УДК 595.422:591.473.2

И. А. Акимов, А. В. Ястребцов, С. В. Войтенко

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И ПРИНЦИПЫ ЛОКОМОЦИИ КОНЕЧНОСТЕЙ НЕКОТОРЫХ ГАМАЗОВЫХ КЛЕЩЕЙ (MESOSTIGMATA, GAMASINA)

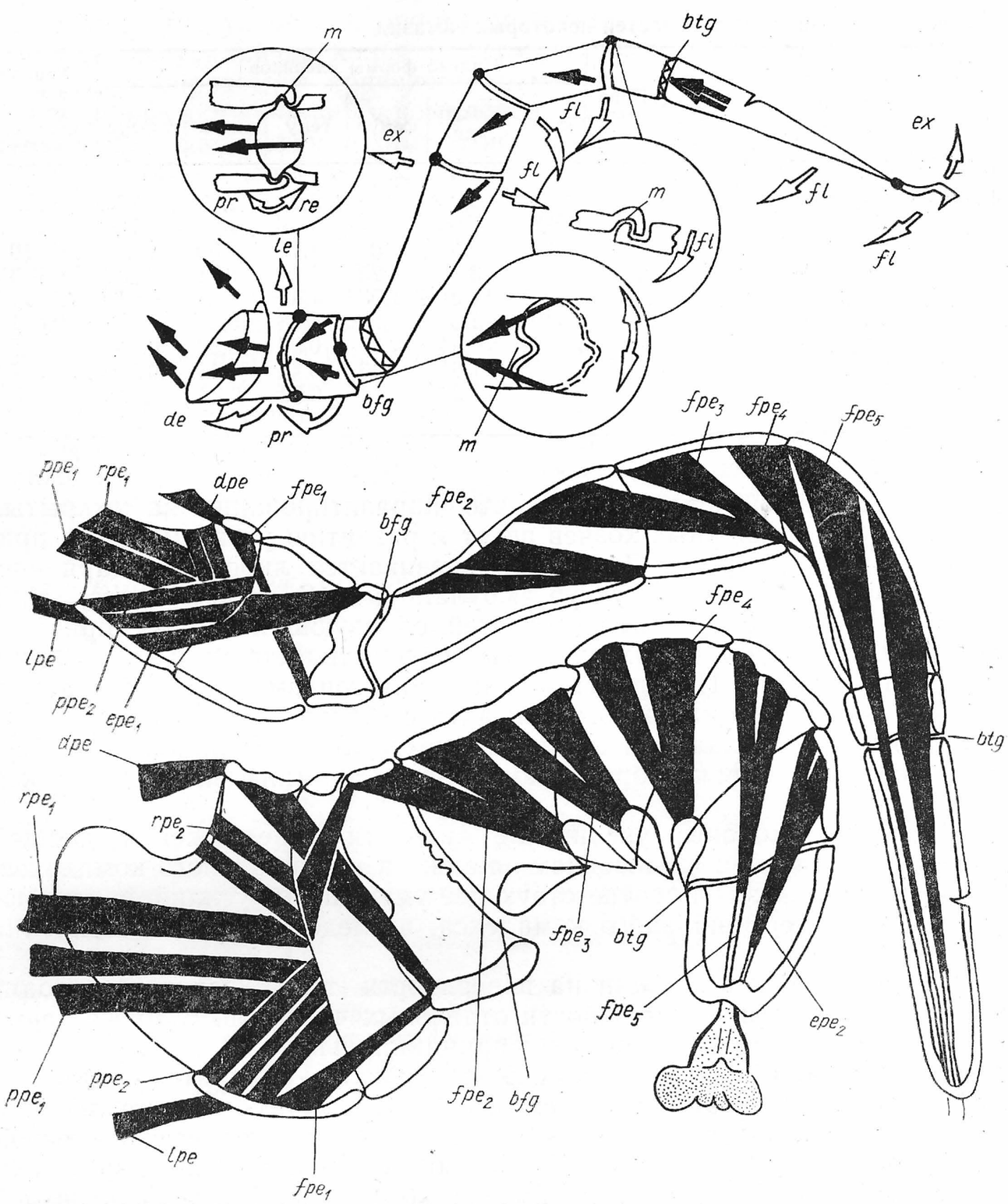
Гамазовые клещи (Gamasina) широко распространены и занимают самые разнообразные экологические ниши, но при всем многообразии их мест обитания и образа жизни габитуально гамазиды сходны между собой. Одним из признаков этих клещей, отражающих адаптацию их к определенному местообитанию, может служить характеристика локомоторного аппарата. Однако изученность его недостаточна и касается, в основном, морфологического описания конечностей как систематического признака (Бэккер, Уартон, 1955, Брегетова, 1956 и др.), и лишь в некоторых случаях отмечалась адаптация формы конечности к образу жизни (Брегетова, 1967, Земская, 1969, Евсеева, 1970, Hammen, 1979). В настоящем сообщении сделана попытка дать объективную характеристику адаптации конечностей гамазид к тому или иному образу жизни на основе изучения морфологии и функционирования скелетно-мышечной системы. Публикации по этому вопросу отсутствуют, за исключением статьи, посвященной описанию движения конечностей водяных клещей (Barr, Smith, 1980). В то же время этот вопрос представляет определенный интерес, поскольку известно, что у хелицеровых некоторые движения осуществляются с помощью гидравлической системы, которая частично или полностью замещает некоторые группы мышц, отсутствующие у этих членистоногих (Manton, 1958).

Материал и методика. Исследовали представителей трех семейств гамазовых клещей: *Phytoseiidae (Phytoseiulus persimilis)*, Spinturnicidae *(Spinturnix vespertiliones)*, Varroidae *(Varroa jacobsoni)*, различающихся образом жизни. Клещи фитосейиды — это свободноживущие подвижные хищники, обитающие преимущественно на растениях или, реже, в подстилке. Для них характерно питание мелкими растениеобитающими членистоногими, в основном, растительноядными клещами. К семействам Spinturnicidae и Varroidae относятся специфические эктопаразиты соответственно летучих мышей и медоносных пчел. Исследовали тотальные препараты и гистологические срезы (5—30 мкм). Клещей фиксировали в смеси Буэна. Тотальные препараты окрашивали пикроиндигокармином по Роскину, срезы — азаном по Гейденгайну и железным гематоксилином (Роскин, Левинсон, 1957). Расположение мышц определяли методом графической и пластической реконструкции (Туркевич, 1967). Кроме того, для функциональной характеристики конечностей проводили ряд измерений и вычисляли соотношения частей: 1. индекс формы члеников — отношение высоты членика к длине его дорсальной поверхности; 2. усилия на конце терминального конечного членика (тарсуса) — отношение длины члеников фемур — тарсус к высоте до точки артикуляции между трохантером и фемуром.

Результаты и обсуждение. Семичлениковые (кокса, трохантер, фемур, гену, тибия, тарсус и амбулакрум) конечности изученных видов гамазовых клещей, несмотря на различия в форме, имеют однотипное строение (рисунок, *1*, *2*, *3*). Движутся они за счет сокращения внешних и внутренних мышц (Акимов, Ястребцов, 1983). В терминальных члениках (фемур — тарсус) отсутствуют мышцы-антагонисты. Смещение этих члеников осуществляется за счет сокращения мышц-флексоров, а их функциональными антагонистами служат дорсо-вентральные мышцы идиосомы, как это было описано для *V. jacobsoni* (Акимов, Ястребцов, 1983).

Артикуляция в суставах кокса — трохантер и трохантер — фемур, благодаря диаметрально противоположному вертикальному и горизонтальному расположению мыщелков и наличию мышц-антагонистов (рисунок, *1*), происходит во взаимно перпендикулярных плоскостях, в то время как артикуляция в суставах между терминальными члениками происходит только в одной плоскости.

Анализ функциональной морфологии скелетно-мышечной системы, а также индекса формы члеников (таблица) позволяет выделить в конечности гамазовых клещей две морфофункциональные группы члеников: базальный комплекс, включающий коксу и трохантер, и терминальный комплекс, включающий терминальные членики, начиная с фемура. Базальный комплекс задает основные направления конечности в пространстве и характеризуется движением во взаимно перпендикулярных пло-



Скелетно-мышечная система некоторых гамазид:

1 — схема движения члеников конечности гамазовых клещей; *2* — мышцы ноги клеща *Phytoseiulus persimilis*; *3* — мышцы ноги клеща *Varroa jacobsoni*; *bfg* — базифеморальное кольцо; *btg* — базитарсальное кольцо; *de* — направление депрессии; *dpe* — депрессоры ног; *ex* — направление экстензии; *epe* — экстензоры ног; *fl* — направление флексии; *fpe* — флексоры ног; *le* — направление левации; *lpe* — леваторы ног; *m* — мыщелок; *ppe* — промоторы ног; *pr* — направление промоции; *re* — направление ремоции; *rpe* — ремоторы ног. Белые стрелки — направление движения члеников; черные — направление движения мышц.

скостях, а также наличием внешних и внутренних мышц-антагонистов. Терминальный комплекс передает движения базального комплекса на субстрат. Контакт конечности с субстратом осуществляет специализированный, редуцированный до склеритов с коготками и присоской членик — амбулакрум. Сходным образом была разделена конечность многоножек (Беккер, 1966), хотя основания для этого несколько иные.

Анализ индекса формы члеников и усилий на конце терминального комплекса конечностей сравниваемых видов (таблица) показывает, что различия между базальным и терминальным комплексами относительно меньше у паразитических видов (*V. jacobsoni, S. vespertiliones*), чем у свободноживущего активного хищника (*P. persimilis*). Очевидно, это

Метрические отношения конечностей некоторых гамазид

Вид	Пара ног	Индекс формы члеников						Усилия на конце терминального комплекса
		кокса	трохантер	фемур	гену	тибия	тарсус	
Varroa jacobsoni	I	2,99	5,0	1,0	2,0	1,67	0,53	0,120
	II	8,8	5,66	1,34	1,56	1,85	0,72	0,154
	III	8,98	5,98	1,0	1,13	1,69	0,50	0,119
	IV	6,0	3,75	1,25	1,4	1,71	0,859	0,123
Spinturnix vespertiliones	I—IV	—	4,2	1,58	1,35	1,24	0,61	0,173
Phytoseiulus persimilis	I	0,98	1,0	0,27	0,38	0,28	0,123	0,031
	II	1,82	0,84	0,37	0,55	0,53	0,133	0,039
	III	3,75	1,61	0,43	0,45	0,44	0,115	0,047
	IV	3,61	1,2	0,14	0,38	0,23	0,07	0,016

связано, в первую очередь, с тем, что паразитирование на открытых участках тела подвижных хозяев ведет к развитию у них мощного прикрепительного аппарата. Последний развивается либо благодаря специализации склеритных структур амбулакрума (*S. vespertiliones*), либо за счет развития мембранных его частей, образующих мощную присоску (*V. jacobsoni*). Движение амбулакрума осуществляется при сокращении мышц-антагонистов. По происхождению антагонизм этих мышц вторичен. Для достаточно надежного контакта с субстратом у этих видов на конце конечности создаются значительные усилия (таблица), что и осуществляется благодаря укорочению члеников терминального комплекса всех пар ног.

С другой стороны, увеличение скорости передвижения клещей *P. persimilis* связано с удлинением элементов терминального комплекса, но при этом происходит соответствующее уменьшение усилий, возникающих на конце терминального комплекса, а следовательно и сцепления с субстратом.

Необходимость фиксации на поверхности тела хозяина приводит также к ограничению подвижности отдельных члеников. В то же время такое ограничение не затрагивает принципиально важных сочленений между члениками базального комплекса (кокса — трохантер — фемур). Отмеченное уменьшение числа степеней свободы происходит либо за счет полной фиксации кокс на идиосоме, как это наблюдается у клещей-спинтурницид, либо за счет замены одномыщелкового сустава двумыщелковым между члениками терминального комплекса, как у *V. jacobsoni*.

Как уже отмечалось, терминальные членики ходильных конечностей не имеют мышц-антагонистов (за исключением вторичных мышц-антагонистов амбулакрума). Сочленения между этими члениками позволяют совершать движения только в одной плоскости, и вся терминальная часть таким образом представляет собой набор гомономных элементов, служащих для передачи движения базального комплекса. Мышцы-флексоры, приводящие в движение терминальные членики, наклонены к каждому из двигаемых ими члеников под определенным углом. Оптимальным углом для движения в такой системе является угол, близкий к 45°, который определяет и оптимальные линейные размеры самих члеников. Адаптация к различному характеру движения изменяет этот угол за счет изменения в форме члеников (рисунок, *2*, *3*). Увеличение угла наклона флексоров приводит к уменьшению длины мышцы, а следовательно, к увеличению усилий, возникающих на конце такой конечности и уменьшению амплитуды движения, что наблюдается у изученных нами паразитических видов. С другой стороны, у свободноживущего вида *P. persimilis* угол наклона мышц-флексоров меньше 45° (рисунок, *2*). Относительная длина члеников, а, следовательно, и мышц-флексоров у этого вида значительно больше, что приводит к увеличению амплиту-

ды, а значит и угловой скорости движения такой конечности за счет уменьшения усилий на конце ее терминального комплекса.

Таким образом, в конечности гамазовых клещей можно выделить два морфофункциональных комплекса, базальный и терминальный, отличающихся как метрическими отношениями составляющих их элементов, так и обеспеченностью мышцами. В связи с этим базальный и терминальный комплексы обладают различной возможностью в управлении конечностью. Терминальная часть из-за отсутствия мышц-антагонистов в значительной степени обеспечивается гидравликой, в то время как все движения члеников базального комплекса обеспечены собственной мускулатурой. Адаптивные изменения к образу жизни, в первую очередь, связаны с изменением пропорций скелетных элементов. Специализация базального, более консервативного комплекса, носит более глубокий характер, чем адаптивные изменения, связанные с терминальным комплексом ходильных конечностей. Адаптации к увеличению скорости передвижения и к закреплению на субстрате вызывают противоположно направленные изменения в морфофункциональной структуре конечности.

Акимов И. А., Ястребцов А. В. Мышечная система самки клеща Varroa jacobsoni — паразита медоносной пчелы. II. Мышцы ходильных конечностей и идиосомы // Вестн. зоологии.— 1983.— № 4.— С. 70—75.

Беккер Э. Г. Теория морфологической эволюции насекомых.— М. : Изд-во Моск. ун-та, 1966.— 328 с.

Брегетова Н. Г. Гамазовые клещи (Gamasoidea) краткий определитель.— М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1956.— 248 с.

Брегетова Н. Г. Онтогенез гамазовых клещей как основа для построения их естественной системы // Паразитология.— 1967.— **1**, № 6.— С. 465—479.

Бэккер Э., Уартон Г. Введение в акарологию.— М. : Изд-во иностр. лит., 1955.— 476 с.

Земская А. А. Типы паразитизма гамазовых клещей // Мед. паразитология и паразит. болезни.— 1969.— **38**, № 4.— С. 393—401.

Евсеева В. Е. Морфологические и экологические особенности Pergamasus как хищников, обитателей верхнего слоя почвы // II акарол. совещ. Ч. 2.— Киев : Наук. думка, 1970.— С. 194—195.

Роскин Г. И., Левинсон Л. Б. Микроскопическая техника.— М. : Сов. наука, 1957.— 468 с.

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

Barr D., Smith B. Stable swimming by diagonal phase synchron in arthropod // Can. J. Zool.— 1980, **58**, N 5.— P. 782—795.

Hammen v.d.L. Comparative studies in Chelicerata. 1. The Cryptognomae (Ricinulei, Architarbi, Anactinotrichida) // Zool. Verh.— 1979.— **174**.— 62 p.

Manton S. M. Hydrostatic pressure and leg extension in arthropods with special reference to arachnids // Ann. Mag. Nat. Hist.— 1958.— **1**, N 3.— P. 161—182.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР,
Институт физиологии им. А. А. Богомольца АН УССР

Получено 23.03.84

ЗАМЕТКИ

О находке личинок Pseudosmittia gracilis Goetgh. (Diptera, Chironomidae) на территории СССР. В 1981 г. в нагульных прудах рыбхоза «Сускан» на илистых грунтах с примесью растительного детрита на глубине 1,4 м были обнаружены единичные личинки названного вида (определение автора). В 1983 г. личинки были обнаружены в пищевом комке сеголетков карпа из экспериментальных прудов. До настоящего времени вид на территории СССР не отмечался.— **И. М. Шаповалова** (Куйбышевская лаборатория НПО Промрыбвод, г. Тольятти Куйбышевской обл.).