

УДК 595.422 : 591.147.88

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

**РЕПРОДУКТИВНЫЙ ЦИКЛ КЛЕЩА *VARROA JACOBSONI*  
И ЕГО СВЯЗЬ С ХОЗЯИНОМ**

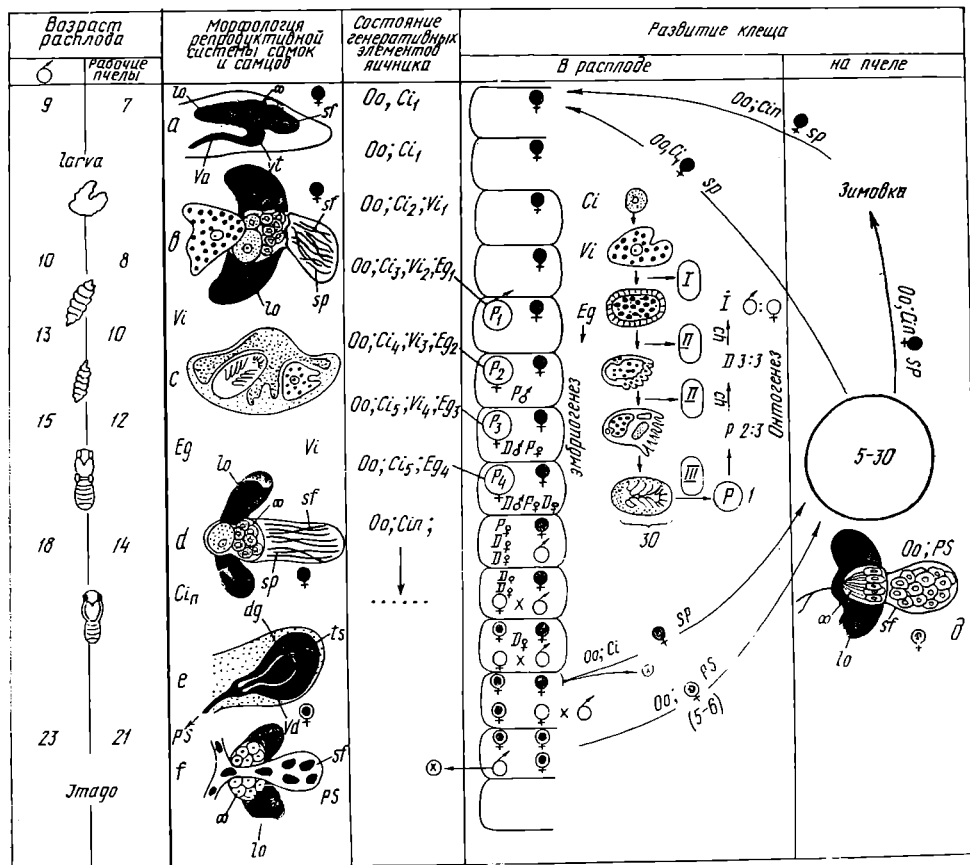
Проблема контроля численности опасного паразита пчел — клеща *V. jacobsoni* связана с необходимостью детального изучения особенностей его размножения и требует привлечения помимо экологических данных сведений по морфологии и физиологии паразита. К сожалению, до сих пор это делается не всегда. В результате в некоторых публикуемых в последнее время работах (Nannelly, 1985, 1986; Mautz а. о., 1986; Laurent, Santas, 1987 и др.) произвольно интерпретируются отдельные факты, связанные с репродукцией и развитием клеща в расплоде, а предлагаемые при этом схемы жизненных циклов клеща (Ramirez, Otis, 1986; Grohman, 1986 и др.) носят условный и не всегда точный характер.

**Этапы репродуктивного цикла *V. jacobsoni*.** Развитие и размножение клеща происходит в печатном расплоде пчел. На пчелах встречаются только самки клеща. На основании данных морфологии и экологии паразита весь его репродуктивный цикл условно можно разделить на несколько этапов: копуляции, пубертации, преовипозиции, овипозиции, реабилитации. За точку отсчета взята линька дейтонимфы и образование молодой самки. Рассмотрим подробнее характеристики этих этапов.

1. **Копуляция.** В запечатанном расплоде перед выходом пчел (17—19-й день развития расплода) молодые, слабо склеротизованные самки копулируют с самцами. Самцы с помощью видоизмененного в сперматодактиль подвижного пальца хелицер переносят проспермии в гонопоры самок (Акимов, Ястребцов, 1985). Семяпроводящая система самки в это время хорошо различима (рисунок). Через гонопоры, расположенные в складках кутикулы между коксами 3 и 4 пар ног, проспермии попадают в *tubuli appulati*, затем в *gami sacculi* и далее в семеприемник (*sacculus foemineus*). Семеприемник тесно прилежит к центральной части яичника, который содержит недифференцированные ооциты. Самец не способен жить продолжительное время и после многократной копуляции погибает, не выходя из ячейки.

2. **Пубертация.** Молодая самка после выхода из ячейки не может непосредственно приступить к размножению. Семеприемник такой самки содержит неспособные к оплодотворению проспермии, а яичник — ооциты, не приступившие к малому росту (Акимов, Ястребцов, 1984; Alberti, Hanel, 1986). Для полного созревания генеративных органов самка должна некоторое время питаться на пчеле. В зависимости от возраста самки продолжительность такого питания составляет 4—13 дней (Авдеева, 1978; Schultz, 1984). За это время проспермии проходят два этапа спермиогенеза, в результате чего образуются длинные, веретеновидные сперматозоиды, заполняющие все свободное пространство семеприемника и ориентированные в одном направлении. Семяпроводящая система в процессе склеротизации молодых самок редуцируется. Ооциты в яичнике дифференцируются, часть из них приступает к цитоплазматическому росту. Общее количество ооцитов, приступивших к малому росту, обычно не превышает 20—25, остальные не развиваются и в дальнейшем подвергаются резорбции. Яичник самки достигает 120 мкм в диаметре. Отростки лировидного органа, содержащие оогонии, достигают 170 мкм в длину, длина семеприемника — 180 мкм. Образование новых ооцитов из оогониев лировидных органов у таких самок не происходит. К концу этого этапа один из ооцитов заканчивает цитоплазматический рост и готов к дальнейшему развитию. При отсутствии в пчелиной семье расплода, например, во время зимовки, самки, содержащие готовые к оплодотворению сперматозоиды и ооциты на различных этапах малого роста, могут существовать длительное время, пережидая неблагоприятные для продолжения репродуктивного цикла условия существования.

3. **Преовипозиция.** Этот этап крайне непродолжителен по времени, но наиболее важен во всем репродуктивном цикле, так как именно в это время происходит



Репродуктивный цикл *Varroa jacobsoni*. Черный знак ♀ — самка-основательница; ♂ — самец; ♀ — молодая самка; знак самки с точкой внутри — оплодотворенная самка, не способная откладывать яиц; P внутри круга — протонимфа в яйцевой оболочке; P — подвижная протонимфа; D — дейтонимфа; ch — покоящаяся стадия; ci — ооциты, закончившие малый рост; dg — дополнительная железа; eg — эмбрион; lo — ливровидный орган; oo — ооциты; oo — яичник; ps — проспермии; te — семенник; sf — семеприемник; sp — сперматозоиды; ut — утерус; va — вагина; vd — семяпровод; vi — ооциты, закончившие вителлогенез.

В графе «Возраст расплода» показано время (дни) от откладки яйца маткой пчелы. В графе «Морфология репродуктивной системы» показаны особенности строения репродуктивной системы: a — самки-основательницы (общая схема); b — самки-основательницы в превивипозиционный период; c — расположение эмбриона и яйца в опистосоме яйцекладущей самки; d — самки-основательницы после откладки яиц в период реабилитации; e — самца; f — молодой самки в момент оплодотворения, g — молодой самки после выхода из ячейки. В графе «Развитие клеща» — показан порядок откладки яиц и их развитие в печатном расплоде; отдельно показан ход эмбриогенеза в теле самки, начиная от ооцита, закончившего большой рост: яйцо, перибластула, эмбрион во время предличиночного морфогенеза, эмбрион во время личиночного морфогенеза, протонимфа под яйцевой оболочкой и этапы, во время которых возможна откладка нежизнеспособных яиц (I и II типа).

инициация процессов дальнейшего развития репродуктивных элементов и откладки яиц. Питание самки клеща гемолимфой личинок расплода является обязательным условием последующей нормальной яйцекладки. На пчелином расплоде клещ питается сутки, а на трутневом — до трех суток (Авдеева, 1978; Муравская, 1981). Затем ячейки с находящимися в них к-ещами запечатываются пчелами. Питание на личинках расплода стимулирует начало вителлогенеза (Hanel, 1986) благодаря повышению уровня ювенильного гормона, поступающего из гемолимфы личинок пчелы. После питания самки клеща один из ооцитов в яичнике приступает к вителлогенезу. Скорость накопле-

ния в ооците запасных питательных веществ в этот период очень высока, т. к. весь процесс вителлогенеза занимает не более 26 часов. В ооците формируются мелкие вакуоли, а затем гранулы желтка. К концу вителлогенеза ооцит достигает 300 мкм. Первый ооцит, закончивший период вителлогенеза, проходит через яйцевод, попадает в утерус, за счет секреторной активности клеток эпителия которого покрывается вторичной оболочкой. В утерусе он приступает к дроблению и дальнейшему развитию вплоть до протонимфы. Исходя из данных кариологического анализа (Акимов, Залозная, Пилецкая, 1986), первое яйцо гаплоидное (самцовое). После того, как первый ооцит, закончивший вителлогенез, попадает в утерус, к вителлогенезу в яичнике приступает второй ооцит, а третий — к заключительным этапам малого роста. Созревание первого яйца заканчивается на второй день плетения кокона личинкой пчелы. Первое яйцо готово к откладке (протонимфа в яйцевой оболочке) на третий день после запечатывания расплода. Одновременное нахождение в половых путях самки эмбриона (в утерусе) и созревшего яйца (в яичнике) значительно деформирует внутренние органы самки. Внешне такая самка приобретает чечевицеобразную форму, генитальный щит слегка опускается. Расположенный в утерусе эмбрион настолько растягивает его стенки, что цилиндрические клетки железистого эпителия становятся веретеновидными, а яйцевод деформируется и практически не просматривается.

4. О в и п о з и ц и я. Начиная с третьего дня плетения личинкой пчелы кокона, самка клеща откладывает яйца (протонимфа в яйцевой оболочке) с интервалом 27—30 часов (Ifantidis, 1983; Акимов, Пилецкая, 1985а). Последнее яйцо откладывается самкой не позднее 18-го дня развития трутневого и 15-го дня развития пчелиного расплода (Муравская, 1981, Пилецкая, 1982). Позже этого срока ооциты, закончившие цитоплазматический рост, не приступают к вителлогенезу, хотя питание самки на расплоде не прекращается. При нарушении указанных сроков клещи не успевают закончить онтогенез до выхода пчелы из ячейки. Самка клеща откладывает три типа яиц (Акимов, Пилецкая, 1985). Наблюдения показывают, что ярко выраженной закономерности в откладке различных типов яиц нет. До 20 % яйцекладок самок в трутневом расплоде имели в своем составе нежизнеспособные яйца 1 и 2 типов. Наличие же в яйцекладке только нежизнеспособных яиц встречается достаточно редко (1,5 %). Следует отметить, что за время наблюдений мы не встречали ячейки, в которых среди потомства одной самки были бы исключительно самцы (более двух). Количество откладываемых одной самкой яиц варьирует и зависит от целого ряда факторов (количества самок-основательниц в одной ячейке, типа расплода, сезона года, физиологического состояния и возраста самки).

Ранее было показано (Пилецкая, 1982), что когда в ячейку заходит одна самка-основательница, она откладывает в среднем  $3,4 \pm 0,25$  яиц, две самки —  $2,5 \pm 0,35$ ; три —  $1,9 \pm 0,77$ . Максимальное количество откладываемых яиц обычно не превышает 6—7 (Муравская, 1979; Ifantidis, 1983 и др.).

Гистологическое изучение показало, что так называемый I тип нежизнеспособных яиц представляет собой закончившие вителлогенез ооциты (Акимов, Ястребцов, 1988; Акимов, Пилецкая, Ястребцов, 1988). Никаких признаков дробления в них не обнаружено. После откладки такое «яйцо» быстро деформируется, приобретает неправильную форму и высыхает, поскольку оно не покрыто вторичной оболочкой. Второй тип яиц (также нежизнеспособных), имеет более разнообразное гистологическое строение. Чаще всего такое яйцо содержит неразвитые эмбрионы на различных этапах органогенеза, хотя встречаются и яйца, содержащие гастралу или бластулу. К моменту откладки они не достигают той стадии, на которой возможно их дальнейшее самостоятельное существование вне организма самки. Нежизнеспособные яйца этого типа в большинстве имеют гаплоидный набор хромосом (Акимов, Залозная, Пилецкая, 1986), а, следовательно, являются самцовыми. Нормальное развитие яиц третьего типа было описано нами ранее (Акимов, Ястребцов, 1988).

5. Р е а б и л и т а ц и я. После откладки последнего яйца самка-основательница остается в ячейке до распечатывания ее развивающейся пчелой. Репродуктивная система самки приобретает облик, характерный для начала преовипозиционного этапа. Ооциты в яичнике находятся на различных стадиях цитоплазматического роста (их размеры варьируют от 96 до 20 мкм), причем один из них — на его заключительной фазе (96 мкм в диаметре). Питающая ткань интенсивно окрашивается, но количество составляющих ее клеток заметно уменьшается. Длина отростков лировидного органа

не превышает 150 мкм. Стенки утеруса самки-основательницы спадаются, а среди клеток его железистого эпителия наблюдается значительное количество дегенерирующих. Самка-основательница за одну яйцекладку обычно не исчерпывает свой репродуктивный потенциал и после реабилитации может заходить в ячейку вторично. По данным Микитюка (1979) и Шульца (Schulz, 1984), более 20 % самок заходят в ячейку дважды, а около 4 % — трижды, но Ифантидис (Ifantidis, 1984) отмечал, что только 51 % зашедших в ячейку вторично самок приступают к яйцекладке. Интересной особенностью самок в период реабилитации является наличие в их семеприемнике большого количества так называемых грушевидных (амебодных) клеток, функция которых не вполне ясна. Максимальное количество таких клеток было обнаружено у самок после второй яйцекладки, и, возможно, оно может служить показателем физиологического возраста самок, тем более, что у молодых самок эти клетки крайне редки. Между яйцекладками, во время реабилитации, происходит частичное восстановление секреторного эпителия утеруса и питающей ткани.

Исследование самок-основательниц, не способных к откладке яиц, показывает наличие в их репродуктивной системе значительных морфологических изменений в эпителии утеруса, питающей ткани, семеприемнике и яичнике. Чаще всего это самки, исчерпавшие свой репродуктивный потенциал, но зашедшие в ячейку третий или даже четвертый раз. Яичник таких самок содержит незначительное количество ооцитов в стадии малого роста, семеприемник — сперматозоиды и грушевидные клетки, число последних может быть весьма значительным, кроме того часть сперматозоидов несет явные следы деградации.

**Обсуждение результатов.** В литературе данные о количестве откладываемых самкой яиц весьма противоречивы. Так, по данным Сальченко (1972) и Поправко (1979), яйцекладка паразита составляет соответственно 2—5 и 5—7 яиц, без учета самок, зашедших в ячейку вторично, количества самок-основательниц в ячейке и количества отложенных нежизнеспособных яиц. По наблюдениям Микитюка (1979), число отложенных одной самкой яиц варьирует от 2 до 29 (в среднем 9). Наиболее часто приводятся данные о 5—7 отложенных самкой яиц (Муравская, 1979, 1982). Наличие в яйцекладке нескольких типов яиц, два из которых нежизнеспособны, не учитывается также и при первом описании эмбрионального развития *V. jacobsoni* (Mautz a. o., 1986) и как следствие этого, нежизнеспособные яйца 1 и 2 типов были описаны как последовательные этапы эмбриогенеза. Сходная ошибка была допущена и Нанелли (Nanelli, 1986) при описании стадий онтогенеза клещей.

Анализ наших данных показывает, что теоретически возможная величина репродуктивного потенциала определяется количеством приступивших к малому росту ооцитов во время пубертации, состоянием питающей ткани и эпителия утеруса. С другой стороны, количество откладываемых самкой в ячейке яиц задано, во-первых, скоростью прохождения вителлогенеза и эмбриогенеза (последний проходит очень интенсивно и занимает 27—30 часов), а во-вторых — возрастом расплода, т. к. самки клеща откладывают яйца очень ограниченное время, позволяющее завершить онтогенез до выхода молодых пчел из расплода. Закончить развитие, т. е. превратиться во взрослых клещей могут только протонимфы, приступившие к активной жизни на 14—17-й день развития трутневого расплода или 12—15-й день развития пчелиного расплода. Исходя из теоретически возможного репродуктивного потенциала — 20—25 яиц и с учетом нежизнеспособных яиц и периода овипозиции, одна зашедшая в ячейку самка может откладывать до семи яиц, осуществляя повторную яйцекладку через определенный период реабилитации. При уменьшении количества откладываемых яиц, например, если в ячейку заходит более чем одна самка, соответственно увеличивается вероятность многократного захода самок в ячейку расплода.

Как уже отмечалось, не все отложенные яйца способны к дальнейшему развитию. Наличие нежизнеспособных яиц 1 и 2 типа еще более способны снижать репродуктивный потенциал. О причинах появления в

яйцекладках до 20 % нежизнеспособных яиц могут быть высказаны следующие предположения. Яйца второго типа, как показал кариологический анализ (Акимов, Залозная, Пилецка, 1986) в большинстве случаев являются самцовыми (гаплоидными). При аррентокии (хотя в данном случае не исключена и ложная аррентокиа) отбор идет преимущественно по пути устранения гаплоидных самцов. Такое явление известно и среди других аррентококных клещестоногих (Nur, 1971; White, 1973 и пр.) и связано с повышением гетерогенности и жизнеспособности популяции паразита за счет выбраковки наименее продуктивной ее части — самцов с грузом генетических нарушений, которые проявляются в процессе развития и в конце концов приводят к откладке яиц, содержащих нежизнеспособные эмбрионы на различных этапах органогенеза. Иные причины появления нежизнеспособных яиц первого типа. Жесткая синхронизация прохождения процессов вителлогенеза и эмбриогенеза с откладкой яиц, содержащих уже сформированные протонимфы, а также ограниченность этих процессов во времени требуют наличие определенных механизмов защиты при десинхронизации этих процессов под воздействием различных факторов внешней среды. Таким защитным механизмом, возможно, является появление «вставочных» элементов — нежизнеспособных яиц первого типа. Их откладка позволяет следующим за ним ооцитам и эмбрионам закончить цикл развития, восстановив таким образом синхронизацию всех этих процессов. Рассматривая репродуктивный цикл клеща *V. jacobsoni* в целом, можно рассчитать предельный возраст самок. При этом исходит из следующего. Период копуляции и пубертации занимает до 20 дней, овопозиции — 6—7 дней, реабилитации — до 30 дней. При теоретически возможном репродуктивном потенциале 20—25 яиц, самка способна за одну яйцекладку отложить до 7 яиц, причем, количество заходов в расплод обычно не превышает двух (редко трех) раз и зависит от плотности популяции паразита. Поэтому предельный возраст самок колеблется от 3 до 4 месяцев (85—107 дней). В случае же когда самка после окончания периода пубертации и до преовипозиции попадает в неблагоприятные условия (безрасплодный период, зимовка и пр.) этот возраст соответственно увеличивается, например, при зимовке до 7—9 месяцев (200—260 дней). Наиболее уязвимым в репродуктивном цикле самок клеща является период преовипозиции, прохождение которого крайне ограничено во времени возрастом расплода и занимает всего 1—3 дня, но очень важно для последующей репродукции. Нарушения в прохождении этого этапа, в первую очередь, приводит к бесплодию самок.

**Заключение.** Таким образом, для репродуктивного цикла клеща *V. jacobsoni* характерна значительная степень синхронизации с жизнедеятельностью хозяина. Репродуктивный цикл самки клеща включает ряд определенных этапов, причем выпадение хотя бы одного из них влокирует прохождение всех последующих. Такая синхронизация выражается в последовательности развития ооцитов, скорости накопления запасных питательных веществ, инициацией прохождения вителлогенеза только после питания на личинках расплода пчел, развитии эмбриона в организме самок вплоть до протонимфы, последовательности откладки яиц и в синхронизации онтогенеза клеща с онтогенезом пчелы. Повышению лабильности этого узкоспециализированного вида способствует образование «вставочных» яиц, возможность прекращения процессов, связанных с развитием ооцитов на длительное время, при отсутствии какого-либо необходимого фактора для начала определенного этапа репродуктивного цикла. Для *V. jacobsoni*, кроме того, при относительно небольшом репродуктивном потенциале характерен относительно небольшой период его реализации при высокой интенсивности процессов вителлогенеза и эмбриогенеза, позволяющих осуществить его с максимальной эффективностью.

- Авдеева О. И. Жизнедеятельность клеща варроа в лабораторных условиях // Пчеловодство.— 1978.— № 10.— С. 16—17.
- Акимов И. А., Пилецкая И. В. Влияние температуры на откладку и развитие яиц *Varroa jacobsoni* // Вестн. зоологии.— 1985 а.— № 3.— С. 52—56.
- Акимов И. А., Пилецкая И. В. Жизнеспособность яиц в яйцекладке клеща *Varroa jacobsoni* // Докл. АН УССР. Сер. Б.— 1985 б.— № 1.— С. 54—56.
- Акимов И. А., Ястребцов А. В. Репродуктивная система клеща *Varroa jacobsoni* — паразита медоносной пчелы. 1. Репродуктивная система самки и оогенез // Вестн. зоологии.— 1984.— № 6.— С. 61—68.
- Акимов И. А., Ястребцов А. В. Репродуктивная система клеща *Varroa jacobsoni* — паразита медоносной пчелы. 2. Репродуктивная система самца и сперматогенез // Там же.— 1985.— № 2.— С. 63—69.
- Акимов И. А., Ястребцов А. В. Эмбриональное развитие паразитического клеща *Varroa jacobsoni* // Там же.— 1988.— № 3.— С. 55—62.
- Акимов И. А., Залозная Л. М., Пилецкая И. В. Арренотоксия и дифференциация пола в яйцекладке клеща *Varroa jacobsoni* // Там же.— 1986.— № 4.— С. 64—68.
- Акимов И. А., Пилецкая И. В., Ястребцов А. В. Возрастные морфофункциональные изменения репродуктивной системы самок клеща *Varroa jacobsoni* // Там же.— 1988.— № 6.— С. 48—55.
- Микитюк В. В. Репродуктивная способность самок *Varroa jacobsoni* // Пчеловодство.— 1979.— № 9.— С. 21.
- Муравская А. И. Биология клеща варроа // Там же.— 1979.— № 12.— С. 17—18.
- Муравская А. И. Размножение варроа яacobsona в пчелином и трутневом расплоде.— Варроатоз пчел (Москва).— 1981.— С. 4—7.
- Муравская А. И. Оценка репродуктивной способности самок варроа // Ветеринария.— 1982.— № 2.— С. 54—59.
- 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* — паразит медоносной пчелы на Дальнем Востоке и изыскание эффективных средств борьбы с ним: Автореф. дис. ... канд. вет. наук.— М., 1972.— 28 с.
- Alberti G., Hanel H. Fine Structure of the genital systems in the bee parasite, *Varroa jacobsoni* (Gamasida: Dermanyssina) with remarks on spermatogenesis, spermatozoa and capacitation // Exper. Appl. Acarology.— 1986.— 2.— P. 63—104.
- Hanel H. Possible regulation of the reproduction of the honey bee mite *Varroa jacobsoni* (Mesostigmata: Acari) by a host's hormone: juvenile hormone III // J. Insect Physiol.— 1986.— 32, N 9.— P. 791—798.
- Ifantidis M. Ontogenesis of the mite *Varroa jacobsoni* in worker and drone honeybee brood cells // J. Apicult. Res.— 1983.— 22, N 3.— P. 200—206.
- Ifantidis M. Parametres of the population dynamics of the *Varroa jacobsoni* // Ibid.— 1984.— 23, N 4.— P. 227—233.
- Laurent J., Santas L. Etude du developement larvaire de *Varroa jacobsoni* // Apidologie.— 1987.— 18, N 1.— P. 53—60.
- Mautz D., Hirshmann W., Kemnitzer F. The embryonic development of *Varroa jacobsoni* Oud. (Varroidae, Mesostigmata) // Acarologia.— 1986.— 27, N 3.— P. 203—210.
- Nannelli R. Ulteriori conoscenze sulla morfologia e lo sviluppo dell'ovovo della larva e della ninfe di *Varroa jacobsoni* Oudemans (Varroidae, Mesostigmata) // Redia.— 1985.— 68.— P. 287—303.
- Nannelli R. Caratteri morfologici essenziali per una rapida identificazione dei di *Varroa jacobsoni* // Apicoltura.— 1986.— N 2.— P. 95—119.
- Nur U. Parthenogenesis in coccides (Homoptera) // Amer. Zool.— 1971.— 11.— P. 301—308.
- Ramirez B., Otis G. Developmental phases in the life cycle of *Varroa jacobsoni*, an ectoparasitic mite on honey bee // Bee World.— 1986.— 67, N 3.— P. 92—97.
- Schulz A. E. Reproduction and Populationsentwicklung der parasitischen Milbe *Varroa jacobsoni* Oud. in Abhängigkeit von Beutzkyklus ihres Wirtes *Apis mellifera* L. // Apidologie.— 1984.— 15, N 4.— S. 401—419.
- White M. Animals Cytology and Evolution.— Cambridge: Univ. Press; 1973.— 963 p.

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

Получено 30.07.87