

УДК 595.422 : 591.147.88

И. А. Акимов, И. В. Пилецкая, А. В. Ястребцов

**ВОЗРАСТНЫЕ МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ
РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ САМОК КЛЕЩА
VARROA JACOBSONI**

Для прогноза размножения *Varroa jacobsoni* большое значение имеет состояние репродуктивной системы самок в периоды активной жизнедеятельности их в расплоде. Общая морфология репродуктивной системы этих клещей описана нами ранее (Акимов, Ястребцов, 1984) и подтверждена другими исследователями (Alberti, Hanel, 1986; Alberti, Zekk-Karr, 1986). Предварительные данные, полученные при изучении репродуктивного цикла (Акимов, Ястребцов, 1986), особенностей яйцекладки (Акимов, Пилецкая, 1983, 1985), хромосомного состава и последовательности откладываемых яиц (Акимов, Залозная, Пилецкая, 1986; Акимов, Пилецкая, Залозная, 1986) позволили выявить закономерности развития паразитического клеща в расплоде хозяина. Целью настоящей работы было изучение динамики изменений морфологии и функции репродуктивной системы самок при подготовке к размножению и при активном размножении в расплоде хозяина, а также углубление наблюдений за яйцекладкой.

Материал и методика. Исследования проводили летом на одновозрастном трутневом расплоде. Самок клеща и отложенные ими яйца отбирали до и после запечатывания ячеек пчелами.

Обнаруженная ранее (Муравская, 1981; Пилецкая, 1982) синхронность развития клеща и расплода пчел позволяла по морфологическим и цветовым признакам развития последнего судить о репродуктивном состоянии самок паразита и о наличии определенных неполовозрелых фаз клеща. В связи с этим ежедневный сбор материала проводился по схеме: I — за день до запечатывания и в 1-й день запечатывания ячейки — сбор самок-основательниц, приклеенных к корму на дне ячейки; II — на 2—3-й день — сбор самок с плетущей кокон личинки; III — на 3—9-й день — сбор яиц и самок после откладки каждого яйца на стадиях предкуколки — куколки хозяина; IV — на 10—14-й день — сбор самок клеща после окончания ими яйцекладки в период появления самцов и дочерних самок. В каждом варианте изучали не менее 15 особей. Клещей фиксировали в жидкости Буэн-Дюбоск-Бразиля. Дальнейшую обработку самок для гистологического и тотального изучения проводили по методике, описанной ранее (Акимов, Ястребцов, 1985).

Результаты. Цикл размножения самки начинается в ячейке расплода, где и происходит копуляция молодых самок с самцами. Сквозь копулятивные поры (их две), расположенные между коксами III и IV пар ног, самец инъецирует в самку не сперматозоиды, а проспермии, которые через семепроводящую систему попадают в семеприемник (рис. 1, I). Яичник молодой самки имеет диаметр до 110 мкм, от его вентральной части отходят два отростка лировидного органа (длина 84 мкм), каудально располагается семеприемник, растягивающийся в этот период до 210 мкм. Диаметр просвета семепроводящей системы достигает размера 47 мкм (в месте слияния). Яичник заполнен ооцитами, не приступившими к малому росту, их размеры варьируют, но не превышают 20 мкм (диаметр ядра 9 мкм). Проспермии в семеприемнике имеют форму тетраэдра со стороной до 25 мкм. При прохождении через семепроводящую систему форма проспермиев может меняться. Ядро их крупное — 13 мкм в диаметре. Утерус в это время практически не имеет просвета, его эпителиальные клетки хорошо развиты, однако цитоплазма клеток не вакуолизирована. Такие молодые самки, не способные еще к откладке яиц,

выходят из ячеек и прикрепляются к пчелам. Период между выходом самки из расплода и проникновением ее в ячейку точно не определен, однако это происходит не ранее, чем в семеприемнике из проспермиев разовьются сперматозоиды. Характерно, что дочерняя самка, выходящая из ячейки, уже не имеет семепроводящей системы (рис. 1, 2), просвет которой спадается и на тотальных препаратах практически не просматривается. У самок из ячеек готового к запечатыванию расплода семеприемник содержит компактно упакованные и строго ориентированные в направлении яичника сперматозоиды. Ооциты яичника к этому моменту дифференцируются. Обычно ооцит, расположенный в яичнике антеродорсально, быстрее остальных проходит стадию малого роста, увеличивается в размерах и к моменту захода самки в ячейку имеет диаметр до 80 мкм при диаметре ядра до 17 мкм, причем цитоплазма и ядро такого ооцита интенсивно окрашиваются. Остальные ооциты увеличиваются в размерах не так быстро, их диаметр не превышает 21 мкм, причем таких размеров достигает около 13—18 ооцитов. Яйцепроводящая система в этот период остается практически без изменений. На тотальных препаратах хорошо различимы все отделы репродуктивной системы. Яичник достигает диаметра 120 мкм. Клетки питающей ткани, расположенные с вентральной стороны яичника, морфологически не отличаются от клеток ливовидного органа, с отростками которого они непосредственно соединяются. Отростки ливовидного органа увеличиваются в размерах до 135 и 170 мкм. Длина сперматозоидов в семеприемнике достигает 170 мкм. До начала запечатывания ячейки один из ооцитов в самке продолжает интенсивно расти, а в первый день после запечатывания диаметр ооцита увеличивается до 180—200 мкм. В это время он теряет связь с питающей тканью и выпячивается в полость тела, размещаясь между дивертикулами средней кишки. Запечатывание ячейки расплода совпадает с началом вителлогенеза у этого ооцита. В момент, когда к вителлогенезу приступает первый ооцит, лежащий рядом с ним, начинает расти и после запечатывания ячейки достигает диаметра 70 мкм (диаметр ядра 21 мкм). С началом вителлогенеза в ооците образуется большое количество мелких вакуолей, но отдельные гранулы желтка формируются позже. После начала питания самки на запечатанной личинке накопление запасных питательных веществ значительно ускоряется, и на второй день плетения кокона личинкой пчелы ооцит в яйцепроводящей системе самки достигает размера 300 мкм (рис. 2, 1). Ооплазма заполнена большим количеством желточных гранул, маскирующих ядро, дифферен-

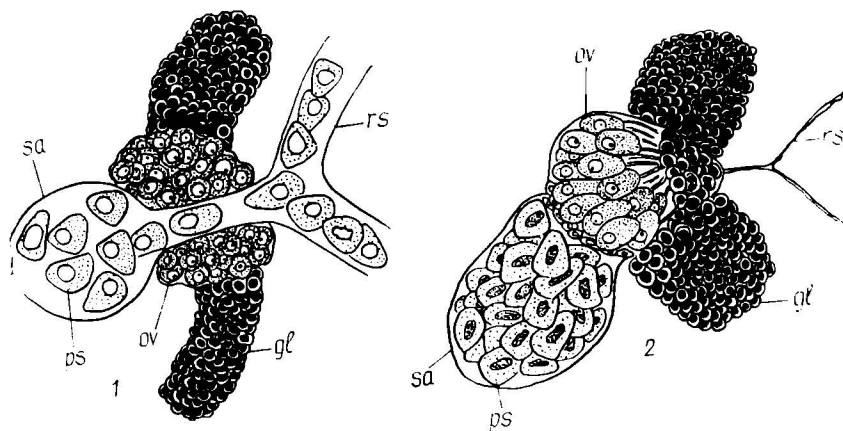


Рис. 1. Репродуктивная система самки *V. jacobsoni*:

1 — во время копуляции; 2 — после копуляции (выход из расплода); *gl* — ливовидный орган; *ov* — яичник; *ps* — проспермии; *rs* — *sacculi*; *sa* — семеприемник.

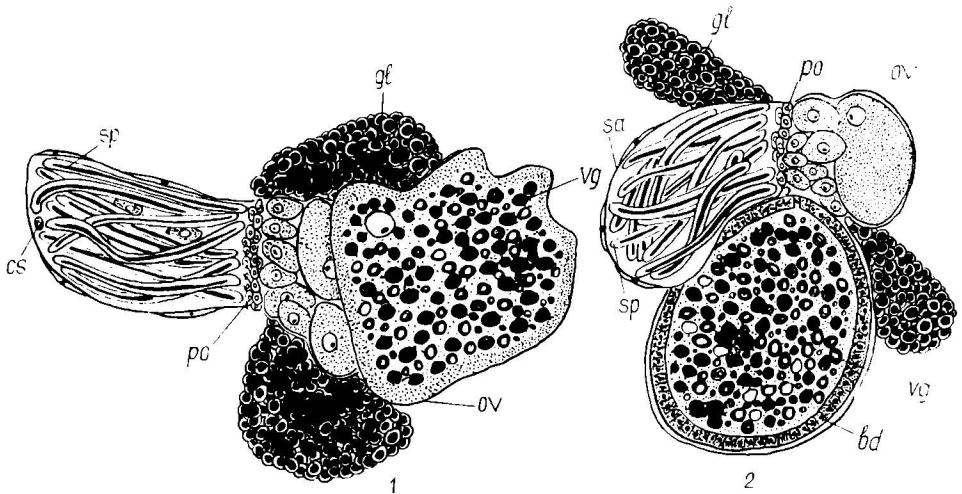


Рис. 2. Репродуктивная система самки *V. jacobsoni* в период плетения кокона: 1 — второй день; 2 — конец третьего дня; *cs* — «грушевидные» клетки; *po* — стенка между семеприемником и яичником; *sp* — сперматозоиды (остальные обозначения см. рис. 1).

цируется желточная оболочка. Такой ооцит соответствует зрелому яйцу, форма его неправильная, так как развиваясь, он деформирует внутренние органы и деформируется сам. Выросты ооцита располагаются между задними дивертикулами кишечника. Дробление в некоторых яйцах начинается еще в яичнике (рис. 2, 2), откуда яйцо или перибластула благодаря сокращению мускулатуры проходит через яйцевод и попадает в утерус. В утерусе оно одевается вторичной оболочкой за счет деятельности эпителия этого отдела и продолжает свое развитие. В это время в яичнике к вителлогенезу приступает следующий ооцит. К концу третьего дня плетения личинкой кокона в утерусе самки развивается гастрюла, а в яичнике — вполне развитое яйцо и ооциты, один из которых заканчивает цитоплазматический рост. Одновременное нахождение в опистосоме самки эмбриона (в утерусе) и созревшего яйца еще более деформирует пищеварительную и выделительную системы самки и смещает отделы ее репродуктивной системы (яичник, лировидные органы, семеприемник). Внешне такая самка приобретает чечевицеобразную форму. Эмбрион, расположенный в утерусе, растягивает его стенки настолько, что цилиндрические клетки железистого эпителия становятся веретеновидными. Яйцевод в это время деформируется и практически не просматривается.

К концу третьего дня после запечатывания трутневой ячейки самка откладывает первый эмбрион, окруженный яйцевой оболочкой. В дальнейшем такие эмбрионизированные протонимфы в яйцевых оболочках откладываются самкой с периодичностью в 27 часов. При этом развитие ооцитов в яичнике синхронизировано с откладкой яиц. Вителлогенез очередного ооцита начинается лишь после откладки яйца с эмбрионом и перехода яйца, закончившего большой рост, из яичника в утерус. Количество эмбрионов, откладываемых в одной ячейке самкой, варьирует от 1 до 6 (только в одном случае наблюдали 7 потомков у самки в ячейке). Последняя эмбрионизированная протонимфа откладывается самкой не позднее 18-го дня развития трутневого расплода. Позже этого срока ооциты, закончившие цитоплазматический рост, не приступают к вителлогенезу (рис. 3, 1). После завершения самкой кладки репродуктивная система ее приобретает первоначальный облик, ооциты в яичнике остаются на различных этапах малого роста, причем один из них, заканчивая малый рост, достигает размеров 96 мкм (диаметр ядра 16 мкм), рядом

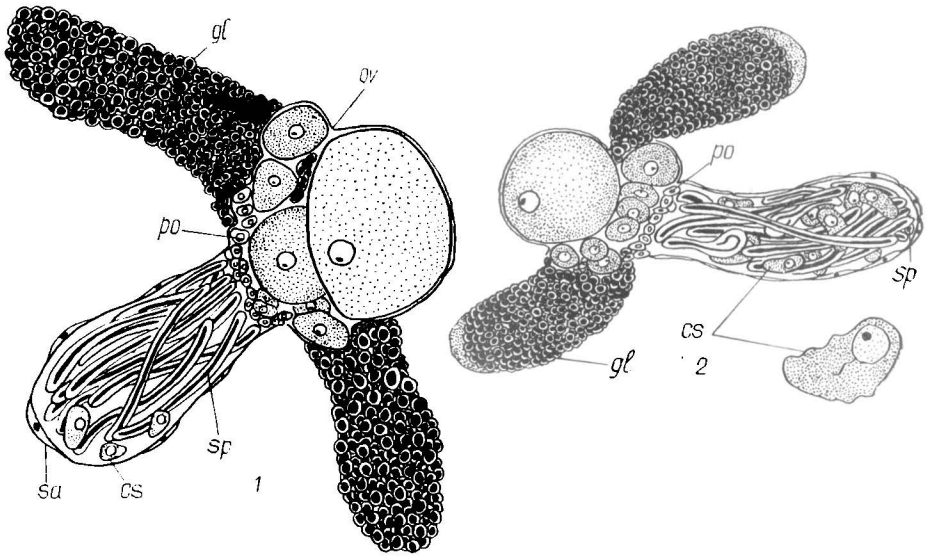


Рис. 3. Репродуктивная система самки *V. jacobsoni* в период откладки яиц:

1 — после откладки 1-го яйца (18-й день развития трутневого расплода); 2 — после окончания откладки яиц (обозначения см. рис. 1—2).

лежащий — 47 мкм, остальные — до 20—25 мкм (диаметр ядра 8—10 мкм). Питающая ткань интенсивно окрашивается, но количество составляющих ее клеток уменьшается, а в центре массы этих клеток образуется полость, не содержащая клеточных элементов и не окрашивающаяся красителями. Диаметр яичника самки-основательницы после кладки не превышает 126 мкм, отростки ее лировидных органов — 125 и 150 мкм. Утерус самок-основательниц при этом спадает, в результате чего железистый эпителий его стенок приобретает вид многорядного, причем среди клеток наблюдаются дегенерирующие. После выхода из расплода самка-основательница может зайти в ячейку расплода вторично, так как репродуктивный потенциал ее не исчерпан, особенно если первоначально в одной ячейке было несколько самок-основательниц. Нами не наблюдались самки, у которых после откладки всего запаса яиц в яичнике отсутствовали бы ооциты. У наиболее старых самок с дегенерировавшим эпителием утеруса, измененными лировидными органами и практически отсутствующей питающей тканью в яичнике наблюдаются все же 2—3 способных к дальнейшему развитию ооцита, а семеприемник таких самок содержит, хотя в значительно меньшем количестве, чем у молодых самок, сперматозоиды (рис. 3, 2). Кроме того, в семеприемнике старых самок встречаются в большом количестве клетки, описанные нами ранее (Акимов, Ястребцов, 1984) как грушевидные. Функция и происхождение этих клеток не выяснены, но у молодых самок такие клетки встречаются сравнительно редко, в то время как у старых они заполняют значительную часть просвета семеприемника, сперматозоиды которого характеризуются признаками деструкции (рис. 3, 2). Цитоплазма указанных клеток интенсивно окрашивается, ядро их крупное, а размеры достигают 42 мкм.

В ячейках с куколками трупней на 18-й день развития расплода (куколки с фиолетовыми глазами) наблюдали и самок, не отложивших ни одного яйца. У некоторых из них в яичнике или утерусе можно было обнаружить ооциты с различного рода деформациями или баластулу, которую по ряду признаков можно считать нежизнеспособной (дезинтегрированные клетки, отсутствие оболочки, а нередко и отсутствие желтка). Ооциты яичника в этом случае могут быть не дифференцированы. Семе-

Порядок откладки различных типов яиц в трутневом расплоде самкой *V. jacobsoni*

Тип яиц	Количество и последовательность откладываемых яиц				
	1 яйцо	2 яйцо	3 яйцо	4 яйцо	5 яйцо
I тип	21	12	26	13	—
II тип	12	25	14	20	18
III тип (самцовое)	103	9	4	2	—
III тип (самочное)	6	93	85	76	65

приемник таких самок часто содержит в большом количестве грушевидные клетки. Однако гистологическое изучение таких самок не всегда позволяет обнаружить какие-либо патологические изменения в репродуктивной системе, которые могли послужить причиной бесплодия.

Характерной особенностью яйцекладок самок *Varroa* является наличие в них трех типов яиц, два из которых не жизнеспособны (Акимов, Пилецкая, 1983, 1985). Наблюдения, проведенные за произвольно взятыми 137 кладками клеща, позволили обнаружить определенные закономерности в порядке откладки самкой различных типов яиц. Основные характеристики такой последовательности представлены в таблице. Наблюдения проводились до откладки 5-го яйца включительно. Исследования показали, что в трутневом расплоде 20,3 % яйцекладок наряду с жизнеспособными имеют в своем составе нежизнеспособные яйца I и II типа. Наличие в яйцекладке только нежизнеспособных яиц встречается достаточно редко (1,5 %). В некоторых случаях из яйцекладки развивается единственный самец (2,3 %) или же откладываются самцовое яйцо III типа и нежизнеспособные яйца (не более 2) II типа (1,3 %).

Гистологическое изучение показало, что I тип нежизнеспособных яиц представлен недоразвитыми яйцами. По уровню своего развития это фактически ооциты, закончившие вителлогенез и окруженные вторичной оболочкой. Они не имеют признаков бластуляции, а иногда лишены и ядра. После откладки такое яйцо быстро деформируется, приобретает неправильную форму и высыхает. Иногда самка несколько часов может носить такие яйца приклеенными у полового отверстия под генито-вентральным щитом. Второй тип яиц (также нежизнеспособных) имеет более разнообразное гистологическое строение. Это эмбрионы на различных этапах развития. В момент откладки они не достигают той стадии развития, на которой возможно их дальнейшее существование вне организма самки. Чаще всего под яйцевыми оболочками яиц этого типа встречаются эмбрионы в предличиночном и личиночном морфогенезе. В таком случае в полости отсутствуют желточные гранулы или их количество крайне незначительно. Очень редко встречаются отложенные яйца, в которых содержится полностью сформированная протонимфа, но под яйцевой оболочкой также может располагаться и яйцо гервого типа. Нарушений в развитии эмбриона не обнаружено, и, возможно, такой эмбрион после выхода из-под яйцевых оболочек и отторжения желточного мешка, который в целом сходен с яйцом I типа, является жизнеспособным. Развитие жизнеспособных яиц III типа было описано ранее (Акимов, Ястребцов, 1988).

Обсуждение результатов. Самки клеща *V. jacobsoni* обладают относительно небольшим репродуктивным потенциалом. Правда, в литературе данные о количестве откладываемых самкой яиц весьма противоречивы. Так, по данным Сальченко (1972) и Поправко (1979) яйцекладка паразита состоит соответственно из 2—5 и 5—7 яиц. По наблюдениям Микитюка (1979), одна самка откладывает от 2 до 29 яиц (в среднем 9), наиболее часто приводятся данные о 5—7 отложенных одной самкой яиц (Муравская, 1979, 1980; Ifantidis, 1983). При этом не учитывалось наличие в яйцекладке нежизнеспособных яиц. Шульц

(Schulz, 1983) и Робо (Robaux, 1984) отмечали, что из ячеек вместе с молодыми пчелами или трутнями кроме самки-основательницы выходят до трех дочерних самок и один самец. Причем, средняя плодовитость каждой самки-основательницы может снижаться при увеличении количества самок, зашедших в ячейку (Пилецкая, 1982). Для *V. jacobsoni* характерен гапло-диплоидный способ определения пола (Steiner et al., 1982) и аррентокное развитие (Акимов, Залозная, Пилецкая, 1986). Нельзя исключить и наличие ложной аррентокии, характерной для некоторых гамазовых клещей (Schutter, 1985) и объясняющей наши наблюдения об отсутствии в потомстве клеща исключительно жизнеспособных самцов. Первым, в почти 90 % случаях откладывается самцовое яйцо (III типа), а последующие яйца чаще всего самочные, что подтверждается кариологическим анализом яйцекладок паразита (Акимов, Залозная, Пилецкая, 1986; Акимов, Пилецкая, Залозная, 1986). Закономерность в последовательности откладки нежизнеспособных яиц I и II типа, если они присутствуют в яйцекладке, не обнаружена. В некоторых, сравнительно редких (в 1,5 %) случаях, яйцекладка содержит только нежизнеспособные яйца. Яйца II типа имеют гаплоидный набор хромосом (Акимов, Залозная, Пилецкая, 1986). Определить половую принадлежность яиц первого типа практически невозможно, так как они недоразвиты. Причины появления нежизнеспособных яиц не вполне ясны. Появление яиц II типа связано, вероятно, с отсутствием достаточного количества запасных питательных веществ, что приводит к задержке или остановке развития и откладке их на более ранних эмбриональных стадиях. Откладку яиц первого типа, вероятно, можно объяснить нарушениями в прохождении вителлогенеза ооцитами в яичнике, а также внешними воздействиями. В последнем случае может происходить увеличение или уменьшение сроков развития эмбриона, что в свою очередь нарушает синхронность развития ооцитов и откладки яиц. Поэтому для сохранения нормальной яйцекладки самка откладывает своеобразные «вставочные» нежизнеспособные яйца, позволяющие последующим за ними эмбрионам оставаться в утробе самки дольше и развиваться вплоть до стадии протонимфы (III тип яйца). В редких случаях, когда такие компенсаторные механизмы не помогают, наблюдается откладка исключительно нежизнеспособных яиц или же откладка лишь одного жизнеспособного самцового яйца и нежизнеспособных самцовых яиц II типа (2,8 % случаев).

Наши данные о строении репродуктивной системы клеща (Акимов, Ястребов, 1984) и настоящие наблюдения говорят о том, что теоретически возможный репродуктивный потенциал самок относительно велик. У молодых самок 13—20 ооцитов способны к дальнейшему развитию. После линьки дейтонимфы пополнение этого запаса не происходит, а оставшиеся генеративные клетки служат питающей тканью. После выхода из ячейки молодая самка способна к откладке яиц только через 5—14 дней (Авдеева, 1978; Schulz, 1983 и др.). Перед этим она должна некоторое время питаться на пчеле и открытом расплоде до развития в репродуктивной системе сперматозондов и дифференциации ооцитов. Руйтер и Паппас (Ruijter, Pappas, 1983) считают, что молодые самки откладывают только неоплодотворенные яйца, т. е. в потомстве одной самки появляются только самцы. Однако это маловероятно, т. к. простой подсчет показал, что из ячейки сотов вместе с пчелой или трутнем выходит значительно больше молодых (дочерних) самок, чем самок-основательниц, а число ячеек только с неоплодотворенными яйцами составляет всего 3,6 %. В ячейку заходит самка с уже сформированной репродуктивной системой, подготовленной для откладки яиц, причем один из ооцитов в это время заканчивает цитоплазматический рост. С началом питания самки на расплоде скорость развития ооцитов значительно увеличивается, и процесс вителлогенеза занимает около суток. Первое яйцо приступает к вителлогенезу сразу же после запечатывания

ячейки расплода. За счет питающей ткани происходит только малый рост ооцита, а после окончания малого роста ооцит теряет связь с питающей тканью, выпячивается в полость и практически всей своей поверхностью контактирует с дивертикулами кишечника. К началу яйцекладки (13-й день развития расплода) в самке находится два яйца, в одном из которых, уже расположенном в утерусе, полностью сформирован эмбрион на стадии протонимфы. Эмбриональное развитие, как указывалось выше, происходит чрезвычайно быстро, и от момента выхода в утерус до развития в нем протонимфы проходит чуть более суток. Перед началом откладки у самки в утерусе содержится эмбрион, который впоследствии сформируется в самца. Последующие яйца, как было показано при кариологическом анализе (Акимов, Пилецкая, Залозная, 1986), дают начало самкам (за исключением нежизнеспособных яиц II типа).

После откладки самкой серии яиц в одной ячейке и выходе ее с молодой пчелой она имеет возможность заходить в ячейку вторично. По данным Микитюка (1979) и Шульца (Schulz, 1984), около 80 % самок заходят для размножения в ячейки 1 раз в жизни, а около 20 % — дважды. Последнее особенно характерно для тех самок, которые не исчерпали свой репродуктивный потенциал при первой яйцекладке, например, если в ячейке находилось несколько самок-основательниц. Однако количество отложенных самкой яиц определяется не только количеством ооцитов, способных к развитию, но и состоянием питающей их ткани, железистого эпителия утеруса, семеприемника. Поэтому часть старых самок, имеющих в яичнике незначительное количество ооцитов и зашедших в ячейку для размножения, не способны к яйцекладке или откладывают нежизнеспособные яйца. Это происходит в результате нарушений в процессе оплодотворения, прохождении вителлогенеза, образовании первичной и вторичной оболочки, что и было отмечено выше. Исследования Ифантидиса (Ifantidis, 1984) показали, что 4 % самок в трутневом расплоде и 19 % в пчелином остаются без потомства. Наиболее часто это характерно для самок, исчерпавших репродуктивный потенциал.

Таким образом, у *V. jacobsoni*, для которого характерно яйцевиворождение с откладкой эмбрионизированной протонимфы в яйцевых оболочках, наблюдаются необратимые возрастные морфологические изменения репродуктивной системы, характеризующие физиологический возраст и служащие основным фактором, ограничивающим репродуктивный потенциал. Последний в связи с развитием расплода пчел должен быть реализован в течение крайне ограниченного периода (5—6 суток). Синхронизация возрастных изменений генеративных органов самки с развитием пчелы достигается за счет последовательности интенсивного развития ооцитов в яичнике, высокой интенсивности процесса вителлогенеза, значительной скорости развития эмбриона (не более 30 часов), одновременного развития в репродуктивной системе двух яиц. Разбалансировка этих процессов и приводит, по-видимому, к появлению нежизнеспособных яиц (I и II типа) и бесплодных самок.

Morpho-Functional Age Changes in the Reproductive System of Female *Varroa jacobsoni*. Akimov I. A., Piletskaya I. V., Yastrebtsov A. V.—*Vestn. zool.*, 1988, No. 6.— During life period, female reproductive system shows non-reciprocable morphological age changes, that considerably limit its reproductive capacity. Synchronization of the *Varroa* age changes with developmental stages of the host (honey bee) goes along with periods of intense oocytes development in ovaries, high vitellogenesis intensity, considerably high embryo development tempo (not exceeding 30 hrs), parallel development within reproductive system of two eggs. Disbalancement of these processes leads to nonviable ova appearance (type I and II), and non fertile females. Female reproductive capacity is realized during extremely short time (5 to 6 days). Under some conditions female may visit brood some times.

- Акимов И. А., Пилецкая И. В. О жизнеспособности яиц клеща варроа // Пчеловодство.— 1983.— № 8.— С. 20.
- Акимов И. А., Пилецкая И. В. Жизнеспособность яиц в яйцекладке клеща Varroa // Докл. АН УССР. Сер. А.— 1985.— № 1.— С. 54—56.
- Акимов И. А., Ястребцов А. В. Репродуктивная система клеща Varroa jacobsoni, Oudemans, 1904 — паразита медоносной пчелы. I. Репродуктивная система самки и оогенез // Вестн. зоол.— 1984.— № 6.— С. 61—68.
- Акимов И. А., Залозная Л. М., Пилецкая И. В. Арренотокция и дифференциация пола в яйцекладке клеща Varroa jacobsoni // Там же.— 1986.— № 4.— С. 64—68.
- Акимов И. А., Пилецкая И. В., Залозная Л. М. Хромосомный состав и смертность яиц варроа // Пчеловодство.— 1986.— № 7.— С. 15—16.
- Акимов И. А., Ястребцов А. В. Строение половой системы и плодовитость паразитического клеща Варроа // Там же.— 1986.— № 9.— С. 12—14.
- Акимов И. А., Ястребцов А. В. Эмбриональное развитие паразитического клеща Varroa jacobsoni // Вестн. зоологии.— 1988.— № 3.— С. 55—62.
- Авдеева О. И. Жизнедеятельность клеща варроа в лабораторных условиях // Пчеловодство.— 1978.— № 10.— С. 16—17.
- Микитюк В. В. Репродуктивная способность самок варроа // Там же.— 1979.— № 9.— С. 21.
- Муравская А. И. Биология клеща варроа // Там же.— 1979.— № 12.— С. 17—18.
- Муравская А. И. Размножение Varroa jacobsoni в пчелином и трутневом расплоде // Технология производства продуктов пчеловодства.— М.: Колос, 1980.— С. 175—179.
- Муравская А. И. Размножение Варроа Якобсона в пчелином и трутневом расплоде // Варроатоз пчел.— М., 1981.— С. 4—7.
- Пилецкая И. В. Клещ варроа в печатном расплоде // Пчеловодство.— 1982.— № 4.— С. 17.
- Поправко С. А. Противоварроатозные мероприятия и фазы развития клеща // Там же.— 1979.— № 5.— С. 16—19.
- Сальченко В. Л. Гамазовый клещ Varroa jacobsoni (Oudemans, 1904) — паразит медоносной пчелы на Дальнем Востоке и изыскание эффективных средств борьбы с ним: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1972.— 28 с.
- Alberti G., Hanel H. Fine structure of the genital system in the bee parasite, Varroa jacobsoni with remarks on spermatogenesis spermatozoa and capacitation // Exp. Appl. Acarology.— 1986.— N 2.— P. 63—104.
- Alberti G., Zekk-Kapp G. The nutritive egg development of the mite Varroa jacobsoni an ectoparasite of honey bee // Acta Zoologica (Stockh.).— 1986.— 67, N 1.— P. 11—25.
- Ifantidis M. D. Ontogenesis of the mite Varroa jacobsoni in worker and drone honeybee brood cells // J. Apicult. Research.— 1983.— 22, N 3.— P. 200—206.
- Ifantidis M. D. Parameters of the population dynamics of the Varroa mite on honeybees // Ibid.— 1984.— 23, N 4.— P. 227—233.
- Robaux P. Biologie et comportement de Varroa jacobsoni // Bull. techn. apic.— 1984.— 11, N 2.— S. 101—115.
- Ruijter A., Pappas N. Karyotype and sex determination of Varroa jacobsoni Oud. // Proc. Meet. EC Experts' Group Wageningen, 1983.— P. 41—44.
- Schulz A. E. Reproduction und populationsentwicklung der parasitischen Milbe Varroa jacobsoni Oud. in Abhängigkeit vom Brutzyklus ihres Wirtes Apis mellifera L. I Teil // Apidologie.— 1984.— 15, N 4.— S. 401—419.
- Steiner J., Pompolo S., Takachashi C., Goncalves L. Cytogenetics of the acarid Varroa jacobsoni // Rev. Brasil. Genet.— 1982.— N 4.— P. 841—844.
- Schutter G. G. Pseudo-arrenotoky // Spider Mites Biology, Natur, Enemies and Control.— Amsterdam: Elsevier, 1985.— Vol. 1B.— P. 67—71.
- Schulz A. Fortpflanzungsdynamik bei Varroa jacobsoni // Apidologie.— 1983.— 14, N 4.— S. 269—270.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 30.07.87

РЕФЕРАТ ДЕПОНИРОВАННОЙ СТАТЬИ

Личинки I возраста Fundatrigenia Forda marginata Koch. (Homoptera, Aphidinea, Pemphigidae) / Валентюк Е. И.— 6 с.— Библиогр. 3 назв.— Деп. в ВИНТИ 03.06.88 № 4389 — В88.

Описана личинка I возраста из галлов самок-основательниц на дикой фисташке из Карадагского заповедника. Для морфологической характеристики взяты средние значения по 136 личинкам.