

УДК 595.422:541+591.461.1

И. А. Акимов, И. С. Старовир

СТРОЕНИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ КЛЕЩЕЙ *AMBLYSEIUS ANDERSONI* И *AMBLYSEIUS REDUCTUS* (PARASITIFORMES, PHYTOSEIIDAE)

Общая схема строения пищеварительной системы гамазовых клещей изучена довольно подробно (Winkler, 1888; Белозеров, 1957; Виноградова, 1960; Лагутенко, 1962; Hughes, 1952). Однако особенности этой системы органов у различных видов клещей-фитосейид лишь недавно стали привлекать внимание исследователей (Старовир, 1973; 1973а; Акимов, Старовир, 1974). Местные виды фитосейид, которые могут успешно контролировать численность тетраниховых клещей (Колодочка, 1974), до настоящего времени никем не изучались.

Материал и методика

Для работы были использованы клещи *Amblyseius andersoni* Chant и *A. reductus* Wainstein из лабораторной культуры, питавшиеся клещами *Tetranychus cinnabarinus*. Пищеварительную систему изучали на живых клещах и тотальных микропрепаратах. Методы фиксации клещей, изготовление и окраска срезов изложены ранее (Старовир, 1973).

Полученные результаты

Пищеварительная система у клещей *A. andersoni* и *A. reductus* состоит из ротового аппарата, слюнных желез, глотки, пищевода, средней кишки с дивертикулами, тонкой кишки, ректального пузыря и прямой кишки, открывающейся анальным отверстием. С пищеварительной системой связана пара мальпигиевых сосудов, берущих начало от ректального пузыря.

Ротовой аппарат. Ротовой аппарат образован своеобразной тагмой — гнатосомой, или «гнатемой» по Ланге (1962). В гнатосоме выделяют основание и клювик (рис. 1). Основание образовано слившимися коксами («гнатококсами») педипальп и представляет собой сплошное склеротизированное кольцо. Снизу клювик ограничен максиллярными лопастями — передними эндитами кокс педипальп, которые несут три пары приблизительно одинаковых щетинок. Максиллярные лопасти дистально вытянуты в узкие, заостренные на концах стилеты. В средней и дистальных частях максиллярных лопастей с большим трудом прослеживаются стили — стержневидные, полые внутри образования, в которых, как считают, расположены протоки слюнных желез (Stanley, 1931; Hughes, 1949, Лагутенко, 1962). В верхней половине гнатосомы, внутри ее находятся относительно длинные трехчлениковые хелицеры (рис. 2). Неподвижный и подвижный пальцы их образуют клешню хелицер. Клешня хелицер приспособлена отчасти для захвата, но, в основном, для разрезания гладкой, упругой, эластичной, но не очень толстой кутикулы жертвы. Этому способствует то обстоятельство, что подвижный палец входит своим острым режущим краем между двумя рядами зубцов.

Неподвижный палец при этом напоминает лезвие складного ножа. Хелицеры снабжены футлярами (рис. 2), разделенными продольными перегородками на правый и левый. Направляющим ложем для хелицер служит субхелицеральная пластинка с ее склеротизированным продолжением — эпистомом. Дистальным продолжением субхелицеральной пластинки и эпистома служит лабрум — плотное, склеротизированное образование, имеющее на поперечном срезе форму треугольника с вытянутым верхним углом. Под

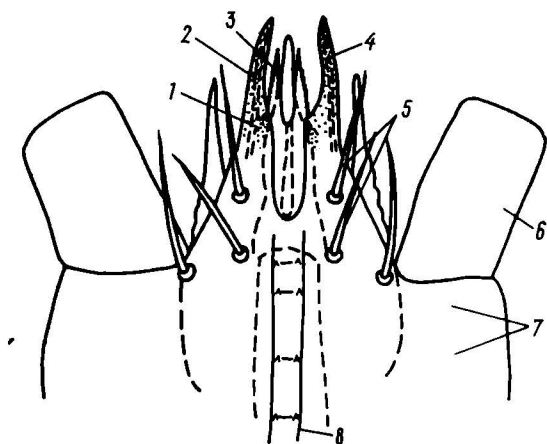


Рис. 1. *Amblyseius andersoni*, вид сверху:

1, 4 — максиллярные рожки; 2 — стили; 3 — лацинии; 5 — максиллярные щетинки; 6 — педипальпы (часть); 7 — слившиеся коксы педипальпы, формирующие основание гнатосомы; 8 — гнатосомальный желобок, в который вкладываются ветви тритостернума.

лабрумом в гипостомальном, или предротовом, желобке расположено крупное полое образование — эпифаринкс (рис. 2). По краям его расположены очень тонкие волоски — щетинки. Эпифаринкс, благодаря своей эластичности, играет существенную роль при насыщении клещем пищи. Предротовая, или преоральная, полость образована вытянутыми вперед частями педипальпальных кокс с вентральной стороны и лабрумом с эпифаринксом с дорсальной, имеет собственную, т. н. гипостомальную мускулатуру (рис. 2) (Hughes, 1949; Лагутенко, 1962). Эта мускулатура обеспечивает сужение и расширение предротового желоба (рис. 2). Предротовая полость заканчивается V-образным ротовым отверстием, веду-

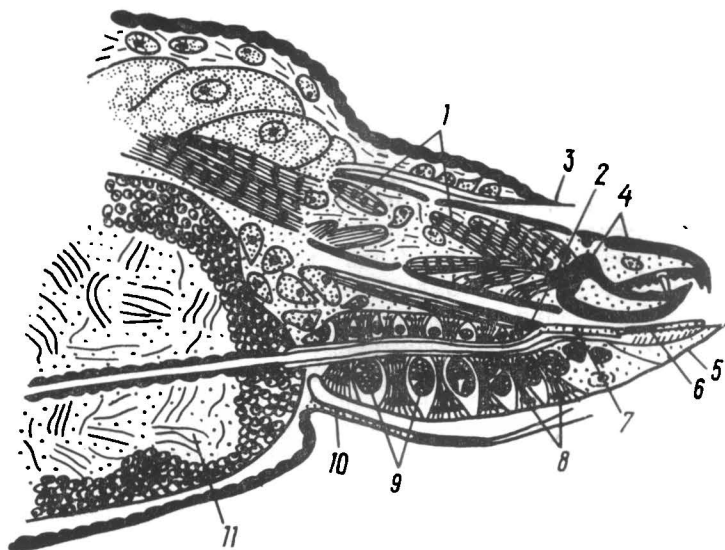


Рис. 2. Сагиттальный срез гнатосомы:

1 — мышечные волокна; 2 — эпистом; 3 — тектум; 4 — хелицера; 5 — гипостом; 6 — эпифаринкс; 7 — лабрум; 8 — вентро-латеральные дилаторы; 9 — вентральные констрикторы; 10 — тритостернум; 11 — мозг.

щим в глотку. Таково строение ротового аппарата обоих изученных нами видов клещей-фитосейд, отличия у них относительно незначительные.

Слюнные железы указанных видов подробно описаны одним из авторов (Старовир, 1973).

Кишечник. Общее строение кишечника *A. andersoni* и *A. reductus* сходно с таковым других свободноживущих (Winkler, 1888; Белозеров,

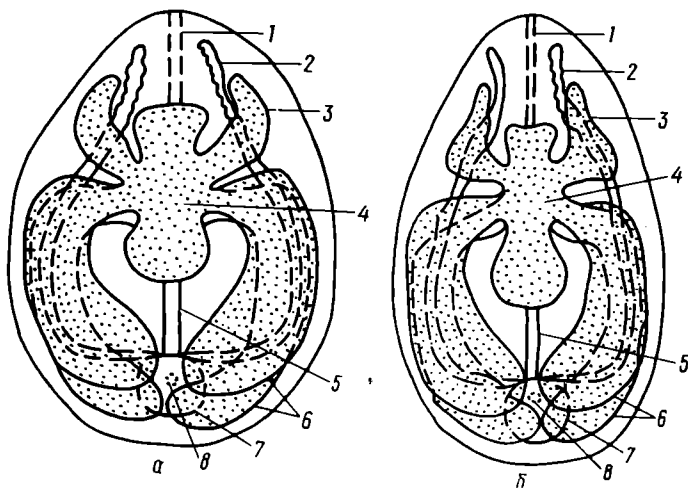


Рис. 3. Графическая реконструкция кишечника и мальпигиевых сосудов клещей *Amblyseius andersoni* (а) и *A. reductus* (б):

1 — пищевод; 2 — мальпигиев сосуд; 3 — передние дивертикулы; 4 — центральная часть средней кишки «желудок»; 5 — тонкая кишка; 6 — задние дивертикулы; 7 — ректальный пузырь; 8 — анус.

1957; Виноградова, 1960; Старовир, 1973) и кровососущих гамазовых клещей (Лагутенко, 1962; Hughes, 1952 и др.). Кишечник разделяется на переднюю, среднюю и заднюю кишку (рис. 3). Передняя кишка состоит из глотки и пищевода. Щелевидное на поперечном срезе (похожее на букву V) ротовое отверстие ведет в глотку.

Глотка образована тремя сильно хитинизированными пластинками, которые придают ее просвету на поперечном срезе характерную треугольную форму со слегка вогнутыми краями. Снаружи к стенкам глотки прикреплены мышцы, обеспечивающие заглатывание пищи. Количество и расположение глоточных мышц у клещей этих видов сходны. На основании изучения серий сагиттальных и поперечных срезов через глотку клещей нами установлены следующие глоточные мышцы: дорсолатеральные дилататоры — 7; вентролатеральные дилататоры — 6; дорсальные констрикторы — 6; вентральные констрикторы — 7 пар. Четкого перехода в пищевод нет. Граница между этими отделами может быть установлена лишь приблизительно, в области переднего края мозга.

Пищевод (у *A. andersoni* — длина 80,3, диаметр 8,5 мкм; *A. reductus* — длина 73,60; диаметр 6,57 мкм) представляет собой короткую тонкую трубку, соединяющую глотку с передней частью центрального отдела средней кишки. Пищевод проходит сквозь мозг, делает S-образный изгиб и впадает в среднюю кишку. Стенки пищевода на всем протяжении тонкие, выстланы уплощенными клетками, которые покоятся на тонкой базальной мембране, окружены тонкими кольцевыми мышцами.

Средняя кишка у гамазовых клещей исследованных видов состоит из центрального отдела, часто называемого «желудком», и слепых

выростов—дивертикул (более коротких—передних и более длинных задних) (рис. 3). Анатомически боковые дивертикулы (у видов *A. andersoni* и *A. reductus*) отличаются от центрального отдела средней кишки и его коротких передних придатков характерной гофрированностью наружных стенок. Как видно из рис. 4 (б, в) первая пара задних дивертикул

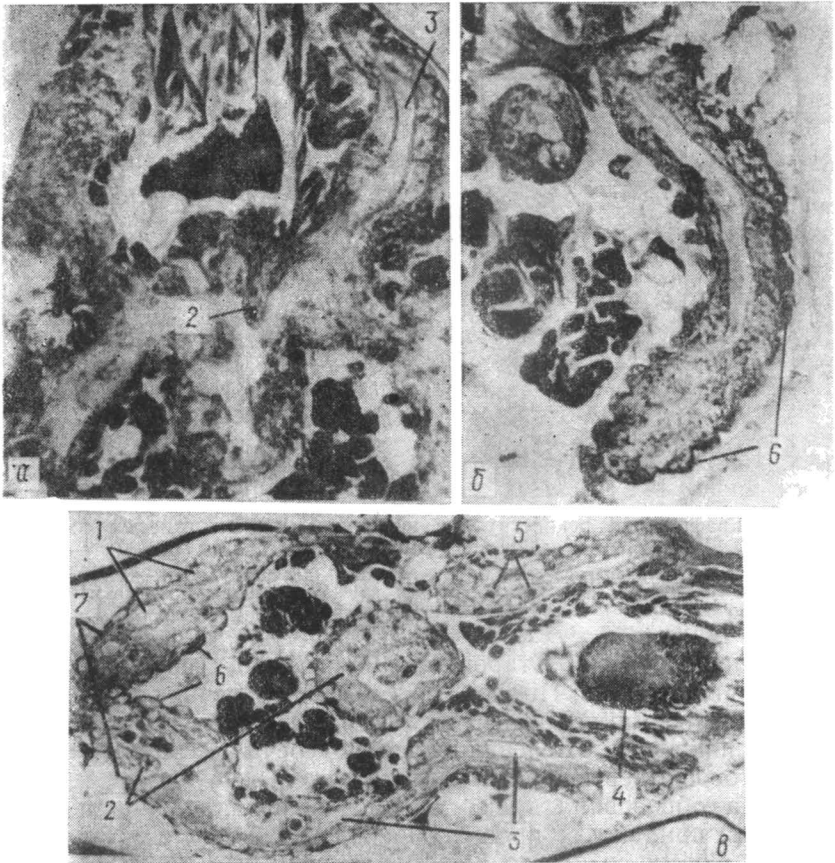


Рис. 4. Фронтальный срез средней кишки и ее дивертикул клещей *Amblyseius andersoni* (а) и *A. reductus* (б, в):

1 — вакуоли с секретом; 2 — секреторные клетки; 3 — передние дивертикулы; 4 — мозг; 5 — ядра; 6 — гофрированность дивертикул; 7 — задние дивертикулы ($\times 400$).

имеет крупные складки, образующие плотную гофрированность. Подобная гофрированность наружной стенки боковых дивертикул не наблюдается у *Phytoseiulus persimilis*. При наполнении кишечника пищей указанные дивертикулы значительно расширяются, стенки их выпрямляются и гофрированность исчезает. На гистологических срезах кишечника были подробно изучены эпителиальные клетки у голодных клещей этих видов в разных участках средней кишки и дивертикулу. Эпителий средней кишки и дивертикул состоит из одного слоя морфологически сходных цилиндрических клеток, которые покоятся на тонкой базальной мембране (рис. 4 а, в). Снаружи мембрана оплетена сетью взаимно пересекающихся кольцевых и продольных мышечных волокон, не образующих сплошного слоя. Сокращения мускулатуры кишечника обуславливают

его постоянные перистальтические движения, хорошо заметные на живых клещах. Различное функциональное состояние клеток у непитающихся клещей в разных участках средней кишки и дивертикул позволяет условно разделить их на три типа: секреторные, пищеварительные и недифференцированные (резервные). Такое деление предложили Павловский и Зарин (Pawlowsky, Zarin, 1926), изучавшие эти процессы у скорпионов, а также Хьюз (Hughes, 1950; 1954), Ю. С. Балашов (1967) и др.

Ядра этих клеток овальные, большие, пузыревидно вздутые, с глыбками хроматина, смещены к апикальной поверхности, а в некоторых клетках занимают центральное положение. В центре ядер расположены ядрышки, которые окрашены интенсивнее нуклеоплазмы. Пищеварительные клетки у голодных клещей немногочисленны и находятся возле секреторных и резервных клеток. Они значительно крупнее последних, вытянутые, вздутые, с выпуклой апикальной поверхностью. Цитоплазма их более плотная и зернистая, не так сильно вакуолизирована, с большим количеством включений, равномерно окрашена. Ядра пищеварительных клеток большие, круглые, окрашены, смещены к основанию клетка. Ядрышки расположены в центрах ядер и окрашены интенсивнее нуклеоплазмы. Резервные (недифференцированные) клетки намного меньше описанных выше клеток, плоские. Цитоплазма их зернистая, более плотная, слабо вакуолизированная, равномерно окрашенная. Ядра этих клеток большие, но не вздутые, находятся в центрах клеток, интенсивно окрашены. Апикальные поверхности резервных клеток чаще всего прикрыты смыкающимися сверху пищеварительными и секреторными клетками. В недифференцированных клетках вакуоли заполнены полисахаридным веществом (окрашиваются реактивом Шиффа в малиновый цвет). Эти клетки очень похожи на секреторные клетки у других клещей (Балашов, 1967), функцию которых они, вероятно, выполняют. В задней части средней кишки размеры эпителиальных клеток уменьшаются. Различия в строении клеток центральных и периферических отделов средней кишки не обнаружены.

Тонкая кишка сужается по направлению к ректальному пузырю. Эпителиальные клетки тонкой кишки вытянутые, значительно меньше эпителиальных клеток передней части средней кишки. Ядра этих клеток овальные, с четко дифференцированными ядрышками, равномерно окрашены. Тонкая соединительнотканная базальная мембрана, на которой лежат клетки тонкой кишки, окружена мышечной сетью, обеспечивающей перистальтические движения кишечника и дивертикул.

Ректальный пузырь находится в нижней части опистосомы. В нем происходит накопление экскретов, поступающих из кишечника и мальпигиевых сосудов. Его стенки тоньше стенок средней кишки и состоят из мелких клеток, расположенных на базальной мембране. В передней части ректального пузыря находятся вытянутые эпителиальные клетки, покрытые длинными ворсинками. Эти клетки расположены на разных уровнях, имеют овальные ядра и цитоплазму без включений. Снаружи стенка ректального пузыря оплетена сетью мышечных волокон, которые своим сокращением способствуют акту дефекации. В ректальный пузырь на границе его верхней части и тонкой кишки слева и справа впадают два мальпигиевых сосуда.

Мальпигиевые сосуды. Выделительная система у *A. andersoni* и *A. reductus* морфологически и функционально связана с пищеварительной системой. Мальпигиевые сосуды у клещей этих видов представлены двумя трубками, которые начинаются немного ниже места перехода задней части средней кишки в ректальный пузырь, проходят над дистальными поверхностями пищеварительного канала и входят в коксы

первой пары ног, где заканчиваются слепо. По гистологической структуре мальпигиевы сосуды идентичны ректальному пузырю. Они выстланы небольшим количеством эпителиальных клеток с ворсинками. Клетки покоятся на тонкой базальной мембране. Длина ворсинок эпителиальных клеток увеличивается по мере приближения к ректальному пузырю, вблизи которого их высота в 5—6 раз больше, чем в апикальных концах. Цитоплазма клеток плотная, вакуолизированная. Ядра большие, овальные, не имеют точно фиксированного положения. Тонкие мышечные волокна, окружающие снаружи мальпигиевые сосуды, образуют скошенную сеть. Сокращения волокон мышечной сети вызывают волну перистальтики сосудов, способствуя тем самым проталкиванию их содержимого в направлении ректального пузыря.

Обсуждение результатов

Клещи *A. andersoni* и *A. reductus* по характеру своего пищевого поведения являются активными хищниками, которые в процессе питания высасывают свою жертву — тетраниховых клещей. Большую часть объема жертвы составляет кишечник с содержимым — растительным соком и пищеварительными секретами.

Изучение ротового аппарата у клещей *A. andersoni* и *A. reductus* показывает, что общий план расположения основных структур в нем характерен для многих свободноживущих гамазовых клещей. Однако прежде всего бросаются в глаза мелкие, ножницеобразные клешни хелицер. Кроме того, все элементы ротового аппарата, образующие клювик гнатосомы, вытянуты и заострены, что необходимо для разрезания и прокола эластичной кутикулы жертвы. Глотка также весьма сходна по своему строению с глоткой других видов свободноживущих и кровососущих гамазовых клещей (Stanley, 1931; Vitztum, 1940—1943; Snodgrass, 1948; Hughes, 1949; Белозеров, 1957; Виноградова, 1968; Лагутенко, 1962; Старовир, 1973 и др.).

Средняя кишка у клещей *A. andersoni* и *A. reductus* представляет хорошо развитый орган мешковидной формы с тремя парами слепых выростов. При этом у клещей *A. andersoni* и *A. reductus* обнаружены одна пара передних дивертикул и две пары задних, а у *Ph. persimilis* — две пары передних дивертикул (внутренняя и наружная) и одна пара задних (Старовир, 1973). При сравнении общего плана строения кишечника у фитосейид с изученными ранее видами гамазовых клещей *Haemogamasus nidi*, *Haemolaelaps glasgowi* и *Eulaelaps stabularis* бросаются в глаза сходство в строении и расположении дивертикул (Виноградова, 1960). При стереотипе питания, характерном для клещей *A. andersoni* и *A. reductus*, естественно ожидать, что существуют определенные адаптации к поглощению большого количества пищи. Вероятно, с необходимостью увеличения объема средней кишки связана своеобразная складчатость дивертикул. Характерно, что у клеща *Ph. persimilis* выпячивается передняя пара дивертикул при сильном насыщении (Старовир, 1973). Это позволяет клещам увеличивать объем кишечника при поглощении большого количества пищи. Голодные клещи имеют в резерве некоторое количество недифференцированных клеток, готовых немедленно вступить в процесс переваривания пищи при попадании ее в полость кишечника. Это можно рассматривать как особое приспособление к типу питания, при котором пища поступает в кишечник дискретными порциями.

Тонкая кишка, эпителиальные клетки которой значительно меньше, является, как и у других клещей (Белозеров, 1957; Виноградова, 1960), лишь путем проведения каловых масс из средней кишки в ректальный

пузырь. Клетки ректального пузыря изученных видов чрезвычайно похожи на клетки задней кишки тетраниховых клещей (Blauvelt, 1945; Wiesmann, 1968), функцию которых связывают не столько с пищеварением, сколько с выделением продуктов метаболизма и всасыванием. Мальпигиевы сосуды у клещей *A. andersoni* и *A. reductus* имеют обычное для гамазовых клещей строение (Hughes, 1952; Белозеров, 1957; Старовир, 1973) и вместе с ректальным пузырем служат органами выделения продуктов метаболизма.

Таким образом, стереотип питания (хищничество) и особенности жертв наложили свой отпечаток на общую схему строения органов пищеварительной системы клещей-фитосейд, вызвав у них узко адаптивные изменения, которые охватывают многие органы этой системы и осуществляются на различных уровнях.

ЛИТЕРАТУРА

- Акимов И. А., Старовир И. С. Морфо-функциональные особенности пищеварительной системы клеща *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot Gamasoidea, Phytoseiidae.— Вестн. зоол., 1974, № 4, с. 60—64.
- Балашов Ю. С. Кровососущие клещи (Ixodoidea) переносчики болезней человека и животных. Л., «Наука», 1967, с. 185—196.
- Белозеров В. А. К биологии и анатомии клеща *Poecilochirus necrophori* Vitzt. (Parasitiformes, Parasitidae).— Зоол. журн., 1957, 36, в. 12, с. 1802—1813.
- Виноградова Г. А. Материалы по анатомии и гистологии некоторых гамазовых клещей. Науч. труды Калинин. отд. Моск. о-ва испыт. природы, 1960, в. 2, с. 63—73.
- Колодочка Л. А. Фауна и экологические особенности растеннеобитающих клещей-фитосейд (Parasitiformes, Phytoseiidae) Лесостепи Украины. Автореф. канд. дис. К., 1974, с. 3—25.
- Лагутенко Ю. П. Микроскопическая анатомия некоторых систем органов куриного клеща *Dermanyssus gallinae* (Gamasoidea, Dermanyssidae).— Зоол. журн., 1962, 41, в. 6, с. 840—853.
- Ланге А. Б. Строение ротовых органов и система клещеобразных Chelicerata. В кн.: Вопр. общ. зоол. и мед. паразитол. М., Медгиз, 1962, с. 155—188.
- Старовир И. С. Некоторые особенности строения пищеварительной системы клеща *Phytoseiulus persimilis* (Parasitiformes, Phytoseiidae).— Вестн. зоол., 1973, № 5, с. 72—77.
- Старовир И. С. Морфо-функциональные особенности слюнных желез клещей *Amblyseius andersoni* Chant, *Amblyseius reductus* Wainast. (Parasitiformes, Phytoseiidae). В кн.: Некоторые вопросы экологии и морфологии животных. К., Наукова думка. 1973 а, с. 55—57.
- Blauvelt W. E. The internal morphology of the common red spider mite (*Tetranychus telarius* Linn.).— Cornell Univ. Agric. Expt. Mem., 1945, 270, p. 3—46.
- Hughes T. E. The functional morphology of the mouth-parts of *Liponyssus bacoti*.— Ann. Trop. Med. and Parasitol., 1949, 43 (3—4), p. 349—360.
- Hughes T. E. The physiology of the alimentary canal of *Tyroglyphus farinae*.— Quart. J. Microscop. Sci., 1950, 91 (1), p. 45—61.
- Hughes T. E. The morphology of the gut in *Bdellonyssus bacoti* (Hirst, 1913).— Ann. Trop. Med. and Parasitol., 1952, 46 (1), p. 54—60.
- Hughes T. E. Some histological changes which occur in the gut epithelium of *Ixodes ricinus* female during gorging and up to oviposition.— Ann. Trop. Med. and Parasitol., 1954, 48 (4), p. 397—404.
- Pavlovsky E. N. and Zarin E. D. On the Structure and Ferments of the Digestive Organs of Scorpions.— Quart. J. Microscop. Sci., 1926, 70 (2), p. 221—261.
- Stanley J. Studies on the musculatory system and mouth-parts of *Laelaps echidninus*.— Ann. Entomol. Soc. Amer., 1931, 24, (1), p. 1—12.
- Vitzthum H. Acarina, Bronns Klassen und Ordnungen d. Tierreichs, 5 Bd., IV. Abt., 1940—1943, 5 Buch.
- Wiesmann R. Untersuchungen über die Verdauungsvorgänge bei der gemeinen Spinnmilbe, *Tetranychus urticae* Koch.— Z. Angew. Entomol., 1968, 61, 4, S. 457.
- Winkler W. Anatomie der Gamasiden. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien., 1888, 7, p. 317—354.