

<https://doi.org/10.3176/biol.1968.3.02>

В. ШЕВЧЕНКО, А.-П. СИЛЬБЕРЕ

РОТОВОЙ АППАРАТ ЧЕТЫРЕХНОГИХ КЛЕЩЕЙ (ACARINA, ERIOPHYOIDEA)

Изучение строения ротового аппарата четырехногих клещей имеет большое значение прежде всего потому, что некоторые из них являются переносчиками опасных фитопатогенных вирусов, поражающих ведущие сельскохозяйственные культуры. Проблему борьбы с вирусными заболеваниями нельзя решить без всестороннего изучения взаимоотношений вируса и переносчика, в основе которых лежат особенности инокуляции растений, определяемые строением ротового аппарата клеща-переносчика. Кроме того, данные о строении ротового аппарата четырехногих клещей могут быть использованы в таксономической работе и при сравнительно-анатомических исследованиях.

Вопрос о составе гнатосомы клещей обсуждался неоднократно. В недавнем прошлом большинство авторов считали, что в состав гнатосомы входят акрон и два посторальных сегмента с их придатками — хелицерами и педипальпами (Reuter, 1903; Oudemans, 1911; Vitzthum, 1929, 1931, 1941; Granjean, 1934; Schulze, 1937). Однако позже строение гнатосомы получило иное толкование. Ее стали рассматривать как агрегат ротовых органов, состоящий только из фронтальной области акрона с придатками и придатков сегментов хелицер и педипальп (Snodgrass, 1948; Захваткин, 1953). Такая трактовка подчеркивает, что сами метамеры хелицер и педипальп не участвуют в построении гнатосомы. Отсюда ясно, что гнатосома представляет собой образование иного порядка, чем протеросома или просома и опистосома, ибо названные отделы состоят не только из придатков сегментов, но в первую очередь из самих сегментов. Это побудило А. Ланге (1962) предложить для обозначения обособленной совокупности ротовых органов клещей новый термин — гнатема.* Мы принимаем этот термин, так как он подчеркивает специфику ротовых органов клещей.

Гнатема четырехногих клещей (*capitulum* или *rostrum*) впервые была изучена Х. Ландуа (Landois, 1864). Он считал, что *capitulum* имеет вид замкнутой трубки с парой стилетов и подстилающей эти образования треугольной нижней губой. Иначе представлял себе строение ротового аппарата А. Налепы (Nalepa, 1887, 1898, 1910). По его мнению, ротовые части свободны, а в состав гнатемы входят: пара мандибул (хелицер); пара максилл, образующих ложе хелицер; непарная пластинка — нижняя губа, верхняя губа и два максиллярных щупика (пальпы). А. Налепы привел детальное описание глотки, пищевода и слюнных

* Особую точку зрения в этом вопросе отстаивал В. Дубинин (1956, 1957а, 1957б, 1959), считавший, что гнатосома представляет собой обособленную тагму тела клещей. Его взгляды критиковал А. Ланге (1962).

желез. Некоторые данные о строении пальп и мускулатуры хелицер находим в работе К. Бёрнера (Börner, 1906). Сведения А. Хассана (Hassan, 1928) о ротовом аппарате *Eriophyes tristriatus* (Nal.) не внесли ничего нового в описание А. Налепы.

Последнее исследование, посвященное строению ротового аппарата четырехногих клещей — статья Х. Кифера (Keifer, 1959). Х. Кифер показал, что набор ротовых органов не исчерпывается структурами, упомянутыми А. Налепой. Подробнее его работа будет рассмотрена ниже. Здесь же необходимо отметить, что Х. Кифер подошел к изучению строения ротового аппарата в основном с систематических позиций. Он не пытается гомологизировать описываемые образования и дает им произвольные названия. В статье отсутствуют сведения* о функциональном значении большинства структур.

Таким образом, несмотря на относительное обилие работ, касающихся строения ротового аппарата *Eriophyoidea*, многие существенные вопросы не получили еще должного освещения. В частности, весьма поверхностно описано строение проксимальных отделов хелицер, отсутствие же таких данных не позволяет правильно представить себе принцип работы ротового аппарата. Не установлено, каким образом осуществляется выведение слюны, а этот вопрос особенно интересен в связи с разработкой проблемы галлообразования и переноса клещами возбудителей вирусных заболеваний растений.

Материалом для настоящей работы послужили следующие виды: *Eriophyes laevis* (Nal.), *Aculus brevipunctatus* (Nal.), *Cecidophyopsis ribis* (Westw.), *Trisetacus kirghisorum* V. Shev., *Diptilomiopus dipterochelus* Nal., *Rhyncaphytoptus ulmivagrans* K., *Rh. urticarius* (Can. & Mass.), *Rh. massalongianus* (Nal.).

При детальном изучении строения ротового аппарата использовались как тотальные препараты, изготовленные в жидкости Фора-Берлезе, так и серии микроскопических срезов. Для получения срезов галлы, содержащие клещи, заливались в парафин. Свободноживущие клещи заливались на целлоидиновых пластинках. Окраска триоксигематином и железным гематоксилином по Гейденгайну. Толщина срезов — 5—7 мк.

Для изучения тонких структур использовали электронный микроскоп. Препараты изготавливались по стандартной методике с применением хром-осмиевого фиксатора по Дальтону. Толщина срезов — 200—600 Å. Препараты исследовались под микроскопом JEM-5G при увеличениях 2000—26 000 ×.**

Ряд интересных данных получен при наблюдении за живыми клещами, помещенными в каплю растительного масла. Для световой микроскопии использовался микроскоп МБИ-3 и фазово-контрастное устройство КФ-1.

Строение ротового аппарата клещей семейства *Eriophyoidea*

Гнатема большинства четырехногих клещей имеет вид компактного хоботка, направленного вперед и вниз (рис. 1). Она состоит из крупных членистых пальп, ложа хелицер, выростов гипостома, стилетовидных хелицер, а также лабрума, прикрывающего сверху ротовое отверстие.

Хелицеры расположены под передним краем дорзального щитка. Если смотреть сверху, можно заметить, что дистальные и проксималь-

** Электронно-микроскопические исследования выполнены А.-П. Сильвере.

ные их части существенно различаются. Проксимальные отделы относительно коротки и массивны; дистальные — длинные и постепенно сужаются к вершине (рис. 2). Граница, разделяющая хелицеру на две части, проходит в местах ее сращения с сумкой, охватывающей базис

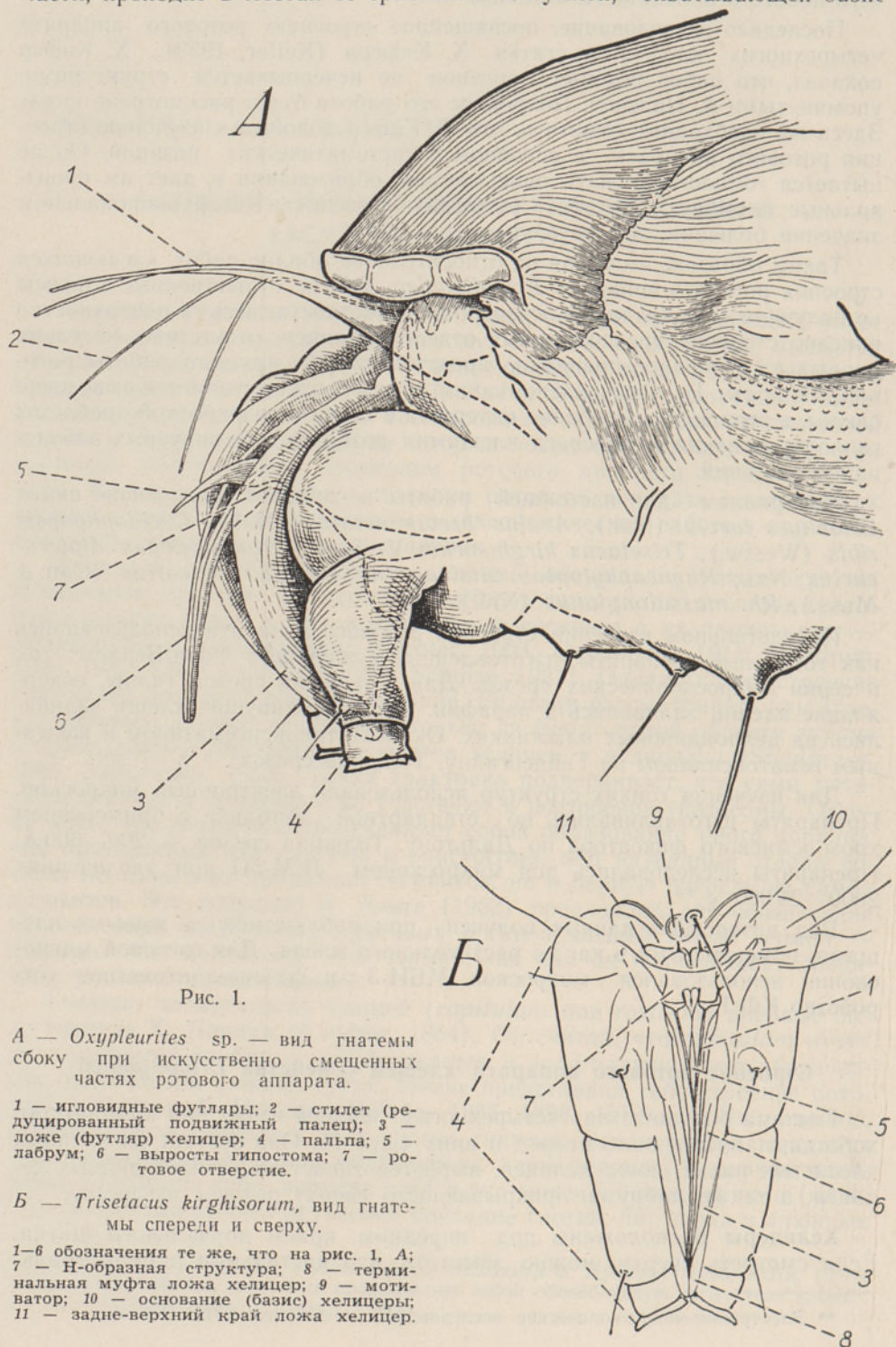


Рис. 1.

А — *Oxypleurites* sp. — вид гнатемы сбоку при искусственно смещенных частях ротового аппарата.

1 — игловидные футляры; 2 — стилет (редуцированный подвижный палец); 3 — ложе (футляр) хелицер; 4 — пальпа; 5 — лабрум; 6 — выросты гипостома; 7 — ротовое отверстие.

Б — *Trisetacus kirghisorum*, вид гнатемы спереди и сверху.

1-6 обозначения те же, что на рис. 1, А; 7 — H-образная структура; 8 — терминальная муфта ложа хелицер; 9 — мотиватор; 10 — основание (базис) хелицер; 11 — задне-верхний край ложа хелицер.

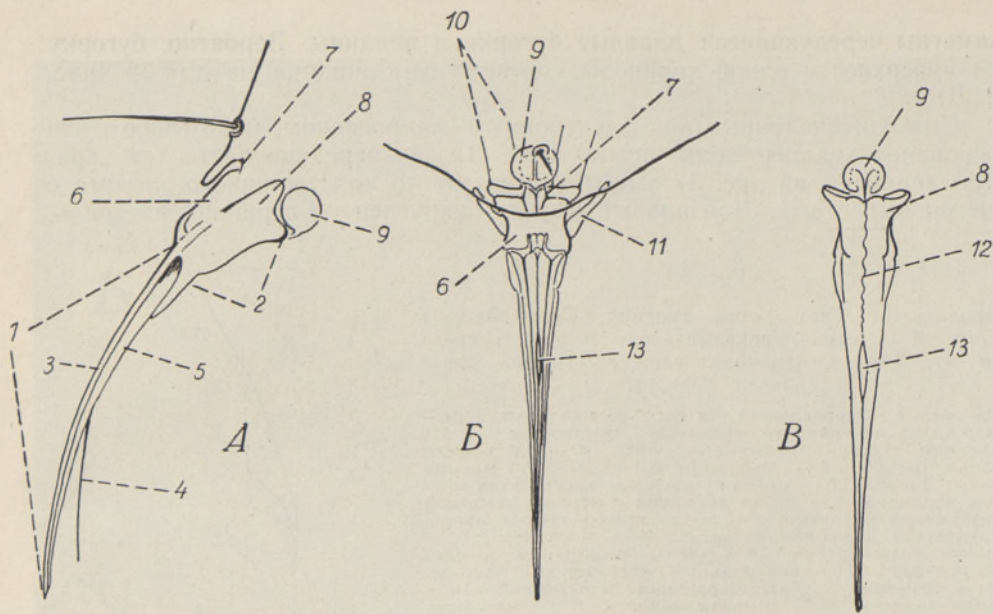


Рис. 2.

Хелицеры *Trisetacus kirghisorum*. А — вид сбоку; Б — вид сверху и спереди; В — вид снизу.

1 — дистальный отдел; 2 — проксимальный отдел; 3 — неподвижный палец; 4 — подвижный палец; 5 — вырост вентральной стенки базиса; 6 — Н-образная структура; 7 — гибкий тяж, служащий для прикрепления задних концов Н-образной структуры к дорзальному щитку; 8 — базис хелицер; 9 — мотиватор; 10 — сухожилия мышц, ведающих движениями хелицер; 11 — лентовидные уплотнения покровов; 12 — впадины и бугорки на вентральной поверхности хелицер; 13 — щель, в которую входит верхняя губа (лабрум).

хелицер. Дистальные отделы имеют относительно простое строение. Это игловидные структуры с жесткой (возможно ребровидной) передне-верхней стенкой. Они образованы двумя плотно-прилегающими друг к другу, постепенно заостряющимися выростами базиса хелицер. При искусственном смещении ротовых частей, помимо названных игловидных структур, бывают видны стилеты (рис. 1). Х. Кифер (Keifer, 1959) предложил для них название «дополнительные нити» (additional threads). Стилеты внутри футляров, состоящих из игловидных выростов, доходят до базиса хелицер и, по-видимому, входят внутрь базиса, однако обнаружить их проксимальные отделы не удалось.

Исключительно сложно устроены базальные отделы хелицер. Базисы их заключены в своеобразной сумке, дорзальная поверхность которой имеет вид н-образной структуры (рис. 2, А, Б). Каждая хелицера соединяется с сумкой посредством двух массивных продолговатых бугров. Однако бугры сращены с хелицерами только в передней части; их задние концы при помощи пары эластичных подвесок соединены с нижней поверхностью передней части дорзального щитка. Оба бугра связаны перемычкой, что придает им н-образную форму. Боковые поверхности н-образной структуры вогнуты. Внутрь вдавлений входят темные ленты, представляющие, по-видимому, уплотненные участки покровов. Описанные образования представляют собой систему подвески хелицер, ограничивающую их подвижность.

Задние концы оснований хелицер, лежащие в полости сумки, сверху имеют вид двух сапожков, повернутых «носками» врозь; сбоку они наподобие головки бедренной кости. На их внутренней поверхности иногда

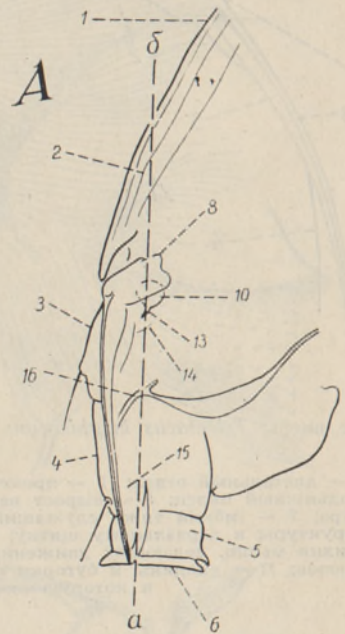
заметны чередующиеся плавные бугорки и впадины. Вероятно, бугорку на поверхности одной хелицеры соответствует впадина на другой (рис. 2, В).

Снимки, сделанные под электронным микроскопом, показывают, что основания хелицер полы внутри (рис. 3). Их передние части (см. правую хелицеру на рис. 3) имеют форму узкого толстостенного эллипса с двумя выростами. Дорзальный вырост закруглен на вершине, латераль-

Рис. 3.

Продольный срез через гнатеу *Cecidophopsis ribis*. А — схема, показывающая плоскость среза (а—б); Б — электронная микрофотография среза (увел. 8000 ×).

На рис.: 1 — дорзальный щиток; 2 — продольные ребрышки на поверхности щитка; 3 — слившиеся II и III членики пальп (*trochantero-femur*); 4 — IV членик пальп (*patella*); 5 — V членик (*tibia*); 6 — VI членик пальп (*tarsus*); 7 — правая, наиболее выдвинутая вперед хелицера; 8 — левая хелицера с хорошо заметной внутренней полостью; 9 — места прикрепления мышц, идущих от дорзального щитка; 10 — мотиватор; 11 — полость мотиватора; 12 — щель, ведущая в полость мотиватора; 13 — вентральный отросток мотиватора; 14 — эпистом (субхелицеральная пластинка); 15 — ложе хелицер; 16 — ротовая полость; 17 — выводные протоки слюнных желез; 18 — место соединения пальп с ложем хелицер.



ный — слегка крючковидно изогнут вниз. Сзади дорзальная стенка исчезает и основания хелицер приобретают форму буквы V. На нижней поверхности основания появляется большой вырост, свободные же концы «буквы V» соответствуют дорзальному и латеральному выростам.

Над базисами хелицер лежат два тяжа, являющиеся местами прикрепления мышц, идущих от дорзального щитка. Эти тяжи либо прикрепляются к основаниям хелицер впереди места среза, либо к задним концам n-образной структуры.

К задним концам основных отделов хелицер прилегает особое образование — мотиватор (по терминологии Х. Кифера). Это образование при рассмотрении его сбоку и сверху под световым микроскопом представляет собой ровный шар (рис. 2). Электронно-микроскопические снимки позволяют отметить, что этот «шар» имеет внутри полость и прорезь, расположенную у задне-верхнего края. При рассмотрении мотиватора со стороны прорези-отверстия по оси полости или спереди и снизу оказывается, что он имеет форму ромба (рис. 4А). От мотиватора отходит отросток, лежащий, по данным световой микроскопии, между основаниями хелицер. По бокам, выше отростка, есть две выемки, в которые обычно входят выступы, соответствующие «каблукам сапожков» задних отделов базисов хелицер.

Приведенное описание позволяет заключить, что хелицеры *Eriophyidea* состоят, вероятно, из двух члеников: базального, по-видимому, представляющего собой результат слияния проксимальных члеников хелицер предков и собственно стилета, гомологичного подвижному пальцу хелицер предков (рис. 2). Стиллет заключен в футляр, образованный дорзальными и вентральными выростами базиса хелицер. При всем этом нельзя полностью исключить возможность наличия в составе хелицер всех трех члеников.

Доказательством того, что описанные выше проксимальные отделы



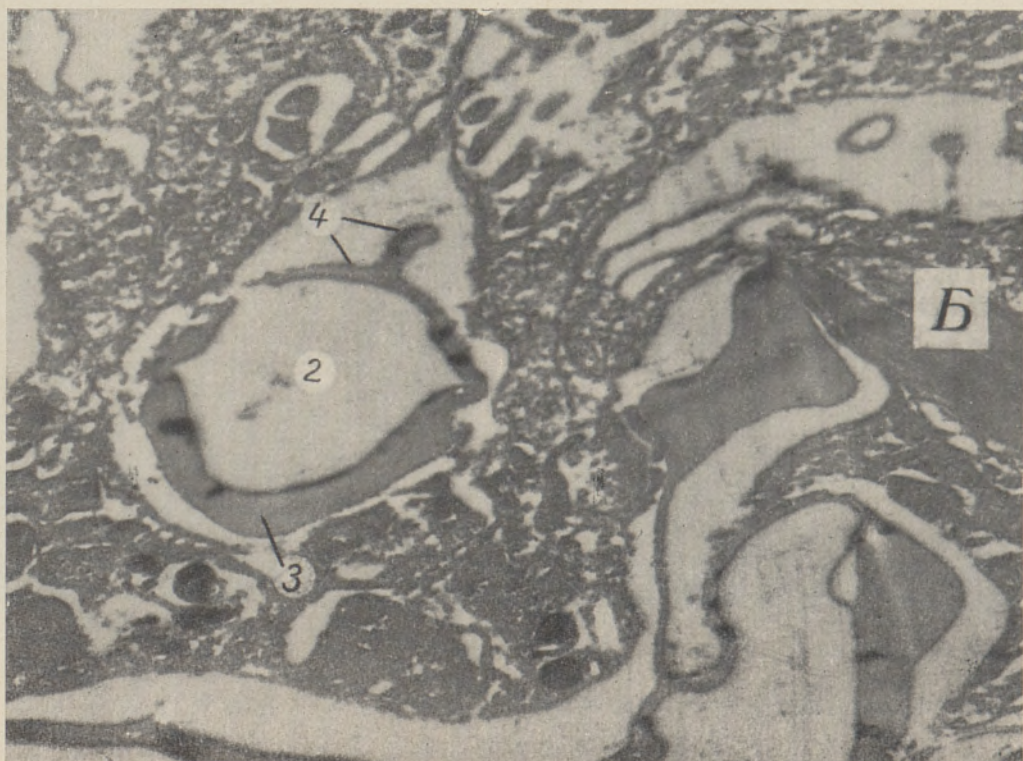
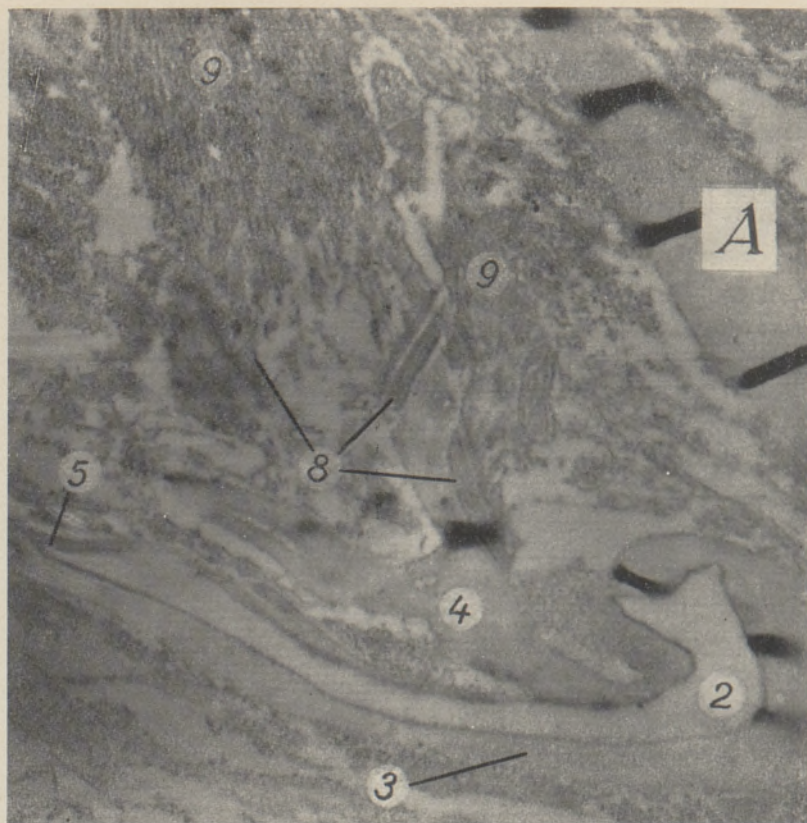




Рис. 8.

Строение глотки *C. ribis*. В — схема глотки (вид сбоку). А — сагитальный срез через глотку (увел. 30 000 \times); В — поперечный срез (увел. 24 000 \times).

На рис.: 1 — ротовая полость; 2 — полость глотки; 3 — сильно хитинизированное дно глотки; 4 — эластичная крыша глотки (плунжер) с гребнем (г) для прикрепления дилататоров; 5 — пищевод; 6 — передний и задний (7) фаринго-гипостомальные склериты; 8 — места прикрепления дилататоров; 9 — мышцы-дилататоры.

зального щитка. Места прикрепления ретракторов хелицер позволяют безошибочно установить местонахождение их базиса.

В таком случае дорзальный вырост базиса хелицер, образующий футляр стилета, представляет собой либо просто разросшееся продолжение дорзальной стенки базиса, либо, что более вероятно, гомолог неподвижного пальца (рис. 2).

Значительно труднее провести гомологизацию структур, обеспечивающих подвеску хелицер (н-образной структуры). Дело в том, что это не просто дорзальная стенка сумки хелицер, а именно четкая структура, занимающая явно прехелицеральное положение. Весьма заманчиво трактовать систему подвески как образование, гомологичное стилофору гаутиновых клещей. Однако это исключено, так как стилофор отвечает базису хелицер. Остается предположить, что в данном случае мы имеем дело с обособившейся фронтальной областью акрона или со структурами, гомологичными прехелицеральным придаткам, обнаруженным А. Ланге (1962) у низших акариформных клещей. А. Ланге предполагает, что это либо коксэндиты, либо истинные прехелицеральные придатки — гомологи антенны I. Лентовидные уплотнения покровов, возможно, являются редуцированными перитремами (рис. 5).

Наибольшие трудности встречаются при попытке дать толкование происхождению мотиватора. Х. Кифер (Keifer, 1959) предполагает, что мотиватор, подталкивая поочередно хелицеры, обеспечивает их сверлящее действие (boring action). Однако нам не удалось обнаружить достаточно мощную мускулатуру, которая обеспечивала бы эту работу со стороны самого мотиватора. По-видимому, мотиватор имеет лишь слабые мышцы, позволяющие ему смещаться под основания хелицер или выдвигаться назад и вверх при неподвижных хелицерах. Насколько позволяют судить литературные источники, образований, подобных мотиватору, у других клещей нет. Тем не менее мы считаем возможным высказать некоторые предположения о его функциях и происхождении.

Мотиватор располагается у задних концов базисов хелицер, упирающихся в выемки по сторонам его отростка (рис. 4А). В связи с этим он может рассматриваться как своеобразный шарнир, превращающий возвратное движение одной хелицеры, вызванное сокращением соответствующего ретрактора, в поступательное движение другой. Этот механизм делает возможным попеременное возвратно-поступательное движение хелицер четырехногих клещей при наличии одних лишь ретракторов, обеспечивающих только втягивание хелицер. При такой трактовке отросток мо-

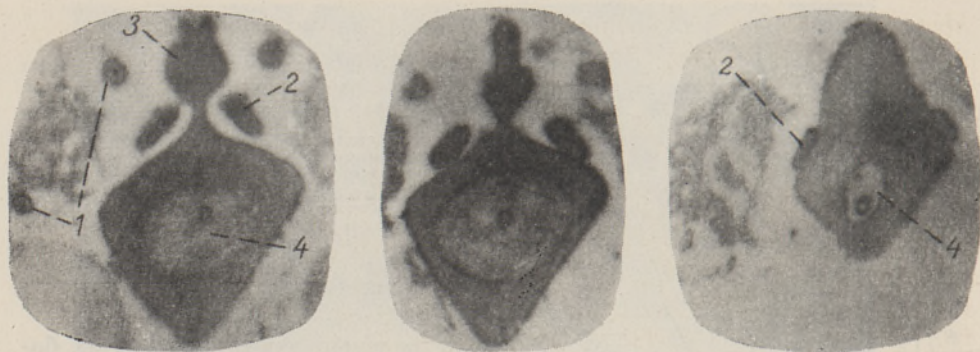


Рис. 4А.

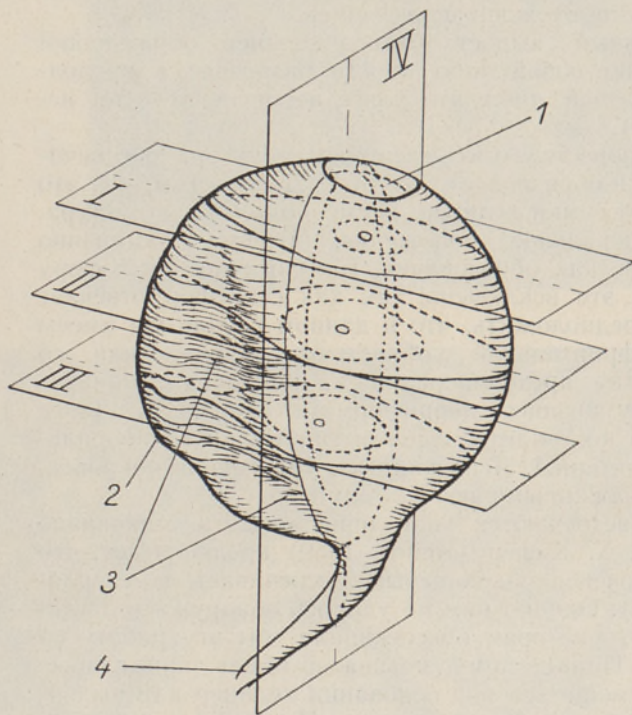
Серия срезов через мотор и задние отделы хелицер *C. ribis*. Увел. электронных микрофотографий 12 000 X.

1 — тяжи мышц, ведающих движениями хелицер; 2 — «каблучки» (задние выступы базисов хелицер); 3 — передний вырост мотора; 4 — полость мотора.

Рис. 4Б.

Реконструкция мотора по электронно-микроскопическим срезам и данным световой микроскопии. I—III — плоскости срезов, представленных на рис. 4А; IV — плоскость среза на рис. 3, Б.

1 — отверстие, ведущее в полость мотора; 2 — передний выступ мотора; 3 — углубление в которое упирается базальная часть хелицеры; 4 — отросток мотора (задне-нижнее расположение показано по данным световой микроскопии).



тыватора может выступать в качестве «оси» или точнее, шарнира, вокруг которого мотор вращается из стороны в сторону, как это наблюдается у живых клещей. Описанная функция мотора, очевидно, содействует проникновению хелицер при питании через клеточную стенку и в этом смысле

может рассматриваться как «сверлящее действие», причем мотор с хелицерами составляют функциональное целое.

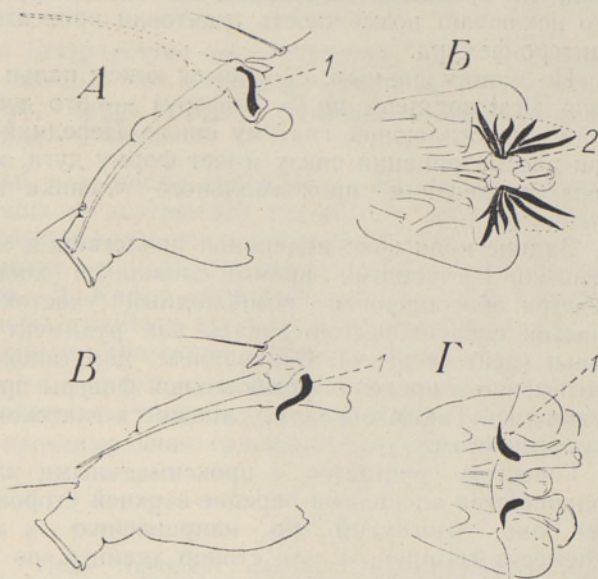
Судя по локализации, мотор может отвечать либо обособившемуся участку редуцированной трахейной системы, либо связанным с трахеями эндоскелетным образованиям, имеющимся у паутиных клещей. В таком случае отросток мотора, по-видимому, следует рассматривать в качестве гомолога осевого стержня гипостома тетранихид.

Приведенное описание хелицер четырехногих клещей, естественно, не претендует на исчерпывающую полноту, однако оно показывает, что хелицеры рассматриваемых клещей имеют мало общего со строением хелицер других фитофагов — представителей надсемейств *Tetranych-*

idea и *Trichadenoidea*. Хелицеры *Eriophyoidea* имеют абсолютно своеобразное, присущее только этой группе строение.

Рис. 5.

Роль лентовидных уплотнений покровов (1), связанных с латеральными поверхностями н-образной структуры (2). А — положение лентовидных уплотнений, препятствующих смещению хелицер вверх при согнутых или поднятых над рострумом хелицерах; Б — варианты смещения латеральных отделов лентовидных уплотнений при неподвижной (смещающейся лишь вверх и вниз) н-образной структуре; В—Г — роль лентовидных уплотнений в предотвращении излишнего смещения н-образной структуры и хелицер назад и вниз.



Пальпы. Еще Х. Ландуа отмечал, что пальпы состоят из члеников и соединяются с непарным образованием — нижней губой (Landois, 1864). За нижнюю губу он явно принимал коксы пальп и их эндиты. По мнению А. Налепы (Nalera, 1910), нижняя губа — непарная пластинка, образовавшаяся в результате срастания кокс. В составе телоподита А. Налепя насчитал три членика, при этом следующий за коксами членик он предположительно рассматривал как трохантеро-фемур. Терминальные членики пальп он считал присосками. Х. Кифер (Keifer, 1959) высказал

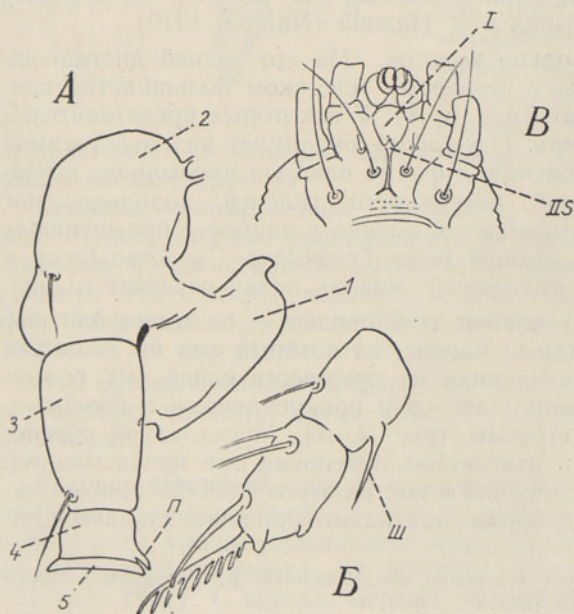


Рис. 6.

Строение пальп и гипостома. А — левая пальпа *T. kirghisorum* (вид сбоку).

1 — гипостом (слившиеся соxae); 2 — *trochantero-femur* (слившиеся вертлуг и бедро); 3 — *patella*; 4 — *tibia* с папиллой (п) на вентральной поверхности; 5 — *tarsus* (терминальный членик, несущий присоску).

Б — ходильная конечность того же клеща; обратите внимание на сходство шпоры (III) голени с папиллой пальп. В — гипостом (I) и стернит кокс педипальп (IIS).

предположение, что первые выступающие наружу из-под дорзального щитка членики пальп (proximal segment) в действительности являются вторыми

(если считать за первые членики коксы). Это предположение лишь подтверждает точку зрения А. Налепы. В то же время Х. Кифер предположил, что в составе телоподита можно обнаружить все пять члеников, а это исключает возможность трактовки проксимального членика как трохантеро-фемура.

По нашим данным, сросшиеся коксы пальп (нижняя губа, по А. Налепе, first segment, по Х. Киферу) — это довольно массивное образование, подстилающее гнатеку снизу. Передний край этого образования при рассматривании снизу имеет форму дуги, концы которой доходят до места сочленения проксимального членика телоподита со вторым его члеником.

Задние края кокс педипальп прилегают к коксам ног I. Между коксами ног I и задними краями слившихся кокс пальп у многих клещей заметен обособленный ромбовидный участок покровов (рис. 6). Этот участок следует рассматривать как рудимент стернита сегмента педипальп (дейтостернум). Основанием для такой трактовки является то, что именно в пределах ромбовидной фигуры прикрепляются мышцы кокс педипальп. Таким образом, слившиеся гнатококсы и дейтостернум образуют гипостом.

Гипостом срастается с проксимальными члениками телоподитов. У большинства клещей на передне-верхней стороне этих члеников расположен шип, изогнутый по направлению к медиальной линии тела (*chelicera retainer* — или стопор хелицер, по Х. Киферу), и щетинка. Дистальные концы проксимальных члеников подвижно соединены со вторыми члениками, а задние их концы закруглены и служат местом прикрепления ретракторов, идущих от заднего края дорзального щитка. А. Налепка предполагал, что проксимальный членик возник в результате слияния вертлуга и бедра, и он был, очевидно, прав. Известно, что вертлуги конечностей, и в том числе пальп, лишены щетинок. Следовательно, щетинка на проксимальных члениках может принадлежать только бедру, а сам членик отвечает трохантеро-фемуру.***

Следующий членик пальп короче проксимального, он также имеет на передне-верхней поверхности (над дистальным краем) хорошо заметную щетинку. Судя по наличию щетинки и положению членика, он отвечает колену (*patella*), на что указывал и А. Налепка (Nalepa, 1910).

Третий членик пальп довольно короток. На его задней дистальной поверхности у самой границы с четвертым члеником большинство клещей имеют сенсорную щетинку (рис. 6, А). У некоторых представителей группы (например, клещей рода *Trisetacus*) она имеет вид заостренной папиллы (рис. 6, А). По положению и форме папилла напоминает шипообразные выросты вентральной поверхности голени ходильных ног (рис. 6, Б). Такие выросты встречаются именно у наиболее примитивных представителей семейства — клещей рода *Trisetacus*. Сходство шпор и папилл позволяет заключить, что третий членик пальп отвечает голени.

Терминальный (четвертый) членик шайбовиден — он имеет плотные стенки, образующие обручевидный каркас, на который как бы натянута эластичная перепонка. Внутри членика из предшествующей ему голени входят два парных пучка мышц. Здесь они прикрепляются к поверхности перепонки с внутренней стороны (рис. 3, А). Мускулатура обеспечивает подвижность членика и втягивание перепонки при присасывании. Х. Кифер предположил, что входящий в состав этого членика присасывательный диск является производным еще одного членика. Однако при-

*** Мы используем номенклатуру члеников, предложенную К. Бёрнером и общепринятую в систематике *Eriophyidae* (Börner, 1903).

веденное выше описание исключает возможность такой трактовки, а терминальный членик определенно соответствует лапке (*tarsus*) предков *Eriophyoidea*. Возможно, в построении этого членика принимает участие претарзус.

Итак, в составе пальп *Eriophyoidea* насчитывается пять члеников: слившиеся коксальные членики и рудимент стернита коксального сегмента образуют гипостом, затем следует *trochantero-femur*, *patella*, *tibia* и терминальный членик — *tarsus*.

Эндиты кокс педипальп и выросты гипостома. Х. Кифер описал пару мембран, прилегающих с внутренней стороны к пальпам. Мембраны образуют жолоб, внутри которого находятся хелицеры, в связи с чем им было дано название «футляр хелицер» (*cheliceral sheath*) (Keifer, 1959). Кроме того, Х. Кифер обнаружил два стилета, напоминающие настоящие хелицеры (*axillary stylets*), и предположил, что их основания связаны с выводными протоками слюнных желез.

Футляр хелицер спереди и сверху напоминает острие копья с глубоко вогнутым задним краем, сбоку они похожи на клюв птицы. Дистальная часть футляра свободна, проксимальная сращена с коксами и первыми

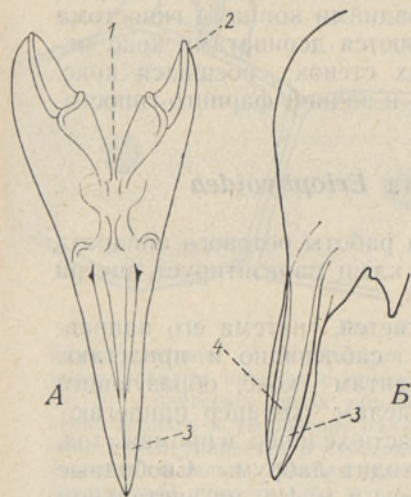


Рис. 7.

Ложе (футляр) хелицер *Rhyncaphytoptus ulmi-vagrans*. А — ложе хелицер, вид спереди; Б — то же (вид сбоку).

1 — выемка, лежащая под ротовым отверстием; 2 — задне-верхние края ложа хелицер; 3 — терминальная муфта; 4 — канал, в который входят концы хелицер и выростов гипостома.

члениками пальп (рис. 7). Хотя задние концы футляра хелицер заходят выше ротового отверстия, совершенно очевидно, что это посторальное образование. Вероятнее всего, футляр хелицер морфологически соответствует сросшимся эндитам кокс педипальп. Свободные края мембран футляра в дистальной части сходятся, но, видимо, не срастаются и образуют терминальную муфту, внутри которой лежат концы хелицер (рис. 1).

Стилеты, напоминающие хелицеры, имеют массивные основания в виде бугров, которые расположены по бокам ротового отверстия. Дистальные концы стилетов вместе с хелицерами входят в муфту ложа хелицер. Эти стилеты, вероятно, соответствуют максиллам других клещей. Однако, не имея специальных доказательств на этот счет, мы будем именовать их выростами гипостома.

Под буграми оснований выростов гипостома расположены два выводных протока слюнных желез (рис. 7), что подтверждает предположение Х. Кифера.

Ротовое отверстие, глотка и связанные с ними образования. Ротовое отверстие сердцевидной формы расположено у галлообразователей примерно на уровне дистального края проксимальных члеников. А. Хассан ошибочно принимал за ротовое отверстие глотку *Eriophyoidea* (Hassan, 1928). С передне-верхней стороны ротовое отверстие закрыто

стилентовидным образованием, которое значительно короче выростов гипостома (рис. 8, см. вклейку). Это, по терминологии Х. Кифера, оральный стилет (oral stylet). Оральный стилет без сомнения соответствует лабруму или верхней губе других клещей, на что указывает положение слюнных протоков.

Лабрум подвижно сочленен с эпистомом или субхелицеральной пластинкой (рис. 3, А). Место присоединения лабрума к эпистому Х. Кифер называет оральным шарниром (oral hinge). Под оральным шарниром находится небольшая ротовая полость.

Ротовая полость соединяется с веретеновидной глоткой, от заднего конца ее начинается длинный и очень тонкий пищевод. Строение глотки до мельчайших деталей напоминает строение таковой у паутиных клещей (Беккер, 1935; Blauvelt, 1945). Верхняя стенка глотки тонка, эластична и несет дорзальный вырост, вдающийся внутрь тела. Выступ представляет собой место прикрепления дилататоров, расширяющих просвет глотки (рис. 8). По крайней мере часть глоточных мышц прикрепляется к заднему краю эндитов кокс педипальп, а не к эпистому. Возможно, это объясняется тем, что эпистом срастается с эндитами кокс педипальп.

С глоткой связаны передние и задние связки глоточной помпы (pump braces, по Киферу). Эти эндоскелетные образования связывают переднюю и заднюю часть глотки с передними и задними концами гипостома (рис. 8). Оба склерита, вероятнее всего, являющиеся дериватами кокс педипальп, представляющими части внутренних стенок сросшихся кокс. Возможно, правильнее называть их: передний и задний фаринго-гипостомальные склериты.

Принцип работы ротового аппарата *Eriophyoidea*

В качестве модели для описания принципа работы ротового аппарата мы избрали вид *Trisetacus kirghisorum*. Этот клещ паразитирует внутри шишкоягод можжевельника полусферовидного.

В спокойном состоянии, когда клещ не питается, гнатема его направлена косо вниз. Хелицеры слегка изогнуты саблевидно и прилегают вентральной поверхностью к эпистому и эндитам кокс, образующим ложе хелицер. По бокам к дистальным отделам хелицер прилегают стилентовидные выросты гипостома. В средней части хелицер в промежутке, образующийся за счет их расхождения, входит лабрум. Свободные концы хелицер и выростов гипостома заключены в муфту на дистальном конце футляра хелицер. Мотиватор подпирает хелицеры сзади. При этом «каблучки» их оснований входят в выемки на поверхности мотиватора. Дилататоры глотки расслаблены и просвет ее сужен.

Приступая к питанию, клещ опускает гнатему, сгибая ее при этом вниз и назад. В этот момент пальпы еще не касаются субстрата. Затем за счет некоторого выпрямления конечностей пальпы соприкасаются с поверхностью растения. Ощупав поверхность клеток, клещ выбирает наиболее подходящее место для нанесения прокола. Вместе с пальпами сгибается и ложе хелицер, зажатое между телоподитами, а так как дистальные отделы хелицер надежно закреплены в терминальной муфте ложа, они тоже пассивно сгибаются. От смещения хелицер вверх при сгибании гнатемы их удерживает и держатель хелицер, расположенный на проксимальном членике пальп.

Сгибание гнатемы приводит к тому, что базис хелицер оказывается изогнутым почти под прямым углом (рис. 9 и 10). Место сгиба находится под передними краями и-образной структуры. Не исключена возможность, что место сгиба представляет собой подвижное сочленение. Если

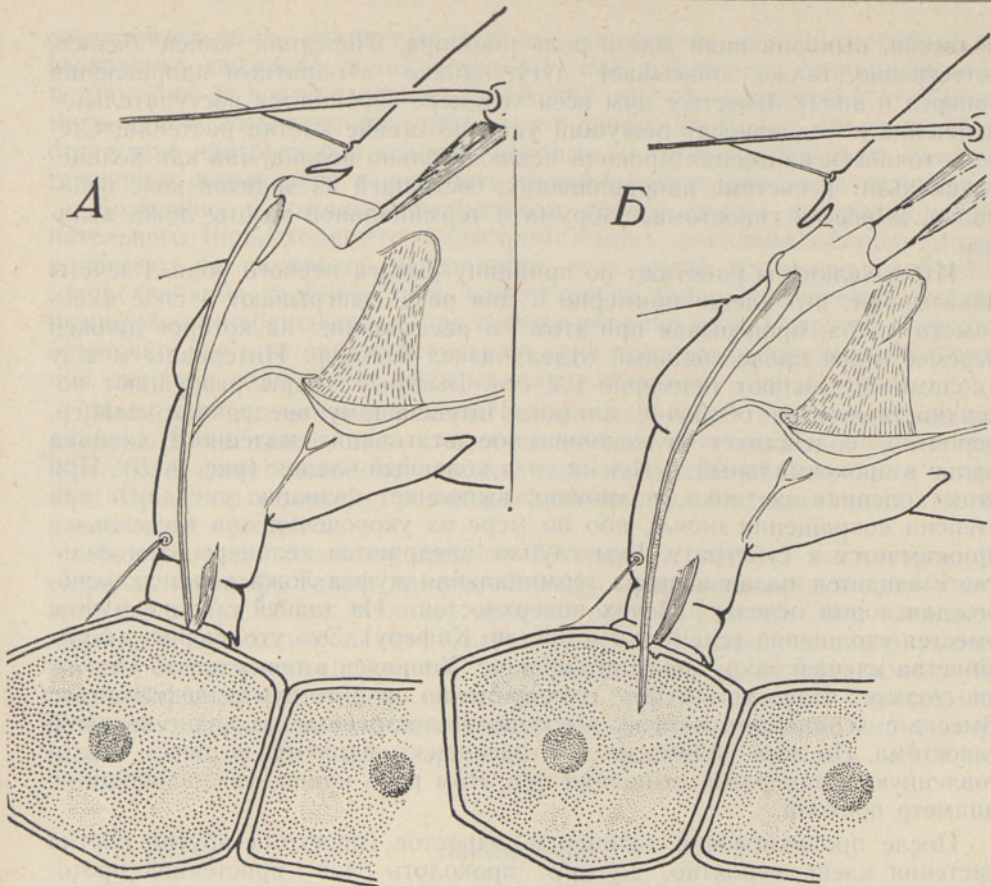


Рис. 9.

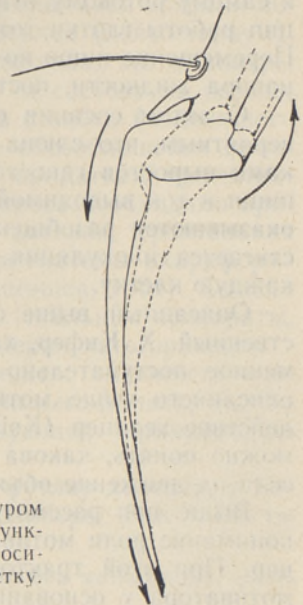
Схема питания *T. kirghisorum*. А — фиксация гнатемы перед началом питания с помощью терминальной присоски; Б — нанесение укола; обратить внимание на распрямление хелицер и укорочение пальп, щетинка конечного членика пальп упирается в субстрат, сигнализируя о степени укорочения пальп; столбик клеточного сока поднялся по предротовой полости до ротового отверстия, откуда он всасывается глоточным насосом.

это действительно так, придется признать, что хелицеры *Eriophyoidea* — трехчленисты.

Выбрав место, подходящее для питания, клещ закрепляет пальпы с помощью присосок и приступает к разрушению клеточной стенки. Сокращение мышц хелицер приводит к смещению их базиса назад и вверх (рис. 10). При этом мышцы правой и левой хелицер сокращаются поочередно. Базис смещается назад и вверх, описывая дугу, так как смещению по прямой мешает система

Рис. 10.

Схема поступательного движения хелицер. Сплошным контуром изображено положение хелицер перед нанесением прокола; пунктиром — положение хелицер после сокращения мышц; относительное удлинение хелицер соответствует зачерненному участку. Обратите внимание на место перегиба.



подвески, выполняющая здесь роль шарнира. Передний конец базиса, естественно, также описывает дугу, однако в обратном направлении (вперед и вниз). Вместе с ним всей хелицере сообщается поступательное движение и она наносит режущий удар по стенке клетки растения. Степень точности нанесения прокола исключительно велика, так как хелицера скользит в системе направляющих, состоящей из эндитов коке педи-пальп, выростов гипостома, лабрума и терминальной муфты ложа хелицер.

Итак, хелицеры работают по принципу рычага первого рода. Расчеты показывают, что клещи примерно в два раза выигрывают в силе наносимого удара, проигрывая при этом в расстоянии, на которое должен переместиться проксимальный отдел базиса хелицер. Интервалы между уколами ссоставляют примерно 0,2 сек. Быстрые удары разрушают поверхностные слои оболочки клетки. Интенсивному внедрению хелицер, вероятно, содействует телескопическое втягивание коленного членика пальп в проксимальный, а голени — в коленный членик (рис. 9, Б). При этом коленная щетинка, возможно, выполняет функцию сигнализатора степени сокращения пальп, ибо по мере их укорочения она все сильнее прижимается к субстрату. Чем глубже внедряются хелицеры, тем сильнее смещается назад и вверх терминальная муфта ложа хелицер, освобождая новые отделы рабочих поверхностей. На задней стороне муфты имеется утолщение (*cheliceral guide*, по Киферу). Это утолщение у большинства клещей закруглено на вершине. Упираясь в поверхность клетки, оно толкает назад всю муфту, одновременно препятствуя ее деформации. Вместе с хелицерами наружу выступают заостренные на конце выросты гипостома. По всей видимости, они пассивно внедряются в ранку, подготовленную хелицерами, выполняя при этом роль клина, увеличивающего диаметр прокола.

После проникновения хелицер и выростов гипостома внутрь клетки растения клещ, вероятно, должен проколоть слой пристенной протоплазмы и только после этого он может приступить к питанию. Мы предполагаем, что хелицеры и лабрум образуют тончайший капилляр (предротовую полость), по которому клеточный сок пассивно поднимается к самому ротовому отверстию. Отсюда пища всасывается глоткой. Принцип работы глотки тот же, что у паутиных клещей (Blauvelt, 1945). Перемещение пищи по пищеводу осуществляется пассивно под действием напора жидкости, поступающей из глотки в пищевод.

С актом сосания связано выведение слюны. Нам представляется вероятным, что слюна выводится по двум каналам, образованным стенками выростов гипостома и хелицер. В этом случае ток всасываемой пищи и ток выводимой слюны, имеющие противоположные направления, оказываются разобщенными. Таким образом, по всей видимости, и достигается инокуляция слюны, несущей галлово-возбуждающее начало в каждую клетку.

Описанный выше способ нанесения проколов определенно не единственный. Х. Кифер, характеризуя работу хелицер, указывает на попеременное поступательно-возвратное перемещение хелицер под действием описанного выше мотиватора, при этом и осуществляется сверлящее действие хелицер (Keifer, 1959, стр. 278). Из описания Х. Кифера невозможно понять, какова роль мускулатуры самих хелицер (ретракторов), если их движение объясняется действием мотиватора.

Выше при рассмотрении строения мотиватора указывалось на наше понимание роли мотиватора в возвратно-поступательном движении хелицер. При этой трактовке становится понятным вертящееся движение мотиватора у основания хелицер, описанное Х. Кифером; мотиватор

самостоятельно не придает хелицерам движения, а лишь преобразует возвратное движение одной хелицеры под действием сокращения его ретракторов в поступательное движение другой хелицеры.**** Таким механизмом возвратно-поступательного движения может объясняться и отсутствие протракторов хелицер, которые могли бы действовать как антагонисты ретракторов и сообщать поступательное движение хелицерам.

Возможно, к питанию посредством попеременного возвратно-поступательного (происходящего в быстром темпе) движения хелицер клещи прибегают на наклонной поверхности, т. е. когда исключена необходимость сгибания гнатемы, хотя, как отмечено выше, поочередное сокращение мышц наблюдается и при первом типе питания. С другой стороны, возможно, что этот способ вступает в действие после разрушения клеточной стенки и содействует высасыванию клеточного сока из раны.

Несмотря на то что хелицеры закреплены, они исключительно подвижны. В частности, они способны глубоко втягиваться внутрь тела. Это обеспечивает освобождение хелицер из ранки по окончании питания. При этом толчками резко удлиняются пальпы; этим клещ отталкивается от субстрата.

Заслуживает внимания наличие бугорков и впадин на внутренних сторонах хелицер. Такое приспособление, возможно, служит для плотного сцепления обеих хелицер друг с другом, причем они начинают двигаться как единое целое. Конфигурация оснований хелицер указывает на возможность прилегать друг к другу либо бугорчатыми, либо гладкими поверхностями и, по-видимому, от этого зависит характер их движения (независимое или совместное). Движение в виде «монолита» может иметь место при разрушении относительно толстых оболочек клеток.

Заключение

Гнатема четырехногих клещей представляет собой агрегат ротовых органов, состоящий из придатков акрона: эпистома и лабрума (верхней губы), а также придатков сегментов хелицер и педипальп. Кроме того, в построении гипостома, образованного в основном сросшимися коксами педипальп, принимает участие стернит сегмента педипальп (дейтостернум).

Гомологизация частей ротового аппарата показала, что хелицеры четырехногих клещей, по-видимому, двучленисты и состоят из базиса, несущего два выроста, и утратившего подвижность стилета (подвижного пальпа). Система подвески хелицер отвечает либо обособившейся фронтальной области акрона, либо прехелицеральным придаткам примитивных акариформных клещей. Для решения этого вопроса необходимо привлечь эмбриологические данные. По мнению ряда авторов, фронтальная область акрона не принимает участия в построении гнатемы акариформных клещей (Захваткин, 1953; Ланге, 1962; Беклемишев, 1964). Однако в исследованиях этих авторов использованы лишь тотальные препараты, поэтому их утверждение представляется нам чрезмерно категоричным.

В составе педипальп насчитывается пять члеников: слившиеся коксальные (*coxae*); слившиеся вертлуг и бедро (*trochantero-femur*); колено (*patella*); голень (*tibia*); лапка (*tarsus*), образующая терминальную присоску.

Эндиты кокс педипальп составляют ложе или футляр хелицер, к которому прилегают два стилета, напоминающие хелицеры. Эти выросты

**** Все же нельзя полностью отрицать возможность вызова мотиватором незначительных движений хелицер.

гипостома, вероятно, соответствуют максиллам. У оснований выростов (по бокам рта) открываются протоки слюнных желез.

Рот, прикрытый сверху лабрумом, ведет в небольшую предротовую полость, открывающуюся в глотку.

Изучение работы ротового аппарата четырехногих клещей показало, что футляр хелицер, лабрум и выросты гипостома образуют систему структур, направляющих движение хелицер. Сами хелицеры работают по принципу рычага и приводятся в движение мышцами, идущими от заднего края дорзального щитка. Другой вариант работы хелицер, попеременное возвратно-поступательное движение, осуществляется при передаче посредством мотиватора усилия, приложенного к одной хелицере сокращением ретрактора, другой — в виде поступательного движения.

Хелицеры и лабрум образуют капилляроподобную предротовую полость, по которой клеточный сок, по-видимому, пассивно поднимается к ротовому отверстию. Вероятно, этим объясняется некоторое снижение вредоносности клещей при высокой концентрации клеточного сока (при высоком осмотическом давлении). Увеличение концентрации солей повышает вязкость сока, что затрудняет подъем жидкости по предротовой полости и ухудшает условия питания.

Одновременно с высасыванием из раны сока клещи вводят в ранку слюну, поступающую, вероятно, по двум каналам, не сообщающимся с предротовой полостью. Таким образом достигается инокуляция слюны, несущей галловозбуджающее начало, и у определенных видов галловых клещей-переносчиков фитопатогенных вирусов-возбудителей вирусных болезней растений — в каждую клетку, на которой питался клещ.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В. Н., 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных I. М.
- Беккер Э. Г., 1935. Челюстной аппарат паутиного клещика *Tetranychus telarius* (L.) и его отправления в связи с вопросом о химической борьбе с клещиком. Зоол. ж. **14** (4).
- Дубинин В. Б., 1956. Отряды клещей и их положение в системе *Chelicerata*. Тр. II науч. конф. паразитол. УССР. Изд. Ин-та зоол. АН УССР. Киев.
- Дубинин В. Б., 1957а. О новой классификации клещей класса *Arachnida*. IX совещ. по паразитол. пробл., тезисы докл. Изд. Зоол. ин-та АН СССР. Л.
- Дубинин В. Б., 1957б. О новой системе надкласса *Chelicerata*. Булл. Моск. о-за испыт. природы, отд. биол. **62** (3).
- Дубинин В. Б., 1959. Хелицероносные животные (подтип *Chelicerophora* W. Dubinin пом. пов.) и положение их в системе. Зоол. ж. **38** (8).
- Захваткин А. А., 1953. Сборник научных работ. Изд. МГУ. М.
- Ланге А. Б., 1962. Строение ротовых органов и система клещеобразных *Chelicerata*. Сб. Вопр. общ. зоол. и мед. паразитол. М.
- Blauvelt W. E., 1945. The internal morphology of the Common Red Spider Mite (*Tetranychus telarius* L.). Cornell Univ. Agric. Exptl. Sta. Mem. (270).
- Börner C., 1903. Die Beingliederung der Arthropoden, III. Der Cheliceraten, Pantopoden und Crustaceen betreffend. Sitzungsber. Ges. naturf. Fr. Berlin.
- Börner C., 1906. Ein freilebender Weißtannen-Phyllocoptes. Arb. Biol. Anst. Land- und Forstwirtschaft. **5**.
- Grandjean Z., 1934. La notation des poils gastronomiques et des poils dorsaux du propodosoma chez les Oribates. Bull. Soc. Zool. France **59**.
- Hassan A., 1928. The biology of the *Eriophyidae* with special reference to *Eriophyes tristriatus* Nal. Univ. Calif. Publ. Entomol. **4**.
- Keifer H. N., 1959. Eriophyid Studies XXVI. Bull. Calif. Dept. Agr. **47** (4).

- Landois H., 1864. Eine Milbe (*Phytoptus vitis*) als Ursache des Trauben-Mißwachses. Z. wiss. Zool. **14** : 353—364.
- Nalepa A., 1887. Die Anatomie der Phytopten. Sitzungsber. Acad. Wiss. **99**. Wien.
- Nalepa A., 1898. *Eriophyidae* (*Phytoptidae*). Tierreich. Dtsch. zool. Ges., L. 4. Berlin.
- Nalepa A., 1910. Eriophyiden, Gallmilben. Zoologica **61**. Stuttgart.
- Oudemans A. C., 1911. Acarologische Aanteekeningen XXXV. Entomol. Bericht **3** (57).
- Reuter E., 1903. Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden. Acta Soc. Sci. Fennica **36** (4).
- Schulze P., 1937. Acarina, Trilobita, Xiphosura. Z. Morphol. und Oekol. der Tiere **32**.
- Snodgrass R. E., 1948. The feeding organs of Arachnida, including mites and ticks. Smiths. Misc. Collect. **110** (10).
- Vitzthum H., 1929. Milben. Acari. In Brohmer, Ehrmann, Ulmer. Die Tierwelt Mitteleuropas **3** (3). Leipzig.
- Vitzthum H., 1931. Acari. In Kükenthal und Krumbach. Handbuch der Zoologie **3** (2). Berlin—Leipzig.
- Vitzthum H., 1941. Acarina. In Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches **5** IV (1—7).

Ленинградский государственный университет

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
19/XII 1967

V. SEVTSENKO, A.-P. SILVERE

NELJAJALGSETE (PAHK-)LESTADE (ACARINA, ERIOPHYOIDEA) SUUPARAAT

Resümee

Valgus- ja elektronmikroskoopilisel meetodil uuriti pähklestade (0,1—0,2 mm pikkuste spetsiifiliste taimeparasiitide) suuaparaadi ehitust. Pähklestade gnateem — termin, millega rõhutatakse nende suuaparaadi erinevust teiste lestaliste gnatosoomist — koosneb epistoomist, ülahaulest (*labrum*), lõugtundlatest (*helitseeerid*) ja lõugkobijatest (*pedipalbid*) ning helitseeeride ja pedipalptide segmendi teistest jätketest. Gnateemi alumine osa — hüpostoom — on moodustunud ühteliitunud pedipalptide puuslülidest. Pedipalptide segmendi sterniit — deutosternum — osaleb samuti hüpostoomi moodustumises.

Pähklestade nөлjad helitseeerid koosnevad kahest osast: liikuvast ja liikumatust sõrmest, kuna helitseeeri aluslüli on liitunud liikumatu sõrmega. Helitseeeride basaalsed osad on kinnistunud lesta seljakilbise alla omapärase H-kujulise struktuuri abil.

Suuaparaadi kõige keerukamaks ja raskemini interpreteeritavaks osaks on paaritu, jätkega varustatud kerajas moodustis, nn. motivaator, mis toimib helitseeere seostava ning nende liikumist modifitseeriva struktuurina. Motivaatori elektronmikroskoopiline uurimine võimaldas üsna täpselt kirjeldada selle ehitust ning mõista funktsionaalseid seoseid teiste gnateemi osadega.

Pähklestade pedipalbid on lüliised. Esimene kehas väljaulatuv lüli vastab põõrla reislülile (*trochantero-jemur*), teine põvlülile (*pateila*), kolmas säärlülile (*tibia*) ja viimane, mis pedipalbi tipul moodustab omapärase kelasja iminapa, vastab käplülile (*tarsus*).

Gnateemi piirkonnas avanuvad kaks süljenäärme juha, nimelt pedipalptide puuslülide endiitide alusel.

Võrreldes pähklestade gnateemi ehitust teiste lõugtundlaliste (*Chelicerata*) suuaparaatide ehitusega, tuleb esimest pidada täiesti originaalseks moodustiseks. Gnateemi ehituse detailne uurimine võimaldas kirjeldada selle funktsioneerimist pähklesta toitumisel.

Leningradi Riiklik Ülikool
Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Ekspriimentaalbioloogia Instituut

Saabus toimetuses
19. XII 1967

V. SHEVTCHEKO, A.-P. SILVERE

THE FEEDING ORGANS OF THE FOUR-LEGGED MITES
ACARINA, ERIOPHYOIDEA

Summary

The gnathema (gnathosoma) of the four-legged mites consists of epistoma, labrum (upper lip) and appendages of cheliceral and pedipalpal segments. The lower part of the gnathema is formed by fused pedipalpal coxae (hypostome). The sternite of the pedipalpal segment (deitosternum) also takes part in the construction of the hypostome.

The chelicerae of four-legged mites consist of two parts: the movable and immovable finger (the basal parts of the chelicerae are fused with the immovable finger). The basis of chelicerae is fastened by a special H-like structure. The most complicated part of the feeding organs of four-legged mites, the so-called motivator, has been studied on electron micrographs.

The palpi consist of a series of segments. The first visible segment corresponds to the trochantero-femur, the second — to the patella, the third — to the tibia, and the last one — to the tarsus (terminal lip).

There are two salivary ducts opening under the basis of the axillary stylets.

The investigation of the feeding organs of four-legged mites enables to describe their functions.

Leningrad State University

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Experimental Biology

Received
Dec. 19, 1967