологии НАН Украины (Киев), 2 пчелосемей (1265 экз.) частной пасеки в Житомирской обл. (Радомышль) и на протяжении 1983–1986 гг. с одной пчелосемьи (662 экз.) пасеки Института зоологии НАН Украины (Киев). При исследовании выборки с каждой местности, собранные в разные месяцы и в разные годы, были сгруппированы по сезонам.

Для проведения сравнительного анализа морфологических аномалий самок варроа с одной пасеки и с пасек разных регионов Украины были использованы соответственно объединенные сезонные выборки паразита с пасеки Института зоологии (2320 экз.) и региональные выборки из АР Крым (Белогорский р-н, г. Джанкой), Полтавской (г. Гадяч, Институт пчеловодства им. П. И. Прокоповича), Хмельницкой (пгт Старая Синева), Сумской, Одесской (пгт Красные Огни), Донецкой (Славянский р-н, АФ «Шахтер»), Харьковской (Харьков, Институт экспериментальной и клинической ветеринарной медицины УААН ИЕКВМ), Житомирской (с. Селезевка, Полесский государственный заповедник) и Закарпатской (с. Малые Геивцы) областей (2424 экз.). Сборы клещей из разных регионов Украины проводили преимущественно в осенний период в течение 2000–2003 гг.

Для исследования особенностей проявления морфологических аномалий самок паразита, собранных около 20 лет назад и в наше время, были использованы, с одной стороны, сезонные выборки с пасеки Института зоологии сборов соответственно 1983–1986 гг. и 2002–2003 гг. и, с другой стороны, выборки из разных областей Украины сборов соответственно 1983–1986 гг. (435 экз.) — Киевская: г. Припять; Закарпатская: г. Ужгород; Кировоградская: с. Дмитровка; Полтавская: г. Гадяч; Херсонская: г. Херсон и 2000–2003 гг. (места сборов приведены в предыдущем абзаце).

При анализе морфологических структур самок варроа регистрировали разные типы их отклонений от нормы и вычислили частоту (в процентах) основных аномалий и ее погрешность. Статистическая значимость выявленных различий между частотами основных морфологических аномалий самок варроа в разных выборках была оценена с помощью метода Фишера для выборочных долей (Плохинский, 1967; Ивантер, 1979).

Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата «РА-6».

Результаты

У исследованных самок паразита были отмечены следующие типы морфологических аномалий. Аномалии гипостомальных, стернальных, анальных и ланцетовидных щетинок: 1 — раздвоение щетинки; 2 — замена щетинки макрохетой (увеличение длины щетинки в 1,5–2 раза) или микрохетой (уменьшение щетинки в 1,5–2 раза); 3 — нарушение порядка расположения щетинок; 4 — отсутствие или появление дополнительной щетинки; 5 — разного рода видоизменения форм щетинок. Аномалии вентральных щитов: 1 — слияние плеирального и латерального щитов; 2 — появление так называемых «псевдопор» на верхней части генитовентрального щита; 3 — появление дополнительных склеротизованных дисков на мембране между щитами. Аномалии дорсального щита — перетяжка по краю дорсального щита.

Полученные нами результаты совпадают с предыдущими исследованиями, в которых данные аномалии были проанализированы и графически отображены (Залозная, 1988; Акимов и др., 1993). Однако нам удалось зафиксировать ряд не описанных ранее типов морфологических аномалий самок *V. destructor*. К ним относятся: 1 — нарушения формы генитовентрального (рис. 1), латерального (рис. 2) и плеирального щитов (рис. 3); 2 — появление «отверстий» в генитовентральном и плеиральном щитах (рис. 4); 3 — раздвоение первой стернальной щетинки (рис. 5. 2); 4 — появление дополнительной щетинки между 1-й парой стернальных щетинок (рис. 5. 3); 5 — раздвоение щетинок на генитовентральном щите (рис. 6, 1); 6 — замена обычной щетинки на макрохету на плеиральном щите (рис. 6, 2); 7 — слияние генитовентрального и плеирального щитов (рис. 7).

Следует отметить, что новые типы аномалий, за исключением двух первых, были отмечены у самок варроа только сборов 2000–2003 гг.

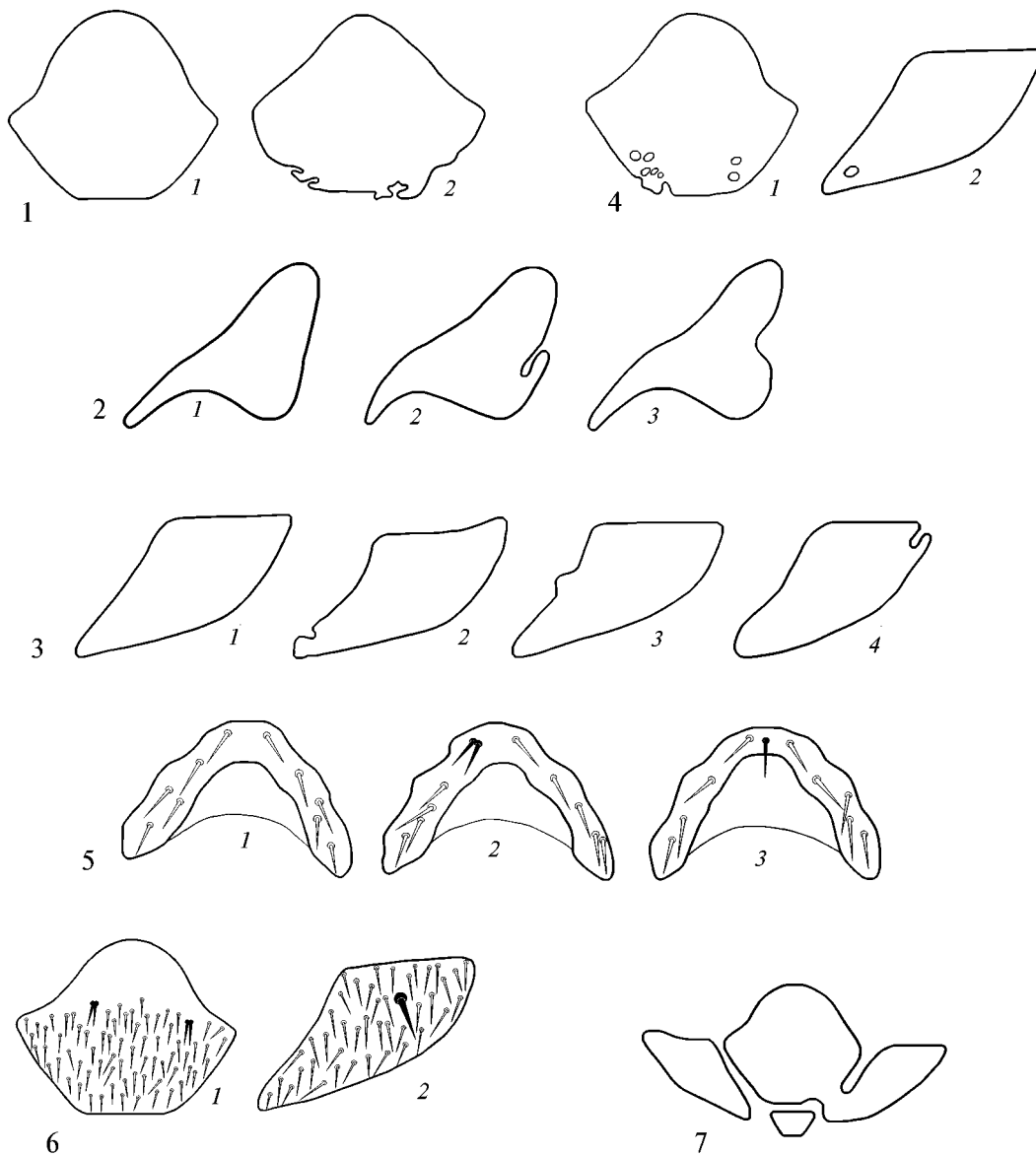


Рис. 1. Формы генитовентрального щита: 1 — типичная; 2 — аномальная.

Fig. 1. Shapes of genital shield: 1 — typical; 2 — abnormal.

Рис. 2. Формы латерального щита: 1 — типичная; 2, 3 — аномальные.

Fig. 2. Shapes of lateral shield: 1 — typical; 2, 3 — abnormal.

Рис. 3. Формы плеирального щита: 1 — типичная; 2, 3, 4 — аномальные.

Fig. 3. Shapes of pleural shield: 1 — typical; 2, 3, 4 — abnormal.

Рис. 4. «Отверстия» в генитовентральном (1) и плеиральном (2) щитах.

Fig. 4. «Holes» on genital (1) and pleural (2) shields.

Рис. 5. Нормальное состояние (1) и аномалии (2, 3) щетинок стернального щита.

Fig. 5. Normal (1) and anomalies (2, 3) of setae of sternal shield.

Рис. 6. Аномалии щетинок генитовентрального (1) и плеирального (2) щитов.

Fig. 6. Anomalies of setae of genital (1) and pleural (2) shields.

Рис. 7. Слияние вентральных щитов.

Fig. 7. Merger of ventral shields.

Самки варроа с данными отклонениями, а также с аномалиями дорсального щита и ланцетовидных и анальных щетинок встречались в каждой из проанализированных выборок в незначительном количестве или в единичных случаях. В этой связи при проведении сравнительного анализа такие редкие отклонения не учитывались. Анализ был проведен по группам гипостомальных и стернальных щетинок, а также по основным типам аномалий вентральных щитов.

Аномалии самок варроа в разные сезоны года. Анализ морфологических аномалий самок *V. destructor*, собранных в разные сезоны года, показал (табл. 1), что разнообразие и частота их проявления не одинаковы. Почти для всех исследованных признаков клеща, за некоторыми исключениями, наблюдается наибольшая частота проявления их аномалий в весенне-летний и наименьшая — в осенне-зимний периоды. В частности, достоверные отличия по частоте проявления аномалий гипостомальных щетинок ($F = 4,0$; $p < 0,05$), дополнительных дисков между вентральными щитами ($F = 6,0$; $p < 0,05$) и псевдопор генитовентрального щита ($F = 14,2$; $p < 0,001$) выявлены между клещами летних и осенних выборок, а также по частоте проявления аномалий стернальных щетинок ($F = 3,8$; $p = 0,05$) — между клещами весенних и осенних выборок, собранных на пасеке Института зоологии в 2002–2003 гг. Кроме того, достоверные отличия по частоте проявления дополнительных дисков между вентральными щитами ($F = 4,2$; $p < 0,05$) и псевдопор генитовентрального щита ($F = 4,2$; $p < 0,05$) выявлены между клещами зимних и осенних выборок, собранных на пасеке Института зоологии в 2002–2003 гг. В результате сравнительного анализа по основным типам морфологических аномалий клещей сезонных выборок, собранных на частной пасеке в Житомирской обл., было установлено, что отличия по частоте проявления псевдопор генитовентрального щита у клещей с зимних и весенних ($F = 3,5$), зимних и летних ($F = 3,2$) и

Таблица 1. Частота проявления основных типов морфологических аномалий самок варроа сезонных выборок, собранных с одной пасеки

Table 1. Frequency of visualization of morphological anomalies of seasonal samples of *V. destructor* from one apiary

Типы аномалий	M ± er, %											
	A (N = 2320)				B (N = 1265)				C (N = 662)			
	З (n = 306)	В (n = 283)	Л (n = 836)	О (n = 895)	З (n = 156)	В (n = 364)	Л (n = 183)	О (n = 562)	З (n = 165)	В (n = 208)	Л (n = 207)	О (n = 82)
Гипостомальные щетинки	2,3 ± 0,9	1,8 ± 0,8	2,9 ± 0,6	1,5 ± 0,4	3,2 ± 1,4	4,4 ± 1,1	3,8 ± 1,4	2,1 ± 0,6	3,6 ± 1,5	7,2 ± 1,8	4,8 ± 1,5	6,1 ± 2,6
Стернальные щетинки	8,2 ± 1,6	9,9 ± 1,8	7,5 ± 0,9	6,3 ± 0,8	17,3 ± 3,0	12,9 ± 1,8	18,0 ± 2,8	14,9 ± 1,5	12,7 ± 2,6	16,8 ± 2,3	15,9 ± 2,5	18,3 ± 4,3
Дополнительные диски между щитами	5,2 ± 1,1	4,2 ± 1,2	4,8 ± 0,7	2,6 ± 0,5	3,2 ± 1,4	4,1 ± 1,0	5,5 ± 1,7	5,0 ± 0,9	6,1 ± 1,7	4,8 ± 1,5	5,8 ± 1,6	12,2 ± 3,6
Псевдопоры генитовентрального щита	2,0 ± 0,8	1,8 ± 0,8	3,6 ± 0,6	1,0 ± 0,3	1,3 ± 0,9	4,1 ± 1,0	4,4 ± 1,5	3,9 ± 0,8	3,6 ± 1,5	6,3 ± 1,7	3,4 ± 1,3	6,1 ± 2,6
Слияние латерального и плеирального щитов	1,3 ± 0,7	1,1 ± 0,6	0,7 ± 0,3	0,3 ± 0,2	0,6 ± 0,6	0,8 ± 0,5	0,5 ± 0,5	0,2 ± 0,2	0,6 ± 0,6	0,5 ± 0,5	0,5 ± 0,5	1,2 ± 1,2
Аномалии 2 признаков	1,6 ± 0,7	1,4 ± 0,7	4,3 ± 0,7	1,5 ± 0,4	1,9 ± 1,1	2,5 ± 0,8	2,7 ± 1,2	1,8 ± 0,6	4,2 ± 1,6	3,4 ± 1,3	1,5 ± 0,8	4,9 ± 2,4

Примечание: А — Институт зоологии (Киев), 2002–2003 гг.; В — Житомирская обл., г. Радомысль, 2001–2003 гг.; С — Институт зоологии (Киев), 1983 — 1986 гг.; З — зима; В — весна; Л — лето; О — осень; N — количество особей в выборке; n — количество особей сезонных выборок.

зимних и осенних ($F = 3,5$) выборок близки к достоверным (стандартное значение критерия Фишера при уровнях значимости $p < 0,05$; $p < 0,01$; $p < 0,001$ равняется $F = 3,9$; $F = 6,7$; $F = 11,0$ соответственно).

Для исследуемых сезонных выборок в весенне-летний период наблюдается не только наибольшая частота аномалий большинства проанализированных признаков, но и наибольшая частота проявления одновременно двух аномалий у одной самки (табл. 1). Так, достоверные отличия по частоте проявления одновременно двух аномалий выявлены между клещами зимних и летних ($F = 6,0$; $p < 0,05$), весенних и летних ($F = 6,9$; $p < 0,01$), а также осенних и летних ($F = 12,8$; $p < 0,001$) выборок, собранных на пасеке Института зоологии на протяжении 2002–2003 гг.

Таким образом, несмотря на некоторые разногласия, можно констатировать, что в популяции клеща *V. destructor* в весенне-летний период количество самок с аномалиями морфологических признаков увеличивается, а в осенне-зимний — уменьшается.

Аномалии самок варроа с одной пасеки и из разных регионов Украины. Исследование основных типов аномалий морфологических признаков самок варроа показало (табл. 2), что данные аномалии проявляются почти с одинаковой частотой у самок варроа, собранных как на одной пасеке, так и из разных регионов Украины. Результаты, полученные в нашей работе, согласуются с данными предыдущих исследований (Залозная, 1988; Акимов и др., 1993).

Относительно особенностей проявления морфологических отклонений клеща из разных областей Украины необходимо отметить лишь незначительные отличия в их частоте в определенных регионах. Так, в Одесской обл. наиболее часто у самок варроа выявлены аномалии гипостомальных щетинок ($6,7 \pm 1,5\%$), Хмельницкой — аномалии стернальных щетинок ($14,3 \pm 2,7\%$) и псевдопор генитовентрального щита ($4,6 \pm 1,6\%$), Донецкой — дополнительных дисков между щитами вентральной стороны тела ($7,7 \pm 1,9\%$), АР Крым — слияние латерального и плеирального щитов ($1,4 \pm 0,6\%$). Однако при общем анализе не были выделены регионы, в которых зафиксирован высокий или низкий уровень аномалий самок паразита по всем признакам одновременно. Подобные результаты были получены при проведении исследования изменчивости клеща варроа на территории бывшего СССР (Залозная 1988; Акимов и др., 1993).

Аномалии самок варроа сборов 1983–1986 гг. и 2000–2003 гг. Исследование хронологических особенностей проявления аномалий самок *V. destructor* было проведено на выборках с одной пасеки (г. Киев) и из разных регионов Украины (табл. 2).

Таблица 2. Частота основных типов морфологических аномалий самок варроа с одной пасеки (г. Киев) и из разных регионов Украины сборов 1983–1986 и 2000–2003 гг.

Table 2. Frequency of visualization of morphological abnormalities of samples of *V. destructor* collected in 1983–1986 and 2000–2003 years

Типы аномалий	M ± er, %			
	С одной пасеки		Из разных регионов Украины	
	1983–1986 гг. (N = 662)	2002–2003 гг. (N = 2320)	1983–1986 гг. (N = 435)	2000–2003 гг. (N = 2424)
Гипостомальные щетинки	5,4 ± 0,9	2,1 ± 0,3	3,7 ± 0,9	2,7 ± 0,3
Стернальные щетинки	15,7 ± 1,4	7,4 ± 0,5	13,1 ± 1,6	7,8 ± 0,5
Дополнительные диски между щитами	6,3 ± 0,9	3,9 ± 0,4	3,7 ± 0,8	4,3 ± 0,4
Псевдопоры генитовентрального щита	4,7 ± 0,8	2,2 ± 0,3	3,4 ± 0,9	2,7 ± 0,3
Слияние латерального и плеирального щитов	0,2 ± 0,2	0,7 ± 0,2	0,7 ± 0,4	0,4 ± 0,1

В результате анализа установлено, что частота морфологических аномалий стернальных щетинок приблизительно в 2 раза больше у самок как сезонных, так и региональных выборок собранных в 1983–1986 гг. по сравнению с таковыми, собранными в 2000–2003 гг. ($F = 35,9$; $p < 0,001$ и $F = 11,4$; $p < 0,001$ соответственно). Кроме того, при сравнении аномалий самок варроа с одной пасеки было выявлено, что у самок, собранных около 20 лет назад, частота аномалий гипостомальных щетинок ($F = 25,1$; $p < 0,001$), дополнительных дисков между щитами вентральной стороны тела ($F = 6,2$; $p < 0,05$) и псевдопор генитовентрального щита ($F = 10,0$; $p < 0,01$) также выше по сравнению с самками, собранными в настоящее время (табл. 2).

Таким образом, в результате исследования аномалий морфологических признаков *V. destructor* было установлено, что за 20 лет на территории Украины у самок паразита произошло уменьшение частоты проявления аномалий некоторых признаков приблизительно в 2 раза.

Обсуждение

Природа морфологических аномалий клеща *V. destructor* до сих пор остается окончательно невыясненной. В результате исследования изменчивости разных групп клещей (Varroidea, Trombiculidae, Ixodidae) были выдвинуты предположения как о генетической природе морфологических аномалий, так и о зависимости частоты их проявления от разных факторов окружающей среды (Акимов и др., 1993; Харатов, Чиров, 2001; Стекольников, 2001; Харатов, 2004; Zharkov et al., 2000). В частности, на генетическую природу аномалий личинок тромбикулид, по мнению автора (Стекольников, 2001), указывает одинаковое соотношение количества особей с определенными типами разных групп щетинок — постеролатеральных и задних стернальных.

При сравнении аномалий признаков самок и самцов клеща *V. destructor* по комплексу гомологичных для обоих полов щетинок было установлено, что для самцов по сравнению с самками характерно большее разнообразие типов морфологических отклонений всех проанализированных признаков, особенно гипостомальных щетинок, и достоверно большая частота их проявления. Кроме того, результаты предыдущих исследований также показали, что у самцов в отличие от самок достоверно большая частота проявления одновременно нескольких морфологических аномалий (Залозная, 1988; Акимов и др., 1993). Учитывая характерный для клеща *V. destructor* гапло-диплоидный тип определения пола и партеногенез по типу арренотокии, была выдвинута гипотеза о мутационной природе морфологических аномалий паразита (Акимов и др., 1993). Известно, что у арренотокных видов клещей проявляется более высокий уровень спонтанных мутаций по сравнению с диплоидными артроподами (Helle, 1965; Helle, Van Zon, 1967). Таким образом, у гаплоидных самцов в гомозиготном состоянии мутации могут фенотипически проявляться независимо от того находятся ли они в рецессиве или доминанте, что может быть причиной большего разнообразия и частоты морфологических аномалий самцов по сравнению с самками. В свою очередь, относительно большое количество аномалий у самок может быть связано с повышением частоты гомозигот в результате характерного для клеща *V. destructor* инбридинга. Известно, что увеличение частоты аномалий признаков у самцов может быть связано с их меньшей жизнеспособностью, поскольку среди этих признаков могут быть признаки с меньшей жизнестойкостью или даже летальные. Таким образом, у данного вида очистка генофонда от груза генетических мутаций происходит за счет самцов, что позволяет сберечь гетерогенность и жизнестойкость популяции паразита, повышая тем самым адаптивный потенциал данного вида (Акимов и др., 1993).

В то же время рядом исследователей выявлена зависимость частоты морфологических аномалий разных групп клещей от климатических условий (Стекольников, 2001) и степени загрязнения окружающей среды (Alekseev, Dubinina, 1993; Zharkov et al., 2000). В частности, при исследовании хетотаксических аномалий личинок тромбикулид было установлено, что в северных и высокогорных районах наблюдается большая частота проявления морфологических отклонений по сравнению с южными и среднегорными (Стекольников, 2001). Однако, невзирая на то что эктопаразитический клещ *V. destructor* является почти космополитическим видом, влияние на него разнообразных условий окружающей среды происходит в основном опосредствовано через микроклиматические условия пчелиного гнезда. В запечатанных пчелами сотах с расплодом происходит полный цикл развития и размножения особей паразита. При этом в области расплода пчелами поддерживается стабильный термо-гигрорежим (температура 34–35°C и относительная влажность воздуха 60–80%), который является оптимальным для развития как расплода медоносной пчелы, так и всех стадий паразита (Акимов, Пилецкая, 1985; Акимов и др., 1993). Таким образом, влияние внешних климатических условий на развитие клеща должно сводиться к минимуму. Возможно, именно поэтому в данном и в предыдущих исследованиях (Залозная, 1988; Акимов и др., 1993) не были выявлены значительные отличия между типами и частотой морфологических аномалий по большинству признаков у самок из пасек разных регионов Украины и бывшего СССР. Кроме того, все аномалии морфологических признаков самок *V. destructor*, которые были выявлены на региональном уровне, проявляются в пределах одной пасеки, или даже одной пчелосемьи. Это может также свидетельствовать о том, что у данного вида существует определенный спектр проявления морфологических аномалий, при чем этот спектр характеризуется стабильностью в течение длительного времени.

С другой стороны, было установлено, что несмотря на относительную стабильность условий в улье, которые поддерживаются пчелиной семьей, некоторые биологические показатели клеща, такие как плодовитость самок, смертность потомства, длительность развития, зависят от ряда абиотических и биотических факторов (температурные условия, тип расплода, сезон года и т. д.) (Пилецкая, 1992; Акимов и др., 1993). Кроме того, в умеренной зоне у клеща *V. destructor* было выявлено существование двух морф — зимней и летней, которые отличаются между собой комплексом признаков и характеризуются разной жизнестойкостью в разные сезоны года и, в частности, разной стабильностью развития (Акимов и др., 1989, 1993). Таким образом, вероятно, что выявленное нами увеличение количества аномалий самок в весенне-летний и уменьшение в осенне-зимний периоды связаны с существованием у данного вида явления сезонного полиморфизма.

Следует также заметить, что поскольку в ходе онтогенеза клеща *V. destructor* завершение процессов склеротизации в виде сформированных щитов вентральной и дорсальной сторон тела происходит на взрослой стадии (Акимов и др., 1993), то высокая частота проявления аномалий может быть связана с нарушением нормального протекания процессов линьки в результате, например, стремительного завершения органогенеза репродуктивной системы варроа, или, как было показано для иксодовых клещей (Резник, 1956), в результате механических повреждений морфологических структур на стадии нимфы. Наиболее ярко и полно морфофункциональная дифференциация структур происходит у самок, на основе которых и проводилось исследование. Прото- и дейтонимфы самки характеризуются отсутствием дорсального и вентральных щитов, за исключением анального. Однако гнатосома протонимф и дейтонимф, как и взрослых самок, с тремя парами гипостомальных щетинок в продольном ряду

(Акимов и др., 1993). В этой связи значительный интерес представляет проведение в будущем сравнительного исследования аномалий нимф самок для выяснения вопроса на каких стадиях развития онтогенеза возникают необратимые морфологические отклонения клеща.

Кроме того, выявленный в нашем исследовании факт уменьшения за последние 20 лет почти в 2 раза частоты аномалий некоторых морфологических признаков самок клеща может указывать на стабилизацию развития *V. destructor* в результате формирования у него механизмов адаптации как к новым климатическим условиям существования в связи с расширением его ареала, так и к новому хозяину — медоносной пчеле. Ввиду сообщения о зависимости частоты морфологических аномалий клещей других групп от уровня загрязнения окружающей среды разными поллютантами (Alekseev, Dubinina, 1993; Zharkov et al., 2000), можно сделать предположение, что разные противарроатозные препараты также влияют на частоту аномалий у клеща варроа. Однако, согласно литературным данным (Иванов, 2001; Гайдар, 2002), за 20 лет после начала эпизоотии у клеща варроа возникла резистентность к некоторым акарицидам. Поэтому уменьшение частоты аномалий некоторых морфологических признаков самок клеща, выявленное нами при сравнении сборов 1983–1986 и 2000–2003 гг., возможно также связано с оптимизацией условий развития паразита в результате снижения чувствительности к противарроатозным препаратам.

- Акимов И. А., Залозная Л. М., Ефимов В. М., Галактионов Ю. К. Сезонный полиморфизм у клеща *Varroa jacobsoni* Oudem., 1904 (Parasitiformes, Varroidae) // Журн. общ. биологии. — 1989. — 50, № 6. — С. 819–823.
- Акимов И. А., Пилецкая И. В. Влияние температуры на откладку и развитие яиц *Varroa jacobsoni* // Вестн. зоологии. — 1985. — № 3. — С. 52–56.
- Акимов И. А., Гробов О. Ф., Пилецкая И. В. и др. Пчелиный клещ *Varroa jacobsoni*. — Киев : Наук. думка, 1993. — 255 с.
- Акімов І. А., Бенедик С. В., Залозна Л. М. Морфометричний аналіз кліща *Varroa destructor* (Parasitiformes, Varroidae) з різних регіонів України // Наук. вісн. Ужгород. держ. ун-ту. Сер. Біол. — 2005. — Вип. 16. — С. 166–171.
- Гайдар В. Дешо про вароатоз та вірози бджіл // Український пасічник. — 2002. — № 12. — С. 28–32.
- Гробов О. Ф., Шабанов М. Влияние климатических факторов на клеща *Varroa jacobsoni* Oud. // Докл. Болг. АН. — 1979. — 32, № 12. — С. 1701–1703.
- Залозная Л. М. Аномалии морфологических признаков клеща варроа // III съезд Украинского энтомолог. об-ва : Тез. докл. — Киев, 1987. — С. 66–68.
- Залозная Л. М. Морфологическая изменчивость клеща *Varroa jacobsoni* Oud. 1904 в связи с расширением его ареала и распространением на территории СССР : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1988. — 26 с.
- Иванов Ю. А. Об устойчивости клеща варроа к акарицидам // Пчеловодство. — 2001. — № 5. — С. 8–9.
- Ивантер Э. В. Основы практической биометрии. Введение в статистический анализ биологических явлений. — Петрозаводск : Карелия, 1979. — 96 с.
- Пилецкая И. В. Сезонные изменения репродуктивных показателей клеща *Varroa jacobsoni* в одной семье пчел // Вестн. зоологии. — 1992. — № 1. — С. 70–74.
- Плохинский Н. А. Алгоритмы биометрии. — М. : Изд-во Москов. ун-та, 1967. — 81 с.
- Резник П. А. Случаи аномалий в строении тела иксодовых клещей // Зоол. журн. — 1956. — 35, вып. 6. — С. 833–836.
- Стекольников А. А. Внутривидовая изменчивость хетотаксии клещей-краснотелок рода *Hirsutiella* (Acara: Trombiculidae) // Паразитология. — 2001. — 35, № 1. — С. 19–25.
- Харадов А. В. Морфологическая изменчивость краснотелкового клеща *Leptotrombidium wolandi* (Acariformes, Trombiculidae) в Кыргызстане // Вестн. зоологии. — 2004. — 38, № 1. — С. 61–69.
- Харадов А. В., Чиров П. А. Морфологическая изменчивость *Neotrombicula monticola* Schluger et Davidov, 1967 (Acariformes, Trombiculidae) // Энтомолог. и паразитол. исслед. в Поволжье. — 2001. — Вып. 1. — С. 70–82.
- Akimov I. A., Benedyk S. V., Zaloznaya L. M. Complex analysis of morphological characters of gamasid mite *Varroa destructor* (Parasitiformes, Varroidae) // Вестн. зоологии. — 2004 a. — 38, № 5. — С. 57–66.
- Akimov I. A., Benedyk S. V., Berezovskaya O. P., Sidorenko A. P. RAPD analysis of intraspecific genetic variability of the mite *Varroa destructor* (Parasitiformes, Varroidae) in Ukraine // Acarina. — 2004 b. — 12, N 2. — С. 113–119.

- Alekseev A. N., Dubinina E. V.* Abnormalities in Ixodes ticks (Ixodoidea, Ixodinae) // *Acarina*. — 1993. — **1**, N 1. — С. 73–85.
- Anderson D. L.* Variation in the parasitic bee mite *Varroa jacobsoni* Oud. // *Apidologie*. — 2000. — **31**. — P. 281–292.
- Anderson D. L., Trueman J. W. H.* *Varroa jacobsoni* (Acari: Varroidae) is more than one species // *Exp. Appl. Acarol.* — 2000. — **24**. — P. 165–189.
- Delfinado M. D.* Mites of the honeybees in South-East Asia // *J. Apicult. Res.* — 1963. — N 2. — P. 113–114.
- Delfinado-Baker M. D., Houck M. A.* Geographic variation in *Varroa jacobsoni* (Acari, Varroidae): application of multivariate morphometric techniques // *Apidologi*. — 1989. — **20**. — P. 345 — 358.
- Helle W.* Population genetic of arrenotokous mites // *Bool. Zool. agr. Bachis*. — 1965. — **2**, N 7. — P. 219–225.
- Helle W., Van Zon A. Q.* Rates of spontaneous mutation in certain genes of an arrenotocus mites, *Tetranychus pacificus* // *Ent. Exp. Appl.* — 1967. — N 10. — P. 189–193.
- Zharkov S. D., Dubinina H. V., Alekseev A. N., Jensen Per M.* Anthropogenic pressure and changes in Ixodes tick populations in the Baltic region of Russian and Denmark // *Acarina*. — 2000. — **8**, N 2. — P. 137–141.