

Э. С. АРУТЮНЯН

ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ЩИТОВ И ЩЕТИНОК
КЛЕЩЕЙ СЕМЕЙСТВА
PHYTOSEIIDAE (ACARINA: PARASITIFORMES)

Для более достоверного разграничения значимости тех или иных морфологических признаков весьма важное значение имеет изучение онтогенеза клещей, результаты которого позволяют вернее оценить таксономическое значение хетотаксии.

В настоящей статье приводятся материалы по изучению постэмбрионального развития некоторых видов клещей семейства Phytoseiidae.

У клещей подотряда Mesostigmata тело состоит из гнатосомы, подосомы и опистосомы. Подосома, которая состоит из проподосомы и метаподосомы, у фитосейид во всех стадиях сращена столь компактно, что не видны даже следы швов. В личиночной и в последующих стадиях хорошо выражены границы переднего щита подосомальной области. В процессе метаморфоза фитосейидных клещей подосома и ее щетинки изменяются обычно только морфологически, количество их остается постоянным. Если имеются исключения (см. ниже), то, как правило, вторичного происхождения.

В опистосомальной области в период метаморфоза наблюдаются более резкие изменения. Например, у *Amblyseius finlandicus* в личиночной стадии хорошо заметны 4 склерита (рис. 1, г), у *A. abergans*—1 склерит (рис. 1, а), образованный от слияния нескольких, у *Typhlodromus bagdasarjani*—2 (рис. 1, ж), у *Phytoseius plumifer*—также 2 (рис. 1, к). В процессе метаморфоза все эти склериты видоизменяются, при этом щетинки, которые у личинок имеются на последнем сегменте, обычно исчезают.

У протонимф и дейтонимф на опистосоме появляются новые щетинки и новый щит, который отделен от переднего, более значительного по размерам, подосомального. У протонимф указанный щит в опистосомальной области в большинстве случаев занимает небольшой участок задней части тела (рис. 1, б, з, л). У *A. finlandicus* (рис. 1, д) он занимает большой участок опистосомальной области и не так резко отделен от подосомы. Такое строение дорсальной стороны характерно для всех дейтонимф семейства Phytoseiidae (рис. 1, в, е, и, м). Описанные щиты в имагинальных стадиях сливаются так, что остается лишь едва заметный шов. Постоянное строение гнатосомы и подосомы в процессе метаморфоза позволяет нам считать, что у представителей семейства Phytoseiidae передняя часть тела (просома) в процессе филогенеза претерпела слия-

ние значительно раньше, чем опистосома. В силу этого к настоящему времени просома отличается относительно большей стабильностью строения, чем опистосома. Слияние сегментов и образование компактной гнатосомы и подосомы имеет более древнее происхождение, чем слияние отдельных склеритов в опистосомальной области.

У фитосейидных клещей число, расположение и форма щетинок строго фиксированы и постоянны для каждого рода и вида.

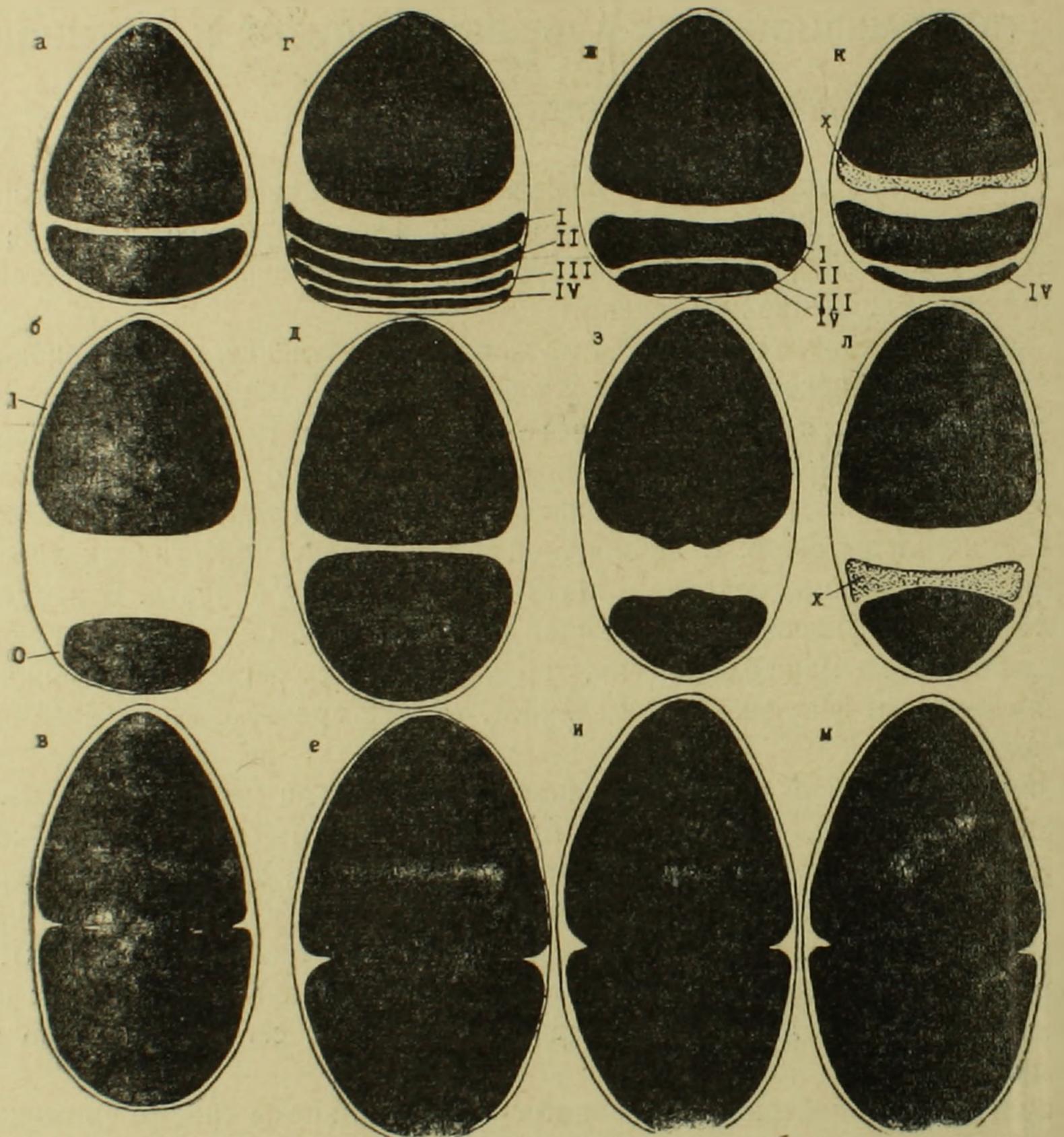


Рис. 1. Развитие и образование дорсальных щитов и склеритов по возрастам клещей сем. Phytoseiidae. П — подосомальный щит; О — опистосомальный щит; X — слабо склеротизированный пояс; а, б, в — *A. aberrans* (а — личинка, б — протонимфа, в — дейтонимфа); г, д, е — *A. finlandicus* (г — личинка, д — протонимфа, е — дейтонимфа); ж, з, и — *T. bagdasarjani* (ж — личинка, з — протонимфа, и — дейтонимфа); к, л, м — *Ph. plumifer* (к — личинка, л — протонимфа, м — дейтонимфа).

Количество и длина дорсальных и вентральных щетинок у них в процессе их развития изменяются. Впервые это установил на ряде видов Чэнт [2]. Указанные изменения выражаются либо в увеличении, либо в уменьшении количества щетинок. Процесс органогенеза туловищного хетона

по преимуществу происходит в опистосомальной области; в подосомальной области в процессе развития клещей от личинки до имаго количество и расположение щетинок почти не изменяются. Наблюдается лишь изменение длины и строения щетинок.

При метаморфозе в опистосомальной области образуются новые щетинки, количество которых нередко используется в качестве родового или же видового систематического признака. Как видно из табл. 1, число дорсальных щетинок, как правило, возрастает в стадии протонимфы, а число вентральных щетинок уменьшается (*A. aberrans*, *Paraseiulus erevanicus*, *Ph. plumifer* и др.) или остается неизменным (*A. finlandicus*, *T. bagdasarjani* и др.). У протонимф и у последующих стадий число дорсальных щетинок или остается неизменным (*A. aberrans*, *A. finlandicus* и др.) (рис. 2, 1—3), или возрастает (*T. bagdasarjani*, *P. erevanicus*, *Ph. plumifer* и др.) (рис. 2, 4—9). Увеличение количества щетинок особенно заметно во время перехода протонимфальной стадии к дейтонимфальной.

Таблица 1

Число туловищных щетинок у клещей сем. Phytoseiidae по возрастам

Название видов	L		P		D♀		D♂		I♀		I♂	
	D	V	D	V	D	V	D	V	D	V	D	V
<i>A. aberrans</i>	20	21	32	17	32	27	32	21	32	27	32	21
<i>A. finlandicus</i>	20	17	34	17	34	27	34	21	34	27	34	21
<i>T. bagdasarjani</i>	20	17	34	17	36	29	36	23	36	29	36	23
<i>P. erevanicus</i>	20	17	34	15	38	25	36	19	38	25	36	19
<i>Ph. plumifer</i>	20	21	28	17	30	25	30	21	32	25	32	21

L — личинка, P — протонимфа, D♀ — дейтонимфа самки, D♂ — дейтонимфа самца, I♀ — половозрелая самка, I♂ — половозрелый самец, D — дорсальные щетинки, V — вентральные щетинки.

Последнее связано по преимуществу с образованием новых щетинок, которые отсутствовали не только у протонимф, но и у личинок. Например, щетинки AL₂ или AL₃ в личиночной и протонимфальной стадиях у видов *T. bagdasarjani* (рис. 2, 4—6), *Ph. plumifer* (рис. 2, 7—9) и других отсутствуют. Они образуются лишь у дейтонимф и имеются также у взрослых форм. Исключение наблюдается, когда щетинки AS с интерскутальной мембраны дейтонимфы перемещаются на дорсальный щит имагинальной стадии, в силу чего и происходит возрастание количества дорсальных щетинок, что хорошо видно у *Ph. plumifer* и *Ph. macropilis*. В некоторых случаях изменение количества дорсальных щетинок наблюдается при превращении в имагинальную стадию у самцов. При этом количество медиальных щетинок (AM₂, AM₃ и PM₂) обычно уменьшается. Подобного рода изменения имеют место у видов рода *Paraseiulus* Мита (*P. erevanicus*, *P. soleiger* и др.). Как видно, количество щетинок дорсальной стороны переднего отдела идиосомы (подосомальная область) у представителей рода *Amblyseius* (рис. 2, 1—3) в процессе ме-

таморфоза почти не изменяется, а у видов, относящихся к родам *Typhlodromus*, *Paraseiulus* и *Phytoseius*, наблюдаются новообразования (рис. 2, 4—9), связанные по преимуществу, как было выше сказано, с образова-

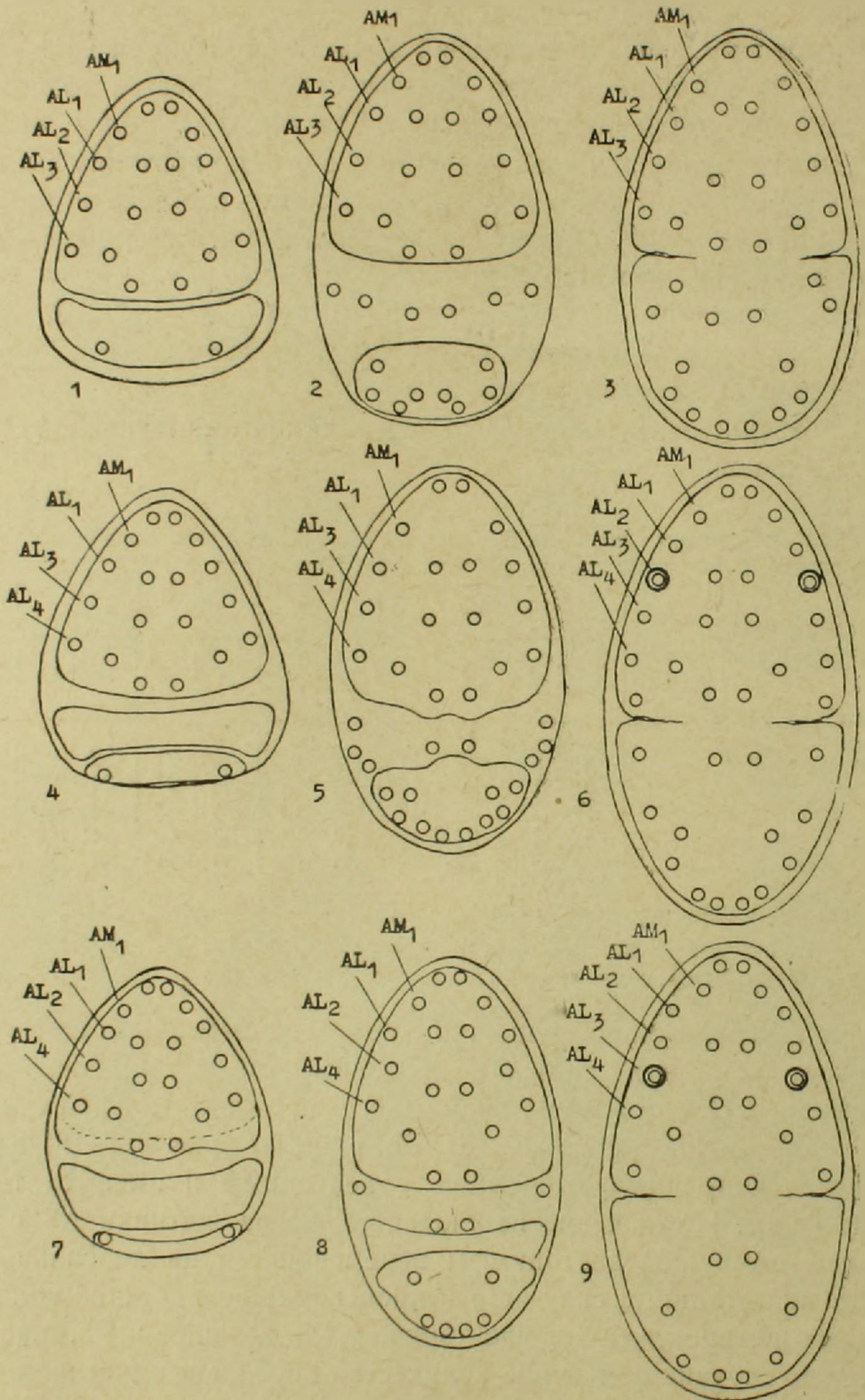


Рис. 2. Развитие и образование дорсальных щетинок у клещей сем. Phytoseiidae по возрастам. *Amblyseius aberrans* (1—3): 1 — личинка, 2 — протонимфа, 3 — дейтонимфа; *Typhlodromus bagdasarjani* (4—6): 4 — личинка, 5 — протонимфа, 6 — дейтонимфа; *Phytoseius plumifer* (7—9): 7 — личинка, 8 — протонимфа, 9 — дейтонимфа. Щетинки показаны в виде кружочков, а щетинки, появляющиеся у переходных стадий, обозначены двойным кружком.

нием новых щетинок AL₂ или AL₃ (Ph. plumifer) в стадии дейтонимфы.

Итак, если в личиночной и протонимфальной стадиях число и расположение щетинок подсосомальной области у представителей семейства Phytoseiidae в процессе метаморфоза не изменяется, то в стадии дейтонимфы и имаго у некоторых представителей происходит изменение.

Эти особенности развития, по нашему мнению, следует положить в основу классификации внутри семейства Phytoseiidae. Поэтому мы предлагаем разделить его на две группы: к первой группе мы относим род *Amblyseius* Berlese, 1904, у представителей которого количество щетинок дорсальной стороны подсосомальной области в процессе метаморфоза не изменяется; ко второй группе — роды *Typhlodromus* Scheuten, 1857; *Paraseiulus* Muma, 1961; *Phytoseius* Ribaga, 1902; *Seiulus* Berlese, 1887 и другие, у представителей которых количество щетинок дорсальной стороны подсосомальной области в процессе метаморфоза изменяется.

Уменьшение количества вентральных щетинок у протонимф по сравнению с личинками наблюдается у большинства известных видов (табл. 1). При дальнейшем метаморфозе, как было сказано выше, число вентральных щетинок обычно возрастает до стадии дейтонимфы. При переходе дейтонимфы в имаго количество их уже не изменяется. У личинок и протонимф, относящихся к семейству Phytoseiidae, на вентральной стороне имеется 3 пары межтазиковых щетинок. Одна пара прогенитальных и одна пара генитальных щетинок образуются у них в стадии дейтонимфы.

Длина дорсальных щетинок до имагинальной стадии у представителей семейства возрастает с каждой линькой. Изменение щетинок имеет место при превращении личинки в протонимфу, у которой исчезают булавовидные и шиповидные щетинки и последняя пара вентрокаудальных щетинок личиночной стадии.

Мума [5], исследовав филогенез семейства Phytoseiidae, пришел к выводу, что количество щетинок на дорсальном щите у предков семейства было незначительным. Он не согласен с теми авторами [1, 4], которые считают, что предки Phytoseiidae обладали большим количеством дорсальных щетинок, и отвергает выдвинутую этими авторами Aceoseiid-ную или Laelaptid-ную теорию, согласно которой следует внести в систематику сложную номенклатуру для щетинок дорсального щита. Нам кажется, мнение Мума [5] более справедливо, так как у личинок современных видов количество дорсальных щетинок по сравнению с взрослыми формами незначительно.

Во время перехода от одной стадии к другой в семействе Phytoseiidae наблюдается увеличение общего числа щетинок конечностей (табл. 2). Наряду с этим изменяется и характер их расположения, что по преимуществу связано с увеличением числа щетинок, наблюдаемым на всех члениках конечностей, кроме тазиков I—IV ног и голени II и III ног. Постоянное число щетинок на голени II и III ног, как видно из табл. 2, наблюдается у всех исследованных видов. Правда, число исследованных нами видов невелико, однако, основываясь на данных Эванса, можно считать, что эти признаки являются характерными для семейства

Таблица 2

Количество щетинок на члениках ног клещей сем. Phytoseiidae по возрастам

Членики ног	<i>A. aberrans</i>				<i>A. finlandicus</i>				<i>T. bagdasarjani</i>				<i>P. erevanicus</i>				<i>Ph. plumifer</i>				
	L	P	D♀	I♀	L	P	D♀	I♀	L	P	D♀	I♀	L	P	D♀	I♀	L	P	D♀	I♀	
I	Тазик	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	Вертлуг	4	4	5	5	4	4	5	5	4	4	6	6	4	4	6	6	4	4	5	5
	Бедро	10	10	12	12	10	10	12	12	9	9	12	12	10	10	12	12	10	9	12	12
	Колено	8	8	10	10	8	8	10	10	8	8	10	10	8	8	10	10	8	8	10	10
	Голень	8	8	10	10	8	8	10	10	8	8	10	10	8	8	10	10	8	8	10	10
	Лапка	30	34	42	42	30	34	42	42	29	30	36	36	28	30	36	36	29	30	36	36
II	Тазик	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	Вертлуг	4	4	5	5	4	4	5	5	4	4	5	5	4	4	5	5	4	4	5	5
	Бедро	7	7	10	10	7	7	10	10	7	7	10	10	7	7	10	10	7	7	10	10
	Колено	6	6	8	8	6	6	7	7	6	6	7	7	6	6	8	8	6	6	7	7
	Голень	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
	Лапка	14	15	16	16	14	15	16	16	14	15	16	16	14	15	16	16	14	15	16	16
III	Тазик	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	Вертлуг	4	4	5	5	4	4	5	5	4	4	5	5	4	4	5	5	4	4	5	5
	Бедро	5	5	6	6	5	5	6	6	5	5	6	6	5	5	6	6	5	5	6	6
	Колено	6	6	7	7	6	6	7	7	6	6	7	7	6	6	7	7	6	6	6	6
	Голень	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
	Лапка	14	15	16	16	14	15	16	16	14	15	16	16	14	15	16	16	14	15	16	16
IV	Тазик		1	1	1		1	1	1		1	1	1		1	1	1		1	1	1
	Вертлуг		4	5	5		4	5	5		4	5	5		4	5	5		4	5	5
	Бедро		4	6	6		4	6	6		4	6	6		4	6	6		4	6	6
	Колено		5	8	8		5	7	7		5	7	7		5	7	7		5	7	7
	Голень		6	7	7		6	6	6		6	6	6		6	6	6		6	6	6
	Лапка		15	16	16		15	16	16		15	16	16		15	16	16		15	16	16

Обозначения те же, что и на табл. 1.

Phytoseiidae. Впервые хетом конечностей изучил Эванс [3], который исследовал хетотаксию конечностей у свободноживущих гамазид и установил номенклатуру щетинок*.

Увеличение числа щетинок на члениках конечностей может быть охарактеризовано следующим образом. Парное увеличение щетинок происходит в различных частях тела члеников. Например, у *A. aberrans* (рис. 3) при

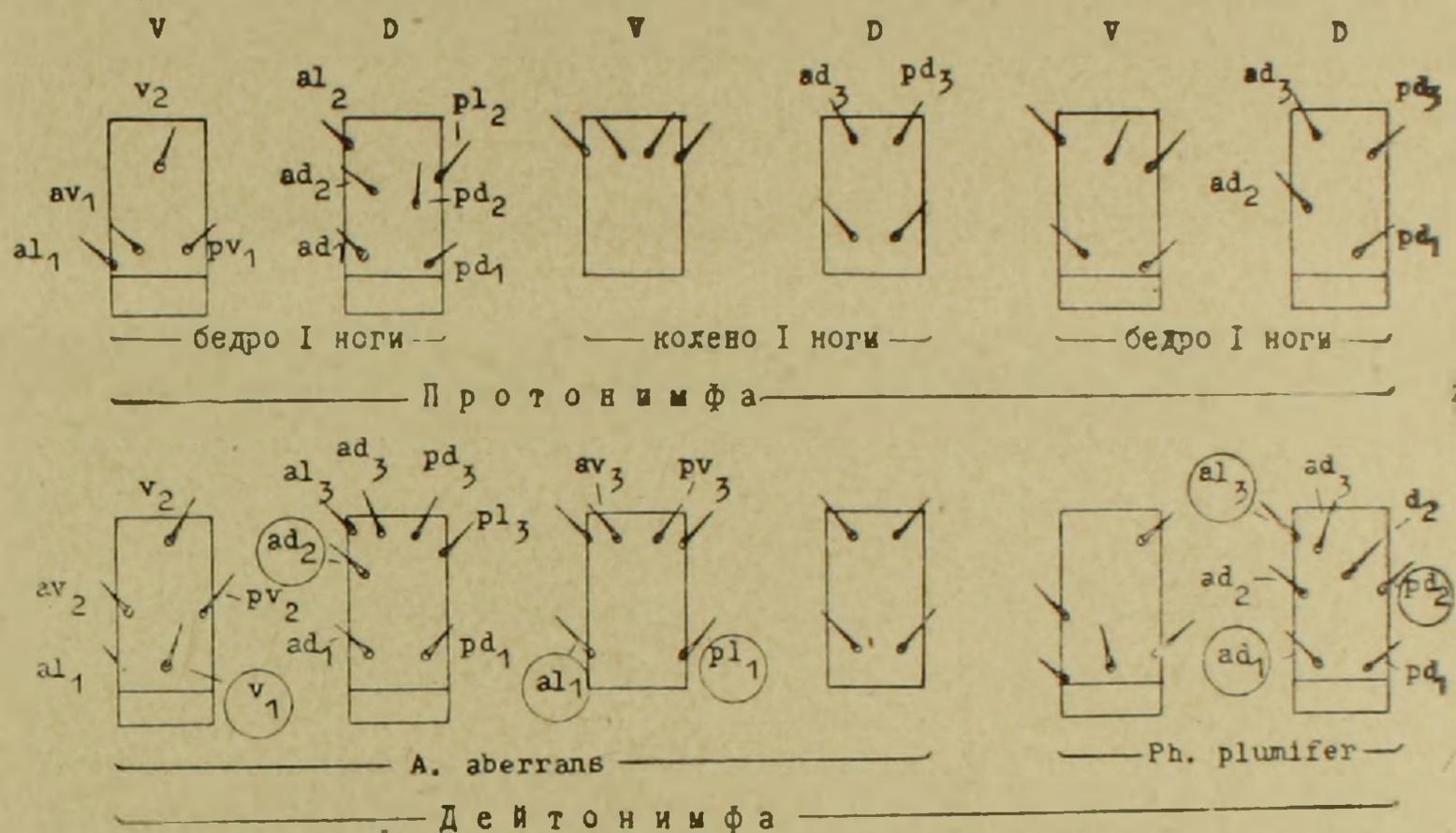


Рис. 3. Развитие хетом конечностей у *A. aberrans* и *Ph. plumifer*. d — dorsal, v — ventral, al — ant. lateral, pl — post. lateral, ad — ant. dorsal, pd — post. dorsal, av — ant. ventral, pv — post. ventral (обозначение щетинок по Эвансу, 1963).

Щетинки, появляющиеся у переходных стадий, взяты в кружочки.

превращении протонимфы в дейтонимфу на дорсальной и вентральной сторонах бедра I ноги образуются новые пары щетинок. В базальной части на вентральной стороне бедра I ноги у дейтонимф появляется щетинка v_1^{**} , а парные щетинки av_1 и pv_1 как бы располагаются в центральной части членика. В результате эти щетинки занимают у дейтонимф положение av_2 и pv_2 . Таким же образом происходит образование новых щетинок на дорсальной стороне. В средней части дорсальной поверхности бедра у протонимф *A. aberrans* имеются щетинки ad_2 и pd_2 (рис. 3). В процессе линьки протонимфы в дейтонимфу у последней появляется новая щетинка, которая занимает место щетинки ad_2 протонимфальной стадии. Что касается щетинок ad_2 и pd_2 , то они у дейтонимф перемещаются вперед и занимают место щетинок ad_3 и pd_3 . Щетинки же al_2 и pl_2 локализируются на месте щетинок al_3 и pl_3 . Описанное расположение щетинок, так же как и их количество, сохраняется вплоть до имагинальной стадии.

На колене и голени I ноги у *A. aberrans* при метаморфозе протонимфы

* Номенклатура щетинок конечностей в работе дается по Эвансу [3].

** Новообразованные щетинки в рис. 3 взяты в кружочки.

в дейтонимфу увеличение числа щетинок наблюдается на латеральной стороне членика. Образовавшиеся щетинки занимают положение щетинок al_1 и pl_1 (рис. 3).

В семействе Phytoseiidae наряду с образованием парных щетинок на члениках конечностей нередко наблюдается и увеличение количества непарных щетинок. На бедре I ноги протонимфы *Ph. plumifer* имеется 9 щетинок, а у дейтонимфы и имаго—12. Эти изменения возникают как на дорсальной, так и на вентральной поверхностях бедра. При этом вентральные щетинки бедра могут резко изменять свое расположение (рис. 3).

Щетинки al_3 и pd_2 у дейтонимф *Ph. plumifer* изменяют расположение щетинок ad_3 и pd_3 протонимфы. При этом щетинки pd_3 перемещаются в среднюю часть бедра, в силу чего щетинки pd_3 принимают расположение щетинки d_2 . В результате отмеченных изменений ad_2 и pd_2 образуют ясную пару. Таким же образом ad_1 и pd_1 образуют другую пару. В конечном счете изменение числа щетинок члеников I ноги сводится к образованию щетинок парного типа, что является характерным для имагинальных стадий. Что касается вертлуга, то на нем наблюдается постепенная редукция щетинок. На остальных члениках ног образование парных щетинок прослеживается не столь четко.

Как видно из табл. 2, у исследованных видов число щетинок на отдельных члениках ног дейтонимф и имаго одинаково.

Характерным признаком семейства можно считать постоянное во всех стадиях количество щетинок на лапках II, III и IV ног. У личинок оно равно 14, у протонимф—15, а у дейтонимф и имаго—16 (табл. 2).

На лапке I ноги, а также на колене, голени и лапке II, III и IV ног расположены щетинки двух типов: хеморецепторные, или сенсиллы, и обычные, или тактильные. При переходе от одной стадии к другой число обычных щетинок на лапке I ноги и вообще на всей конечности увеличивается. Количество же хеморецепторных щетинок при метаморфозе от личинки до имаго остается неизменным. У личинок *T. bagdasarjani* на колене, голени и лапке III ноги имеется по одной булавовидной макрохете, во время перехода личиночной стадии к последующим стадиям макрохета сохраняется только на лапке IV ноги.

В связи с тем, что булавовидные щетинки выполняют функцию органа осязания, они располагаются обычно на периферии тела. Изложенное позволяет считать перемещение булавовидной щетинки с III ноги личинок на IV ногу протонимф, дейтонимф и имаго вполне целесообразным с функциональной точки зрения. У личинок и у взрослых клещей *A. abegans* макрохеты на ногах отсутствуют, а в протонимфальной стадии они имеются и хорошо выражены на лапке IV ноги. У личинок *A. finlandicus* на колене I и II ног, колене и голени III ноги имеются макрохеты, в протонимфальной и последующих стадиях они сохраняются на колене, голени III ноги и колене, голени и лапке IV ноги. У личинок *Ph. plumifer* на I, II, III ногах макрохеты отсутствуют, а в остальных стадиях на лапке IV ноги имеются макрохеты. Так как, по нашему мнению,

задняя часть тела в процессе онтогенеза постоянно изменяется, то и набор щетинок на III и IV ногах может изменяться. Иногда макрохеты образуются в стадии протонимф и сохраняются до имагинальной стадии (Ph. plumifer). Встречаются виды (например P. erevanicus), у которых в личиночной стадии на бедре, колене II ноги и бедре, колене III ноги имеются булавовидные макрохеты. У протонимф и дейтонимф этого вида такое же строение макрохеты сохраняется лишь на лапке IV ноги. В имагинальной стадии эта макрохета у данного вида отсутствует.

Институт зоологии
АН АрмССР

Поступило 1.VI 1971 г.

Է. Ս. ՀԱՐՈՒԹՅՈՒՆՅԱՆ

ՎԱՀԱՆՆԵՐԻ ԵՎ ԽՈՉԱՆՆԵՐԻ ՀԵՏՍԱՂՄՆԱՅԻՆ ԶԱՐԳԱՑՈՒՄԸ PHYTOSEIIDAE
ԸՆՏԱՆԻՔԻ ՏՋԵՐԻ ՄՈՏ (ACARINA:PARASITIFORMES)

Ա մ փ ո փ ու մ

Ֆիտոսեյիդ տզերի մոտ թրթուրային հասակից նիմֆայի անցնելու ժամանակ խողանների քանակը չի փոխվում Amblyseius սեռին պատկանող տեսակների մոտ:

Իսկ Typhlodromus, Paraseiulus, Phytoseius և ուրիշ սեռերի ներկայացուցիչների մոտ դեյտոնիմֆային հասակում նկատվում է փոփոխություն, որը արտահայտվում է կողքային խողանների (AL) քանակի ավելացմամբ: Հետնամասային-օպիստոսոմալ շրջանում, հակառակ պողոսոմալ շրջանի, տեղի են ունենում սկզբիտների—վահանների և խողանների քանակի նկատելի փոփոխություններ: Մեջքային խողանների քանակը՝ որպես օրինաչափ երեւիլույթ պրոտոնիմֆալ հասակում աճում է, իսկ փորային խողանները կամ պակասում են, կամ մնում նույնը (A. finlandicus, T. bagdasarjani և այլն): Պրոտոնիմֆալ և հաջորդ հասակներում մեջքային խողանների քանակը կամ մնում է նույնը (A. aberrans, A. finlandicus և այլն) կամ աճում է T. bagdasarjani, P. erevanicus և այլն): Ինչպես վերը նշեցինք, այդ պայմանավորված է դեյտոնիմֆային հասակում կողքային AL₂ կամ AL₃ խողանների ավելացմամբ: Պրոտոնիմֆայի փորային խողանների քանակի պակասումը, համեմատած թրթուրային հասակի հետ, նկատվում է համարյա բոլոր ֆիտոսեյիդ տզերի մոտ: Փորային խողանների քանակը աճում է դեյտոնիմֆայի մոտ և այդ քանակը պահպանվում է նաև հասուն հասակում:

Ֆիտոսեյիդ տզերի մի հասակից մյուս հասակին անցնելու ժամանակ տեղի է ունենում վերջավորությունների խողանների ընդհանուր քանակի աճ: Վերջավորությունների հատվածների խողանների քանակը, բացի կոնքի և 2-րդ, 3-րդ վերջավորության ծնկի խողանների քանակից, աճում է: Այս հատկանիշը բնորոշ է Phytoseiidae ընտանիքին:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Athias-Henriot C. Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord, 48:319—352, 1957.
2. Chant D. A. J. Linn. Soc. London, Zoology, 43:599—643, 1958.
3. Evans G. O. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool., 10, 5:275—303, 1963.
4. Hirschmann W. Schriftenreihe für vergleichende Milbenkunde. Fürth/Bay: 1—20, 1957.
5. Muma M. H. Adv. Acarol., 1:392—398, 1963.