

И. А. Акимов, А. В. Ястребцов

## МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА КЛЕЩА *VARROA JACOBSONI* (PARASITIFORMES, VARROIDAE) — ПАРАЗИТА МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

### I. МЫШЦЫ ГНАТОСОМЫ

Клещ *Varroa jacobsoni* (Oudemans, 1904) свыше двадцати лет известен в нашей стране как опасный паразит медоносной пчелы, причиняющий значительный ущерб пчеловодству. Однако до сих пор этот вид во многих отношениях изучен недостаточно. Литературные сведения о его морфологии носят чаще всего предварительный или фрагментарный характер (Ланге и др., 1976; Садов, 1978; Смирнова и др., 1978; Смирнов, 1979; Ионеску-Варо, Сучу, 1979), поскольку эти работы ориентированы прежде всего на поиск уязвимых для различных методов борьбы особенностей морфологии паразита. В то же время глубокая специализация *V. jacobsoni* к паразитизму на медоносной пчеле не могла не отразиться в целом на строении и функции различных систем органов клеща. Поэтому исследование одной из таких систем — мышечной представляет несомненный интерес.

Целью настоящей работы было изучение мышечной системы самок клеща. Прежде всего исследовалась мускулатура гнатосомы, связанная с пищедобывающей деятельностью исследуемого вида.

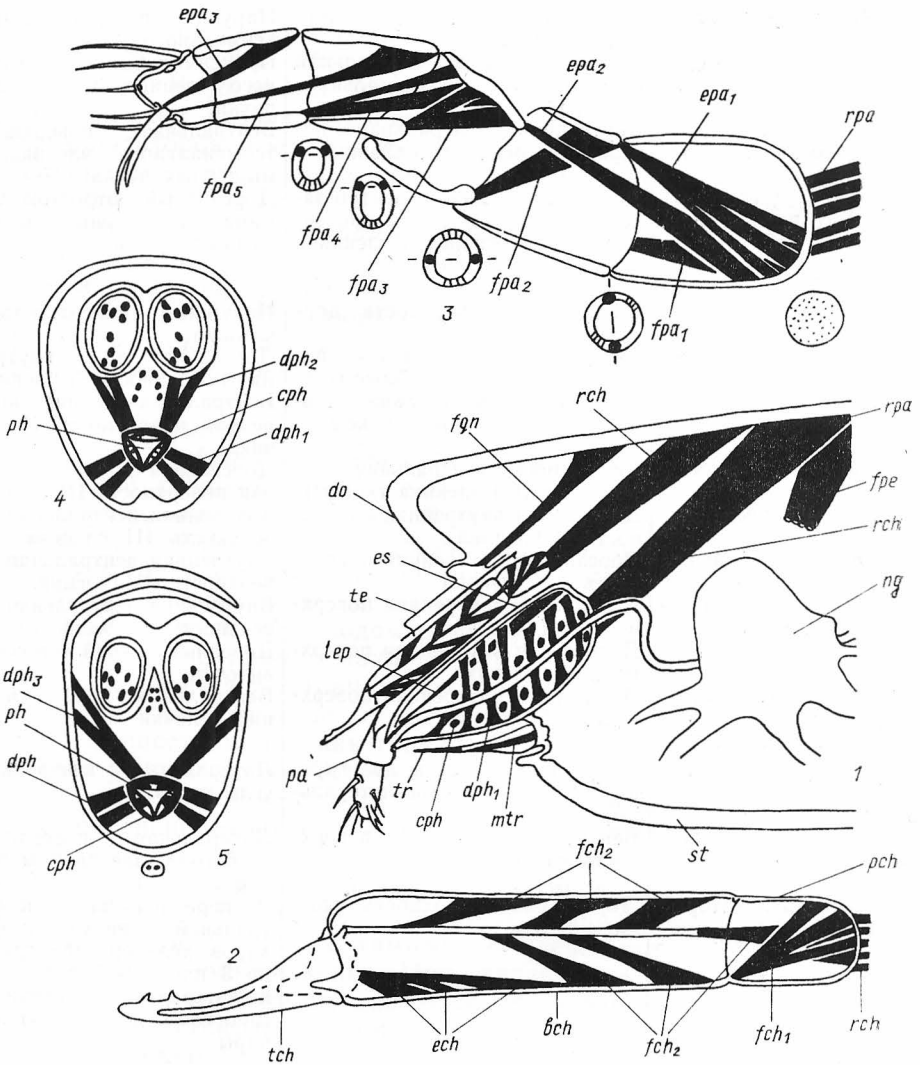
**Материал и методика.** Исследовали тотальные препараты и гистологические срезы (6—15 мкм) взрослых самок. Клещей фиксировали в смеси Карнуа, «суза», различных пикриновых фиксаторах. Лучшие результаты были получены при фиксации в смеси Буэна. Тотальные препараты окрашивали гематоксилином Майера. Для изучения строения скелета гнатосомы клещей обрабатывали кипящим раствором 5%-ного КОН. При приготовлении серийных срезов клещей предварительно обрабатывали раствором диафанол в уксусной кислоте для размягчения покровов (Роскин, Левинсон, 1957) и окрашивали железным гематоксилином и азаном по Гейденгайну. Расположение мышц определяли методом графической реконструкции (Туркевич, 1967).

**Результаты.** Мускулатура гнатосомы представлена внутренними и внешними мышцами хелицер, педипальп и комплексом мышц глотки. Кроме того, функционально с гнатосомой связан тритостернум, обладающий собственными мышцами (рисунок).

Хелицеры клеща трехчлениковые, состоят из короткого проксимального членика, основного членика, у которого редуцирован неподвижный палец клешни, и подвижного терминального членика — пальца клешни. В проксимальном членике хелицер расположена группа мышц-флексоров основного членика. Проксимальный и основной членики имеют мышечковое сочленение, обеспечивающее ограниченную подвижность их относительно друг друга. Если рассматривать изолированные хелицеры, то нередко удается заметить их изогнутость между основным и проксимальным члениками. Подвижный палец хелицер приводится в движение мышцами-флексорами (леваторами) и депрессорами, причем мышцы-флексоры значительно мощнее депрессоров. Движение мышц в хелицеральном футляре осуществляется благодаря мышцам-ретракторам, которые берут начало на внутренней поверхности дорсального щита (рисунок, 1; таблица, *rch*). Протракторы хелицер не обнаружены.

Пальпы клеща пятичлениковые. Первый членик пальп — кокса образует гнатобазу и другие структуры гнатосомы. Терминальные членики пальп не имеют мышц-антагонистов, исключение составляет вилочка (рисунок, 3; таблица, *fpa* и *epa*). Мышцы-антагонисты расположены исключительно в I и II члениках. Артикуляция в суставах I—II и II—III члеников происходит во взаимно перпендикулярных плоскостях. Внешние мышцы кокс педипальп служат одновременно и внешними мышцами гнатосомы, выполняя функцию ретракции и частичной левации (рисунок, 1, 3; таблица *pra*).

Комплекс мышц глотки представлен группами расположенных вдоль оси глотки констрикторов и дилататоров. В составе констрикторов имеется группа дорсальных (7 пар) и две группы вентро-латеральных (7 пар) мышц, соединяющих углы глотки (рисунок, 4, 5; таблица,  $cph_{1-3}$ ). Дилататоры представлены дорсальными и вентро-латеральными



Мышцы гнатосомы клеща *Varroa jacobsoni* (схема):

1 — продольный срез через гнатосому; 2 — мышцы хелицер; 3 — мышцы педипальп и сочленение члеников; 4 — поперечный срез гнатосомы в передней части; 5 — поперечный срез гнатосомы в задней части; *bch* — основной членик хелицер; *cph* — констрикторы глотки; *do* — дорсальный щит; *dph* — дилататоры глотки; *ech* — экстензоры хелицер; *epa* — экстензоры педипальп; *es* — эпистом; *fch* — флексоры хелицер; *fgn* — флексоры педипальп; *fpe* — флексоры I ходильных конечностей; *lep* — леваторы эпифаринкса; *mtr* — мышцы тритостернума; *ng* — «мозг»; *pa* — педипальпы; *pch* — проксимальный членик хелицер; *ph* — глотка; *rch* — ретракторы хелицер; *rpa* — ретракторы педипальп; *tch* — подвижный палец хелицер; *te* — тектум; *tr* — тритостернум; *st* — стернальный щит.

мышцами. Вентро-латеральных дилататоров 7 пар, дорсальных — 6 (рисунок, 4, 5; таблица  $dph_{1-3}$ ). В передней части эпифаринкса прикрепляются мышцы, которые берут начало на поверхности хелицеральных футляров (субхелицеральной пластинке) в задней их части. Эти мышцы, по-видимому, служат леваторами эпифаринкса (рисунок, 1; таблица, *lep*).

В движении гнатосомы принимают также участие флексоры, которые сходны по расположению с ретракторами хелицер и лежат несколь-

## Мышечная система гнатосомы клеща

Мышца	Место прикрепления	
	начало	конец
<b>Мышцы хелицер</b>		
Ретракторы хелицер, <i>rch</i>	Внутренняя поверхность дорсального щита	Наружная поверхность проксимального членика
Флексоры основного членика, <i>fch<sub>1</sub></i>	Внутренняя дорсо-латеральная поверхность проксимального членика	Проксимальный край основного членика, 3 мышечных пучка
Депрессоры (экстензоры) подвижного пальца хелицер, <i>ech</i>	Внутренняя вентральная поверхность основного членика	Вентральная поверхность терминального членика, 3 мышечных пучка
Флексоры (леваторы) подвижного пальца хелицер, <i>fch<sub>2</sub></i>	Дорсо-латеральная и вентро-латеральная поверхность проксимального и основного члеников	Дорсальный отросток терминального членика, 6 мышечных пучков
<b>Мышцы педипальп</b>		
Ретракторы педипальп, <i>gra</i>	Внутренняя поверхность дорсального щита	Наружная поверхность I членика
Экстензоры II (проксимального) членика, <i>era<sub>1</sub></i>	Внутренняя вентральная поверхность I членика (коксы)	Дорсальная задняя внутренняя поверхность II членика
Флексоры II членика, <i>fpa<sub>1</sub></i>	Внутренняя вентральная поверхность I членика (коксы)	Вентральная задняя внутренняя поверхность II членика
Экстензоры III членика, <i>era<sub>2</sub></i>	Внутренняя вентральная поверхность I членика (коксы)	Дорсальная задняя внутренняя поверхность III членика
Флексоры III членика, <i>fpa<sub>2</sub></i>	Дорсальная внутренняя поверхность II членика	Внутренняя вентральная поверхность III членика
Флексоры IV членика, <i>fpa<sub>3</sub></i>	Дорсальная внутренняя поверхность III членика	Внутренняя вентральная поверхность IV членика
Флексоры V (дистального) членика, <i>fpa<sub>4</sub></i>	Дорсальная внутренняя поверхность V членика	Внутренняя вентральная поверхность V членика
Экстензоры вилочки, <i>era<sub>3</sub></i>	Дорсальная внутренняя поверхность IV членика	Дорсальный край основания вилочки
Флексоры вилочки, <i>fpa<sub>5</sub></i>	Дорсальная внутренняя поверхность IV членика	Вентральный край основания вилочки
<b>Мышцы глотки</b>		
Констрикторы глотки, <i>crh</i>	7 пар дорсальных и две группы по 7 пар вентро-латеральных	Латеральные и вентральный углы глотки
Вентро-латеральные дилататоры, <i>dph<sub>1</sub></i>	Вентро-латеральная поверхность глотки	Латеральная поверхность гипостома, две группы по 7 пар
Дорсальные дилататоры глотки, <i>dph<sub>2-3</sub></i>	Дорсальная поверхность глотки	В передней части к вентральной поверхности футляров хелицер, две группы по 3 пары. В задней части к латеральной поверхности гипостома, две группы по 3 пары
<b>Мышцы частей гнатосомы</b>		
Леваторы эпифаринкса, <i>lep</i>	Задняя часть хелицерального футляра в районе проксимального членика хелицер	Вентральная поверхность эпистома, 3 пары тонких мышечных волокон
Гнатосомальные флексоры, <i>fgn</i>	Внутренняя поверхность дорсального щита	Аподема тектума
Мышцы тритостернума, <i>mtr</i>	Основание тритостернума	Дистальная часть лациний тритостернума, 2 мышечных пучка

ко впереди последних. Они прикрепляются к основанию гнатобазы (аподеме тектума) и служат для флексии и первоначальной ретракции гнатосомы (рисунок, 1; таблица *fgn*).

На вентральной поверхности между гнатосомой клеща и стернальным щитом расположен тритостернум, лацинии которого обладают флексорами, благодаря которым они прижимаются к гипостомальной борозде.

**Обсуждение результатов.** Анализ полученных данных и сравнение их с результатами изучения мускулатуры гнатосомы других гамазовых клещей (Stenly, 1931; Hughes, 1949; Gorirossi, 1950; Белозеров, 1957; Лагутенко, 1962; Young, 1970; Старовир, 1973) показывают, что несмотря на специализацию *Varroa* к специфическому способу питания гемолимфой пчел, у этого вида сохранились группы мышц, характерные для свободноживущих гамазовых клещей. Наименее видоизменен комплекс мышц глотки, который обеспечивает засасывание пищи. В этом отношении глотка *V. jacobsoni* даже в деталях сходна с глоткой других гамазид, причем незначительные отличия заключаются лишь в количестве дилататоров и констрикторов. Характерно, что передние 3 пары дорсальных дилататоров заканчиваются на субхелицеральной пластинке, а задние 3 пары — на внутренней поверхности гнатококса, как это наблюдалось у *Haemogamasus ambulans* (Young, 1970). Хелицеры *V. jacobsoni*, несмотря на редукцию неподвижного пальца клешни, обладают полным набором внутренних хелицеральных мышц, приводящих в движение подвижный палец. Особый интерес, на наш взгляд, представляют флексоры основного членика хелицер (рисунок, 2, fch<sub>1</sub>), расположенные в их проксимальном членике. Они обеспечивают изгиб тела хелицеры в вертикальной плоскости, то есть такое движение, которое отсутствует у свободноживущих клещей, поскольку хелицеры их выдвигаются вперед. У *V. jacobsoni* пищевой субстрат находится внизу, под ногами. При питании хелицеры вместе с гнатосомой направлены также вниз, перпендикулярно плоскости тела (Ланге и др., 1976). Однако тело клеща уплощено, что позволяет ему проникать под стерниты пчелы, но одновременно затрудняет значительное вертикальное перемещение гнатосомы из-за топографии этой тагмы и незначительной высоты идиосомы клеща. Компромиссным выходом из этого положения служит выдвижение хелицер не по прямой наклонной плоскости, а по криволинейной, как это наблюдается у тетраниховых клещей (Акимов, Ястребов, 1981). У последних изгиб стилетов хелицер по дорсальному профилю гипостома легко осуществим, так как тонкие пружинящие стилеты изгибаются. Иное дело у *V. jacobsoni*. Относительно длинная хелицера для прилегания к дорсальной поверхности гипостома у этого вида изгибается в месте сочленения основного и проксимального члеников за счет сокращения флексоров. Это следует рассматривать как специфическую адаптацию внутренних мышц хелицер к паразитированию клеща на поверхности тела пчелы. Что касается внешних мышц хелицер, то они представлены, как и у других гамазовых клещей, лишь ретракторами, протракторы не обнаружены. При питании хелицеры выдвигаются благодаря внутриволокнистому давлению. Этим однако не обеспечивается прокалывание кутикулы хозяина. Последнее осуществляется режущей кромкой подвижного пальца хелицер при сокращении мышц-флексоров. Как правильно отмечали Ланге, Нацкий и Таций (1976), движение это подобно действию консервного ножа. В акте питания принимает, вероятно, участие хорошо развитый тритостернум. У других гамазовых клещей этот орган способствует более целенаправленному поступлению пищи в глотку (Wenz, Kgrantz, 1976). Тритостернум также предотвращает потери добываемой из тела жертвы жидкости, направляя ту ее часть, которая растекается позади по циркумкапитулярной борозде, вперед, к ротовому отверстию. Прижатие лациний тритостернума при этом осуществляется с помощью мышц, берущих начало в его базальной части (рисунок, 1; таблица mtr). Как уже указывалось, гнатосома обладает ретракторами. По своему происхождению это видоизмененные мышцы кокса педипальп, которые отчасти выполняют также функцию леваторов этой тагмы. Несомненный интерес представляют мышцы эпифаринкса, принимающие активное участие в акте питания, подобно тому, как это было описано для *Poecilochirus necrophori* (Белозеров, 1957). Эти мышцы, как было показано на примере клеща *Ornithonyssus*

*bacoti* (Gorirossi, 1950), не служат протракторами хелицер, как считалось ранее, поскольку начинаются на субхелицеральной пластинке, а не на самих хелицерах. Что касается мышц свободных члеников педипальп, то можно отметить, что они по своему строению и топографии весьма близки к терминальным членикам ходильных конечностей, морфология которых будет рассмотрена нами специально. Мышцы педипальп позволяют совершать им весьма сложные движения в двух взаимно перпендикулярных плоскостях (рисунок, 3).

В целом можно отметить, что несмотря на значительные изменения формы тела и очень узкую пищевую специализацию, мышечная система гнатосомы *Varroa jacobsoni* по сравнению с другими гамазовыми клещами мало видоизменена.

## SUMMARY

A detailed description is given to internal and external chelicerae muscles, pedipalp muscles, a complex of pharynx muscles, tritosternum muscle. Chelicera protractor muscles are not found. It is shown that specialization of the mite to feed on bee haemolymph induces no essential rearrangements in the muscular system of the gnatosoma.

- Акимов И. А., Ястребцов А. В. Строение и функции мышц ротового аппарата клеща *Tetranychus urticae* С. L. Koch (Trombidiformes, Tetranychoidae).— Вестн. зоологии, 1981, № 3, с. 54—59.
- Белозеров В. Н. К биологии и анатомии клеща *Poecilochirus necrophori* Vitzl. (Parasitiformes, Parasitidae).— Зоол. журн., 1957, 36, № 12, с. 1802—1813.
- Ианеску-Варо М., Сучу М. Предварительные данные об анатомии и гистологии клеща Варроа яacobsoni Удеманс.— В кн.: Профилактика варроатоза и борьба с ним. Бухарест: АПИМОНДИЯ, 1979, с. 38—52.
- Лагутенко Ю. П. Функциональная анатомия ротового аппарата куриного клеща *Dermanyssus gallinae* Redi, 1674.— Энтотомол. обозрен., 1962, 41, № 4, с. 827—838.
- Ланге А. Б., Нацкий К. В., Тацкий В. М. Клещ Варроа и разработка средств борьбы с ним.— Пчеловодство, 1976, № 3, с. 16—20.
- Роскин Г. И., Левинсон Л. Б. Микроскопическая техника.— М., Сов. наука, 1957.— 468 с.
- Садов А. В. Анатомия самки клеща Варроа.— Пчеловодство, 1978, № 7, с. 24—25.
- Смирнова О. И., Махно П. М., Симецкий М. А., Смирнов А. М., Кудрявцев Е. А. Механизм действия варроатина на клеща Варроа.— Пчеловодство, 1978, № 12, с. 8—11.
- Смирнов А. М. К вопросу морфологии и гистологии клеща *Varroa jacobsoni*.— В кн.: Профилактика варроатоза и борьба с ним. Бухарест: АПИМОНДИЯ, 1979, с. 33—38.
- Старовир И. С. Некоторые особенности строения пищеварительной и выделительной систем клеща *Phytoseiulus persimilis* А.-Н. (Parasitiformes, Phytoseiidae).— Вестн. зоологии, 1973, № 5, с. 72—77.
- Туркевич Н. Г. Реконструкция микроскопических объектов по гистологическим срезам.— М.: Медицина, 1967.— 176 с.
- Gorirossi F. E. The mouth parts of the adult female tropical rat mite *Bdellonyssus bacoti*, with observations on the feeding mechanism.— J. Parasitol. 1950, 36, N 4, p. 301—318.
- Hughes T. E. The functional morphology of the mouth-parts of *Liponyssus bacoti*.— Ann. Trop. Medic. a. Parasitol. 1949, 43, N 3/4, p. 349—360.
- Stenly J. Studies on the musculatory system and mouth part of *Laelaps echidninus* Berl.— Ann. Entomolog. Soc. Am., 1931, 24, N 1, p. 1—11.
- Wernz J. G., Krantz G. W. Studies on the function of tritosternum in selected Gamasida (Acarina).— Can. J. Zool., 1976, 54, N 2, p. 202—213.
- Yuongng J. H. The muscle and Endosternum of *Haemogamasus ambulans* (Acarina, Haemogamasida).— Can. Entomol. 1970, 102, N 2, p. 157—163.