

УДК 595.422:591.48:591.69

И. А. Акимов, Г. Хенель, А. В. Ястребцов, И. А. Романовский

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

### 1. Общая морфология синганглия и его развитие в онтогенезе

Сведения о морфологии нервной системы гамазовых клещей из-за ее недостаточной изученности могут быть подчерпнуты лишь из общеанатомических работ, посвященных этим членистоногим (Winkler, 1888; Steding, 1923; Neuman, 1941; Jakeman, 1961), в которых строение отдельных частей синганглия практически не рассматривается. Имеется лишь одна работа, посвященная подробному описанию «мозга» клеща *Dermanyssus gallinae* (Severino et al., 1984). Между тем у более крупных и потому более доступных для изучения иксодовых клещей нервная система изучена подробно (Иоффе, 1963; Tsvilinova, 1964; Цвилинева, 1965; Binington, Tatchell, 1973; Obenchain, 1974; Coons et al., 1974; Панфилова, 1978; Pound, Oliver, 1982), что позволяет по-новому подойти к ее изучению у менее «удобных» для этого групп клещей.

Особый интерес как объект исследования представляет паразитический гамазовый клещ *Varroa jacobsoni* Oudemans. Цикл развития этого паразита весьма тонко скординирован с циклом развития его хозяина — медоносной пчелы (Ifantidis, 1983), что предполагает участие в этом нейросекреторной системы клеща. В настоящее время известно несколько публикаций по общей анатомии этого паразита (Varro, Сучу, 1979; Смирнов, 1979; Ruijter, Kaas, 1983), но сведения о нервной системе в них настолько фрагментарны, что не могут быть использованы даже для сравнения.

**Материал и методика.** Исследовали взрослых самок, самцов и неполовозрелые стадии из расплода, а также самок, снятых с пчел. Материал фиксировали в жидкости Бузна, гистологические препараты готовили по общепринятой методике (Кисели, 1962). Срезы окрашивали азаном по Гейденгайну, Маллори и железным гематоксилином. Топографию синганглия и его элементов восстанавливали методами графической и пластической реконструкции (Туркевич, 1967).

#### Морфология синганглия самки

Синганглий клеща *V. jacobsoni* представляет собой довольно крупное, компактное образование, расположенное в переднем отделе идиосомы. Высота его от 193 до 240 мкм, длина от 204 до 295 мкм, по объему он составляет около 1/18 объема тела. Рострально от синганглия расположены структуры гнатосомы, вентрально-стернальный щит, дорсально — пара слюнных желез, каудально и латерально синганглий окружают дивертикулы кишечника и передние выросты («рога») эндостернита с мощной мускулатурой ходильных конечностей. Пищевод прободевает центральную часть синганглия и условно разделяет его на два отдела — надглоточный и подглоточный. Снаружи синганглий покрыт тонкой (2 мкм) соединительнотканной неврилеммой, которая продолжается вдоль наиболее крупных нервных стволов. Кроме того, «мозг» оплетен относительно густой сетью трахей и трахеол. Диаметр трахей, идущих от атриума к мозгу — 7,5 мкм. Трахеолы, отходящие от трахей, заходят в кортикальный слой, в центральной части синганглия — нейропиле они не обнаружены. Под неврилеммой лежит слой кортекса, толщина которого неодинакова в различных участках синганглия (рис. 1, 1, рис. 2, 1, 5), максимальная толщина в передней части — 30 мкм. Кортекс представляет собой тела нейронов. Большая часть их имеет диаметр 4,9—5,2 мкм, в строго определенных местах встречаются более крупные клетки диаметром до 8 мкм (рис. 2, 1—3), которые дают специфическую окраску на нейросекрет. Нейропиль представляет собой массу отростков нервных клеток кортикального слоя.

В изолированном мозге выделить отдельные его ганглии невозможно, они различимы только на гистологических срезах (рис. 1, 1).

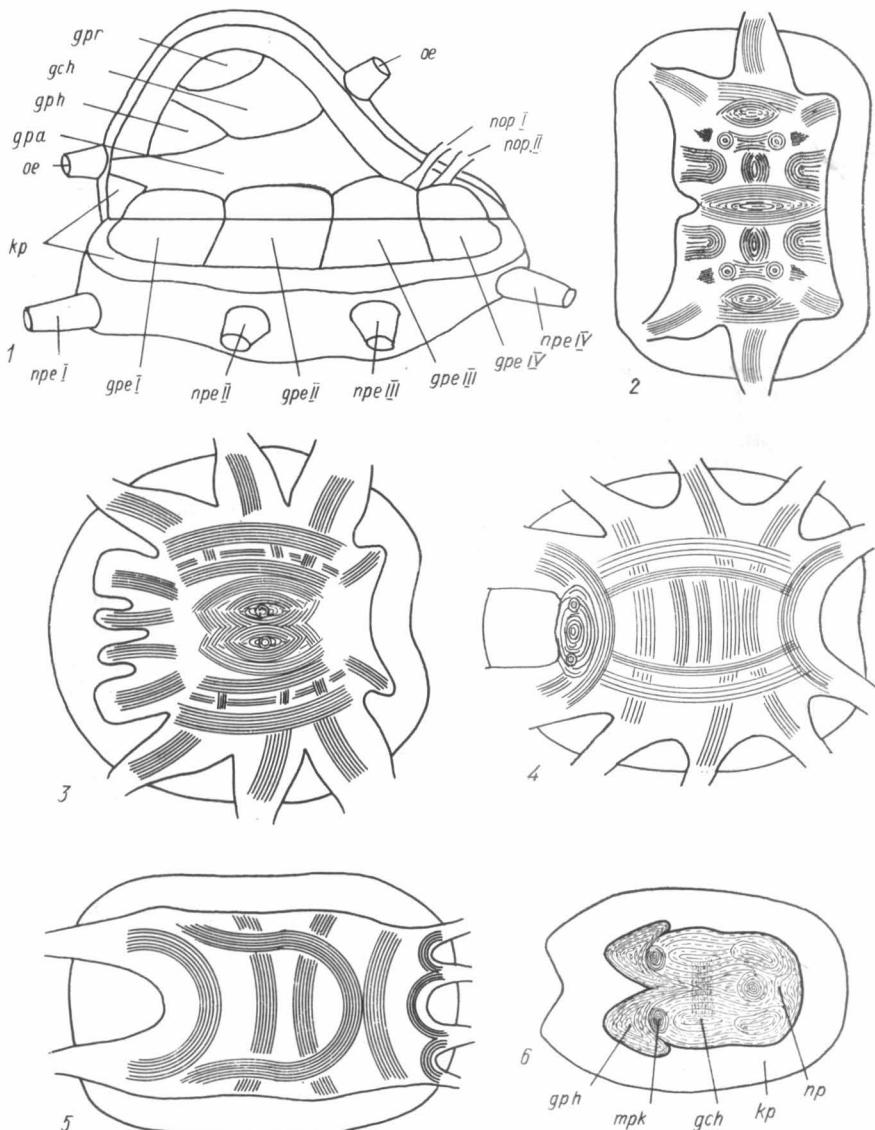


Рис. 1. Строение синганглия самки:

1 — общий вид синганглия самки (часть надглоточного отдела удалена); 2 — основные элементы комиссурно-коннективной сети вентральной части мозга; 3 — то же в плоскости вентральной поверхности I педального ганглия; 4 — то же в плоскости вентральной поверхности опистосомальных ганглиев; 5 — то же в плоскости дорсальной поверхности подглоточного отдела синганглия; 6 — фронтальный срез через надглоточный отдел; *gch* — ганглий хелицер; *gpa* — ганглий пальп; *gpe I-IV* — ганглии конечностей; *gph* — ганглий глотти; *gpr* —protoцеребрум; *mpk* — главная протоцеребральная коннектива; *kp* — кортекс; *por I-II* — нервы опистосомы; *pr* — нейропиль; *pre I-IV* — нервы конечностей; *oe* — пищевод.

Надглоточный отдел синганглия образован protoцеребрумом, парой хелицеральных ганглиев и непарным глоточным ганглием (рис. 1, 1). Protoцеребрум расположен дорсально. Направление проводящих путей свидетельствует о его парности (рис. 2, 1). В отличие от иксодид (Иоффе, 1964 и др.) у *V. jacobsoni* не обнаружены четко отграниченные гломерулярные образования и нервы, отходящие от protoцеребрума. Вентрально от него отходит пара мощных коннективов, которые соединяют protoцеребрум с хелицеральными, педипальпарными и педальными ганглиями (рис. 2, 1—4).

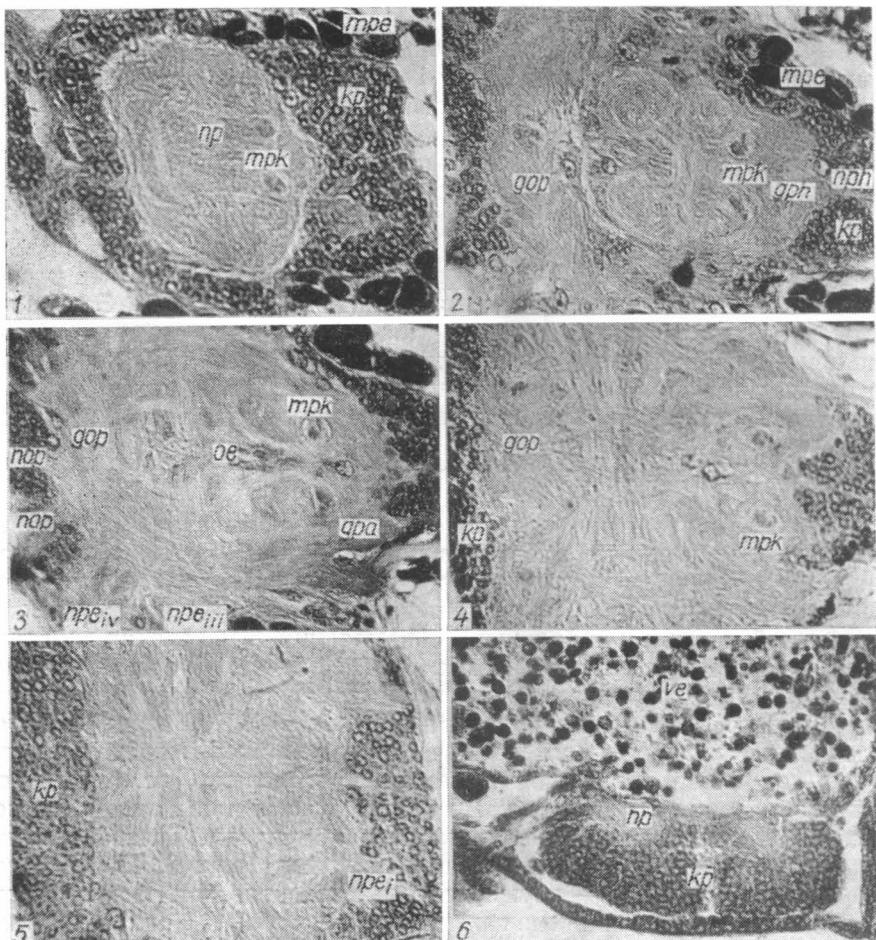


Рис. 2. Детали строения синганглия самки:

1 — фронтальный срез на уровне протоцеребрума ( $\times 280$ ); 2 — то же на уровне вентральной поверхности глоточного ганглия ( $\times 280$ ); 3 — то же на уровне дорсальной поверхности подглоточного отдела ( $\times 280$ ); 4 — то же на уровне центральной части подглоточного отдела ( $\times 280$ ); 5 — то же на уровне центральной части подглоточного отдела ( $\times 280$ ); 6 — поперечный срез через эмбрионизированную личинку в утробе самки ( $\times 300$ ); *mpe* — внешние мышцы ходильных конечностей; *prh* — глоточный нерв; *ve* — кишечник; остальные обозначения см. рис. 1.

Вентро-латерально от протоцеребрума расположены крупные парные хелицеральные ганглии (рис. 1, 6), в свою очередь, ограниченные вентро-латерально педипальпарными ганглиями. От хелицеральных ганглиев отходит пара хелицеральных нервов. После выхода из кортикального слоя они разделяются на несколько пар пучков, одна пара идет к ретракторам хелицер, две — к хелицерам, иннервируя, очевидно, мышцы-антагонисты. Кроме того, одна пара нервов этого ганглия тянется к эпистому. Вентро-медиально от хелицеральных ганглиев, над пищеводом, лежит копьевидный глоточный ганглий (рис. 1, 1, 6), от которого отходит непарный нерв, разделяющийся сразу же после выхода из кортекса и идущий к гипостому. Судя по структуре нейропиля, глоточный ганглий непарный. Каудально сквозь него проходят протоцеребральные коннективы.

Подглоточный отдел состоит из парных ганглиев педипальп, четырех парных ганглиев конечностей и двух парных ганглиев опистосомы (рис. 1, 1). Ганглии педипальп расположены непосредственно под ганглиями хелицер. Каждый из них дает начало педипальпарному нерву, который после выхода из кортекса разделяется на два нерва, иннерви-

рующих подвижные членики педипальп, тритостерnum и другие структуры гнатосомы.

Большая часть объема подглоточного ганглия занята четырьмя парными педальными ганглиями (рис. 1, 1, рис. 2, 3—5), расположеннымными вентрально, один за другим. Каждый ганглий дает начало нервному стволу, который после выхода из кортекса разделяется на три нерва, один из них заходит в саму конечность, а два других теряются среди внешних мышц ходильных конечностей. Педальные ганглии объединяются парой мощных коннективных стволов и сложной комиссурно-коннективной сетью.

Каудо-дорсально над III и IV парами педальных ганглиев располагаются два парных опистосомальных ганглии (рис. 1, 1). Эти ганглии слиты в единую нервную массу, в которой с трудом можно различить отдельные ганглионарные скопления. От каждого ганглия отходит опистосомальный нерв. Все нервы тянутся каудально в опистосомальный отдел тела. Проследить, какие органы иннервируют эти нервы, не удалось.

### Связь между ганглиями синганглия

Ганглии синганглия связаны сложной комиссурно-коннективной сетью, которая наиболее развита в подглоточном отделе. Все парные ганглии соединяются между собой комиссарами, самая мощная из них — педипальпарная. Среди коннектив можно выделить две пары (протоцеребральные и педальные), связывающие все ганглии синганглия между собой и с протоцеребром (рис. 1, 2—6). Комиссурно-коннективная сеть подглоточного отдела характеризуется своеобразной этажностью, отмеченной ранее у иксодид (Иоффе, 1964). Первый, наиболее вентральный «этаж» представлен четырьмя парами комиссур и двумя парами коннектив, соединяющих педальные ганглии (рис. 1, 2). Второй «этаж» образован двумя кольцами коннектив и пятью парами комиссур (рис. 1, 3), соединяющими ганглии ног и педипальп. Третий «этаж» — тремя парами коннектив и пятью комиссарами (рис. 2, 4). Четвертый, предорсальный «этаж» — двумя парами коннектив и пятью комиссарами, соединяющими педальные ганглии между собой и с опистосомальными ганглиями (рис. 1, 4). Наконец, пятый, дорсальный «этаж», образован пятью комиссарами и парой коннектив, соединенных с протоцеребральными коннективами (рис. 1, 5, рис. 2, 3).

### Развитие синганглия

У эмбрионизированной личинки, находящейся в утерусе самки, структуры синганглия нельзя разделить на отдельные ганглии. Нейропиль такого эмбриона слабо развит и основную массу синганглия занимает кортикальный слой (рис. 2, 6, рис. 3, 1, 2). Синганглий еще невозможно разделить на под- и надглоточный отдел. В то же время хорошо различимы и до некоторой степени разделены правая и левая половины синганглия (рис. 2, 6). После выхода эмбрионизированной личинки из утеруса самки в процессе ее развития происходит инвагинация эктодермального слоя и соединение его со средней кишкой (рис. 3, 3—6). В результате такого преобразования синганглий разделяется на под- и надглоточный отделы.

У протонимф, освободившихся из-под яйцевых оболочек, синганглий представляет собой полоску нервной ткани, расположенную вентрально. Передняя часть такого зачаточного «мозга» слегка приподнята дорсально. Ганглионарные скопления прослеживаются еще очень слабо. Большую часть объема синганглия занимает кортекс. Высота синганглия составляет 61,3 мкм, а нейропиля — 29,4 мкм, длина синганглия 196 мкм.

У дейтонимф сразу же после линьки строение синганглия приближается к таковому имагинальных стадий. В процессе развития и питания

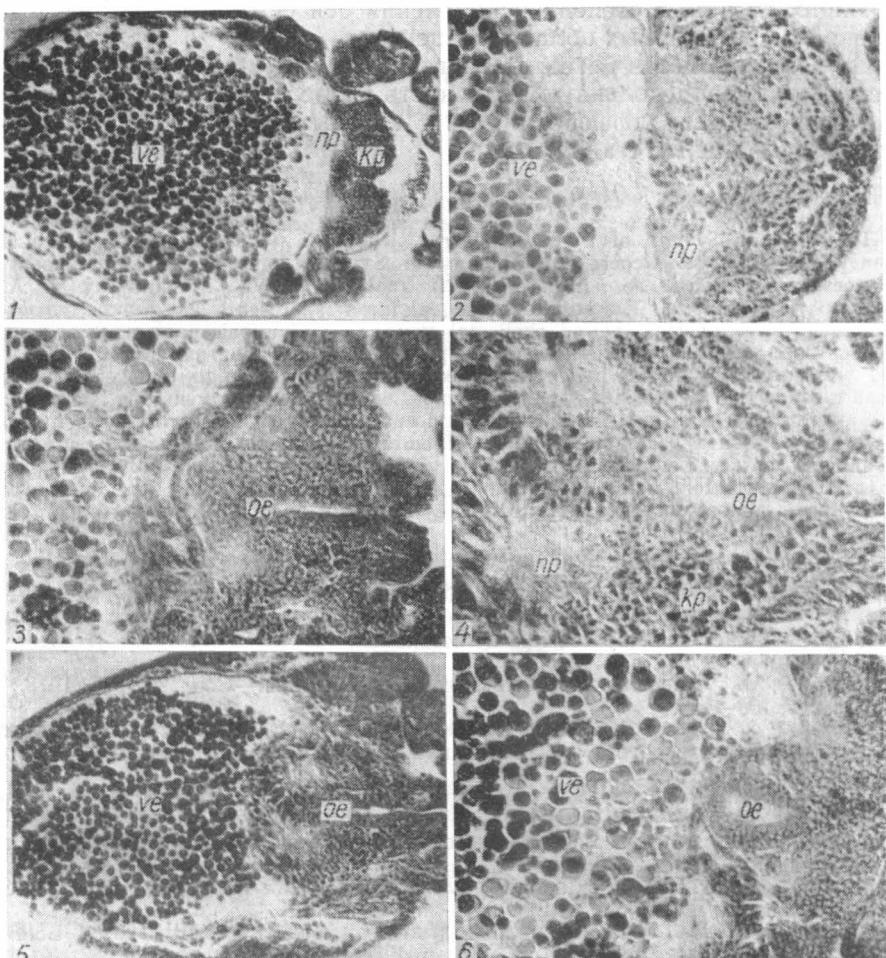


Рис. 3. Изменение синганглия самки в онтогенезе:

1 — фронтальный срез через эмбрионизированную личинку в утерусе самки ( $\times 140$ ); 2 — закладка синганглия в эмбрионизированной личинке ( $\times 300$ ); 3 — фронтальный срез через синганглий протонимфы в яйцевой оболочке ( $\times 140$ ); 4 — инвагинация эктодермы у протонимфы ( $\times 1300$ ); 5 — синганглий протонимфы на фронтальном срезе ( $\times 150$ ); 6 — дифференцировка пищевода протонимфы ( $\times 180$ ); обозначения см. рис. 1, 2.

дейтонимфы происходит дифференциация отдельных ганглиев и у дейтонимф на стадии хризолиды, т. е. накануне линьки структура мозга полностью соответствует таковой взрослых особей.

Строение синганглия самца и самки практически не отличается. Однако у самца в значительно меньшей степени выражена комиссурно-коннективная сеть, а ганглии менее дифференцированы.

**Заключение.** Таким образом, общая морфология нервной системы клеща *V. jacobsoni* сходна с ранее описанной у гамазовых клещей (Winkler, 1888; Steding, 1923; Neuman, 1941; Jakeman, 1961; Saverino et al., 1984), причем какие-либо морфологические структуры, отражающие адаптацию к паразитическому образу жизни, не выявлены. Более детальный анализ синганглия и его структур *V. jacobsoni* в сравнении с описанными видами гамазид оказался невозможным в связи с краткостью описаний этой структуры у различных авторов. Следует лишь отметить значительное сходство морфологии синганглия *V. jacobsoni* не только с гамазовыми клещами, но и с иксодидами. Незначительные различия имеются в степени слияния ганглиев, в количестве нервов,

отходящих от них, в степени искривления оси синганглия и дифференцировкой ассоциативных областей и центров.

Изучение процесса развития синганглия у доимагинальных фаз клеща показывает определенную условность разделения его на под- и надглоточный отделы, дифференцировка которых происходит на более поздних нимфальных стадиях.

**The Nervous System of the Mite Varroa jacobsoni (Parasitiformes, Varroidae), a Honey Bee Parasite. General Morphology of Synganglion and its Development in Ontogenesis.** Akimov I. A., Hänel H., Yastrebtsov A. V., Romanovsky I. A.—Vestn. zool., 1985, No. 6. The supraoesophageal mass is presented in *Varroa jacobsoni* by unpaired protocerebrum, paired cheliceral ganglion and unpaired stomachal bridge. The suboesophageal mass consists of paired palpal ganglion, four paired pedal and two paired opisthosomal ganglia. Interganglial connection goes through the well developed commissure-connective network. Synganglial mass development in premature stages suggests appearance of a differentiated supra- and suboesophageal masses on later nymphal stages. Synganglion appears on the stage of embryo-like larva in the female uterus as right and left masses. Ectoderm invagination, giving the rise to pharynx and oesophagus, takes place immediately before protonymph hatching from egg shell. The deutonymph synganglion is almost unrecognizable from the "brain" of an adult female.

**Иоффе И. Д.** Строение мозга *Dermacentor pictus* Herm.—Зоол. журн., 1964, 42, вып. 10, с. 1472—1484.

**Кисели Д.** Практическая микротехника и гистохимия.—Будапешт: Изд-во АН Венгрии, 1962.—400 с.

**Панфилова И. М.** Латеральные органы *Ixodes persulcatus*.—Зоол. журн., 1978, 57, вып. 2, с. 190—196.

**Смирнов А. М.** К вопросу морфологии и гистологии клеща *Varroa jacobsoni*.—В кн.: Профилактика варроатоза и борьба с ним. Бухарест: Изд-во АПИМОНДИ, 1979, с. 33—38.

**Варро И., Сучу М.** Предварительные данные об анатомии и гистологии клеща Варроа якобсони Удеманс.—Там же, с. 38—52.

**Туркевич Н. Г.** Реконструкция микроскопических объектов по гистологическим срезам.—М.: Медицина, 1967.—176 с.

**Цвилинева В. А.** Архитектоника нервных элементов в мозге иксодовых клещей.—Энтомол. обозрение, 1965, 44, № 2, с. 241—257.

**Binington K. C., Tatchell R. J.** The nervous system and neurosecretory cells of *Boophilus microplus*.—Z. wiss. Zool., 1973, 185, 3/4, p. 193—206.

**Coons L. B., Roshyd M. A., Axtel R. C.** Fine structure of the central nervous system of *Dermacentor variabilis*, *Amblyomma americanum* and *Argas persicus*.—J. Parasitol., 1974, 60, N 4, p. 687—698.

**Ifantidis M. D.** Ontogenesis of the mite *Varroa jacobsoni* in worker and drone honeybee broad cells.—J. Apicult. Res. 1983, 22, N 3, p. 200—206.

**Jakeman L. A. R.** The internal anatomy of the soiny rat mite *echinolaelaps echidninus*.—J. Parasitol., 1961, 47, N 2, p. 329—349.

**Neuman K. W.** Beiträge zur Anatomie und Histologie von *Parasitus kempersi* Z. Morphol. ökol. Tier, 1941, 37, N 4, S. 613—682.

**Obenchain F. D.** Structure and anatomical relationships of the synganglion in the American dog tick *Dermacentor variabilis*.—J. Morphol., 1974, 142, N 2, p. 205—223.

**Pound J., Oliver J.** Synganglial and neurosecretory morphology of female *Ornithodoros parkeri*.—Ibid., 1982, 173, N 2, p. 159—177.

**Ruijter A., Kaas J.** The anatomy of the Varroa mite.—In: Meet. EC Expert'Group (Wageningen) 7—9 Febr., 1983, p. 45—47.

**Saverino G., Oliver J., Pound J.** Synganglion and neurosecretory Morphology of the chicken mite *Dermanyssus gallinae*.—J. Morphol., 1984, 181, N 1, p. 49—68.

**Steding E.** Zur Anatomie und Histologie von *Halarachne otariae*.—Z. Wiss. Zool., 1923, 121, N 3, S. 442—468.

**Tsvileneva V. A.** The nervous structure of the ixodid ganglion.—Zool. Jahrb., 1964, Abt. 2, 81, N 4, p. 579—602.

**Winkler W.** Anatomie der Gamasidem.—Arb. Zool. Inst. Univ. Wien, 1888, 7, S. 317—354.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР,  
Hoechst AG, Chemotherapie, Institut für Bienenkunde,  
Oberursel (ФРГ)

Получено 21.02.83