

WIT CHMIELEWSKI
Instytut Ochrony Roślin
Poznań

○ powstawaniu i roli stadium hypopus u roztoczy

Wzrost zainteresowania roztoczami w ostatnich latach należy tłumaczyć dużym znaczeniem tej grupy stawonogów dla zdrowia i gospodarki ludzkiej, jak również tym, że roztocze stanowią ciekawy, chociaż stosunkowo trudny obiekt badań naukowych. O znaczeniu roztoczy można mówić zarówno w sensie dodatnim, jak i ujemnym. Pożyteczną rolę pełnią roztocze żyjące w glebie, gdzie stanowią jeden z ważnych elementów mezo-fauny glebowej i biorąc udział w procesach glebotwórczych, wpływają na żyzność gleby. Szkodliwość roztoczy jest jednak znacznie większa niż pożytek jaki przynoszą. Niektóre grupy roztoczy mają duże znaczenie z punktu widzenia medycyny i weterynarii, ze względu na pasożytniczy tryb życia i przenoszenie groźnych chorób ludzi i zwierząt. Największe szkody gospodarcze powodują roztocze występujące w sadach, w uprawach roślin w szklarniach i w polu, w pieczarkarniach oraz w przechowalniach.

Trudnym i nierozwiązanym dotychczas problemem w magazynach jest zwalczanie roztoczy w taki sposób i za pomocą takich środków, które skutecznie niszczyłyby szkodnika bez szkody dla produktu i jego konsumentów. Zapobieganie masowemu pojawowi i zwalczanie roztoczy utrudnia ich ogromna plastyczność biologiczno-ekologiczna. Jednym z przejawów wielkiej zdolności przystosowawczej roztoczy jest między innymi występowanie lub brak stadium hypopus w rozwoju postembrionalnym niektórych gatunków z grupy *Acaridiae*.

Hypopusy często przyczepiają się do powierzchni ciała różnych zwierząt i są przez nie przenoszone. Występowanie tego stadium, jak również wynikające stąd foretyczne zależności między roztoczami a innymi stawonogami mają duże znaczenie gospodarcze i naukowe. Forezja bowiem, a zwłaszcza forezja przy udziale stadium hypopus, jest, obok takich stosunków między owadami i roztoczami jak: drapieżnictwo, pasożytnictwo, komensalizm i innych, jednym z najbardziej interesujących zjawisk przyrody.

Ogólna charakterystyka stadium hypopus

Rozwój osobniczy roztoczy z grupy *Acaridiae* w warunkach optymalnych przebiega w kolejności stadiów według następującego schematu: jajo, larwa, protonimfa, deutonimfa i roztocz dojrzały (samiec lub samica). Jednakże w pewnych warunkach, u jednych gatunków roztoczy często,

u innych rzadko, występuje stadium hypopus jako czwarte kolejne stadium rozwojowe (po stadium protonimfy). Stadium to obserwowano dotychczas tylko u wolnożyjących gatunków roztoczy z grupy *Acaridia* i to nie u wszystkich, a także, chociaż znacznie rzadziej, u roztoczy pasożytniczych (*Falculiferinae*).

Zachvatkin (1941) wymienia około 100 gatunków roztoczy tworzących hypopusy, z 32 rodzajów, na około 290 opisanych gatunków należących do około 80 rodzajów. W pracach Türk, E. i Türk, F. (1957) oraz Scheucher (1957) opisano około 130 gatunków tworzących hypopusy, a należących do 28 rodzajów. Hughes (1961), podając opisy różnych roztoczy spotykanych w magazynach, wymienia około 40 gatunków z 13 rodzajów, u których stwierdzono występowanie stadium hypopus. Autorzy ci oraz inni (Schulze 1923, 1924, Hora 1934, Oboussier 1939, Baker, Wharton 1955, Griffiths 1964) podają opisy stadium hypopus występujące u różnych gatunków.

Znane są dwa rodzaje stadium hypopus: hypopus ruchomy i hypopus nieruchomy. Obydwa rodzaje hypopusów różnią się wyraźnie między sobą, a ich wygląd i zachowanie się nie przypomina pozostałych stadiów rozwojowych gatunku, do którego należą.

Typowy hypopus ruchomy, za jaki można uznać np. hypopus *Acarus siro* L. (fig. 1) lub *Acarus farris* (Oudemans), ma ciało kształtu okrągłego lub owalnego,

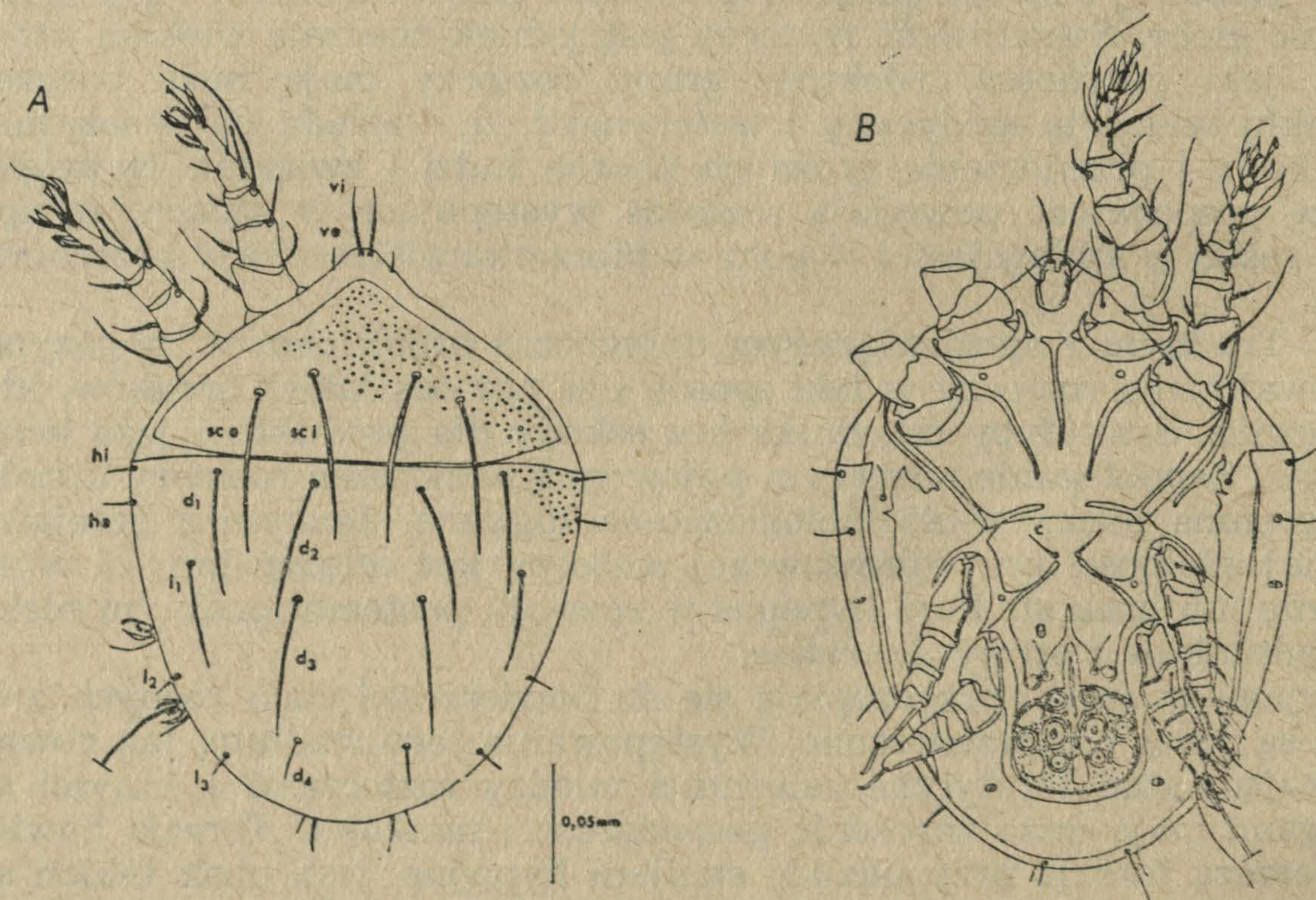


Fig. 1. Hypopus *Acarus siro*

A — strona grzbietowa, B — strona brzuszna (wg Griffiths 1964)

Hypopus stage of *Acarus siro*

A — dorsal side, B — ventral side (after Griffiths 1964)

grzbietobrzusnie spłaszczone, przy czym strona grzbietowa jest wypukła, a strona brzuszna płaska lub nieznacznie wklęsła, co nadaje mu podobieństwo do tarczki. Ciało pokryte jest stosunkowo twardą i sztywną kutikulą koloru brązowego w różnych odcieniach. Stronę grzbietową ciała pokrywają w całości dwie tarcze: propodosomalna pokrywająca propodosomę i histerosomalna pokrywająca histerosomę.

Stykają się one ze sobą wzdłuż wyraźnej bruzdy poprzecznej oddzielającej te części ciała. Na grzbietowej powierzchni ciała występują szczecinki, krótsze niż u innych stadiów rozwojowych, niekiedy mające formę mikrochet. Grzbietowa powierzchnia ciała wykazuje zazwyczaj pewne urzeźbienie widoczne w postaci kóleczek, linii lub kresek. Po stronie brzusznej na uwagę zasługuje przede wszystkim tarcza przysawkowa z przyssawkami, znajdująca się w tylnej części histerosomy oraz przysawki występujące często również w innych okolicach ciała, poza obrębem tarczy przysawkowej, a wchodzące wraz z nią i szczecinkami czepnymi na stopach nóg, jako części składowe aparatu czepnego, który służy hypopusowi do przyczepiania się do powierzchni ciała różnych przenosicieli np. owadów. Na tarczy przysawkowej zauważyć można szczelinę analną, a nieco dalej ku przodowi ciała, w sąsiedztwie tarczy przysawkowej, znajduje się szczelina genitalna z dwoma parami macek genitalnych. Odnóża w liczbie czterech par znajdują się po stronie brzusznej. Każdej parze nóg odpowiada para tarcz biodrowych (coxalnych) ograniczonych od tyłu i od przodu apodemami i epimerytami. Na odnóżach znajdują się między innymi najdłuższe szczecinki ciała, a także organy zmysłowe w formie szczecinek i pałeczek (solenidia na stopach I i II pary nóg). Hypopusy niektórych gatunków posiadają prymitywne organy wzroku znajdujące się w przedniej części propodosomy po stronie grzbietowej ciała.

Hypopus nieruchomy stwierdzony został u gatunków z kilku zaledwie rodzajów — *Acarus*, *Glycyphagus*, *Chaetodactylus*, (Zachvatkin 1941, Türk E. i Türk F. 1957, Hughes 1961, Griffiths 1964). Jak sama nazwa wskazuje, stadium to nie porusza się. W związku z tym szereg organów uległo redukcji. Odnóża

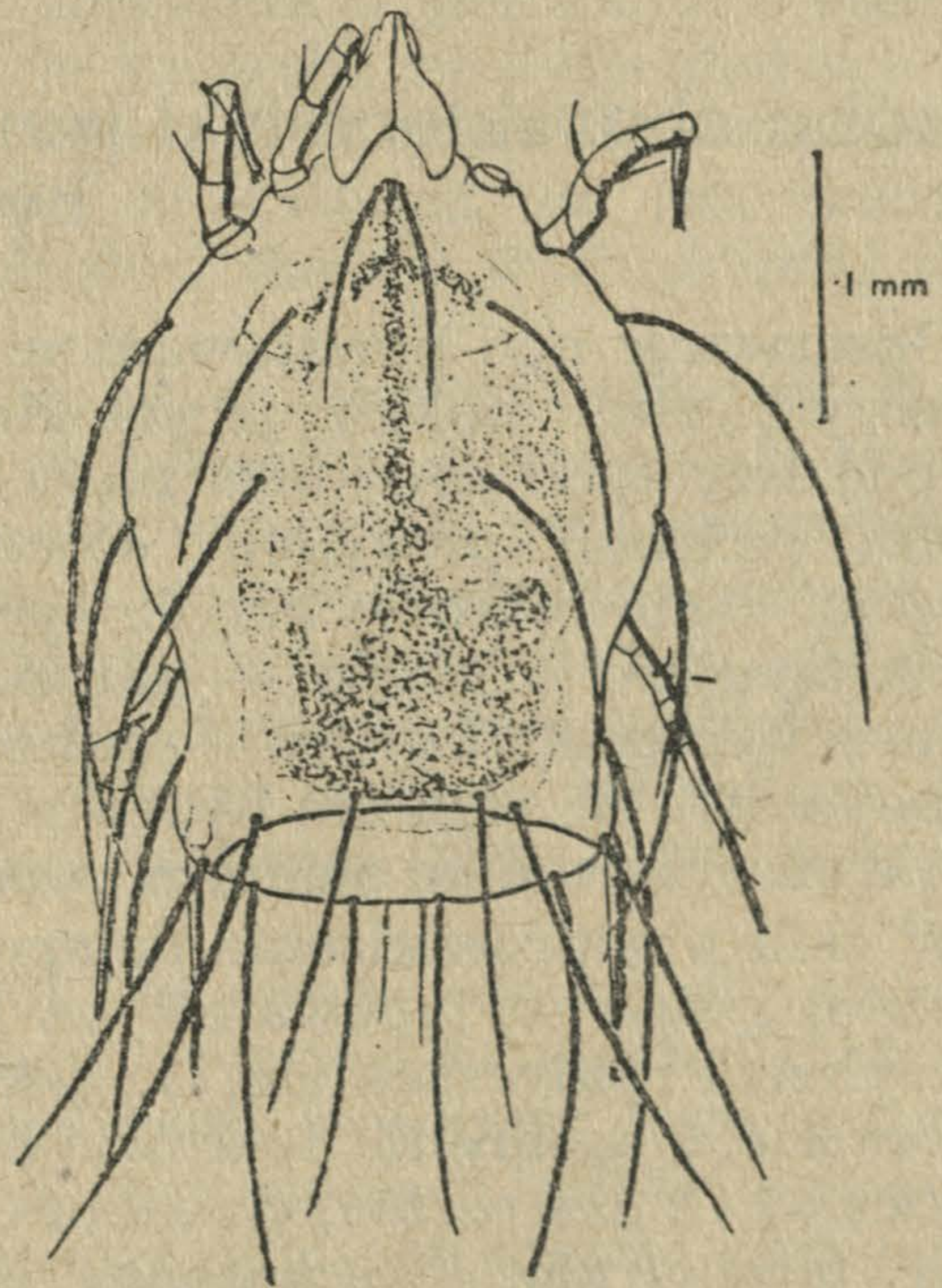


Fig. 2. Hypopus *Glycyphagus domesticus* (wg Hughes 1961)

Hypopus stage of *Glycyphagus domesticus* (after Hughes 1961)

są szczątkowe. Tarcza przysawkowa występuje również w stanie szczątkowym lub też zupełnie jej brak. Nastąpiła także degeneracja organów wewnętrznych, mięśni i przewodu pokarmowego, a jedynie system nerwowy został zachowany. Najbardziej skrajnie zdegenerowaną formą tego hypopusa, są hypopusy gatunków z rodzaju *Glycyphagus*, a zwłaszcza *Glycyphagus domesticus* De Geer (fig. 2). Wykształcone hypopusy gatunków tego rodzaju nie opuszczają osłon protonimfalnych, lecz spoczywają w nich nieruchomo. Barwa ciała tych hypopusów jest biaława, kształt jest owalny i przypominają one raczej cysty pierwotniaków lub robaków niż roztocze,

brak jest tarczy przyssawkowej i jakichkolwiek przyssawek (hypopusy z rodzaju *Acarus* posiadają szczątkową tarczę przyssawkową), odnóża i inne organy są w zaniku. Hypopus nieruchomy ma charakter przetrwalnika, zwany też jest nimfą przetrwalnikową.

Krótkie dane metodyczne z doświadczeń własnych

Badania prowadziłem w latach 1963—1965 zasadniczo na trzech gatunkach roztoczy — *Tyrophagus putrescentiae* (Schrank), *Carpoglyphus lactis* L. i *Histiostoma feroniarum* (Dufour). Poza tym obserwowałem gatunki: *Acarus siro* L., *Acarus farris* (Oudemans), *Gohieria fusca* (Oudemans), *Kuzinia laevis* (Duj.), *Rhizoglyphus echinopus* (Fumouze i Robin), *Thyreophagus entomophagus* Laboulbène, *Glycyphagus destructor* (Schrank), *Glycyphagus domesticus* (De Geer), *Caloglyphus mycophagus* (Megnin) i *Caloglyphus* sp.¹. Roztocze te otrzymywano z próbek produktów spożywczych i różnych materiałów z magazynów i przechowalni, z chorych roślin i szczątków pochodzenia organicznego oraz z owadów. Większe populacje roztoczy do doświadczeń otrzymywałem przez hodowlę w odpowiednich warunkach, w których również uzyskiwałem stadium hypopus. Badania laboratoryjne uzupełniałem dorywczymi obserwacjami w środowiskach naturalnych.

Próba charakterystyki warunków powstawania stadium hypopus

Obserwacje nad powstawaniem stadium hypopus u różnych gatunków roztoczy z grupy wolnożyjących *Acaridiae* pozwoliły mi na przeprowadzenie podziału tych gatunków na trzy główne grupy, przy czym jako kryterium podziału przyjąłem częstość pojawiania się stadium hypopus w ogóle, a nie tylko w określonych warunkach. Podział ten przedstawia się następująco: I grupa — gatunki, u których nigdy nie obserwowałem stadium hypopus, II grupa — gatunki, u których sporadycznie lub nielicznie pojawiało się stadium hypopus, III grupa — gatunki, u których bardzo licznie obserwowałem stadium hypopus.

W celu przeprowadzenia dalszych, bardziej szczegółowych obserwacji, z każdej grupy wytypowałem po jednym gatunku. Z grupy I, do której zaliczyłem *T. putrescentiae*, *G. fusca*, i *T. entomophagus*, wybrałem *T. putrescentiae*. Z grupy II, do której należą *C. lactis*, *A. siro*, *A. farris*, *G. domesticus* i *G. destructor*, wziąłem *C. lactis*. Z III grupy, w której znalazły się *H. feroniarum*, *R. echinopus*, *C. mycophagus*, *Caloglyphus* sp., *K. laevis*, do dalszych obserwacji wytypowałem *H. feroniarum*.

Obserwacje tych trzech gatunków w optymalnych dla nich warunkach hodowlanych wykazały, że warunki te nie wywołują powstawania hypopusów u żadnego z nich. Przy czym za optymalne warunki życiowe przyjąłem zespół następujących czynników: a) dostateczna ilość atrakcyjnego dla roztoczy pokarmu, tj. taka, przy której wszystkie osobniki w pełni za-

¹ Gatunek nie jest dotychczas dokładnie oznaczony. Według Griffiths (Anglia), do którego przesłano okazy, jest to prawdopodobnie gatunek nowy dla nauki.

spokajają zapotrzebowanie na pokarm; b) dobra jakość pokarmu, tzn. pokarm nieopanowany przez mikroorganizmy (grzyby, bakterie), powodujące biochemiczne zmiany niekorzystne dla roztoczy; c) optymalna wilgotność względna powietrza, tj. taka, przy której pokarm zachowuje wilgotność umożliwiającą roztoczom zaspokajanie w pełni potrzeb pokarmowych i przy której wszystkie czynności życiowe przebiegają bez żadnych zahamowań; d) optymalna temperatura, przy której nie ma zakłóceń w procesach życiowych roztoczy; e) dostęp powietrza warunkujący wymianę gazów.

Jeżeli któryś z wyżej wymienionych warunków lub kilka, a nawet wszystkie nie są spełnione, nie oznacza to bynajmniej, że w danej populacji roztoczy nastąpi pojaw hypopusów. Pojaw hypopusów i ich liczebność w wypadku ich wystąpienia zależy przede wszystkim od gatunku roztocza i od tego, do której z wyżej wymienionych grup dany gatunek się zalicza. Postanowiłem wobec tego zbadać wpływ warunków, w których mogłyby tworzyć się hypopusy.

Okazało się w wyniku tych doświadczeń, że *T. putrescentiae*, należący do grupy gatunków, u których nie obserwowano nigdy hypopusów, stadium tego nie tworzył ani w warunkach różnego układu poszczególnych czynników zewnętrznych, ani nawet przy kompleksowym niekorzystnym układzie wszystkich tych czynników. Wynik ten zgadza się z danymi z literatury (Zachvatkin 1941, Hughes 1961, Gołębiowska 1963). Brak stadium hypopus u tego gatunku, nawet w warunkach bardzo niekorzystnych, należy tłumaczyć wielką odpornością pozostałych stadiów rozwojowych i dorosłych osobników na te warunki, na tych stadiach bowiem spoczywa rozprzestrzenianie i zachowanie gatunku. Doświadczenia własne i dane z piśmiennictwa wykazały, że gatunek ten jest znacznie odporniejszy na niekorzystne warunki środowiska niż inne gatunki tworzące stadium hypopus.

H. feroniarum należy do grupy gatunków, u których hypopusy obserwowałem licznie lub bardzo licznie. Pod wpływem niekorzystnych warunków otoczenia powstawały bardzo liczne hypopusy, a przy szczególnym układzie warunków, kiedy obserwuje się niekorzystne oddziaływanie całego kompleksu czynników, występowanie stadium hypopus miało charakter masowy. Gatunek ten jest bardzo mało odporny na niekorzystne warunki zewnętrzne środowiska. Jak stwierdziłem w doświadczeniach, jest on szczególnie wrażliwy na niesprzyjające warunki wilgotności pokarmu i środowiska.

C. lactis, z grupy gatunków, u której obserwowałem hypopusy tylko sporadycznie, pod wpływem niesprzyjających warunków otoczenia tworzy hypopusy bardzo rzadko. Pierwsze pojedyncze hypopusy tego gatunku (fig. 3) stwierdziłem po półtorarocznych obserwacjach wielu masowych hodowli tego gatunku. Dopiero populacje otrzymane w prostej linii od rodziców, w których rozwoju osobniczym wystąpiły stadia hypopus, tworzą znacznie częściej hypopusy pod wpływem niekorzystnych warunków środowiska, niż w wypadku populacji wywodzących się od rodziców, którzy w swym rozwoju stadium tego nie przechodzili. Świadczy to o istnieniu możliwości zwiększania predyspozycji gatunku w kierunku tworzenia stadium hypopus. Mimo to zdolność do tworzenia hypopusów u *C. lactis* jest znacznie mniejsza niż u *H. feroniarum*. *C. lactis* zajmuje więc pod względem predyspozycji do tworzenia hypopusów pod wpływem niekorzystnych warunków środowiska, miejsce pośrednie między *T. putrescentiae*, który nie tworzy hypopusów, a *H. feroniarum*, u którego zjawisko to

przybiera niekiedy charakter masowy. Pod względem odporności innych stadiów na niekorzystne zmiany warunków środowiska, *C. lactis* stoi również na miejscu pośrednim między *T. putrescentiae* a *H. feroniarum*.

Wyniki obserwacji wskazują, że im mniejsza jest odporność gatunku na niekorzystne warunki środowiska, tym większa jest jego zdolność do tworzenia hypopusów.

Fragmentaryczne obserwacje nad powstawaniem hypopusów u *A. faris*, *G. domesticus*, *G. destructor* i *A. siro* wykazały, że przeniesienie substratów zasiedlonych przez te roztocze z warunków optymalnych w warunki niekorzystne wywoływało po upływie kilku lub kilkunastu dni pojaw

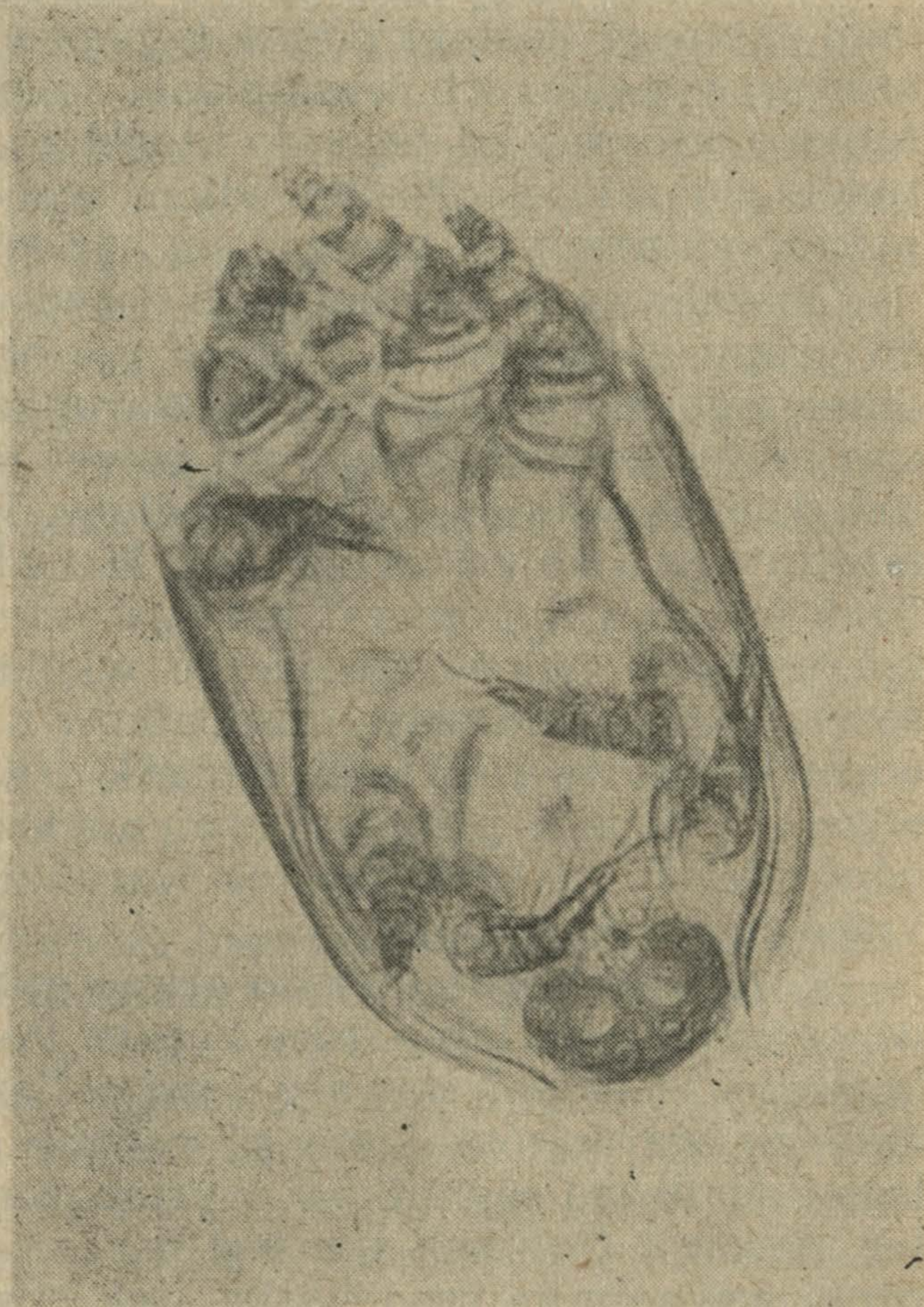
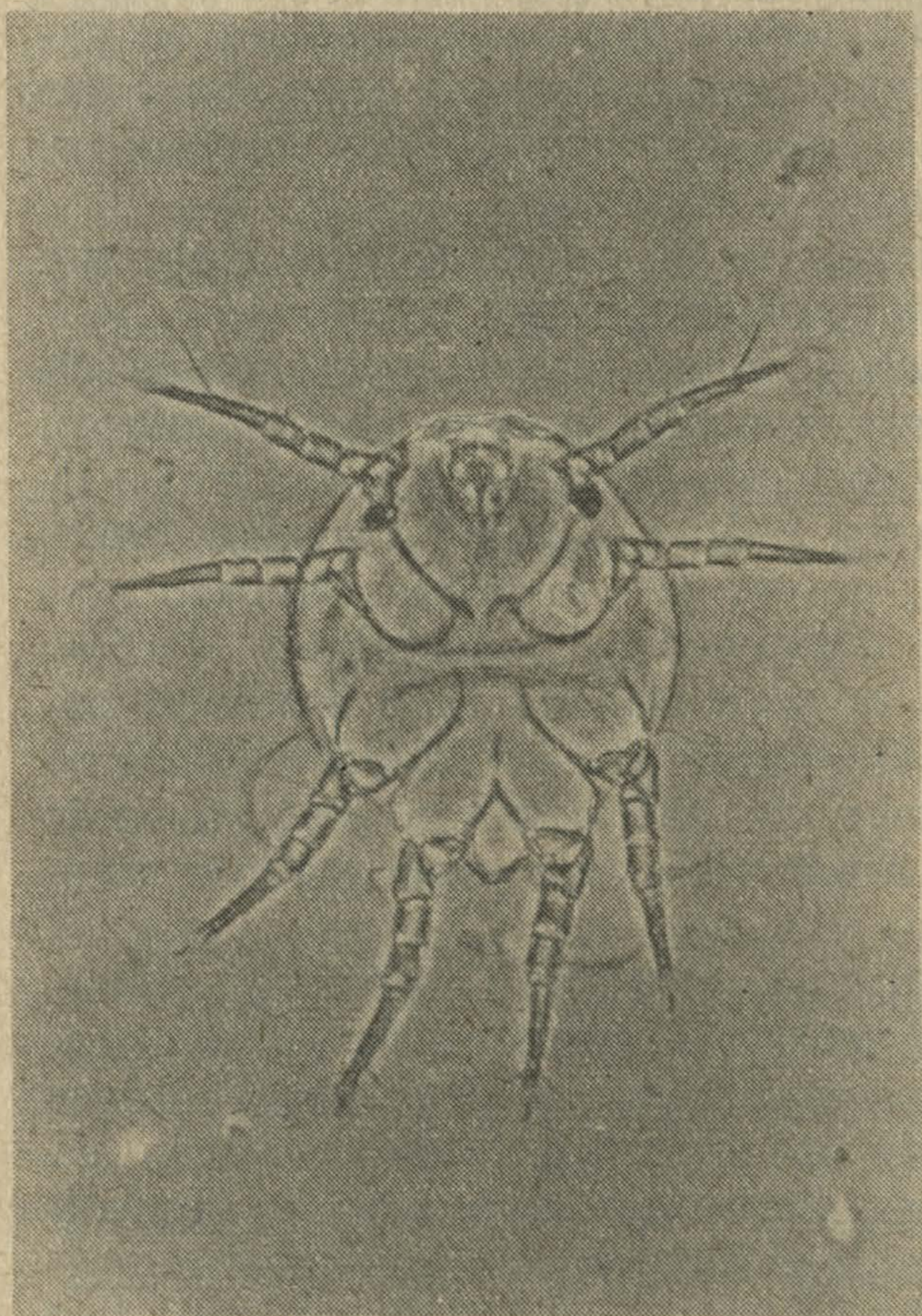


Fig. 3. Hypopus *Carpoglyphus lactis* —
strona brzuszna
Hypopus stage of *Carpoglyphus lac-*
tis — ventral side

Fig. 4. Hypopus *Kuzinia laevis* —
strona brzuszna
Hypopus stage of *Kuzinia laevis* —
ventral side

hypopusów. Podobną, lecz na większą skalę, reakcję na pogorszenie się warunków środowiska stwierdzić można u *R. echinopus*, *C. mycophagus* i *Caloglyphus* sp., gatunków żyjących w środowiskach wilgotnych i wrażliwych zwłaszcza na zmiany wilgotności pokarmu i środowiska. Natomiast obserwacje nad powstawaniem stadium hypopus u *G. fusca* i *T. entomophagus* dały wynik negatywny.

W czasie obserwacji nad powstawaniem hypopusów u *Caloglyphus* sp. stwierdziłem bardzo interesujące zjawisko, a mianowicie tworzenie się hypopusów na drodze aparii (Lipa i Chmielewski 1966, Chmielewski i Lipa 1967). Polegało ono na tym, że wewnątrz martwych

samic następował rozwój znajdujących się tam jaj. Wylęgnięte larwy żerowały wewnątrz ciała samicy-matki, po czym po znieruchomieniu przekształcały się w protonimfy, a te z kolei po pewnym okresie żerowania nieruchomiały i przekształcały się w hypopusy. W końcowym efekcie organy wewnętrzne samicy zostały zjedzone przez larwy i protonimfy, a wnętrze wypełniały żywe hypopusy, osłony jajowe, wylinki larwalne i protonimfalne i ekskrementy widoczne przez kutikulę. We wnętrzu jednej samicy spotkać można było kilka, kilkanaście, a czasem i ponad 20 hypopusów. Zjawisko to stanowi potwierdzenie tezy, że pogarszające się warunki środowiska wpływają na powstawanie hypopusów.

Obserwacje nad występowaniem hypopusów w warunkach naturalnych dowodzą pewnej sezonowości pojawów hypopusów niektórych gatunków roztoczy. Hypopusy *K. laevis* (fig. 4) — gatunku występującego w gniazdach trzmieli, *Caloglyphus* sp. i *H. feroniarum*, żyjących w szczątkach organicznych w glebie, spotykano jesienią, zimą i wczesną wiosną, zimujące na owadach. Można więc sądzić, że hypopus u tych gatunków może być stadium zimującym, szczególnie przystosowanym do przetrwania niekorzystnych warunków i do rozprzestrzeniania gatunku.

Sposoby przenoszenia się stadium hypopus i jego dalszy rozwój oraz rola w rozprzestrzenianiu i zachowaniu gatunku

Stadium hypopus, jak już wyżej wspomniałem, powstaje w warunkach niesprzyjających dla rozwoju roztoczy w danym środowisku i posiada szereg przystosowań umożliwiających mu przetrwanie tych warunków lub też wydostanie się spod ich wpływu i przeniesienie w warunki korzystne. Przystosowania te, to kształt, barwa, wielkość, zgrubiałe kutikularne osłony ciała, redukcja niektórych zewnętrznych i wewnętrznych organów ciała jak odnóży, gnatosomy, przewodu pokarmowego, a tym samym niepobieranie pokarmu, a przede wszystkim wytworzenie nowych organów, których nie posiadają inne stadia rozwojowe, a mianowicie aparatu czepnego. Aparat czepny może mieć postać aparatu klamrowego u gatunków tworzących hypopusy przenoszone przez ssaki, najczęściej jednak jest to tarcza przyssawkowa z przyssawkami, szczecinki czepne na stopach i pojedyncze przyssawki na ciele.

Sposoby przenoszenia się hypopusów wynikają już z podziału hypopusów na nieruchome i ruchome oraz z zachowania się hypopusów. Biorąc to pod uwagę należałoby wyróżnić następujące trzy główne sposoby rozprzestrzeniania się tego stadium:

1. Sposób bierny — dotyczy praktycznie hypopusów nieruchomych, z czynników przenoszących należy tu uwzględnić ludzi, zwierzęta, wiatr, wodę, ruchy powietrza w pomieszczeniach, narzędzia i urządzenia mechaniczne.

2. Sposób czynno-bierny — dotyczy hypopusów ruchomych. W pierwszej fazie rozprzestrzeniania hypopus sam czynnie poszukuje obiektu przenoszącego i przyczepia się do niego. Przenosicielami są tu głównie zwierzęta, np. owady i inne stawonogi, ludzie, a także urządzenia mechaniczne itp.

3. Sposób czynny — dotyczy hypopusów ruchomych. Hypopusy same przechodzą z jednego środowiska do drugiego.

Hypopusy nieruchome często zmuszone są biernie oczekiwać na korzystne warunki dalszego rozwoju w miejscu, w którym powstały.

Doświadczenia nad przenoszeniem hypopusów ruchomych gatunku *H. feroniarum* i obserwacje hypopusów innych gatunków roztoczy wykazały, że mogą się one przenosić lub być przenoszone następującymi sposobami:

1. Samodzielnie przechodząc z jednego środowiska do drugiego.
2. Przenoszone przez hypopusy tego samego gatunku i hypopusy innych gatunków roztoczy.
3. Przenoszone przez dorosłe i inne stadia rozwojowe tego samego gatunku i innych gatunków roztoczy.
4. Przenoszone przez ludzi i zwierzęta, a głównie przez owady i inne stawonogi na drodze forezji.
5. Przenoszone na narzędziach i urządzeniach mechanicznych, przez ruchy powietrza w pomieszczeniach, wiatr, wodę itp.

Większość z wymienionych sposobów przenoszenia hypopusów nie ma większego znaczenia praktycznego. Poważne praktyczne znaczenie mają dwa ostatnie sposoby, a zwłaszcza przenoszenie drogą forezji przez zwierzęta (zoochoria), głównie przez owady (entomochoria) i inne stawonogi oraz drobne gryzonie (teriochoria).

Obserwacje własne i dane z literatury wykazują, że przenoszenie hypopusów przez stawonogi, ssaki i inne zwierzęta jest zjawiskiem pospolicym. Z a c h v a t k i n (1941) przedstawia wykaz około 90 gatunków roztoczy, których hypopusy znaleziono na ciele około 150 gatunków owadów i ssaków. T ü r k E. i T ü r k F. (1957) oraz S c h e u c h e r (1957) podają listę około 90 gatunków roztoczy, których hypopusy obserwowano na ciele około 300 różnych gatunków zwierząt, głównie owadów.

W obserwacjach laboratoryjnych udało mi się stwierdzić przenoszenie hypopusów przez owady i inne stawonogi. Hypopus *C. lactis* przyczepiał się i był przenoszony przez *Nemeritis canescens* Grav., natomiast niechętnie przyczepiał się do chrząszczy — *Calandra granaria* L. i *Tribolium confusum* Duv. Hypopus *A. farris* przyczepiał się do powierzchni ciała chrząszcza *C. granaria*. Hypopusy *H. feroniarum* przyczepiały się do każdego niemal ruchomego obiektu, który znalazł się w zasięgu ich odnóży. Dzięki temu udało się zaobserwować przenoszenie tych hypopusów przez następujące stawonogi: *C. granaria*, *T. confusum*, *Musca domestica* L., *Drosophila melanogaster* Meig., *N. canescens*, *Ephestia kühniella* Zell., *T. putrescentiae*, *Caloglyphus* sp., hypopus i dorosłe *C. lactis*, hypopusy *H. feroniarum* i *Melichares tarsalis* (Berlese). Obserwowałem także przenoszenie hypopusów *Caloglyphus* sp. między innymi przez dorosłe osobniki tego samego gatunku.

W celu dokładnego prześledzenia przenoszenia stadium hypopus i jego dalszego rozwoju przeprowadziłem następujące doświadczenie: Do hodowli *H. feroniarum*, gdzie wystąpiły hypopusy, wprowadziłem 10 osobników *M. domestica*. Stwierdziłem, że hypopusy bardzo szybko, bo już w kilka minut po wpuszczeniu much zaczęły się do nich dosyć licznie przyczepiać. Po upływie jednej doby na każdym z owadów stwierdziłem po 5 do 32 hypopusów. Przyczepione one były na różnych częściach ciała, głównie na głowie na powierzchni oczu (około 50%), na tułowiu i odwłoku głównie po stronie brzusznej, na odnóżach i na skrzydłach u ich nasady. Muchy z przyczepionymi do ich ciała hypopusami przeniesiono do innego naczynia, w którym były optymalne warunki dla rozwoju *H. feroniarum*. Hypopusy opuszczały powierzchnię ciała much i przechodziły na

pokarm, którym była nadpsuta cebula. Następnego dnia znajdowałem na powierzchni cebuli lub w jej zagłębieniach poruszające się lub znieruchomiałe hypopusy.

W czasie znieruchomienia, które trwało 1—2 dni, hypopusy pęczniały i były bardziej wypukłe niż normalnie. Odnóża miały podkurczone. We wnętrzu następuje wówczas histoliza tkanek, wewnętrzna treść z przezroczystej przechodzi stopniowo w coraz bardziej mętną, następnie w końcowej fazie znieruchomienia widać zarysy ciała tritonimfy — gnatosomę i podwinięte pod brzuszną część ciała odnóża, tylne ku przodowi a przednie ku tyłowi (kutikularne osłony nóg hypopusa w tym okresie są pustymi pochewkami). Osłony hypopusowe pękają wzdłuż linii bruzdy poprzecznej na grzbiecie, a następnie po obydwóch bokach ciała ku tyłowi, przy czym pęknięcie nie dochodzi do końca ciała, wtedy tarcza hysterosomalna pod naporem ciała tritonimfy unosi się ku górze i deutonimfa powoli opuszcza osłony hypopusowe, prostuje odnóża, gnatosomę i przechodzi na pokarm, gdzie zaczyna żerować.

Po kilkunastu dniach obserwowałem dynamiczny rozwój powstałej z hypopusów populacji roztoczy *H. feroniarum* w nowym środowisku. Obserwacje nad przebiegiem dalszego rozwoju stadium hypopus przeprowadziłem także z pozytywnym skutkiem u *C. lactis*, *Caloglyphus* sp. i *G. destructor*.

Hypopusy ruchome, umieszczone w warunkach niesprzyjających dla dalszego ich rozwoju i nie mające możliwości wydostania się, giną po pewnym czasie. Jeżeli jednak są przyczepione do ciała owada, mogą przetrwać bardzo długi okres, gdyż wtedy podobnie jak hypopus nieruchomy nie tracą energii nagromadzonej w organizmie na poruszanie się. W ten sposób czas rozwoju osobniczego roztocza, który znajduje się w stadium hypopus, może się znacznie przedłużyć, niekiedy nawet kilkadziesiąt razy w porównaniu z rozwojem w warunkach optymalnych. Dotyczy to zwłaszcza hypopusów spotykanych na owadach zimujących. Obserwacje takie przeprowadziłem u hypopusów *H. feroniarum*, które w okresie jesienno-zimowym i wczesnej wiosny, a więc w okresie najbardziej niekorzystnym dla rozwoju roztoczy, obserwowałem na pędzakach *Melolontha melolontha* L., *Melolontha hippocastani* F. i *Amphimallon solstitialis* L. Podobne obserwacje wykonano nad hypopusami *Caloglyphus* sp. (Chmielewski i Lipa 1966).

Sezonowość pojawu stadium hypopus, jak wynika z moich obserwacji, jest wyraźna zwłaszcza u *K. laevis*. Gatunek ten występuje w gniazdach różnych gatunków trzmieli, a szczególnie licznie u gatunku *Bombus terrestris* L. Jego biologia jest ściśle przystosowana do biologii gospodarza. W okresie późnej wiosny i lata, kiedy rój trzmieli znajduje się w pełni rozwoju, roztocze przebywają w gnieździe na plastrach i rozmnażają się intensywnie. Jesienią trzmiel stają się mniej aktywne na skutek deszczów, przymrozków i zmniejszającej się stale ilości kwitnących roślin. Coraz mniej trzmieli wraca do gniazda, w którym zaczyna pojawiać się pleśń i różne szkodniki. Dalsze warunki rozwoju populacji roztoczy stają się więc niekorzystne i wtedy następuje masowy pojaw hypopusów. Przy życiu pozostają tylko młode zapłodnione samice trzmieli, do których przyczepiają się hypopusy *K. laevis*. Liczba hypopusów na ciele jednej samicy trzmiela może wynosić, według moich obliczeń, nawet około 1000. Młoda matka — trzmiel wyszukuje kryjówkę, gdzie spędza niekorzystny okres

jesiennie-zimowy wraz z hypopusami. Wiosną opuszcza zimową kryjówkę i zakłada gniazdo. Hypopusy z ciała trzmiela przechodzą wtedy na plastry w gnieździe, gdzie w korzystnych już warunkach przechodzą dalszy rozwój i dają początek nowej populacji.

Uwagi końcowe

Wyniki przeprowadzonych nad powstawaniem stadium hypopus obserwacji są w wielu punktach zgodne z danymi z literatury, zwłaszcza jeśli chodzi o zewnętrzne czynniki środowiska, które mają duże znaczenie dla powstawania hypopusów.

Zachvatkin (1941) podaje, że na tworzenie się stadium hypopus mają wpływ następujące czynniki zewnętrzne: wysychanie i wyczerpanie się pokarmu lub też zmniejszenie się jego wartości odżywczych, a przypuszczalnie także i temperatura. Türk E. i Türk F. (1957) podają jako czynnik główny, niedobór pokarmu oraz jego wysuszenie (jeżeli następuje powoli), a także duże zagęszczenie hodowli, nagromadzenie ekskrementów i gnijących substancji. Według Hughes (1961) za warunki takie należałoby uznać nagromadzenie produktów przemiany materii, niską wilgotność i pH oraz brak pokarmu. Boczek (1961b) stwierdził, że w surowcach zielarskich zawierających niektóre składniki, np. olejki eteryczne i garbniki, liczba hypopusów była większa niż w innych ziołach niezawierających tych składników.

Jeżeli chodzi o czynniki wewnętrzne, to Zachvatkin (1941) podaje tylko, że u niektórych gatunków niezależnie od zewnętrznych warunków, część protonimf każdej populacji przechodzi zawsze w stadium hypopus. Protonimfy te różnią się swym wyglądem zewnętrznym (np. szerokością ciała) od protonimf, które przekształcają się bezpośrednio w tritonimfy lub też w hypopusy, ale pod wpływem czynników zewnętrznych. Hughes (1961) wyraża przypuszczenie, że na tworzenie się hypopusów wpływa czynnik genetyczny. Scheucher (1957) twierdzi natomiast, że z jego doświadczeń nad powstawaniem hypopusów u *H. feroniarum* i *Histiostoma sapromyzarum* (Dufour) wynika, iż czynnik ten nie ma wpływu na to zjawisko.

Różnice zdań badaczy na temat czynników wpływających na tworzenie się stadium hypopus u roztoczy, wynikają prawdopodobnie ze szczupłości i małej reprezentatywności materiału lub też z błędnej interpretacji wyników doświadczeń.

Przeprowadzone przeze mnie obserwacje nad warunkami powstawania hypopusów u *T. putrescentiae*, *C. lactis*, *H. feroniarum* i u innych gatunków, wskazują na to, o czym już wspominali Zachvatkin i Hughes, że zagadnienie to należałoby traktować u poszczególnych gatunków oddzielnie, różne są bowiem wymagania życiowe poszczególnych gatunków roztoczy i ich predyspozycje do tworzenia stadium hypopus. Ogólnie jednak stwierdzić można, iż ten pogląd mój będzie odmienny od poglądu Scheucher (1957), że powstawanie hypopusów zależy zarówno od czynników zewnętrznych — środowiskowych jak i od czynników wewnętrznych — genetycznych. Z czynników zewnętrznych środowiska, które towarzyszą powstawaniu hypopusów, wymienić należy: pokarm, procesy biochemiczne zachodzące w pokarmie, z którymi związana jest jego wartość odżywcza, a wywołane przez mikroorganizmy (bakterie, grzyby) oraz nagromadzenie się ekskrementów, wylinek i martwych osobników, za-

gęszczenie populacji roztoczy, wilgotność pokarmu i otoczenia oraz temperaturę. Czynniki te działają łącznie, toteż żadnego z nich nie należy rozpatrywać w oderwaniu od pozostałych. W obserwacjach nad wpływem każdego z tych czynników z osobna (przy optimum pozostałych), nie stwierdzono na ogół licznego powstawania hypopusów. Zgadza się to z danymi z literatury (B o c z e k 1956, 1957, 1961a). W skrajnie niekorzystnych warunkach roztocze najczęściej ginęły, nie przechodząc w swym rozwoju stadium hypopus. O predyspozycji do tworzenia hypopusów decydują czynniki wewnętrzne mające podłoże genetyczne. Świadczy o tym fakt, że u populacji wywodzących się od rodziców, w których rozwoju osobniczym występowały hypopusy, częstość występowania wyraźnie wzrasta w porównaniu z częstością występowania hypopusów w populacjach wywodzących się od rodziców, w których rozwoju osobniczym nie występowały hypopusy. U niektórych gatunków (*T. putrescentiae*) brak jest skłonności do tworzenia hypopusów, natomiast istnieje duża odporność pozostałych stadiów rozwojowych na niesprzyjające warunki środowiska. U gatunków tworzących hypopusy nielicznie lub sporadycznie (*C. lactis*), obserwuje się mniejszą niż u poprzedniej grupy gatunków odporność na niekorzystne warunki środowiska. Odporność ta jest jednak jeszcze wysoka w porównaniu z odpornością gatunków, u których powstawanie hypopusów jest częstym a nierzadko masowym zjawiskiem. W takiej sytuacji u gatunków nie tworzących hypopusów zadanie rozprzestrzeniania i zachowania gatunku spoczywa na pozostałych stadiach rozwojowych, u gatunków rzadko tworzących hypopusy, zadanie to rozkłada się na hypopusy i częściowo na pozostałe stadia rozwojowe, natomiast u gatunków bardzo licznie tworzących hypopusy rozprzestrzenianie i zachowanie gatunku spoczywa niemal wyłącznie na stadium hypopus.

W obserwacjach nad populacjami różnych gatunków roztoczy, a zwłaszcza u gatunków tworzących hypopusy ruchome, nie stwierdzono aby jakaś część protonimf danego gatunku regularnie przekształcała się w stadium hypopus, niezależnie od warunków otoczenia. Być może, że zachodzi to w wypadku gatunków tworzących hypopusy nieruchome (H o r a 1934, Z a c h v a t k i n 1941), wymagałoby to jednak stwierdzenia w toku bardziej szczegółowych doświadczeń. Nie zaobserwowałem także, co natomiast stwierdził Z a c h v a t k i n (1941), różnic w wyglądzie zewnętrznym między protonimfami, które w procesie dalszego rozwoju przekształcały się w hypopusy, a tymi, które przekształcały się bezpośrednio w deutonimfy w końcowej fazie znieruchomienia, w których hypopus jest już prawie wykształcony, można odróżnić, choć nie bez trudności, od protonimf, w osłonach których powstały deutonimfy. Hypopus ma bowiem na ogół ciemniejsze zabarwienie ciała od pozostałych stadiów, a także wyróżnia się obecnością tarczy przyssawkowej, której zarysy są niekiedy widoczne przez kutikularne osłony protonimfalne.

Jeżeli chodzi o rolę hypopusów to zdania badaczy są częściowo podzielone. Z a c h v a t k i n (1941) twierdzi, że rola hypopusów ruchomych polega wyłącznie na rozprzestrzenianiu gatunku, natomiast hypopusów nieruchomych głównie na zachowaniu gatunku w danym środowisku. T ü r k E. i T ü r k F. (1957) twierdzą, że hypopus ruchomy ma ważne znaczenie dla przetrwania gatunku, a szczególnie dla jego rozprzestrzeniania się. Natomiast nieruchomy hypopus nie ma znaczenia w rozprzestrzenianiu się gatunku, lecz służy głównie do przetrwania gatunku w niekorzystnych warunkach życiowych. Pośrednie stanowisko w tej kwestii zajmuje H u g h e s (1961), która uważa, że hypopus ruchomy odgrywa ważną rolę w roz-

przestrzenianiu się gatunku i w przeżyciu szkodliwych warunków, hypopus zaś nieruchomy służy do przetrwania niekorzystnych warunków w danym środowisku, lecz może także być rozprzestrzeniany przez ruchy powietrza.

Obserwacje i badania własne na ten temat nasuwają pogląd zbliżony do stanowiska Hughes (1961). Rola hypopusów ruchomych polega nie tylko, jak twierdzi Zachvatkin (1941) na rozprzestrzenianiu, lecz także i na zachowaniu gatunku. Wykazać to można między innymi na przykładzie hypopusów ruchomych *K. laevis*, które wczesną jesienią przyczepiają się do ciała młodych samic trzmieli i przezimowują na ich ciele aż do wiosny. Jeżeli chodzi o hypopus nieruchomy, to z kolei nie jest on, jak twierdzą Türk E. i Türk F. (1957), bez znaczenia w rozprzestrzenianiu się gatunku. Hypopus ten pełni bardzo poważną rolę w zachowaniu gatunku, jednakże poddając się biernie różnym czynnikom przenoszącym, przyczynia się do rozprzestrzeniania gatunku.

Jeżeli chodzi o sposoby rozprzestrzeniania się hypopusów, to Zachvatkin (1941) jest zdania, że wszystkie hypopusy wykorzystują bierne sposoby rozprzestrzeniania. Według moich obserwacji, bierne sposoby rozprzestrzeniania sensu stricto można obserwować w pierwszym rzędzie u hypopusów nieruchomych. U hypopusów ruchomych poza wyżej wymienionymi mówić można o jeszcze dwóch innych sposobach rozprzestrzeniania się; mieszanym lub czynno-biernym i czynnym. Sposób czynno-bierny polega na tym, że hypopus w pierwszej fazie rozprzestrzeniania wędruje, zmieniając często kierunek ruchu w celu napotkania przenosiciela, a następnie gdy go napotyka, przyczepia się do jego ciała. Od tego momentu hypopus przenoszony jest biernie aż do chwili, kiedy znajdzie się w nowym środowisku o warunkach sprzyjających dalszemu jego rozwojowi. Wtedy wchodzi znów w grę aktywność hypopusa, który opuszcza ciało przenosiciela i porusza się w nowym środowisku w poszukiwaniu odpowiedniego miejsca, w którym przejdzie w stan znieruchomienia i przeobrazi się w deutonimfę. W ten sposób rozprzestrzeniają się wszystkie hypopusy ruchome. Sposób czynny rozprzestrzeniania polega na samodzielnym rozprzestrzenianiu hypopusa bez udziału czynnika przenoszącego. Ten sposób przenoszenia ma znaczenie praktyczne głównie raczej tylko w pomieszczeniach sąsiadujących ze sobą, często np. pod jednym dachem i między poszczególnymi partiami magazynowanych materiałów, gdy hypopus wędrując przechodzi z jednej partii do drugiej lub z jednego pomieszczenia do pomieszczeń sąsiednich. W ten sposób rozprzestrzeniają się najbardziej aktywne hypopusy ruchome jak *C. lactis*, *A. siro* i inne, które jednakże na większe odległości przenoszone są biernie np. przez owady.

Wnioski

1. Gatunki roztoczy, u których stadium hypopus nie występuje, są gatunkami o największej odporności na niekorzystne warunki środowiska. Gatunki, u których stadium hypopus w warunkach niekorzystnych jest liczne, bardzo liczne lub ma charakter masowy, należą do najmniej odpornych na warunki otoczenia. Sporadyczne i nieliczne występowanie stadium hypopus charakteryzuje gatunki średnio odporne na warunki otoczenia.
2. Wpływ na powstawanie stadium hypopus u roztoczy mają czynniki wewnętrzne i zewnętrzne. Czynniki wewnętrzne mają podłoże genetyczne i decydują o predyspozycji gatunku do tworzenia tego stadium. Czynniki

zewewnętrzne oddziałują kompleksowo, a wypadkowa tego kompleksu czynników decyduje o przebiegu zjawiska powstawania stadium hypopus.

3. Hypopusy ruchome mają ważne znaczenie w rozprzestrzenianiu się gatunku i w jego zachowaniu. Hypopusy nieruchome mają w pierwszym rzędzie znaczenie w zachowaniu gatunku, ale służą także do jego rozprzestrzeniania w sposób bierny.

4. W populacjach roztoczy występujących w warunkach naturalnych można obserwować sezonowość pojawu hypopusów u pewnych gatunków. W sztucznych warunkach pomieszczeń zamkniętych sezonowość ta jest trudna do stwierdzenia.

5. Dalszy rozwój stadium hypopus może nastąpić w warunkach optymalnych dla rozwoju gatunku roztocza, do którego dany hypopus należy.

6. Populacje roztoczy wywodzące się od rodziców, w których rozwoju osobniczym występowały hypopusy, wykazują znacznie większe predyspozycje do tworzenia stadium hypopus, niż populacje pochodzące od rodziców, w których rozwoju stadium to nie występowało.

7. Najliczniej hypopusy występują wówczas, gdy na populację danego gatunku o spotęgowanej predyspozycji do tworzenia hypopusów oddziałuje kompleks niesprzyjających dla rozwoju danego gatunku czynników środowiska.

8. Można stwierdzić, że między predyspozycją danego gatunku do tworzenia hypopusów w niekorzystnych warunkach środowiska a odpornością jego pozostałych stadiów rozwojowych na te warunki, istnieje zależność odwrotna: im mniejsza jest odporność danego gatunku na niekorzystne warunki otoczenia, tym większa jest predyspozycja do tworzenia stadium hypopus.

Piśmiennictwo

- Baker, E. V., Wharton, G. V. 1955 — Vvedenie v akarologiju — Moskva.
- Boczek, J. 1956 — Wpływ niektórych czynników środowiska na tworzenie się hypopusów u rozkruszka mącznego — *Tyroglyphus farinae* (L.) (Acarina) — Ekol. Pol. A, 4: 213—218.
- Boczek, J. 1957 — Rozkruszek mączny — *Tyroglyphus farinae* (L.) (Acarina) morfologia, biologia i ekologia, szkodliwość oraz próby zwalczania — Rocz. Nauk roln. A 75: 559—644.
- Boczek, J. 1961a — Badania nad występowaniem w warunkach polowych roztoczy szkodliwych w przechowalniach — Prace nauk. Inst. Ochr. Roślin, 3(1): 81—100.
- Boczek, J. 1961b — Występowanie hypopusów i rozmnażanie się roztoczy w magazynowanym surowcu zielarskim w Polsce — Prace nauk. Inst. Ochr. Roślin, 3(1): 64—80.
- Chmielewski, W., Lipa, J. J. 1967 — Biological and ecological studies on *Caloglyphus* mite (Acarina: Acaridae) associated with Scarabeidae — Acta parasit. Pol. 14: 179—186.
- Gołębiewska, Z. 1963 — Rozkruszek drobny (*Tyrophagus putrescentiae* (Schrank, 1781) = *Tyrophagus noxius* Zachvatkin, 1935) morfologia, biologia i ekologia — Prace nauk. Inst. Ochr. Roślin 5(2): 29—88.
- Griffiths, D. A. 1964 — A revision of the genus *Acarus* L., 1758 (Acaridae, Acarina) — Bull. Brit. Mus. (Zool.), 2: 415—464.
- Hora, A. M. 1934 — On the biology of the mite, *Glycyphagus domesticus* De Geer (*Tyroglyphidae*; Acarina) — Ann. appl. Biol. 21: 483—494.
- Hughes, A. M. 1961 — The mites of stored food — London.

- Lipa, J. J., Chmielewski, W. 1966 — Aparity observed in the development of *Caloglyphus* mite (*Acarina: Acaridae*) — *Ekol. Pol. A*, 14: 741—748.
- Oboussier, H. 1939 — Beiträge zur Biologie und Anatomie der Wohnungsmilben — *Z. angew. Ent.* 26: 253—296.
- Scheucher, R. 1957 — Beiträge zur Systematik und Ökologie mitteleropäischer *Acarina*, 1(1) *Tyroglyphidae* und *Tarsonemini* — Leipzig, 233—384.
- Schulze, H. 1923 — Über die Widerstandsfähigkeit der Dauerformen von wirtschaftlich wichtigen Milben. (Ergebnisse experimenteller Untersuchungen) — *Naturwissenschaften*, 11: 763—765.
- Schulze, H. 1924 — Zur Kenntnis der Dauerformen (Hypopi) der Mehlmilbe *Tyroglyphus farinae* L. — *Centralbl. Bakt. II Abt.* 60: 536—549.
- Türk, E., Türk, F. 1957 — Beiträge zur Systematik und Ökologie mitteleuropäischer *Acarina*, 1(1), *Tyroglyphidae* und *Tarsonemini* — Leipzig, 231 pp.
- Zachvatkin, A. A. 1941 — Tiroglifoidnye klešči (*Tyroglyphoidea*) (Fauna SSSR, Paukoobraznye, t. 6, vyp. 1) — Moskva — Leningrad.

The formation and role of the hypopus stage in mites

Summary

The hypopus stage occurs in a relatively large number of mite species of the *Acaridiae* group. The stage differs distinctly in appearance and behaviour from the other stages of this same species. Internal factors of genetic origin affect the formation of the hypopus stage, i.e. factors influencing the predisposition of the given species to create this stage, and a group of external habitat factors, among which are food, biochemical changes taking place in food, population density of individuals, relative atmospheric humidity, moisture of food and temperature.

A reverse relation exists between the predisposition of a given species to formation of the hypopus stage under certain habitat conditions, and its resistance to these conditions, as follows: the lesser the resistance of a given species to environment conditions, the greater its predisposition to form hypopus stage.

Mobile and immobile hypopus stages are adapted to being carried from one habitat to another by different biotic and abiotic factors, and are also capable of surviving unfavourable habitat conditions, as a result of which they play an important part in the spread and preservation of the species.

Continued development of a hypopus depends on habitat conditions and takes place under conditions optimum for the development of the mite species to which the given hypopus belongs.