

УДК 595.425: 591.473.2

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И ФУНКЦИЙ ГНАТОСОМЫ НЕКОТОРЫХ КЛЕЩЕЙ СЕМЕЙСТВА ANYSTIDAE (TROMBIDIFORMES)

И. А. Акимов, И. В. Баданин

Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, 252601 Киев-30, ГСП, Украина

Получено 10 ноября 1998

Особенности строения и функций гнатосомы некоторых клещей семейства Anystidae (Trombidiformes). Акимов И. А., Баданин И. В. — Проведен сравнительный анализ скелетно-мышечной системы ротовых органов *Tarsotomus* sp. и *Chaussieria venustissima*. У рассмотренных видов впервые для Trombidiformes обнаружены мышцы-антагонисты лабрума, а также абдукторы тибии педипальп. Показано, что ретракторы гнатосомы, а также внешние леваторы фемора педипальп начинаются на медиальной поверхности аподем кокс второй пары ног. Различия в общем плане строения гнатосомы у изученных видов определяются морфофункциональными особенностями хелицер и педипальп, отражающими различные пути адаптации анистид к хищному образу жизни. В этом отношении ротовые органы Anystidae и Parasitengona имеют ряд общих признаков, что подтверждает высказанную ранее точку зрения о родстве этих групп клещей.

Ключевые слова: морфология, гнатосома, клещи-анистиды.

The Peculiarities of Structure and Functions of the Gnathosoma in Some Anystidae Mites (Trombidiformes). Akimov I. A., Badanin I. V. — Comparative analysis of the gnathosomal skeletal-muscular system in *Tarsotomus* sp. and *Chaussieria venustissima* was given. The antagonistic muscles of the labrum and abductors of the pedipalpal tibia were found in studied species for the first time for Trombidiformes. It was shown that gnathosomal retractors and external levators of the pedipalpal femur are originated on the medial surface of the coxal apodeme of the 2nd pair legs. The differences of the common plan of the gnathosomal structure in studied species are related with morphological and functional peculiarities of the chelicerae and pedipalpa. It reflects the different ways of an adaptation to the predatory life history in Anystidae mites. In this case, the mouthparts of Anystidae and Parasitengona have some common characters. It confirms the point of view on the relationship of these mites groups that was said before.

Key words: morphology, gnathosoma, Anystae mites.

Клещи-анистиды в естественных условиях обычно служат активными регуляторами численно-сти тетраниховых клещей, тлей и многих других мелких фитофагов (Ланге и др., 1974, Акимов и др., 1980). С образом жизни этих хищников тесно связана специализация их ротовых органов и, прежде всего, хелицер, причем она затрагивает, как правило, кутикулярные элементы скелета, что отражается как на топографии мышц, так и принципах их функционирования (Акимов, 1985). Существующие в литературе данные относительно особенностей строения и функций ротовых органов клеща *Anystis bassacum* (Ястребов, Горголь, 1991; Witte, 1991), к сожалению, не полны, а в ряде случаев противоречивы, что обусловило необходимость проведения сравнительных исследований гнатосомы других видов анистид.

Материал и методы

Взрослые особи клещей *Tarsotomus* sp. и *Chaussieria venustissima* Berlese, 1882 были собраны в летний сезон 1997 г. в окрестностях Киева. Материал фиксировали в спиртовом Буэне в течение 6–7 суток и затем хранили в 70%-ном спирте. Парафиновые срезы гнатосомы, толщиной 4–10 мкм, окрашивали азокармином и железным гематоксилином Гейденгайна (Роскин, Левинсон, 1957), после чего заключали в канадский балзам. Тотальные препараты гнатосомы, хелицер и педипальп окрашивали слабым раствором пикроиндигокармина. Топографию мышц восстанавливали методами графической реконструкции (Туркевич, 1962), сопоставляя ее результаты с общей картиной мышеч-

ной системы, полученной при изучении тотальных препаратов. Для изучения скелетных структур гнатосомы отдельные ее части препарировали и заключали в среду Фора-Берлезе. Интерпретацию функциональных особенностей ротовых органов сопоставляли с данными визуальных наблюдений за пищевым поведением клещей. В качестве объектов питания предлагали паутиных клещей *Tetranychus urticae* (Trombidiformes), тлей *Aphis fabae* (Homoptera) и ногохвосток *Falsomia candida* (Collembola).

В работе приняты ледующие сокращения: aap — дугообразная аподема, ala — сочленение лабрума, ap — аподема, apo — апофиз, bch — базальный членик хелицер, bfr — базифеморальное кольцо, c — мышелок, ch — хелицера, cl — акантоид, dmc — подвижный палец хелицер, ep — эпифаринкс, es — эпистом, fe — бедро, ge — колено, hp — гипофаринкс, hs — гипостом, hsf — складка гипостома, hsk — гребень гипостома, in — переходной участок трахеи, la — лабрум, lap — латеральная аподема, lb — лопасть, lk — латеральный гребень эпистома, mp — медиальный выступ гипостома, or — ротовое отверстие, pa — педипальпа, pc — предротная полость, ph — глотка, sc — склерит, sch — суббазальный членик хелицер, sl — подъязычный выступ, sus — мышца-суспензор, ta — лапка, tb — голень, tr — трахея.

Abbreviations: aap — arc-like apodeme, ala — articulation of the labrum, ap — apodeme, apo — apophysis, bch — basal segment of the chelicerae, bfr — basifemoral ring, c — condyle, ch — chelicera, cl — tibial claw, dmc — movable digit of the chelicerae, ep — epipharynx, es — epistome, fe — femur, ge — genu, hp — hypopharynx, hs — hypostome, hsf — hypostomal fold, hsk — hypostomal keel, in — intercalary part of the trachea, la — labrum, lap — lateral apodeme, lb — lobe, lk — lateral keel of the epistome, mp — medial protrusion of the hypostome, or — oral orifice, pa — pedipalp, pc — preoral cavity, ph — pharynx, sc — sclerite, sch — subbasal segment of the chelicerae, sl — sublingual prominence, sus — suspensor muscle, ta — tarsus, tb — tibia, tr — trachea.

Результаты

Скелетно-мышечный комплекс гнатосомы у рассматриваемых видов представлен кутикулярными элементами скелета хелицер, педипальп и субкапитулюма, снабженными как внутренней, так и внешней мускулатурой.

Особенности скелетно-мышечной организации ротовых органов

Хелицеры у изученных видов крупные, состоят из 3 члеников: суббазального, базального и терминального — крючковидно-изогнутого подвижного пальца хелицер (рис. 1).

Суббазальный членик хелицер развит слабо и заметно убывает в дистальном направлении. Между ним и базальным члеником отсутствует настоящее мышечное сочленение. У обоих видов очертания суббазального членика неправильны, он более открыт аксиально, чем антиаксиально. Однако у *Ch. venustissima* суббазальный членик располагается в целом компактно под выпуклой задней поверхностью базального членика. Напротив, у *Tarsotomus* sp. проксимальная часть хелицер значительно удлиняется в направлении продольной оси, что связано с существенными изменениями структуры суббазального членика.

Аксиальная поверхность суббазального членика у обоих видов несет латеральную аподему (рис. 1, 1А, 1Б; lap). При этом у *Tarsotomus* sp. ее большая часть дугообразно изогнута и соединяет дорсальную поверхность хелицер с вентральным участком этой аподемы, который располагается почти вертикально. К последнему постериально прилегает трахея, а антериально прикрепляются 3 мощных пучка мышц-леваторов подвижного пальца хелицер (табл. 1; lev. dmc). У *Ch. venustissima* эти мышцы развиты слабее, а сама аподема располагается наклонно к продольной оси хелицер, не доходя до дорсальной поверхности базального членика (рис. 1, 1Б, 2Б). Вертикальный участок трахеи у этого вида прикрепляется ассиметрично непосредственно к задней поверхности хелицер.

Вентральная поверхность суббазального членика сзади срастается с треугольным апофизом эпистома, что обеспечивает некоторую подвижность основания хелицер при сокращении их внешних мышц-ретракторов (рис. 1; табл. 1; retr. ch). Внутренние мышцы суббазального членика, за исключением вышеуказанных леваторов подвижного пальца хелицер, существенно различаются у изу-

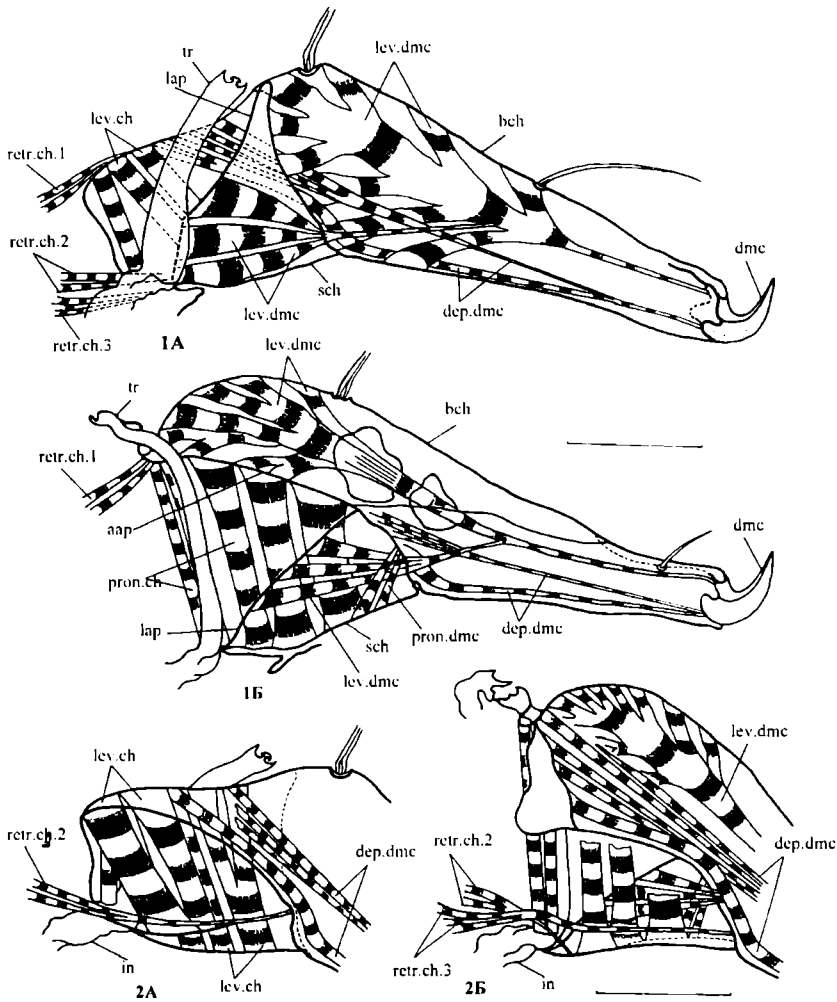


Рис. 1. Скелетно-мышечная организация хелицер *Tarsotomus* sp. (А) и *Ch. venustissima* (Б): 1 — хелицеры, вид сбоку (аксиальная сторона); 2 — суббазальный членик хелицер, вид сбоку (антиаксиальная сторона). Длина отрезков: 1, 2 — 50 мкм.

Fig. 1. Skeletal-muscular organization of the chelicerae in *Tarsotomus* sp. (A) and *Ch. venustissima* (B): 1 — chelicerae, lateral view (axial side); 2 — subbasal segment of the chelicerae, lateral view (antiaxial side). Scale bars: 1, 2 — 50 microns.

ченных видов своими функциональными особенностями (табл. 1; lev. ch, pron. ch). Кроме того, у *Ch. venustissima* два передних мышечных пучка в составе пронаторов базального членика развиты слабо.

Базальный членик является основной по объему частью хелицер (рис. 1, 1). Дистально он сочленяется с подвижным пальцем хелицер посредством трансверсального двумышелкового сустава. Однако особенности строения базального членика, а также характер изменений его скелета в проксимально-дистальном направлении существенно различаются у рассматриваемых видов. Так, только у *Ch. venustissima* внутренняя проксимальная поверхность базального членика формирует дугообразную аподему (рис. 1, 1Б; aap). Последняя служит основным местом прикрепления мышц-пронаторов хелицер. Напротив, у *Tarsotomus* sp. леваторы базального членика прикрепляются непосредственно к его заднедорсальной поверхности (рис. 1, 1А, 2А). Кроме того, антиаксиальные поверхности

Таблица 1. Топография мышц хелицер (*Tarsotomus* sp., первая позиция, и *Ch. venustissima*, вторая позиция)Table 1. Muscles topography of the chelicerae (*Tarsotomus* sp., the first position, and *Ch. venustissima*, the second one)

Название мышц	origo	insertio
Ретракторы 1 (retr. ch. 1) — те же мышцы	— 2 пучка, среднеventральная поверхность проподосомального щита там же	— заднедорсальная поверхность базального членика там же
Ретракторы 2 (retr. ch. 2) — те же мышцы	— 2 пучка, так же, как retr. ch. 1 там же	— заднелатеральная поверхность базального членика — заднеventральная поверхность суббазального членика
Ретракторы 3 (retr. ch. 3) — те же мышцы	— 3 пучка, так же, как retr. ch. 1 там же	— ventральная поверхность переходного участка трахеи — заднеventральная поверхность базального членика
Леваторы базального членика (lev. ch)	— 5 пучков, ventральная поверхность суббазального членика; 1 пучок, переходной участок трахеи	— заднедорсальная поверхность базального членика
Пронаторы базального членика (pron. ch)	— 5 пучков, ventральная поверхность суббазального членика; 2 пучка, переходной участок трахеи	— дугообразная аподема базального членика
Леваторы подвижного пальца (lev. dmc) — те же мышцы	— перьеобразные мышцы, проксимальная поверхность базального членика; 3 пучка, латеральная аподема суббазального членика там же	— дорсальная поверхность основания подвижного пальца там же
Депрессоры подвижного пальца (dep. dmc) — те же мышцы	— 4 пучка, заднедорсальная поверхность базального членика, антиаксиальная сторона — 5 пучков, дорсолатеральная задняя поверхность базального членика, антиаксиальная сторона	— ventральная поверхность основания подвижного пальца там же

базальных члеников хелицер *Tarsotomus* sp. на всем протяжении выпуклые, а аксиальные — ровные, практически параллельные друг другу. У *Ch. venustissima*, наоборот, аксиальная поверхность базального членика проксимально все более округляется, тогда как антиаксиальная поверхность хелицер вогнутая, особенно в их дистальной части.

Следует отметить, что у *Ch. venustissima* средняя часть базального членика усиливается своеобразным внутренним скелетным каркасом, в котором проходит дорсальная группа мышц-леваторов подвижного пальца (рис. 1, 1Б, 2Б). Наличие подобных структур указывает на увеличение жесткости именно этой части хелицер, испытывающей наибольшую нагрузку при их проворачивании. При этом в качестве опорного для такого движения элемента выступает латеральная аподема суббазального членика, которая подходит сюда же. У *Tarsotomus* sp. эта аподема практически разделяет нисходящую переднюю часть базального членика и его горизонтальный задний участок. Последний, как было показано выше, служит местом прикрепления мышц-леваторов и выступает, таким образом, в качестве рычага для левации базального членика.

Внутренние мышцы базального членика у обоих видов представлены антагонистами подвижного пальца (рис. 1; табл. 1; lev. dmc, dep. dmc). Среди них гораздо лучше развиты мышцы-леваторы, нижняя группа которых начинается на латеральной аподеме суббазального членика.

Педипальпы у изученных видов являются самыми крупными гнатосомальными конечностями (рис. 2; 3). Их коксы, а также коксэндиты почти полно-

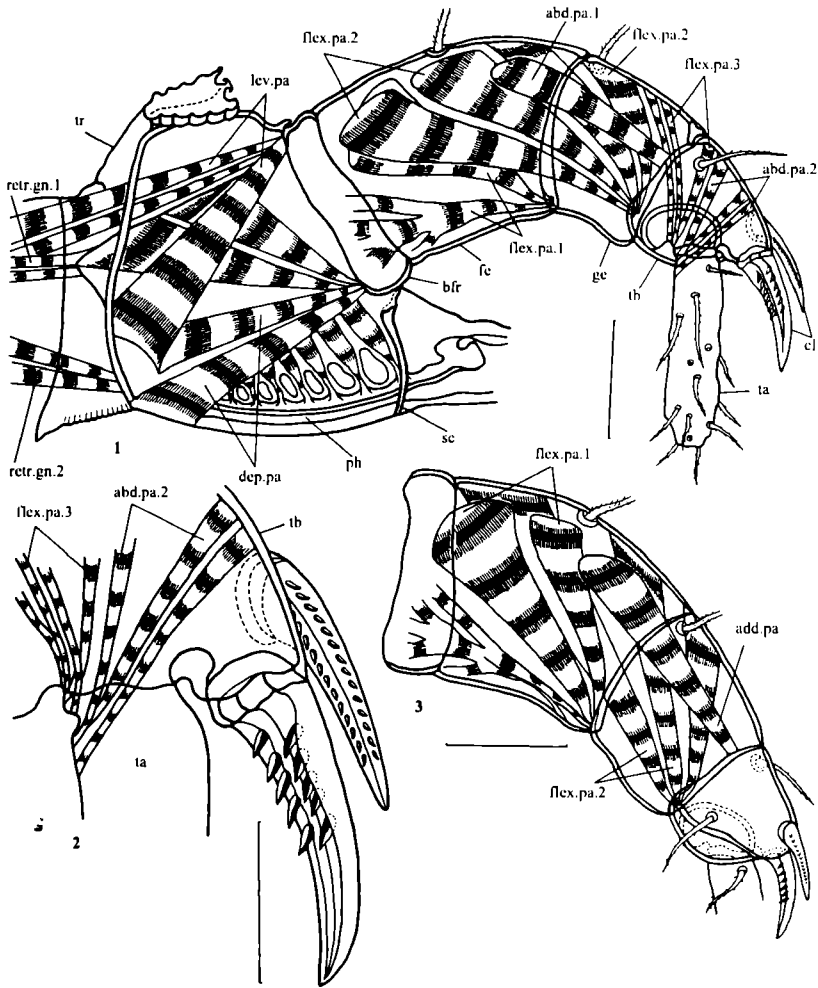


Рис. 2. Топография мышц и структурные особенности педипальп *Tarsotomus* sp.: 1 — мышечное обеспечение педипальпы и коксальной области субкапитулюма, вид сбоку; 2 — детали строения акантоидов тibiaи; 3 — аксиальный вид педипальпы. Длина отрезков: 1, 3 — 50 мкм; 2 — 25 мкм.

Fig. 2. Muscles topography and structural peculiarities of the pedipalps of *Tarsotomus* sp.: 1 — muscular providing of the pedipalp and coxal region of the subcapitulum, lateral view; 2 — details of the tibial claws structure; 3 — axial view of the pedipalp. Scale bars: 1, 3 — 50 microns; 2 — 25 microns.

стью сливаются и образуют различные структуры субкапитулюма, которые будут рассмотрены ниже.

Подвижная часть педипальп представлена 4 члениками: фемуром, геноу, тibiaей и тарсусом. В проксимальной части фемура отчетливо выражено базальное кольцо, которое развито лучше у *Ch. venustissima* (ср. рис. 2 и 3; bfr). Подвижность фемура в вертикальной плоскости обеспечивается латеральным одномышелковым суставом, расположенным аксиально. Артикуляция между остальными члениками осуществляется исключительно посредством одномышелковых дорсальных суставов, также несколько смещенных на аксиальную сторону. Наиболее развитым из них является сочленение между геноу и тibiaей, которое обеспечивает движение последней как в горизонтальной, так и вертикальной плоскости (рис. 2, 1; 3, 1). Кроме того, все членики удерживаются между собой артроподиальной мембраной, образующей растяжимые складки.

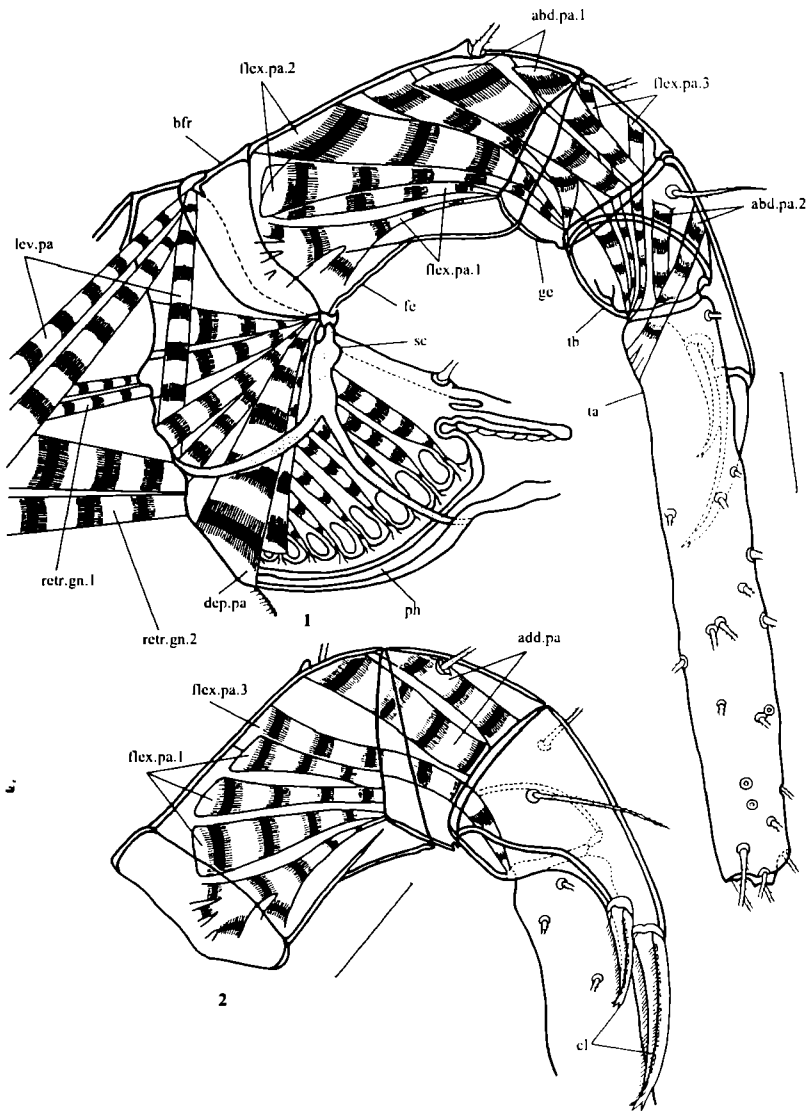


Рис. 3. Топография мышц и структурные особенности педипальп *Ch. venustissima*: 1 — мышечное обеспечение педипальпы и коксальной области субкапитулюма, вид сбоку; 2 — аксиальный вид педипальпы. Длина отрезков: 1, 2 — 50 мкм.

Fig. 3. Muscles topography and structural peculiarities of the pedipalps of *Ch. venustissima*: 1 — muscular providing of the pedipalp and coxal region of the subcapitulum, lateral view; 2 — axial view of the pedipalp. Scale bars: 1, 2 — 50 microns.

Основные различия в скелетных структурах педипальп связаны с их терминальным комплексом, в состав которого входят тibia и тарсус. У *Ch. venustissima* длина тарсуса практически равна остальной части педипальп (рис. 3, 1). Напротив, у *Tarsotomus* sp. она едва превышает общую длину двух предпоследних члеников (рис. 2, 1). У обоих видов тарсус располагается медиовентрально по отношению к самой тibia, строение которой имеет свои особенности. Так, у *Ch. venustissima* тibia несет хорошо развитый дистальный апофиз. У *Tarsotomus* sp. он выражен слабо, хотя как и у предыдущего вида, именно к этой части

тибии прикрепляются два различных по длине акантоида (ср. рис. 2 и 3; cl). Последние относительно подвижны, поскольку связаны с тibiей посредством артроподиальной мембраны. При этом у *Ch. venustissima* более короткий коготь располагается на тibiальном выросте субтерминально. Напротив, у *Tarsotomus* sp. он прикрепляется дорсальнее и аксиальнее по отношению к длинному акантоиду.

Строение самих акантоидов у рассматриваемых видов существенно различается. Так, у *Ch. venustissima* они явно удлинённые и несут на вентральной стороне по два ряда волосков (рис. 3, 2). Лишь терминально последние срастаются и образуют нечто наподобие нежного трезубца. Однако у *Tarsotomus* sp. нижнюю поверхность акантоидов покрывают зубцы (рис. 2, 2), причем на длинном когте они хорошо развиты и представлены 5–6 парами.

Мышечное обеспечение педипальп у изученных видов несколько различается. Наиболее стабильными в этом плане являются мышцы-антагонисты фемура (рис. 2, 1; 3, 1; табл. 2; lev. pa, dep. pa). При этом в состав леваторов фемура входят два мышечных пучка, которые следует рассматривать как внешние мышцы педипальп, по аналогии с таковыми хелицер. В обоих случаях они начи-

Таблица 2. Топография мышц педипальп (*Tarsotomus* sp., первая позиция, и *Ch. venustissima*, вторая позиция)

Table 2. Muscles topography of the pedipalpaе (*Tarsotomus* sp., the first position, and *Ch. venustissima*, the second one)

Название мышц	origo	insertio
Леваторы фемура (lev. pa) — те же мышцы	— 2 пучка, медиальная поверхность аподем кокс II пары ног; 1 пучок, заднелатеральная поверхность субкапитулюма	— дорсолатеральная задняя поверхность базифеморального кольца там же
Депрессоры фемура (dep. pa) — те же мышцы	— 2 пучка, вентролатеральная задняя поверхность субкапитулюма; 2 пучка, поверхность латерального гребня эпистома — 4 пучка, вентролатеральная и латеральная задняя поверхность субкапитулюма	— вентролатеральная задняя поверхность базифеморального кольца там же
Флексоры genu (flex. pa. 1) — те же мышцы	— 2 пучка, дорсолатеральная поверхность фемура; перьеобразная мышца, вентролатеральная поверхность базифеморального кольца — 4 пучка, там же	— вентролатеральная задняя поверхность genu там же
Флексоры тibiи (flex. pa. 2) — те же мышцы	— 5 пучков, дорсальная поверхность фемура и genu — 3 пучка, дорсолатеральная поверхность фемура	— вентролатеральная задняя поверхность тibiи там же
Аддукторы тibiи (add. pa) — те же мышцы	— один пучок, дорсолатеральная аксиальная поверхность фемура — 2 пучка, дорсальная поверхность фемура и genu	— заднелатеральная аксиальная поверхность тibiи там же
Абдукторы тibiи (abd. pa. 1) — те же мышцы	— один пучок, так же, как add. pa, но с антиаксиальной стороны — 2 пучка, дорсолатеральная поверхность фемура и genu	— заднелатеральная антиаксиальная поверхность тibiи там же
Флексоры тарсуса (flex. pa. 3) — те же мышцы	— 3 пучка, дорсальная поверхность genu — 3 пучка, дорсальная поверхность фемура и genu	— задневентральная поверхность тарсуса там же
Абдукторы тарсуса (abd. pa. 2) — те же мышцы	— 3 пучка, дорсальная поверхность тibiи — 2 пучка, дорсолатеральная поверхность тibiи	— вентролатеральная задняя поверхность тарсуса — латеральная и вентролатеральная задняя поверхность тарсуса

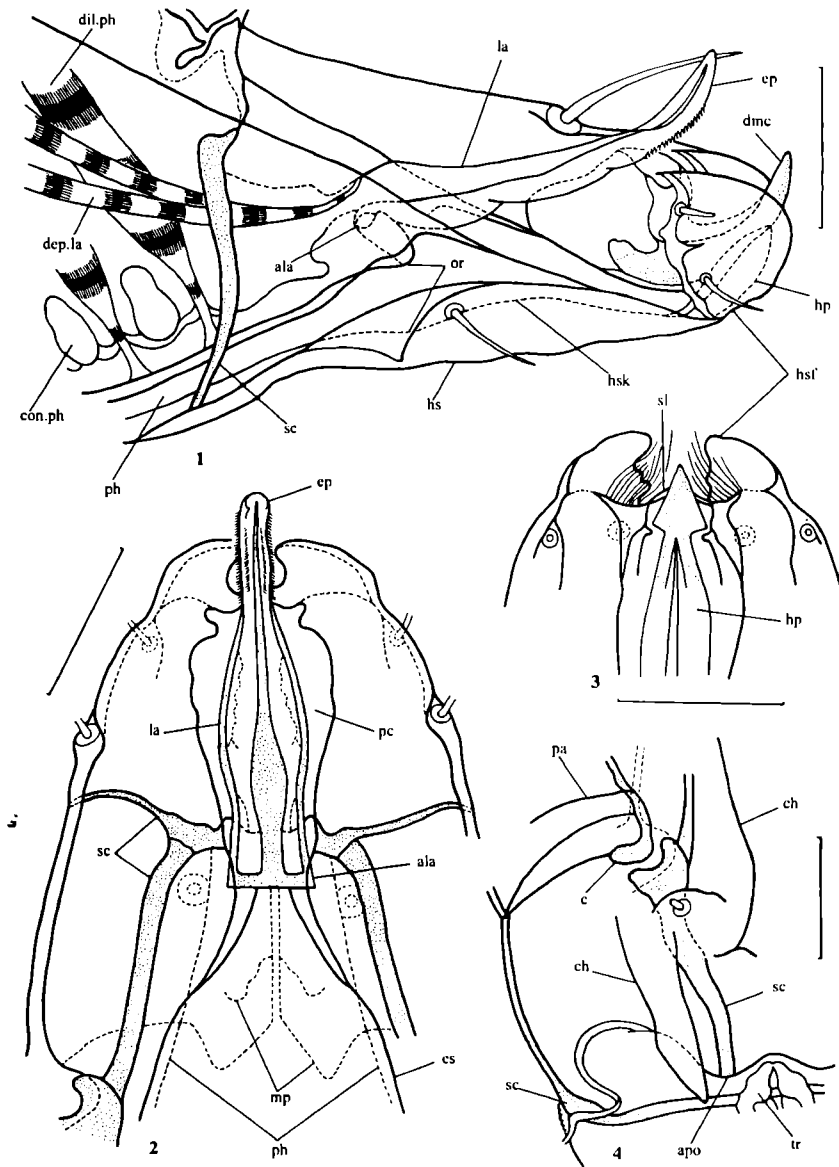


Рис. 4. Скелетная организация субкапитулюма *Tarsotomus* sp.: 1 — строение лабрума и гипостома, вид сбоку; 2 — то же, вид сверху; 3 — передняя часть гипостома, вид сверху (лабрум удален); 4 — сочленение кокса-фемур, вид сверху. Длина отрезков: 1, 2, 3 — 25 мкм; 4 — 50 мкм.

Fig. 4. Skeletal organization of the subcapitulum of *Tarsotomus* sp.: 1 — structure of the labrum and hypostome, lateral view; 2 — same as 1, dorsal view; 3 — distal part of the hypostome, dorsal view (labrum removed); 4 — coxa-femur articulation, dorsal view. Scale bars: 1, 2, 3 — 25 microns; 4 — 50 microns.

наются за пределами гнатосомы. Все остальные мышцы педипальп являются исключительно внутренними и подразделяются на три группы: флексоры, аддукторы и абдукторы (рис. 2; 3; табл. 2). Среди первых у *Tarsotomus* sp. гораздо лучше развиты флексоры тибии, тогда как у *Ch. venustissima* ее флексорное обеспечение ослабевает. Кроме того, горизонтальными движениями тибии управляют мышцы-антагонисты, которые представлены одной парой у *Tarsotomus* sp. и двумя — у *Ch. venustissima* (ср. рис. 2 и 3; add. pa, abd. pa. 1). У обоих

видов присутствуют также абдукторы тарсуса, причем только у *Ch. venustissima* обнаружено их латеральное прикрепление (ср. рис. 2, 1 и 3, 1; abd. pa. 2).

В субкапитулуме у рассматриваемых видов различают эпистом, гипостом, лабрум и глотку — основные скелетные структуры, связанные рядом дополнительных склеритов с его основанием, образованным слившимися коксами педипальп.

Латеральная поверхность субкапитулума сзади подвижно сочленяется с идиосомой посредством складчатой мембраны циркумкапитулярной борозды. Степень развития последней зависит от ориентации гнатосомы относительно идиосомы (рис. 6). Так, у *Tarsotomus* sp. мембранное сочленение этих двух тагм хорошо развито и образует широкое сплошное кольцо. Напротив, у *Ch. venustissima* последнее становится малозаметным, особенно на латеральных участках, поскольку сама гнатосома ориентирована вниз и практически зажата между аподемами кокс первой пары ног. Субкапитулум у этого вида, по сравнению с *Tarsotomus* sp., явно укороченный, а его высота почти равняется длине. Подобные изменения пропорций сопровождаются развитием лямбдообразных склеритных утолщений на латеральной поверхности базальной части субкапитулума (рис. 3, 1; sc).

Настоящее мышелковое сочленение между субкапитулулом и идиосомой у обоих видов отсутствует. Между тем у *Tarsotomus* sp. на среднелатеральной задней поверхности субкапитулума обнаружены мышелкоподобные утолщения (рис. 4, 4). Они не связаны с суставными впадинами и располагаются как раз посередине относительно мест прикреплений ретракторов гнатосомы (рис. 6, B; табл. 3; retr. gn). Однако у *Ch. venustissima* подобные склеритные структуры не развиты.

Указанные выше ретракторы гнатосомы, как и внешние мышцы-леваторы педипальп, начинаются на переднемедиальной поверхности аподем кокс второй пары ног (рис. 6, A; ap). Этот участок снабжается тремя группами мышцусуспензоров, из которых две передние начинаются на вентральной поверхности проподосомального щита. Задняя группа мышц наиболее развита и начинается за пределами проподосомального щита, совместно с передним суспензором эндостернита. Топографически их начало находится в одной вертикальной плоскости с передней поверхностью аподем кокс третьей пары ног.

Эпистом располагается в дорсальной части субкапитулума в виде хорошо развитой аподемы между коксами педипальп. У обоих видов к его вентральной поверхности прикрепляются мышцы-дилататоры глотки (рис. 6; es, dil. ph).

В целом поверхность эпистома у *Ch. venustissima* сильно скошена по отношению к продольной оси субкапитулума. Напротив, у *Tarsotomus* sp. эпистом следует сначала параллельно основанию субкапитулума, а затем понижается до места его сочленения с лабрумом (рис. 6, B). У обоих видов поверхность эпистома формирует два продольных желоба, в которых двигаются хелицеры. Сложные изменения конфигурации желобов в проксимально-дистальном направлении полностью соответствуют характеру изменений скелета самих хелицер, рассмотренных выше. Кроме того, у *Ch. venustissima* в проксимальной части эпистома желоба разделяются слабовыраженным медиальным гребнем. Напротив, у *Tarsotomus* sp. эта часть эпистома характеризуется небольшим медиальным углублением в виде канавки. Глубина самих желобов заметно убывает по мере уменьшения высоты латеральных гребней эпистома (рис. 6; lk).

Скелетную основу латеральных гребней эпистома составляют хорошо развитые продольные склериты. Проксимально они прикрепляются к каудальным апофизам эпистома, а дистально формируют суставные впадины латерального одномышелкового сустава между коксой и фемуром педипальп (рис. 4, 4). Сами склериты развиты сильнее у *Tarsotomus* sp., поскольку только у этого вида на

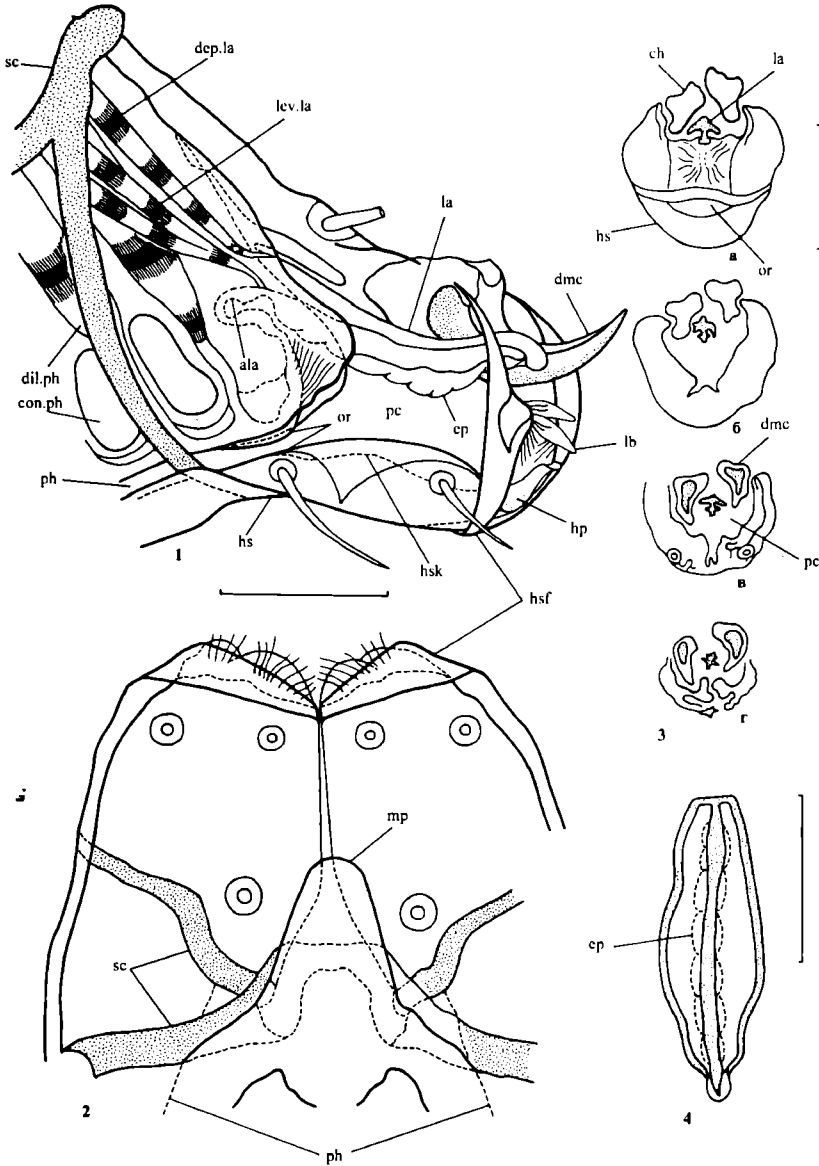


Рис. 5. Скелетная организация субкапитулюма *Ch. venustissima*: 1 — строение лабрума и гипостома, вид сбоку; 2 — гипостом, вид снизу; 3 — серия поперечных срезов лабрума от его основания (а) к вершине (г). Длина отрезков: 1, 2, 4 — 25 мкм; 3 — 50 мкм.

Fig. 5. Skeletal organization of the subcapitulum of *Ch. venustissima*: 1 — structure of the labrum and hypostome, lateral view; 2 — hypostome, ventral view; 3 — series of the cross sections of the labrum from its base (a) to the end (r). Scale bars: 1, 2, 4 — 25 microns; 3 — 50 microns.

латеральных гребнях эпистома, помимо мышц лабрума, начинаются также депрессоры педипальп (рис. 2, 1). Кроме того, у *Tarsotomus* sp. рассматриваемые склериты дают нисходящие ответвления, которые сопровождают плавное понижение дистальной поверхности эпистома до места его сочленения с лабрумом (рис. 4, 2, 4). У *Ch. venustissima* сильно укороченные склериты латеральных гребней не имеют дистального продолжения, а сам переход эпистома в лабрум характеризуется максимальным углом скоса поверхности.

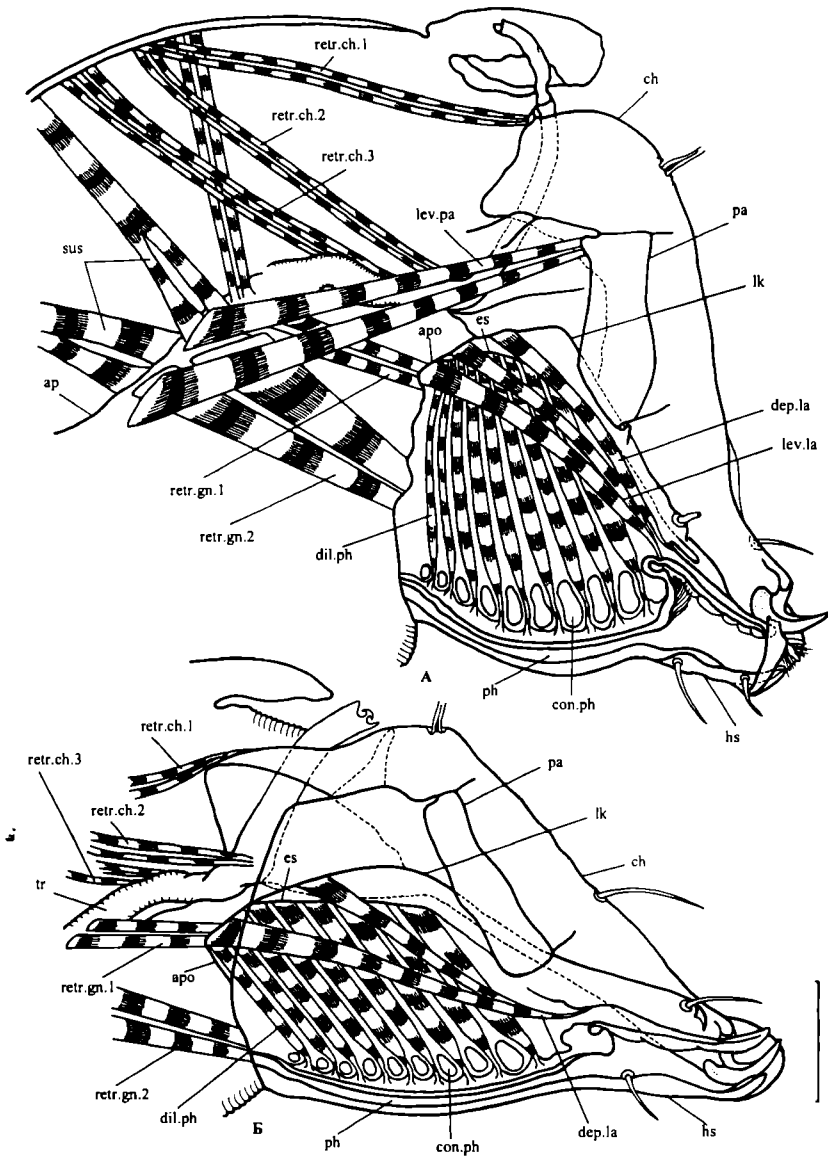


Рис. 6. Топография мышц субкапитулюма *Tarsotomus* sp. (А) и *Ch. venustissima* (Б). Длина отрезков — 50 мкм.

Fig. 6. Muscles topography of the subcapitulum in *Tarsotomus* sp. (A) and *Ch. venustissima* (B). Scale bars — 50 microns.

Гипостом занимает переднюю часть субкапитулюма и напоминает по форме усеченный конус (рис. 4; 5; hs). Он образуется в результате неполного сращения коксэндитов педипальп, доказательством чего служат хорошо заметные продольные швы на его вентральной поверхности. Начало швов прикрывает характерный медиальный выступ, топография, форма и степень развития которого существенно различаются у изученных видов (ср. рис. 4, 2 и 5, 2; tr). Так, у *Ch. venustissima* он занимает практически половину сильно укороченного гипостома и располагается в одной вертикальной плоскости с сочленением лабрума. Напротив, у *Tarsotomus* sp. медиальный выступ развит слабее и смещен прокси-

мально по отношению к лабруму. У обоих видов он связан склеритами с выемкообразными структурами, которые сопровождают изгиб вентролатеральной поверхности субкапитулюма и далее переходят в склериты его латеральной поверхности. Последние заканчиваются на вентролатеральной поверхности сочленения коксы и фемура педипальп (рис. 4, 1; 5, 1). Формируемое таким образом склеритное полукольцо является морфологически задней границей гипостома и обеспечивает определенную жесткость его основания.

У *Ch. venustissima* латеральный участок склеритного полукольца дает каудальное ответвление, которое заканчивается на заднелатеральной поверхности субкапитулюма, усиленная, таким образом, место прикрепления ретракторов гнатосомы 2 (рис. 3, 1). Такой скелетный каркас связывает в единое морфофункциональное целое высокую базальную часть субкапитулюма и относительно низкий гипостом.

Сверху гипостом открывается фигурным проемом, образованным его несросшимися дорсолатеральными стенками (рис. 4, 2). При этом у *Ch. venustissima* подвижный лабрум находится под дистальными частями хелицер, тогда как у *Tarsotomus* sp. подвижные пальцы хелицер погружаются в складки гипостома, располагаясь по обе стороны от лабрума (ср. рис. 4, 1 и 5, 1; dms. la). У обоих видов поверхность, направляющая движения режущих пальцев, является продолжением продольных желобов эпистома.

Латеральные стенки гипостома терминально закругляются у *Tarsotomus* sp., а у *Ch. venustissima* заканчиваются практически под прямым углом к его продольной оси (ср. рис. 4, 1 и 5, 1). При этом у первого вида верхушка гипостома выстлана изнутри складками кутикулы, покрытыми многочисленными щетинками (рис. 4, 3; hsf). У *Ch. venustissima* эти складки вывернуты наружу в виде валиков, покрытых редкими волосками (рис. 5, 1, 2). Сами валики срастаются вентрально и образуют треугольный сильно расширенный кверху вырез верхушки гипостома. Между тем у *Tarsotomus* sp. края гипостома разделены вентрально подъязычным выступом (рис. 4, 3; sl).

Дорсомедиальная поверхность гипостома представлена относительно низким гребнем, который немного повышается в своей средней части (рис. 4, 1; 5, 1; hsk). У обоих видов медиальный гребень разделяет предротовую полость, являясь внутренним продолжением продольных швов вентральной поверхности гипостома. Последние срастаются между собой и с гипофаринксом, служащим продолжением вентральной стенки глотки. Поверхность гипофаринкса в виде склеротизованной пластинки покрывает гребень, а дистально образует свободный торчащий наружу кончик (рис. 4, 1, 3; hp). У *Ch. venustissima* он приподнимается почти до половины высоты гипостома и сворачивается напоподобие желобка. При этом его основание и латеральные стенки срастаются со складками кутикулы гипостома. Последние выше гипофаринкса образуют небольшие лопастьобразные выросты, свисающие в пространство между ним и лабрумом (рис. 5, 1; lb). У *Tarsotomus* sp. подобного рода образования отсутствуют. Верхушка гипофаринкса у этого вида, усиленная треугольным склеритом, приподнимается над подъязычным выступом, образующим дистальное окончание гипостомального гребня.

Лабрум представляет собой языкоподобную структуру, которая подвижно сочленяется с эпистомом при помощи S-образного склерита (рис. 4, 1; 5, 1; ala). Последний сопровождает переход переднедорсальной стенки глотки в эпифаринкс, формирующий складчатую вентральную поверхность лабрума (рис. 5, 1, 4; ep). Между тем у *Tarsotomus* sp. дистальная суженная часть эпифаринкса покрыта многочисленными волосками (рис. 4, 1, 2). Само сочленение лабрума располагается между выступами, образованными в результате срастания переднелатеральных приподнятых краев глотки с латеральной поверхностью эписто-

Таблица 3. Топография внешних и внутренних мышц субкапитулума (*Tarsotomus* sp., первая позиция, и *Ch. venustissima*, вторая позиция)

Table 3. Topography of the external and internal muscles of subcapitulum (*Tarsotomus* sp., the first position, and *Ch. venustissima*, the second one)

Название мышцы	origo	insertio
Ретракторы 1 (retr. gn. 1) — те же мышцы	— 2 пучка, медиальная поверхность аподем кокс II пары ног там же	— каудальный апофиз эпистома там же
Ретракторы 2 (retr. gn. 2) — те же мышцы	— 2 пучка, так же, как retr. gn. 1 там же	— вентролатеральная задняя поверхность субкапитулума — заднелатеральная поверхность субкапитулума
Дилататоры глотки (dil. ph) — те же мышцы	— 9 пар пучков, поверхность горизон- тального участка эпистома — 9 пар пучков, выпуклая проксималь- ная поверхность эпистома	— дорсомедиальная поверхность глотки там же
Констрикторы глотки (con. ph) — те же мышцы	— 9 пучков соединяют латеральные стенки глотки там же	— 9 пучков соединяют латераль- ные стенки глотки
леваторы лабрума (lev. la) — те же мышцы	мышцы отсутствуют — 2 пучка, задняя поверхность латераль- ного гребня эпистома	мышцы отсутствуют — основание латерального склерита лабрума
Депрессоры лабрума (dep. la) — те же мышцы	— 2 пучка, поверхность латерального гребня эпистома — один пучок, дистальнее lev. la	— основание дорсального скле- рита лабрума там же

ма. У *Ch. venustissima* эти выступы покрыты многочисленными щетинками (рис. 5, 1). Кроме того, у обоих видов сочленение лабрума усиливается боковыми склеритами. У *Tarsotomus* sp. они соединяют дистальные окончания склеритов латеральных гребней эпистома с вентролатеральной поверхностью гипостома (рис. 4, 2). Напротив, у *Ch. venustissima* последняя характеризуется гораздо большей кривизной и связана склеритами с медиальным выступом вентральной поверхности гипостома (рис. 5, 2).

Скелетную основу лабрума составляют продольные дорсомедиальный и латеральные склериты, обеспечивающие этой структуре определенную упругость при изгибе (рис. 4, 2; 5, 4). Кроме того, они образуют своеобразный каркас, поддерживающий складки эпифаринкса. У обоих видов основания латеральных склеритов связаны с S-образным склеритным сочленением, однако только у *Ch. venustissima* они служат местом прикрепления мышц-леваторов лабрума (рис. 5, 1; табл. 3; lev. la). Поперечное сечение лабрума в его средней части имеет форму звезды у *Tarsotomus* sp., а у *Ch. venustissima* несет черты сходства с перевернутым вверх якорем (рис. 5, 3). Таким образом, во втором случае удлинение поперечной оси лабрума приводит к увеличению его вертикальной прочности.

Переход дорсомедиальной поверхности эпистома в лабрум существенно различается у рассматриваемых видов. Так, у *Tarsotomus* sp. эти структуры разделяются небольшим выступом, который переходит в гребневидное основание дорсомедиального склерита лабрума. К последнему изнутри прикрепляются сухожилия мышц-депрессоров лабрума (рис. 4, 1; табл. 3; dep. la). У *Ch. venustissima* эти мышцы заканчиваются на относительно ровном участке дорсомедиального склерита, который соответствует проксимальной суженной части лабрума, прикрытой сверху выростом эпистома (рис. 5, 1, 4). Кроме того, подвижность лабрума ограничивается массивным выступом переднедорсальной стенки глотки. У *Tarsotomus* sp. аналогичный выступ развит гораздо слабее и несет медиальную выемку, что, по-видимому, позволяет несколько увеличить амплитуду вертикальных движений лабрума (рис. 4, 1, 2).

Глотка начинается в проксимальной части гипостома ротовым отверстием, которое связывает ее передний суженный участок с предротовой полостью (рис. 4, 1; 5, 1; og, ps, ph). При этом основная расширенная часть глотки занимает базальную часть субкапитулума. Дистально глотка резко сужается и переходит в пищевод, который начинается за пределами задней поверхности субкапитулума, в толще циркумкапитулярной борозды.

Ориентация глотки относительно продольной оси субкапитулума определяется характером перехода его базальной части в гипостом. Так, у *Ch. venustissima* кривизна стенок глотки становится максимальной именно в ее средней наиболее расширенной части, которая располагается как раз выше места перехода (рис. 6, А). Между тем у *Tarsotomus* sp. глотка вытягивается вдоль практически ровной вентральной поверхности субкапитулума (рис. 6, Б).

Поперечные срезы глотки имеют полулунную форму. При этом вогнутая дорсальная стенка глотки усилена мощным слоем кутикулы, придающим ей определенную эластичность при расширении и сжатии. Чередование этих фаз в глоточном цикле обеспечивается асинхронной работой мышц-антагонистов глотки, которые создают мощные усилия для засасывания пищи и последующего нагнетания ее в кишечник (рис. 6; табл. 3; dil. ph, con. ph).

В качестве особенностей мускулатуры глотки следует отметить неравномерность в развитии ее мышц. Так, у обоих видов 8–9-ая пары дилататоров глотки наименее развиты (рис. 6). Кроме того, у *Tarsotomus* sp. констрикторы глотки постепенно ослабевают в дистальном направлении, сопровождая ее плавное сужение. Напротив, у *Ch. venustissima* констрикторы 1–5 развиты гораздо лучше, чем все остальные. Эти мышцы обеспечивают сокращение наиболее широкого участка глотки.

Особенности функций подвижных придатков гнатосомы

Лабораторное содержание клещей *Tarsotomus* sp. и *Ch. venustissima* показало, что только первый вид является активным хищником, нападающим как на мелких паутиных клещей, так и на более крупные объекты (различные виды коллембол и тлей). В то же время клещи *Ch. venustissima* даже после 6–7-дневного голодания не реагируют на предлагаемых жертв и обычно погибают от истощения. В природе оба вида встречаются на поверхности почвы, среди мелкой травянистой растительности, однако второй вид приспособился также к обитанию в глубоких трещинах субстрата (почва, песчаники, каменистые породы), где относительно постоянные температура и влажность должны способствовать развитию яиц различных групп мелких беспозвоночных.

Хелицеры у изученных видов выполняют основную роль при разрезании кожных покровов жертвы. У обоих видов они работают в асинхронном режиме, двигаясь свободно относительно субкапитулума. При этом у *Tarsotomus* sp. хелицеры двигаются в целом возвратно-поступательно, тогда как у *Ch. venustissima* их движение, вероятно, сопряжено с незначительной ротацией.

Полный цикл движения хелицер у сравниваемых видов может выглядеть следующим образом. На первом этапе у *Tarsotomus* sp. базальный членик приподнимается и несколько вытягивается назад при соответствующих сокращениях мышц-леваторов (lev. ch. 1) и ретракторов (retr. ch. 1) хелицер. Обе группы мышц действуют как синергисты, поскольку усилия, развиваемые ретракторами, также направлены на приподнимание апикальной части хелицер. Однако при этом у *Ch. venustissima* базальный членик должен несколько проворачиваться внутрь при сокращении мышц-пронаторов (pron. ch).

Возвращение хелицер в исходное состояние у обоих видов определяется работой нижней группы мышц-ретракторов хелицер (retr. ch. 2–3). Дополнительно

этому способствует некоторый пружинящий эффект, создаваемый вертикальным участком трахеи, расположенным позади хелицер. У *Tarsotomus* sp. он имеет значительный наклон вперед, а у *Ch. venustissima* прикрепляется ассиметрично к задней поверхности хелицер. Ретракция-приподнимание хелицер в первом случае либо их проворачивание — во втором должны приводить к соответствующим напряжениям трахеи, направленным на опускание (протракцию) либо ротацию базального членика. Учитывая эти различия, подвижный палец хелицер у *Tarsotomus* sp. двигается, главным образом, в вертикальной плоскости, тогда как у *Ch. venustissima* траектория его движений должна больше напоминать дугу.

В отличие от хелицер педипальпы анистид двигаются в целом однообразно, однако функциональная нагрузка их терминального комплекса у изученных видов существенно различается. На морфологическом уровне эти различия связаны, прежде всего, со степенью развития чувствительного тарсуса. Более того, у *Ch. venustissima* гипертрофирован не только тарсус, но и сами педипальпы. Между тем, с увеличением тарсуса, по-видимому, связано усиление аддукторов и абдукторов тibiaи за счет ослабления ее флексорного обеспечения. Это ведет к общему увеличению амплитуды горизонтальных движений терминального комплекса педипальп, которые в сочетании с возможностью отведения тарсуса значительно повышают эффективность поиска объектов питания. В связи с этим следует отметить, что при фиксации последних когти тibiaи у этого вида, вероятно, не играют существенной роли, на что косвенно указывает их нежное перистое опушение.

Горизонтальные движения терминального комплекса педипальп *Tarsotomus* sp. играют, по-видимому, второстепенную роль. Они обеспечивают некоторую свободу движений тibiaи при выборе клещами места прокола и фиксации жертвы, а также в процессе удержания последней. При этом амортизация рывков, создаваемых жертвой, осуществляется за счет мембранного сочленения когтей тibiaи, которые, таким образом, защищают тарсус от повреждений. Кроме того, характерное для этого вида укорачивание члеников педипальп в сравнении с таковыми *Ch. venustissima* приводит к большей жесткости их структуры. При этом главная функциональная нагрузка приходится именно на тibiaию, которая несет акантоиды и самую мощную группу флексоров, развивающих усилия для фиксации. Благодаря этим особенностям рассматриваемые клещи способны питаться объектами, масса которых на порядок превышает их собственную, например тлями.

Обсуждение

В целом основные принципы строения и функционирования ротовых органов *Tarsotomus* sp. и *Ch. venustissima* сопоставимы с особенностями их функциональной организации у других хищных Trombidiformes. В то же время гнатосома клещей Anystidae характеризуется рядом признаков, которые подчеркивают большое своеобразие этой группы.

Так, хелицеры у изученных видов двигаются свободно относительно субкапитулула, как и у многих представителей водяных клещей Hydrachnidia (Mitchell, 1962b; Жаворонкова, 1990), наземных Trombiculidae (Mitchell, 1962a) и Trombididae (Mathur, LeRoux, 1965). Однако, в отличие от них, только у анистид в составе хелицер присутствует третий суббазальный (проксимальный) членик. Этот факт был обнаружен ранее у *Anystis baccarum* L., 1758 (Ястребцов, Горголь, 1991) и подтвержден предварительным исследованием *Tarsotomus* sp. и *Ch. venustissima* (Badanin, 1997). Между тем у большинства Acariformes проксимальный членик хелицер редуцирован (Hammen, 1982), в то время как у пред-

ставителей *Opilioacarina* (Hammen, 1977) и *Gamasina* (Akimov, Yastrebtsov, 1988) оршо развит.

В связи с вышесказанным несомненный интерес представляет проблема артикуляции двухчлениковых хелицер, например *Parasitengona*, с субкапитулюмом. Считается, что связующим звеном между ними является S-образный склерит, обычно называемый "sigmoid piece" (Mitchell, 1962a, b; Mathur, LeRoux, 1965; Жаворонкова, 1990). Эта структура указывалась также и для *A. baccarum* (Witte, 1991), что не согласуется с результатами других исследований этого вида (Ястребцов, Горголь, 1991). По-видимому, автор первой работы, рассматривая родственные связи *Anystidae* с *Parasitengona*, по аналогии с последними интерпретировал вертикальный участок трахеи, связанный с хелицерами, как "sigmoid piece". Действительно, эти структуры достаточно трудно дифференцировать, в особенности у *Hydrachnidia*, что послужило поводом рассматривать "sigmoid piece" как возможный дериват сильно склеротизованных трахейных стенок (Mitchell, 1962b). Обратная зависимость отмечена для представителей *Erythraeidae* (Witte, 1978), онтогенез которых сопровождается превращением капитулярных апофизов ("sigmoid pieces") личинок в участки трахей дейтонимфа, а затем и взрослых клещей. Согласно другим представлениям (Шатров, 1985), "sigmoid pieces" *Parasitengona* представляют собой хелицеральные аподемы. Последние наряду с функцией прикрепления мышц-протракторов хелицер служат одновременно начальными отделами трахей, что весьма характерно для тромбидид и водяных клещей.

На наш взгляд, именно факт прикрепления протракторов либо леваторов базального членика хелицер к "sigmoid piece" является надежным критерием для распознавания этой структуры у *Parasitengona*. Кроме того, у представителей *Trombiculidae* и *Trombidiidae* леваторы подвижного пальца хелицер выходят за пределы базального членика и прикрепляются именно к "sigmoid piece" (Mitchell, 1962a; Mathur, LeRoux, 1965). Однако у рассмотренных нами анистид, также как и у *A. baccarum* (Witte, 1991), вертикальный участок трахеи, сопряженный с хелицерами, не связан с их внутренними мышцами, а изгибается назад и дает начало горизонтальному участку трахейного ствола. Кроме того, у *Tarsotomus* sp. и *Ch. venustissima* нижняя группа леваторов подвижного пальца хелицер начинается именно на латеральной аподеме суббазального членика. В этой связи обнаруженные у изученных видов леваторы либо пронаторы самих хелицер, как и леваторы (Ястребцов, Горголь, 1991) либо аддукторы (Witte, 1991) хелицер *A. baccarum*, вероятно, гомологичны вышеуказанным мышцам "sigmoid piece". Таким образом, имеются основания считать "sigmoid piece" (хелицеральную аподему) *Parasitengona* рудиментом проксимального членика хелицер клещей, а суббазальный членик *Anystidae* — промежуточным звеном в данном сравнительно-морфологическом ряду.

Педипальпы анистид по своему составу и особенностям строения близки к 5-члениковым педипальпам хищных *Parasitengona*, функционирующим, фактически, как 4-члениковые. Это связано с тем, что трохантер педипальп срастается с фемуром, образуя своеобразный "воротничок", в котором могут начинаться задние флексоры genu (Mitchell, 1962a). У рассмотренных нами видов нижний флексор genu начинается также на вентролатеральной поверхности базифеморального кольца. В этой связи последнее, вероятно, гомологично трохантеру педипальп *Parasitengona*, присутствие которого в обоих случаях должно приводить к усилению жесткости основания подвижной части педипальп. В частности для анистид, необходимость в этом, по-видимому, обусловлена значительной горизонтальной подвижностью терминального комплекса педипальп.

Возвращаясь к особенностям строения педипальп хищных *Trombidiformes*, необходимо отметить, что только для высших представителей этой группы ха-

рактерно развитие дистальных когтей тибии (Вайнштейн, 1978). У анистид, также как и у Cheyletidae (Горголь, Ястребцов, 1989), акантоиды педипальп не имеют собственной мускулатуры и отделены от тибии полоской артроподиальной мембраны. При этом когти педипальп у хейлетид функционируют самостоятельно, поскольку их тарсус недоразвит, а у паразитических форм даже сливается с тибией (Акимов, Горголь, 1990). В то же время у хищных клещей Trombidiidae и Trombiculidae тарсус становится сопоставимым по размерам с тибией и противопоставляется ей. Таким образом, два последних членика педипальп образуют полифункциональный комплекс, выполняющий, помимо тактильной, функции захвата и удержания жертвы. Особенно наглядно это демонстрируется на примере водяных клещей, педипальпы которых в ходе параллельной с наземными клещами эволюции вторично изменились в органы захвата (Mitchell, 1962b).

Среди рассмотренных в данном аспекте групп клещи Anystidae занимают особое положение. Их специализация, вероятно, шла по пути дальнейшего развития первоначально сенсорной функции пальп (Mitchell, 1962b) за счет увеличения тарсуса. Это существенно сказалось на функциональных особенностях терминального комплекса педипальп. Так, у изученных анистид обнаружены аддукторы и абдукторы тибии, причем первые были описаны ранее у тромбикунидного клеща *Blankaartia ascoscutellaris*, Walch. (Mitchell, 1962a). Однако при этом не были отмечены абдукторы, а сам факт одновременного присутствия антагонистов тибии у анистид пока не имеет аналогов среди других Trombidiformes. Эти мышцы явно гомологичны флексорам тибии, однако отличаются от них более латеральным и даже дорсо-латеральным прикреплением к ее задней поверхности. Сходным образом у некоторых водяных клещей только намечается тенденция к смещению мест прикреплений флексоров genu с его вентролатеральной задней поверхности на латеральную, однако дистальнее genu не проявляется (Mitchell, 1962b).

Антагонисты флексоров тарсуса пальп у тромбидиформных клещей, как правило, отсутствуют (Mitchell, 1962a, b; Mathur, LeRoux, 1965; Акимов, Горголь, 1990), за исключением тетраниховых клещей (Акимов, Ястребцов, 1981) и представителей Trombiculidae (Шатров, 1985). При этом наиболее сложной для интерпретации оказывается функция именно тибияльной группы флексоров тарсуса. Так, функция сгибания последних очевидна у водяных клещей, педипальпы которых характеризуются сильно удлиненной тибией. В то же время у Anystidae начало гомологичных мышц смещается дистальнее. При этом векторы их нагрузки практически перпендикулярны продольной оси тибии и должны быть направлены на отведение (абдукцию) тарсуса в наружную сторону. Однако у Trombiculidae тибияльная группа мышц описана как флексоры тарсуса (Mitchell, 1962a), а у Cheyletidae из-за слабого развития тарсуса вопрос о характере его движений (флексии либо абдукции) теряет свою актуальность.

В скелетной организации субкапитулула анистид наблюдается определенное сходство с акароидными клещами (Акимов, 1985) в строении гипостомального гребня (hsk), подъязычного выступа (sl), скелетных структур лабрума (la). Считается, что последний играет роль управляемого клапана, снабженного собственной мускулатурой, которая описана для представителей ряда групп Acariformes и Parasitiformes (Mathur, LeRoux, 1965; Witte, 1978; Акимов, Горголь, 1990; Акимов, Ястребцов, 1988, 1991). Однако функциональная роль мышц лабрума остается не совсем ясной, хотя их дорсальное прикрепление позволяет предполагать возможность его опускания с незначительной ретракцией при отсутствии мышечного сочленения. В этом случае принудительное опускание лабрума должно создавать определенный подсосывающий эффект, который предшествует всасыванию пищи. Возвращение лабрума в исходное состояние

происходит, по-видимому, пассивно. В частности, предполагается, что лабрум Trombiculidae, лишенный мышц, поднимается в момент сокращения дилататоров глотки, а опускание этой структуры происходит также пассивно, но при расслаблении тех же мышц (Шатров, 1985). По мнению автора, такой механизм обеспечивает одновременность прохождения слюны и пищи через предротовую полость.

В связи с вышесказанным особенности движения лабрума клещей *Ch. venustissima*, снабженного мышцами-антагонистами, представляются уникальными. По-видимому, он играет не только роль клапана, разделяющего потоки слюны и пищи, но и производит дополнительный нагнетательный эффект. Последнее может иметь большое значение, например, при питании вязким и липким по консистенции содержимым яиц различных представителей почвенной мезофауны. Косвенно на подобную специфику может указывать и наличие щетинкообразных структур на переднедорсальной стенке глотки, вероятно, предотвращающих ее слипание с заднеventральной поверхностью эпифаринкса.

Глотка у изученных нами анистид, а также *A. baccarum* (Ястребцов, Горголь, 1991), по своему строению и мышечному обеспечению имеет некоторые черты сходства с глоткой акаридных клещей (Акимов, 1985), в частности, из-за наличия мышц-констрикторов. Необходимо отметить, что последние хорошо развиты у многих хищных представителей Parasitengona (Mitchell, 1962a, b; Mathur, LeRoux, 1965; Шатров, 1985). Кстати, у паразитиформных клещей, обладающих трехугольной на поперечной проекции глоткой, встречаются не только дорсальная, но и латеральные группы констрикторов (Акимов, Ястребцов, 1988). По-видимому, существование констрикторов, как и в целом наличие полимерных мышечных пучков, обеспечивающих функционирование глотки, является плезиоморфным, а, возможно, и анцестральным признаком всех акариформных клещей. ♀

Отсутствие констрикторов глотки, как правило, характерно для высокоспециализированных форм Trombidiformes, у которых наблюдается максимальная интеграция скелетных структур колюще-сосущего ротового аппарата. При этом дилататоры сильноукороченной глотки прикрепляются к ее дорсальной стенке одним мощным сухожилием. Это решение оказалось оптимальным для насасывания жидкой пищи и повторяется у Tetranychidae (Blauvelt, 1945; Акимов, Ястребцов, 1981) и Cheyletidae (Акимов, Горголь, 1990). Кроме того, у представителей этих групп, а также Tydeidae (Акимов, Горголь, 1990) обнаружено декопресссионное отверстие, что объясняет высокую эффективность работы глоточного насоса при отсутствии мышц-констрикторов.

Топография ретракторов гнатосомы у изученных анистид довольно своеобразна, поскольку все мышцы начинаются на медиальной поверхности аподем кокс второй пары ног. Напротив, у *A. baccarum* (Ястребцов, Горголь, 1991; Witte, 1991) верхний ретрактор гнатосомы связан с поверхностью проподосомального щита. В то же время происхождение нижнего ретрактора остается спорным, поскольку за данными первых авторов он начинается на аподемах кокс, а согласно Витте (Witte, 1991) прикрепляется к эндостерниту. Последний, обычно связанный мышцами с базальным комплексом ходильных конечностей, хорошо изучен у представителей различных групп тромбидиформных (Mathur, LeRoux, 1965; Nuzzaci, 1976; Vistorin, 1980; Ястребцов, Горголь, 1991), а также гамазовых клещей (Акимов, Ястребцов, 1988). Согласно Мантон (Manton, 1973), эта структура, помимо скелетной функции, выполняет роль демпфера, компенсирующего при движении членистоногих ундуляцию их тела в вертикальной плоскости. Однако у Anystidae, в отличие от Erytraeidae и Trombidiidae (Witte, 1991), четко выражена дифференциация внутренних скелетных структур идиосомы, при которой нижние ретракторы гнатосомы (retr. gn. 2) не связаны с эндостернитом, а начинают

ся гораздо ближе к гнатосоме, на поверхности аподем кокс второй пары ног. Вероятно, такое разделение является весьма эффективным, учитывая сравнительно большую скорость передвижения анистид. Таким образом, ретракторы гнатосомы, как и внешние леваторы фемура педипальп, по-видимому, гомологичны ремоторам ног, поскольку подобно последним связаны с аподемами кокс.

Общий план строения ротовых органов у изученных видов определяется, прежде всего, функциональными особенностями хелицер и педипальп. Подобная зависимость была четко показана ранее на примере водяных клещей *Nudrachnidia* (Mitchell, 1962b). Обнаруженные автором модификации ротовых органов, как правило, основываются на различиях в характере захвата, удержания и высасывания жертвы. В этой связи проведенный нами сравнительный анализ ротовых органов анистид позволяет предположить их различную специализацию к хищному образу жизни: полифагию *Tarsotomus* sp. и возможную оофагию *Ch. venustissima*. Косвенно это подтверждается особенностями биологии, а также результатами лабораторного содержания этих видов.

На фоне широкой лабильности скелетных структур гнатосомы анистид ее мышечное обеспечение выявилось весьма консервативным. Эта закономерность не раз подчеркивалась при изучении гамазовых и орибатидных клещей (Акимов, Ястребцов, 1988, 1991). У рассмотренных анистид различия в мышечной системе гнатосомы связаны с редукцией некоторых гомонимных мышечных элементов либо смещением векторов функциональной нагрузки гомологичных мышц. Таким образом, в основе различной специализации ротовых органов анистид лежат, прежде всего, их структурные изменения, тесно связанные с функциональными особенностями хелицер и педипальп. В то же время значительное сходство мышечной системы гнатосомы представителей Anystidae и ряда других групп Trombidiformes отражает общие направления в ее эволюции как функциональной основы для выработки широкого спектра адаптаций ротовых органов к хищному образу жизни.

Авторы выражают большую признательность к б. н. С. Г. Погребняку за оказанную помощь в определении клещей Anystidae.

- Акимов И. А. Биологические основы вредоносности акаридных клещей. — Киев : Наук. думка, 1985. — 160 с.
- Акимов И. А., Горголь В. Т. Хищные и паразитические клещи-хейлетида. — Киев : Наук. думка, 1990. — 120 с.
- Акимов И. А., Колодочка Л. А., Горголь В. Т. Основные закономерности регулирования численности растительноядных клещей естественными врагами в биоценозах Южного Сахалина / Исслед. по энтомологии и акарологии на Украине : Тез. докл. II съезда УЭО, Ужгород, 1–3 октября 1980 г. — Киев, 1980. — С. 244–245.
- Акимов И. А., Ястребцов А. В. Строение и функции мышц ротового аппарата и конечностей обыкновенного паутинового клеща *Tetranychus urticae* L. Koch (Trombidiformes, Tetranychidae) // Вестн. зоологии. — 1981. — № 4. — С. 54–59.
- Вайнштейн Б. А. Система, эволюция и филогения тромбидиформных клещей / Гиляров М. С. Определитель обитающих в почве клещей Trombidiformes. — М. : Наука, 1978. — С. 228–245.
- Горголь В. Т., Ястребцов А. В. Скелетно-мышечная система некоторых клещей хейлетида (Trombidiformes; Cheyletidae) // Вестн. зоологии. — 1989. — № 4. — С. 74–81.
- Жаворонкова О. Д. Строение гнатемы и питание водяных клещей сем. Athenuridae (Acariformes) // Зоол. журн. — 1990. — 66, вып. 8. — С. 135–142.
- Ланге А. Б., Дроздовский Э. М., Бушкова Л. М. Клещ анистис — эффективный хищник мелких фитофагов // Защита растений. — 1974. — № 1. — С. 26–28.
- 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.
- Шатров А. Б. Функциональная морфология ротового аппарата нимф и взрослых краснотелкового клеща *Hirsutiella zachvatkini* Schluger (Acariformes, Trombiculidae) // Энт. обозрение. — 1985. — 64, вып. 4. — С. 855–865.

- Ястребцов А. В., Горголь В. Т.* Скелетно-мышечная система тромбиди формного клеща *Anystis vacarum* (Trombidiformes, Anystidae) // Вестн. зоологии. — 1991. — № 6. — С. 58—66.
- Akimov I. A., Yastrebtsov A. V.* Skeletal-muscular system of gamasid mites (Mesostigmata: Gamasina) // Zool. Jb. Anat. — 1988. — 117. — P. 397—439.
- Akimov I. A., Yastrebtsov A. V.* Skeletal-muscular system of oribatid mites (Acariformes: Oribatida) // Zool. Jb. Anat. — 1991. — 121. — P. 359—379.
- Badanin I. V.* Morphological and functional peculiarities of mouth parts in some mites of the family Anystidae // XXV Krajowe Sympozjum Acarologiczne "Acarologia w sluzbie czlowieka", Tlen, 25—27 wrzesnia 1997 (thesis). — Tlen, 1997. — P. 2.
- Blauvelt W. E.* The internal morphology of the common red spider mite *Tetranychus telarius* (L.) // Mem. Cornell. Univ. Agric. Exper. Stat. — 1945. — 270. — P. 1—36.
- Hammen L. van der.* Studies on Opilioacarida (Arachnida). I. Description of *Opilioacarus texanus* and revised classification of the general // Zool. Mededelingen. — Leiden, 1977. — 86. — P. 1—80.
- Hammen L. van der.* Comparative studies in Chelicerata. II. Epimerata (Palpigradi and Actinotrichida) // Zool. Verh. — 1982. — 196. — P. 1—70.
- Manton S. M.* The evolution of arthropodan locomotory mechanism. Part II. Habits, morphology, evolution of Uniramia and comparison with Arachnida, together with a functional review of Uniramia musculature // Zool. J. Linn. Soc. London. — 1973. — 53. — P. 257—375.
- Mathur S. N., LeRoux E. J.* The musculature of the Velvet Mite, *Allothrombium lerouxi* Moss (Trombidiformes: Trombididae) // Ann. Soc. Entomol. Quebec. — 1965. — 10, № 3. — P. 33—61.
- Mitchell R. D.* The musculature of an adult trombiculid mite *Blankaartia ascoscuteilaris* (Walch.) // Ann. Entomol. Soc. Amer. — 1962a. — 55, № 1. — P. 106—119.
- Mitchell R. D.* The structure and evolution of water mite mouthparts // J. Morphol. — 1962b. — 110. — P. 41—59.
- Nuzzaci G.* Contributo alla conoscenza dell' anatomia degli acari eriofiidi // Entomologica. — 1976. — № 12. — P. 21—55.
- Vistorin H. E.* Ernährungsbiologie und anatomie des verdauungstraktes der Nicoletiellidae (Acari, Trombidiformes) // Acarologia. — 1980. — 21, № 2. — S. 204—215.
- Witte H.* Die postembryonale Entwicklung und die funktionelle Anatomie des Gnathosoma in der Milbenfamilie Erythraeidae (Acarina, Prostigmata) // Zoomorphologie. — 1978. — 91. — S. 157—189.
- Witte H.* The phylogenetic relationships within the Parasitengonae / Dusbabek F., Bukva V. Modern acarology. — Prague : Academia, 1991. — V. 2. — P. 171—182 (Proc. of the VIII Intern. Congr. of Acarology).