

УДК 595.42

**ВОЗНИКНОВЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ПАРАЗИТИЗМА У КЛЕЩЕЙ  
ИНФРАОТРЯДА ELEUTHERENGONA (ACARI: PROSTIGMATA).  
СООБЩЕНИЕ II. НАДСЕМЕЙСТВО CHEYLETOIDEA**

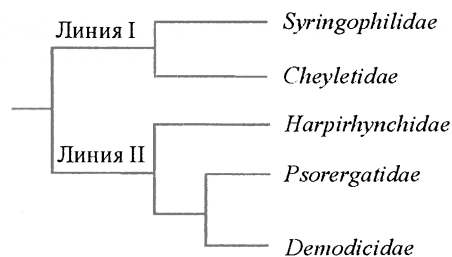
© А. В. Бочков

Зоологический институт РАН  
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 188340  
E-mail: prostigmata@zin.ru  
Поступила 19.12.2008

Рассматривается возникновение и становление постоянного паразитизма у клещей надсем. Cheyletoidea (Prostigmata: Eleutherengona) на позвоночных. Показано, что клещи сем. Syringophilidae произошли от общих предков с хейлетидами и перешли через гнездовое хищничество к паразитизму в очинах перьев птиц. Общий предок Harpirhynchidae (экто- и эндопаразиты птиц и вторично змей), Psorergatidae и Demodicidae (эндопаразиты млекопитающих), вероятно, паразитировал еще на общем предке этих групп животных. Однако возможность перехода клещей этих семейств на более поздних стадиях расхождения данных групп позвоночных не может быть полностью отвергнута.

Данное сообщение представляет собой вторую заключительную часть работы, посвященной возникновению паразитизма у клещей инфраотряда Eleutherengona на позвоночных. В первой части работы нами было рассмотрено становление паразитизма у клещей, относящихся к низшим Raphignathae (Pterygosomatidae и Myobiidae) и надсем. Cloacaroidea *incertae sedis* (Cloacaridae и Epimyodicidae). Настоящая публикация посвящена возникновению и становлению постоянного паразитизма надсем. Cheyletoidea (Prostigmata: Eleutherengona) на позвоночных. В основу обсуждения положена разработанная нами гипотеза филогении хейлетоидей (Бочков, 2002) с изменениями; ветвь Cloacaridae—Epimyodicidae исключена из хейлетоидей (Bockov, OConnor, 2008) (см. рисунок). Систематика млекопитающих приведена по Вильсону и Ридеру (Wilson, Reeder, 2005), систематика птиц — по справочнику Дикинсона (Dickinson, 2003).

Надсем. Cheyletoidea. Среди клещей этого надсемейства только сем. Cheyletidae включает как свободноживущих хищников, так и постоянных паразитов. В то время как остальные семейства представлены исключительно постоянными паразитами млекопитающих и птиц. Согласно недавно предложенной гипотезе филогении данного надсемейства (Бочков, 2002), хейлетоидеи распадаются на 2 монофилетические линии: Cheyletidae—Syringophilidae (I) и Harpirhynchidae (Demodicidae—Psorergatidae) (II).



Филогения Cheyletoidea (по: Бочков, 2002, с изменениями — филогенетическая ветвь Cloacariidae—Epimyodicidae удалена).

Phylogeny of Cheyletoidea (after: Bochkov, 2002 with modifications — phylogenetic branch Cloacariidae—Epimyodicidae deleted).

Линия I. Сем. Cheyletidae. В настоящее время семейство хейлетид является наиболее многочисленным в пределах надсем. Cheyletoidea. Оно насчитывает около 380 видов 72 родов. Более 290 видов 54 родов (78 %) представлены хищниками, и 85 видов 18 родов (22 %) являются эктопаразитами птиц и млекопитающих (табл. 1) (Волгин, 1969; Summers, Price, 1970). Особенности эволюции паразитизма хейлетид обсуждены в статьях Бочкова и Фэна (Bochkov, Fain, 2001) и Бочкова (2004).

Мозаичное распределение паразитических хейлетид по таксонам хозяев и их высокая экологическая пластичность, в результате чего многие из них паразитируют на довольно широком в филогенетическом отношении круге хозяев, сделали затруднительным использование их в качестве «филогенетических маркеров» на высоких уровнях таксономической иерархии (Nutting, 1985). Хотя в пределах более узких таксономических групп в ряде случаев они могут выступать как надежные индикаторы филогении своих хозяев.

Сем. Syringophilidae. В настоящее время семейство сирингофилид включает примерно 167 видов 36 родов 2 подсемейств (табл. 2). Паразитизм этих клещей возник, вероятно, независимо от хейлетид. Вероятно, предки сирингофилид являлись нидикольными хейлетоподобными хищниками, связанными с гнездами птиц. Сем. Syringophilidae представлено исключительно паразитическими видами, населяющими очины птичьих перьев (Kethley, 1970). Несмотря на относительную морфологическую однородность сирингофилид, они подразделяются на 2 подсемейства: Syringophilinae (144 вида 34 родов) и Picobiinae (23 вида 2 родов) (Johnston, Kethley, 1973) (табл. 2). Представители каждого подсемейства обитают в разных типах перьев. Сирингофилины в основном населяют очины рулевых и маховых перьев, тогда как пикобиины связаны с контурными перьями. Сирингофилиды известны с птиц 13 отрядов. Они широко представлены как на отрядах клады Galliformes + Anseriformes, которая является наиболее анцестральной среди Neognatha, так и на высших воробьиных. Широкое распространение этого семейства на современных птицах предполагает его возникновение не позднее верхнего Мела, времени предполагаемого обособления большинства современных отрядов птиц (Кэрролл, 1993). Недавно Скорацкий и Сикора (Skoracki, Sikora, 2004) нашли сирингофилид на тинаму. Это первая находка сирингофилид с палеогнат. Остается не вполне понятным, связаны ли сирингофилиды с тинаму изначально, либо они перешли на них с других хозяев. Большинство сирингофилид являются моноксенными или олигоксенными паразитами и, как правило, ограничены в своем распространении птицами, принадлежащими к одному роду или

Таблица 1

Распределение родов сем. Cheyletidae по семействам хозяев (Aves, Mammalia)

Table 1. Generic distribution of Cheyletidae on host families (Aves, Mammalia)

Род клещей (число видов + подвидов)	Семейство хозяев	Отряд хозяев	Распространение
Cheletosomatini			
<i>Cheletoides</i> (2)	Phasianidae, Numididae	Galliformes	Азия, Африка
<i>Cheletopsis</i> (13)	Scolopacidae, Laridae	Charadriiformes	Сев. и Ю. Америка, Евразия.
<i>Cheletosoma</i> (1)	Psittacidae	Psittaciformes	Ю. Америка
<i>Eucheletopsis</i> (1)	Hemiprognidae	Apodiformes	Азия
<i>Metacheletoides</i> (2)	Numididae	Galliformes	Африка
» (2)	Musophagidae	Cuculiformes	»
<i>Picocheyletus</i> (1)	Picidae	Piciformes	»
Metacheyletiini			
<i>Metacheyletia</i> (3)	Psittacidae	Psittaciformes	Сев. и Ю. Америка, Африка
» (1)	Fringillidae	Passeriformes	»
Ornithocheyletiini			
<i>Apodicheles</i> (2)	Apodidae	Apodiformes	Азия, Африка
<i>Bakericheyla</i> (1)	Fringillidae, Emberizidae, Hirundinidae, Motacillidae, Muscicapidae, Paridae, Ploceidae, Sylviidae, Turdidae	Passeriformes	Космополит
» (3)	Meropidae	Coraciiformes	»
» (1)	»	»	Африка
<i>Neocheyletiella</i> (12)	Apodidae	Apodiformes	»
» (3)	Artamidae, Estrildidae, Fringillidae, Hirundinidae, Pittidae, Ploceidae, Sittidae, Timaliidae	Passeiformes	Космополит
» (1)	Psittacidae	Psittaciformes	Ю. Америка, Африка
<i>Ornithocheyletia</i> (16)	Strigidae	Strigiformes	Азия
» (6 + 1)	Estrildidae, Hirundinidae, Meliphagidae, Oriolidae, Sturnidae, Sylviidae, Timaliidae, Turdidae	Passeriformes	Космополит
» (2 + 1)	Psittacidae	Psittaciformes	Ю. Америка, Африка
» (1)	Columbidae	Columbiformes	Космополит
» (1)	Picidae	Piciformes	Сев. Америка
» (1)	Phasianidae	Galliformes	Африка
Cheyletini			
<i>Hylopecheyla</i> (1)	Tupaiidae	Scandentia	Азия
» (1)	Sciuridae	Rodentia	»
Chelonotini			
<i>Chelonotus</i> (1)	Sciuridae	Rodentia	Азия
<i>Muricheyla</i> (1)	?Dipodidae (Sicistinae)	»	»
<i>Promuricheyla</i> (1)	Sciuridae	»	»
<i>Thewkacheyla</i> (1)	»	»	»

Таблица 1 (продолжение)

Род клешей (число видов + подвидов)	Семейство хозяев	Отряд хозяев	Распространение
Niheliini			
<i>Criokeron</i> (2)	Tupaiaidae	Scandentia	Азия
<i>Galagocheles</i> (2)	Galagonidae	Primates	Африка
<i>Sciurocheyla</i> (4)	Sciuridae	Rodentia	Азия, Африка
<i>Nihelia</i> (3)	Hesperidae	Carnivora	То же
Cheyletiellini			
<i>Cheyletiella</i> (3)	Leporidae	Lagomorpha	Космополит
» (2)	*Felidae, *Canidae	Carnivora	»
<i>Eucheyletiella</i> (7)	Ochotonidae	Lagomorpha	Сев. Америка, Азия
Teinocheylini			
<i>Teinocheylus</i> (2)	Ctenodactylidae	Rodentia	Африка

Примечание. \* — переход, ? — случайная находка.

близкородственным родам (Johnston, Kethley, 1973; Vochkov et al., 2004). Представители каждого рода подсем. *Syringophilinae* приурочены, за немногими исключениями, к птицам определенного отряда или группе близкородственных отрядов (Kethley, Johnston, 1975; Vochkov et al., 2004) (табл. 2). Ниже мы рассмотрим те немногие примеры, когда сириногофилиды одного рода связаны с хозяевами из разных отрядов.

Виды рода *Syringophilopsis*, за одним исключением, связаны с воробьинообразными птицами, принадлежащими к 16 семействам. Однако 2 вида были описаны с птиц сем. *Meropidae* (*Coraciiformes*) из центральной Африки (Skogacki, Dabert, 2000). Этот отряд птиц обычно рассматривают как близкородственный к *Passeriformes* (Cracraft, 1988). Имеются 2 объяснения данного случая. Возможно, что этот род сформировался еще на общем предке *Passeriformes* и *Coraciiformes*. Альтернативным объяснением является переход видов данного рода с воробьинообразных птиц на *Meropidae*. Сходные заключения могут быть сделаны относительно рода *Syringophiloidus*. Двадцать видов этого рода из 22 известных связаны исключительно с воробьинообразными и только 1 вид *Syringophiloidus cypsiuri* Fain et al., 2000 описан с *Cypsiurus parvus* (Lichtenstein) (*Apodiformes*: *Apodidae*) (Fain et al., 2000).

Виды рода *Stibarokris* паразитируют на птицах отрядов *Pelecaniformes* и *Ciconiiformes*, которые, вероятно, также являются близкородственными (Курочкин, 1993).

Наконец, виды родов *Castosyringophilus* и *Terratosyringophilus* известны как с *Psittaciformes*, так и с *Columbiformes* (Vochkov, Perez, 2002). Эти 2 отряда птиц рассматриваются зачастую как близкородственные (Кэрролл, 1993).

Известны только 2 примера среди сириногофилин, когда виды одного рода встречаются на филогенетически удаленных хозяевах. Первый пример — находка *Peristerophila columbae* (Hirst, 1920), паразита домашнего голубя *Columba livia* Gmelin (*Columbiformes*, *Columbidae*), на *Buteo jamaicensis* (Gmelin) (*Falconiformes*: *Accipitridae*) в Техасе (Casto, 1976). В этом случае мы, вероятно, наблюдаем пример перехода жертва—хищник. Второй пример — обнаружение *Niglarobia chirovi* Vochkov et Mironov, 1998 на кукушке *Cucu-*

Таблица 2

Распределение родов сем. Syringophilidae по семействам хозяев (Aves)

Table 2. Generic distribution of Syringophilidae on host families (Aves)

Род клещей (число видов)	Семейство хозяев	Отряд хозяев	Распространение
Syringophilinae			
<i>Syringophilus</i> Heller (1)	Phasianidae	Galliformes	Космополит на <i>Gallus gallus</i>
» (1)	Numididae	»	Африка
<i>Colinophilus</i> (1)	Phasianidae	»	Сев. Америка
<i>Kalamotrypetes</i> (1)	»	»	То же
» (1)	Meleagridae	»	» »
<i>Mironovia</i> (3)	Phasianidae	»	Евразия
<i>Galliphilopsis</i> (3)	»	»	Евразия, Африка
<i>Chenophila</i> (2)	Anatidae	Anseriformes	Сев. Америка, Европа
<i>Syringophilopsis</i> (2)	Sylviidae	Passeriformes	Европа
» (2)	Ploceidae	»	Азия, Африка
» (2)	Turdidae	»	Сев. и Ю. Америка, Европа
» (2)	Fringillidae	»	Евразия
» (2)	Icteridae	»	Сев. Америка
» (3)	Laniidae	»	Европа, Африка
» (1)	Sturnidae	»	Евразия
» (2)	Hirundinidae	»	Европа
» (1)	Corvidae	»	Евразия
» (1)	Parulidae	»	Сев. Америка
» (2)	Emberizidae	»	Сев. Америка, Африка
» (2)	Motacillidae	»	Европа
» (2)	Ploceidae	»	Азия, Африка
» (1)	Muscicapidae	»	Европа
» (1)	Estrildidae	»	Африка
» (1)	Tyrannidae	»	»
» (2)	Meropidae	Coraciiformes	»
<i>Syringophiloidus</i> (3)	Emberizidae	Passeriformes	Ю. Америка, Европа
» (2)	Corvidae	»	Евразия
» (2)	Fringillidae	»	Азия, Африка
» (3)	Ploceidae	»	Сев. Америка, Евразия
» (2)	Sturnidae, Turdidae	»	Евразия
» (1)	Parulidae	»	Сев. Америка
» (1)	Motacillidae	»	Сев. Америка, Европа
» (2)	Hirundinidae	»	Европа
» (1)	Laniidae	»/	»
» (1)	Bombycillidae	»	»
» (1)	Rhinocryptidae	»	Ю. Америка
» (1)	Artamidae	»	Азия
» (1)	Estrilididae	»	Европа
» (1)	Apodidae	Apodiformes	Африка
<i>Neoaulonastus</i> (1)	Sylviidae	Passeriformes	Европа
<i>Torotroglia</i> (1)	Emberizidae	»	»
» (3)	Turdidae	»	»
» (2)	Fringillidae	»	»
» (1)	Alaudidae	»	»

Таблица 2 (продолжение)

Род клещей (число видов)	Семейство хозяев	Отряд хозяев	Распространение
» (1)	Mimidae	»	Сев. Америка
» (1)	Prunellidae	»	Европа
» (1)	Bombycillidae	»	Сев. Америка
<i>Aulonastus</i> (1)	Emberizidae	»	То же
» (1)	Prunellidae	»	Европа
» (1)	Motacillidae	»	»
» (1)	Sturnidae	»	»
» (1)	Turdidae	»	»
<i>Aulobia</i> (1)	Parulidae	»	Сев. Америка
» (4)	Sylviidae	»	Евразия, Африка
<i>Fritschisyringophilus</i> (1)	Estrildidae	»	Азия
<i>Neoperisterophila</i> (1)	Paradisariidae	»	»
<i>Neosyringophilopsis</i> (2)	Sylviidae	»	Европа
» (1)	Acantizidae	»	Австралия
» (1)	Troglodytidae	»	Сев. Америка, Европа
» (1)	Aegithalidae	»	Европа
» (1)	Timaliidae	»	Азия
<i>Apodisyringiana</i> (2)	Hemiprognidae	Apodiformes	»
<i>Niglarobia</i> (4)	Scolopacidae	Charadriiformes	Сев. и Ю. Америка, Евразия
» (2)	Glareolidae	»	Африка
» (1)	Artamidae	»	»
» (1)	Cuculidae	Cuculiformes	Азия
<i>Creagonycha</i> (1)	Laridae	Charadriiformes	Сев. Америка
» (1)	Sternidae	»	Европа
» (1)	Scolopacidae	»	Сев. Америка, Евразия, Африка
<i>Philoxanthorhea</i> (3)	Sternidae, Laridae	»	То же
<i>Charadriphilus</i> (3)	Scolopacidae	»	Ю. Америка, Европа
» (1)	Charadriidae	»	Ю. Америка
<i>Kethleyana</i> (1)	»	»	Европа
<i>Selenonycha</i> (1)	»	»	Сев. и Ю. Америка, Европа, Африка
<i>Ascetomylla</i> (1)	Rallidae	Gruiformes	»
<i>Bubophilus</i> (2)	Strigidae, Tytonidae	Strigiformes	Сев. Америка, Европа, Африка
<i>Peristerophila</i> (3)	Columbidae, *Accipitridae	Columbiformes, *Accipitridiformes	Сев. и Ю. Америка, Африка, космополит на <i>Columba livia</i>
<i>Stibarokris</i> (1)	Ciconiidae	Ciconiiformes	Европа
» (1)	Phalacrocoracidae	Pelecaniformes	Сев. Америка
<i>Trypetoptila</i> (1)	Ardeidae	Ciconiiformes	То же
<i>Procellariisyringophilus</i> (1)	Procellariidae	Procellariiformes	» »
<i>Neoaulobia</i> (7)	Psittacidae	Psittaciformes	Сев. и Ю. Америка, Азия, Австралия
<i>Megasyringophilus</i> (5)	»	»	То же
<i>Psittaciphilus</i> (2)	»	»	Ю. Америка

Таблица 2 (продолжение)

Род клещей (число видов)	Семейство хозяев	Отряд хозяев	Распространение
<i>Terratosyringophilus</i> (1)	»	»	То же
» (1)	Columnidae	Columbiformes	Сев. Америка
<i>Castosyringophilus</i> (1)	Psittacidae	Psittaciformes	» »
» (1)	Columbidae	Columbiformes	Сев. Америка, Азия
<i>Tinamiphilopsis</i> (1)	Tinamidae	Tinamiformes	Ю. Америка
Picobiinae			
<i>Picobia</i> (1)	Sturnidae	Passeriformes	Европа
» (1)	Prunellidae	»	»
» (1)	Fringillidae	»	Азия
» (3)	Sylviidae	»	Европа
» (1)	Motacillidae	»	»
» (2)	Aegithalidae	»	»
» (1)	Panuridae	»	»
» (1)	Corvidae	»	Азия
» (1)	Pycnonotidae	»	»
» (2)	Picidae	Piciformes	Европа
» (1)	Ramphastidae	»	Ю. Америка
» (2)	Psittacidae	Psittaciformes	Ю. Америка, Африка
» (2)	Columbidae	Columbiformes	Азия, Африка
» (2)	Phasianidae	Galliformes	Европа, Африка
» (1)	Phoeniculidae	Upupiformes	То же
<i>Calamincola</i> (1)	Cucullidae	Cuculiformes	Сев. Америка

Примечание. \* — переход.

*lus canoris* Swainson (Cuculiformes: Cuculidae) в Киргизии (Bochkov, Mironov, 1998). Остальные 7 видов этого рода известны исключительно с ржанкообразных птиц. Данный пример трудно поддается объяснению ввиду отсутствия прямых экологических связей между кукушками и ржанкообразными птицами.

Среди пикобиин виды рода *Picobia* связаны с птицами 6 отрядов: Passeriformes, Piciformes, Upupiformes, Galliformes, Columbiformes и Psittaciformes. Второй род этого подсемейства — *Calamincola* включает только один вид, паразитирующий на *Crotophaga sulcirostris* L. (Cuculiformes: Cuculidae) (Casto, 1977; Skoracki et al., 2004).

Паразито-хозяйинные связи сирингофилид были проанализированы Китли и Джонсоном (Kethley, Johnston, 1975). Согласно данным этих авторов, филогенетические паттерны сирингофилид и их хозяев сильно отличаются и филогенетический параллелизм между этими клещами и их хозяевами отсутствует (Kethley, Johnston, 1975). По нашему мнению, такие «негативные» результаты обусловлены тем, что система сирингофилид, использованная в анализе паразито-хозяйинных связей, базировалась на фенетическом подходе (Johnston, Kethley, 1973). Данная система отражает, так называемое, «общее сходство» и не может рассматриваться как действительная реконструкция филогенетических связей Syringophilidae. К сожалению, проведение кладистического анализа этого семейства в настоящее время затруднительно по нескольким причинам. Распределение внешне-морфологических при-

знаков среди представителей различных родов сирингофилин носит мозаичный характер, и невозможно выделить какие-либо морфологические тенденции или стабильные сочетания признаков, характеризующие их надродовые группировки. Предполагается, что такой тип распределения признаков вызван особенностями экологии этих клещей (Bochkov et al., 2004). Условия обитания в очинах птиц, принадлежащих к разным таксонам, относительно стабильны и сходны. Поэтому в различных филогенетических линиях сирингофилин многие признаки, такие как отсутствие определенных щетинок идиосомы и ног и редукция щитов, вероятно, происходили независимо и, возможно, случайно. Таким образом, построение филогении сирингофилид на данных внешней морфологии представляется весьма сложным из-за большого числа гомеоплазий и относительно небольшого числа филогенетически информативных признаков. К тому же наше знание биоразнообразия сирингофилид еще весьма неполно. Следуя оценке Джонсона и Китли (Johnston, Kethley, 1973), данное семейство должно включать примерно 5000 видов. В этом случае только 3.3 % сирингофилид описаны к настоящему времени. Однако эти данные касаются видового уровня, тогда как, судя по распространению этих клещей по хозяевам, можно заключить, что нам известно уже более 20 % родов сирингофилид.

Несмотря на большие пробелы в наших знаниях, случаи горизонтального переноса и широкий круг хозяев у некоторых видов, следы филогенетического параллелизма между сирингофилидами и их хозяевами все же постепенно намечаются. Свидетельство тому — приуроченность большинства родов к определенному отряду или группе близкородственных семейств хозяев, а также близкие связи между некоторыми родами сирингофилид, связанными с хозяевами одного отряда или группой близкородственных отрядов. Например, 4 рода — *Peristerophila*, *Psittaciphilus*, *Castosyringophilus* и *Terratosyringophilus* формируют предположительно монофилетическую группу родов, которую можно охарактеризовать отсутствием щетинок  $vi$ ,  $vs^{\text{II}}$  и  $d^{\text{PI}}$  и короткими щетинками  $d4$  и  $d5$  (Bochkov, Perez, 2002). Эти клещи паразитируют на птицах отрядов Psittaciformes и Columbiformes, чье родство признается многими орнитологами (Кэрролл, 1993).

Три из четырех родов, связанных с Galliformes, — *Syringophilus*, *Colinophilus* и *Mironovia* — весьма близки по своей морфологии (Bochkov et al., 2004).

Родственные связи среди сирингофилин, паразитирующих на Charadriiformes (6 родов) или на Passeriformes (9 родов), не столь явные. Однако даже в случаях этих родовых группировок родственные связи некоторых родов, например *Selenonycha* и *Greagonycha* (паразиты ржанкообразных), очевидны (Kethley, 1970).

Линия II. Хейлетоидные клещи, принадлежащие к этой филогенетической линии, представлены двумя ветвями. Первая ветвь включает сем. Naupirhynchidae, которое представлено эндо- и эктопаразитами птиц и змей. Вторая ветвь включает 2 семейства внутрикожных паразитов млекопитающих — Demodicidae и Psorergatidae. Исходя из полученной филогенетической гипотезы и широкого распространения клещей линии II по таксонам птиц и млекопитающих, нами было выдвинуто предположение о том, что их общий предок мог паразитировать еще на общем предке птиц и млекопитающих (Бочков, 2002). Мы, однако, не можем отрицать и возможность перехода клещей с птиц на млекопитающих или, наоборот, с млекопитающих на птиц, на более поздних стадиях расхождения этих групп позвоночных. Вероятная причина изначального отсутствия хейлетоидов на современных рептилиях связана с особенностями линьки этих хозяев



(офиоптины, паразитирующие на змеях, перешли на рептилий вторично — как мы покажем в дальнейшем). Чешуйчатые рептилии линяют целиком или крупными кусками покровов (Landmann, 1986). К тому же у них отсутствуют кожные железы (прибежище некоторых внутрикожных хейлетоидей). Высокая вероятность отпадения во время линьки, по-видимому, препятствовала возникновению постоянного внутрикожного паразитизма на рептилиях у хейлетоидов. Эти клещи, вероятно, отсутствуют и на крокодилах по причине их водного образа жизни. У птиц кожа подвергается значительным эволюционным изменениям, отдаленно сравнимым с таковыми у млекопитающих. Это позволило ряду харпиринхид перейти к внутрикожному паразитизму на птицах, сходному с таковым, наблюдаемым у сем. *Psorergatidae*.

Косвенным аргументом глубокой древности связей хейлетоидов и позвоночных служит находка яиц клещей на перьях динозавров из нижнего Мела в северо-восточной Бразилии (Martill, Davis, 1998). Авторы находки считают, что эти яйца были отложены перьевыми клещами (*Astigmata: Psoroptida*). Однако округлая форма яиц свидетельствует скорее об их сходстве с таковыми хейлетоидей, нежели чем с продолговатыми яйцами перьевых клещей.

Сем. *Harpirhynchidae*. Семейство харпиринхид включает 3 подсемейства, 2 подсем. *Harpirhynchinae* и *Harpuralpinae* представлены эктопаразитами птиц, и последнее подсем. *Ophioptinae* — эктопаразитами змей надсем. *Colubroidea* (табл. 3). Большинство видов семейства являются олигоксенными паразитами (Bochkov et al., 1999). По оценке Мосса (Moss, 1979), сем. *Harpirhynchidae* должно включать не менее 2.5 тыс. видов. В настоящее время слабая изученность видового разнообразия данного семейства препятствует проведению серьезных коэволюционных исследований. Реконструкция филогении семейства и анализ его паразито-хозяйственных связей был предпринят Бочковым с соавт. (Bochkov et al., 1999). Согласно разработанной нами филогенетической гипотезе, семейство харпиринхид распадается на 2 эволюционные ветви — харпиринхин и харпипалпин—офиоптин и, безусловно, является монофилетической группой, обладающей комплексом уникальных синапоморфий. Особенно характерным для представителей этого семейства является строение гнатосомы (Bochkov et al., 1999; Бочков, 2002). Поэтому предположение Мосса (Moss, 1979) о независимом происхождении подсемейств *Harpirhynchinae* и *Harpuralpinae* от свободноживущих хейлетообразных хищников (не подкрепленное соответствующими аргументами) является безосновательным.

Харпиринхины (57 видов 10 родов) известны с птиц 16 отрядов (Moss, 1979). Они живут на поверхности кожи своих хозяев или внедряются в нее, образуя цисты (Moss, 1979; Literak et al., 2005). Согласно филогенетической гипотезе Курочкина (1993), все рецентные птицы относятся к 3 основным филогенетическим линиям. Среди них харпиринхины паразитируют на птицах, принадлежащих как к *Paraneornithes* (*Galliformes* и *Anseriformes*), так и *Neornithes* (20 отрядов) (табл. 3). С палеорнит (*Struthioniformes*, *Ralliformes*, *Tinamiformes*, *Casuariiformes* и *Apterygiformes*) харпиринхиды не известны. Виды наиболее архаичного рода *Harpurhynchoides* известны с птиц 12 отрядов, включая паранеорнит (Moss, 1979; Fain, 1994a). Столь широкое распространение видов этого рода на хозяевах, вероятно, объясняется его ранним происхождением и паразитированием еще на общих предках паранеорнит и неорнит. Виды родов *Neharpyrhynchus* и *Metharpyrhynchus* паразитируют на птицах отряда *Passeriformes*, помимо этого, виды первого рода

Таблица 3  
 Распределение родов сем. Harpirhynchidae по семействам хозяев (Aves)  
 Table 3. Generic distribution of harpirhynchidae on host families (Aves)

Род клещей (число видов)	Семейство хозяев	Отряд хозяев	Распространение
Harpirhynchinae			
<i>Anharpyrhynchus</i> (1)	Corvidae, Meliphagidae	Passeriformes	Европа, Африка, Австралия
<i>Cypsharpyrhynchus</i> (1)	Apodidae	Apodiformes	Африка
<i>Harpirhynchus</i> (3)	Alaudidae, Corvidae, Fringillidae, Icteridae, Sylviidae, Timaliidae	Passeriformes	Сев. Америка, Евразия
<i>Harpyrhynchoides</i> (8)	Alaudidae, Corvidae, Emberrizidae, Fringillidae, Muscicapidae	»	То же
» (1)	Picidae	Piciformes	Сев. Америка
» (3)	Numididae, Phasianidae	Galliformes	Европа, Африка
» (1)	Scolopacidae	Charadriiformes	Европа
» (6)	Columbiformes	Colombiformes	Ю. Америка, Европа, Африка
» (2)	Ardeidae, Ciconiidae	Ciconiiformes	Сев. Америка, Европа, Африка
» (1)	Accipitridae	Accipitriformes	Европа
» (8)	Psittacidae	Psittaciformes	Ю. Америка, Азия, Африка, Австралия
» (2)	Tytonidae, Strigidae	Strigiformes	Европа
» (1)	Anatidae	Anseriformes	Евразия, Африка
» (1)	Coliidae	Coliiformes	Африка
» (1)	Cuculidae	Cuculiformes	»
<i>Harpyrhynchiella</i> (1)	Apodidae	Apodiformes	Европа
<i>Metharpyrhynchus</i> (3)	Estrildidae, Ploceidae, Sylviidae	Passeriformes	Африка
» (1)	Picidae	Piciformes	»
<i>Perharpyrhynchus</i> (2)	Jacanidae, Recurvirostridae	Charadriiformes	Зоопарк г. Антверпена
<i>Ralliharpirhynchus</i> (2)	Rallidae	Gruiformes	Зоопарк г. Антверпена, Африка
<i>Trichorhynchiella</i> (1)	Estrildidae	Passeriformes	Азия
Harpyalpiniae			
<i>Harpyalpus</i> (6)	Corvidae, Emberezidae, Eurylanmiidae, Fringillidae, Paridae, Ploceidae, Trogloditidae, Turdidae	Passeriformes	Сев. Америка, Европа, Африка
<i>Harpyalpoides</i> (4)	Emberizidae, Hirundinidae, Sturnidae, Turdidae	»	То же
Ophioptinae			
<i>Afrophioptes</i> (2)	Colubridae	Serpentes	Африка

связаны с колибри (Apodiformes: Trochilidae), а второго — с дятлами (Piciformes: Picidae) (Fain, 1995). Остальные 7 родов представлены немногими видами, чье распространение ограничено хозяевами одного отряда. Виды 3 родов *Harpirhynchus*, *Anharpyrhynchus* и *Trichorhynchiella* являются паразитами воробьинообразных птиц; виды 2 родов — *Cypsharpyrhynchus* и *Harpurhynchiella* паразитируют на стрижах (Apodiformes: Apodidae); виды рода *Perharpyrhynchus* связаны с птицами отряда Charadriiformes; представители рода *Ralliharpirhynchus* зарегистрированы исключительно на хозяевах сем. Rallidae (Gruiformes) (Fain, 1995).

Подсем. Нагруппалпинае (10 видов 2 родов) известно с воробьинообразных птиц 10 семейств (Bochkov et al., 1999). Все они связаны с высшими воробьинообразными подотряда Oscines. Согласно данным Мосса (Moss, 1979), большинство видов подсемейства внедряются в кожу крыльев, образуя цисты. Взрослые харпипальпины менее специализированы морфологически, чем харпиринхины. Задние ноги этих клещей имеют полный набор сегментов, а хетом идиосомы более полон, чем у харпиринхин. Парадоксально, что такие морфологически архаичные паразиты, как харпипальпины, связаны со столь эволюционно продвинутыми хозяевами, какими являются воробьинообразные (Moss, 1979; Lombert, Moss, 1983). Однако, с другой стороны, неполовозрелые стадии харпипальпин имеют в своем строении весьма продвинутые черты. У них отсутствуют ноги, гнатосома смещена на вентральную сторону тела, а хетом идиосомы сильно редуцированы (Lombert, Moss, 1983; Bochkov et al., 1999). Вероятно, что мы наблюдаем здесь две разные эволюционные тенденции. В случае харпиринхин наибольшим изменениям подвергаются взрослые клещи, тогда как у харпипальпин таковым подвергаются неполовозрелые стадии (Lombert, Moss, 1983). Имеется и другое альтернативное или дополнительное объяснение паразитизма таких морфологически «примитивных» клещей, как харпипальпины, на высших воробьинообразных. Филогенетические связи Passeriformes с высшими Neornites не ясны. Вполне вероятно, что они представляют собой рано отделившуюся и затем бурно эволюционировавшую ветвь (Курочкин, 1993). Причем, различные паразитологические данные косвенно подтверждают гипотезу раннего возникновения воробьинообразных. Так, с птицами этого отряда связаны виды сем. Rhinonyssidae (Mesostigmata: Dermanyossoidea) и Ereyetidae (Prostigmata: Eupodina), которые считаются довольно архаичными в пределах данных семейств (Moss, 1979). Представители сем. Proctophyllodidae (Astigmata: Analgoidea), паразитирующие исключительно на воробьинообразных и являющиеся наиболее продвинутыми по своей морфологии среди перьевых клещей, характеризуются тем не менее многими примитивными признаками (Миронов, 1998). Подтверждение гипотезы о большей древности Passeriformes могло бы, таким образом, объяснить данные особенности паразито-хозяйственных связей воробьинообразных.

Представители подсем. Офиоптинае (17 видов 2 родов) паразитируют между чешуями змей 2 близкородственных семейств Colubridae и Elapidae, объединяемых в надсем. Colubroidea (Rieppel, 1988) (табл. 3). Виды рода *Ophiotes* широко распространены на змеях обоих семейств, в то время как виды рода *Afrophiotes* ограничены в своем распространении африканскими Colubridae (Fain, 1964, 1965; Veron, 1974; Lizaso, 1981).

Офиоптины принимались в качестве самостоятельного семейства большинством авторов (Kethley, 1970; Krantz, 1978). Однако в полученной нами кладограмме (Bochkov et al., 1999) это семейство оказалось внутри кластера,

объединяющего харпиринхид, как сестринская группа подсем. *Harpyralpinae*. Узел, связывающий *Harpyralpinae* и *Ophiortidae*, поддержан многими уникальными синапоморфиями. В частности, неполовозрелые стадии обеих подсемейств имеют почти идентичное строение. Столь глубокие сходства между этими таксонами вряд ли могли возникнуть независимо, и поэтому офиоптины были включены в харпиринхид в качестве отдельного подсемейства (Vochkov et al., 1999). Имеются 2 гипотезы, объясняющие возникновение паразитизма офиоптин на змеях (Vochkov et al., 1999). Согласно первой гипотезе, змеи получили этих клещей через общих с птицами предков. Данная гипотеза, однако, очень уязвима, поскольку, во-первых, не объясняет родственных отношений офиоптин именно с харпипальпинами, а во-вторых, требует допустить, что харпиринхиды вымерли на всех рептилиях, но почему-то сохранились на змеях именно надсем. *Colubroidea*. Альтернативная гипотеза, принимаемая нами, была высказана Китли (Kethley in Lombert, Moss, 1983). Так, хозяева офиоптин, змеи семейств колубрид и элапид, нередко поедают воробьинообразных птиц, и общий предок этих семейств мог получить от них харпипальпинообразных клещей. Поэтому мы склонны рассматривать паразитизм офиоптин на змеях как результат перехода с воробьинообразных птиц.

Таким образом, можно заключить, что сем. *Harpirhynchidae*, по-видимому, сформировалось на общих предках современных неогнат и палеогнат, появившихся не позднее верхнего Мела (Кэрролл, 1993). Более позднее происхождение этого семейства на каком-либо отряде птиц и последующий переход его представителей на птиц других отрядов представляется маловероятным, учитывая широкое распространение харпиринхид на птиц разных отрядов. Отсутствие харпиринхид на палеорнитах не является доказанным. Кроме того, рецентные *Palaeornithes* весьма специализированы и могли вторично утратить этих клещей.

Вторая филогенетическая ветвь, представленная сем. *Psorergatidae* и *Demodicidae*, вероятно, сформировалась на ранних териевых млекопитающих до их разделения на сумчатых и плацентарных.

Сем. *Psorergatidae*. Дисковидные представители сем. *Psorergatidae* — весьма специфичные моно- или олигоксенные внутрикожные паразиты, зарегистрированные на плацентарных млекопитающих 25 семейств 9 отрядов (табл. 4). К настоящему времени известно около 70 видов псорергатид, относящихся к 3 родам. Все они приурочены к одному или нескольким видам хозяев в пределах одного рода. В роде *Psorergates* известны случаи сингоспальности 2 видов клещей с различной локализацией. Например, описан случай одновременного паразитирования видов *Psorergates auricola* Lukoschus et al., 1967 и *P. pitymidis* Lukoschus et al., 1967 соответственно на ушах и ногах *Pitymys duodecimcostatus* (Rodentia: Cricetidae) (Lukoschus et al., 1967).

Гипотеза филогении псорергатид была разработана с кладистических позиций Гиезенем (Giesen, 1990). Дальнейшее изложение во многом основано на анализе его данных.

Виды рода *Psorergates*, центрального рода семейства, связаны с млекопитающими 3 отрядов и разделены на несколько групп, монофилия которых подтверждена кладистическим анализом (Giesen, 1990). На сорикоморфах паразитируют виды группы *insectivora*. Кладистический анализ подтвердил монофилию данной группы. На грызунах подотряда *Sciuromorpha* обитают представители 2 групп видов. С беличьими сем. *Sciuridae* (*Sciuromorpha*) связаны виды группы *sciuricola*. Паразитизм *Psorergates tupaiae* Giesen et Lu-

Таблица 4

Распределение родов сем. Psorergatidae по семействам хозяев (Mammalia)  
(по: Giessen, 1990, с исправлениями и дополнениями)

Table 4. Generic distribution of Psorergatidae on host families (Mammalia)  
(after: Giesen, 1990 with corrections and additions)

Род клещей (число видов)	Семейство хозяев	Отряд хозяев	Распространение
<i>Psorergates</i> (14)	Cricetidae	Rodentia	Сев. Америка, Европа
» (9)	Muridae	»	Евразия, Африка
» (3)	Sciuridae	»	Сев. Америка, Евразия, Африка,
» (3)	Gliridae	»	Европа
» (1)	Tupaiaidae	Scandentia	Азия
» (9)	Soricidae	Soricomorpha	Евразия, Сев. и Ю. Америка
» (3)	Talpidae	»	Евразия
<i>Psorergatoides</i> (3)	Vespertilionidae	Chiroptera	Евразия, Африка, Австралия
» (2)	Molossidae	»	Ю. Америка, Азия
» (1)	Nycteridae	»	Африка
» (1)	Megadermatidae	»	»
» (1)	Desmodontidae	»	Ю. Америка
» (5)	Phyllostomidae, *Emballonuridae	»	То же
» (3)	Emballonuridae	»	Ю. Америка, Азия
» (1)	Rhinolophidae	»	Евразия, Африка
» (1)	Hipposideridae	»	Африка
<i>Psorobia</i> (2)	Bovidae	Artiodactyla	Сев. Америка, Африка, Австралия
» (1)	Castoridae	Rodentia	Сев. Америка
» (1)	Hystriidae	»	Ю. Африка
» (1)	Bathyergidae	»	То же
» (1)	Leporidae	Lagomorpha	Сев. Америка
» (1)	Cercopithecidae	Primates	Африка
» (1)	Macroscelididae	Macroscelidea	»
» (2)	Mustelidae	Carnivora	Европа

Примечание. \* — переход.

koschus, 1982 на *Tupaia dorsalis* (Scandentia: Tupaiaidae), вида, также входящего в данную группу, по нашему мнению, является следствием вторичного перехода клещей группы *sciuricola* с тропических белок на тупай. Эти хозяева ведут сходный образ жизни, обитая на деревьях. Виды второй группы *gli-ricola* приурочены к соневым (Gliridae). Остальные 3 группы видов рода *Psorergates* паразитируют на грызунах подотряда Муоморфа. Виды группы *dissimilis* связаны с хомякообразными (Cricetidae). Паразитизм *Psorergates micromydis* Lukoschus et al., 1967, относящегося к этой группе, на *Micromys minutus* (Muridae), по-видимому, есть следствие вторичного перехода с хомякообразных. Виды группы *muricola* связаны с мышинными (Muridae), и единственный случай паразитизма на хомякообразных (*Psorergates agrestis* Lukoschus et al., 1967 на *Microtus agrestis*) можно объяснить вторичным переходом с мышинных. Виды последней группы *apodemi* связаны как с мышинными (3 вида), так и с хомякообразными (6 видов), и определить первичных

хозяев для этой группы в настоящее время не представляется возможным. Кладистические отношения между вышеперечисленными группами видов остались практически не разрешенными.

Виды рода *Psorergatoides* связаны исключительно с рукокрылыми подотряда Microchiroptera. Кладограмма, построенная Гиесеном (Giesen, 1990) для видов этого рода, хорошо согласуется с их распределением по хозяевам. Практически все виды, входящие в тот или иной кластер, приурочены к одному семейству рукокрылых. Однако связи между видовыми группировками клещей не отражают кладистических отношений между семействами рукокрылых, причиной чего может являться крайняя скудность наших данных о биоразнообразии этих клещей.

Род *Psorobia* — парафилетический таксон, включающий наиболее примитивные виды семейства, паразитирующие на млекопитающих 6 неродственных отрядов (табл. 4). В кладограмме Гиесена (Giesen, 1990) виды этого рода образуют 3 группы. Первые 2 группы представлены отдельными ветвями, которые коренятся в основании кладограммы и содержат каждая один вид соответственно с прыгунчиков и парнокопытных. Последняя группа образует хенниговую гребенку, включающую виды, обнаруженные на остальных хозяевах — хищных, грызунах, зайцеобразных и приматах.

Поскольку виды рода *Psorobia* являются наиболее морфологически примитивными, сохранившими в своем строении ряд щетинок, исчезнувших у других представителей семейства (Giesen, 1990), их настоящее мозаичное распространение по представителям когорты Epitheria можно объяснить паразитизмом еще на предках этой когорты, адаптивная радиация которых дала все разнообразие эвтериевых млекопитающих (Кэрролл, 1993). Интересно, что в пределах довольно молодого и в целом прогрессивного отряда грызунов виды рода паразитируют, в отличие от видов рода *Psorergates*, на представителях сем. Castoridae (Castorimorpha) и на представителях подотряда Hystricognathi (сем. Bathyergidae и Hystricidae) и отсутствуют на наиболее продвинутых грызунах подотряда Myomorpha.

Резюмируя все сказанное выше, можно заключить, что судя по распространению псорергатид по хозяевам, реальное биоразнообразие этого семейства очень высоко, и учитывая, что большинство видов эвтериевых млекопитающих имеет хотя бы один вид этих клещей, число видов в этом семействе может превысить 4000. С другой стороны, несмотря на такое потенциальное видовое богатство, большинство родов этого семейства, вероятно, уже выявлено. Отсутствие псорергатид на сумчатых объясняется относительно слабой изученностью паразитофауны последних, и мы полагаем, что формирование этого семейства происходило еще на общих предках сумчатых и плацентарных млекопитающих. Тогда как отсутствие псорергатид на крыланах, хозяевах довольно хорошо исследованных в отношении паразитических акариформных клещей, пока трудно объяснить.

Сем. Demodicidae. Червеобразные клещи сем. Demodicidae (около 100 видов 7 родов) (табл. 5) являются морфологически более специализированными, чем Psorergatidae, в особенности это касается их неполовозрелых стадий, идиосома которых зачастую несет пару мощных латеральных выростов. Эти паразиты населяют в основном волосяные фолликулы и кожные железы, но встречаются в ряде случаев и в верхних слоях эпидермиса (Nutting, 1985; Bukva, 1991). Известны так же случаи их обнаружения в передней части эпителия кишечного тракта и клиторальных железах домовой мыши (Bukva, 1991). В настоящее время демодициды известны как с сумчатых, так и с плацентарных млекопитающих, принадлежащих к 32 семействам 14 от-

Таблица 5

Распределение родов сем. Demodicidae по семействам хозяев (Mammalia)

Table 5. Generic distribution of Demodicidae on host families (Mammalia)

Род клещей (число видов + подвидов)	Семейство хозяев	Отряд хозяев	Распространение
<i>Apodemox</i> (1)	Soricidae	Soricomorpha	Европа
<i>Demodex</i> (3)	»	»	»
» (1)	Talpidae	»	»
» (1)	Erinaceidae	Erinaceomorpha	»
» (1)	Tupaiaidae	Scandentia	Азия
» (1)	Cercopithecidae	Primates	лаб., Сев. Америка
» (1)	Cebidae	»	Ю. Америка
» (2+1)	Hominidae	»	Космополит
» (2)	Mystacinidae	Chiroptera	Новая Зеландия
» (5)	Vespertilionidae	»	Сев. Америка, Европа
» (3)	Phyllostomidae	»	Сев. и Ю. Америка
» (1)	Molossidae	»	Ю. Америка
» (6)	Pteropodidae	»	Ю. Америка, Азия, Австралия,
» (1)	Gliridae	Rodentia	Европа
» (1)	Sciuridae	»	»
» (12)	Muridae	»	Космополит
» (12)	Cricetidae	»	Сев. Америка, Евразия
» (1)	Caviidae	»	Ю. Америка
» (1)	Leporidae	Lagomorpha	Космополит
» (1)	Phocidae	Carnivora	Сев. Америка
» (2)	Canidae	»	Космополит
» (4)	Felidae	»	»
» (2)	Ursidae	»	Сев. Америка, Азия
» (1)	Otariidae	»	Сев. Америка
» (2)	Mustelidae	»	Европа
» (5)	Cervidae	Artiodactyla	Сев. Америка, Евразия
» (7)	Bovidae	»	Космополит
» (1)	Suidae	»	Европа
» (1)	Equidae	Perrisodactyla	Космополит
» (1)	Dasypodidae	Tubulidentata	Сев. Америка
» (2)	Dasyuridae	Dasyuromorphia	Австралия
» (1)	Didelphidae	Didelphimorphia	Сев. Америка
<i>Ophthalmodex</i> (1)	Muridae	Rodentia	Европа
» (2)	Vespertilionidae	Chiroptera	Сев. Америка, Австралия
» (1)	Rhinolophidae	»	Австралия
» (1)	Phyllostomidae	»	Ю. Америка
» (1)	Molossidae	»	То же
» (1)	Pteropodidae	»	» »
<i>Pterodex</i> (1)	»	»	» »
<i>Rhinodex</i> (1)	Galagidae	Primates	Африка
<i>Soricidex</i> (1)	Soricidae	Soricomorpha	Европа
<i>Stomatodex</i> (1)	Burramyidae	Diprotodontia	Австралия
» (1)	Pteropodidae	Chiroptera	Африка
» (2)	Vespertilionidae	»	Европа
» (1)	Galagidae	Primates	Африка

рядов (табл. 5). Мы рассматриваем здесь только описанные виды, и поэтому, несмотря на заявление Наттинга об обнаружении демодицид, являющихся «unreported but in hand» (Nutting, 1985: p. 633), на Hyracoidea, мы не включили Hyracoidea в число их хозяев.

Следует ожидать, что почти все виды териевых млекопитающих имеют, как минимум, 1 вид демодицид, и поэтому реальное число видов в этом семействе может равняться 5000 (Bukva, 1991). Как правило, каждый вид демодицид приурочен к одному виду хозяина (Nutting, Desch, 1979). Известны, однако, случаи нахождения клещей одного вида с таксономически близких, но самостоятельных видов хозяев: *Demodex nanus* Hirst, 1918 на крысах *Rattus norvegicus* и *R. rattus* (Rodentia: Muridae) (Desch, 1987), *Demodex kutzeri* Bukva, 1987 на оленях *Cervus elaphus* и *C. nippon* (Artiodactyla: Cervidae) (Bukva, 1987) и *Demodex bovis* Stiles, 1895 на быке и бизоне (Izdebska, 2006). Сингоспитальность широко распространена у демодицид, и на одном виде хозяина, как правило, обитают от 2 до 3 видов клещей одного рода, локализация которых всегда отлична. Для 64 % из описанных видов рода *Demodex* зарегистрировано совместное обитание на хозяине (Nutting, Desch, 1979). Яркие примеры совместного обитания демодицид разных видов — обнаружение на человеке 2 самостоятельных видов: *Demodex folliculorum* (Simon, 1842) (волосяные фолликулы) и *D. brevis* Akbulatova, 1963 (сальные железы) (Nutting, 1979) или 3 видов рода *Demodex* на корове и 2 на овце (Bukva, 1991). Виды из различных типов местообитаний отличаются между собой характером морфологических адаптаций (Bukva, 1991, 1996). Причем представители рода *Demodex*, обладающие наиболее генерализованными для этого семейства признаками, обитают в волосяных фолликулах, на основании чего этот тип местообитаний считается исходным для Demodicidae (Nutting, 1985).

Виды рода *Demodex* (86 валидных названий) наиболее широко распространены по таксонам хозяев, они зарегистрированы на представителях 31 семейства 13 отрядов млекопитающих (табл. 5), населяя в основном различные кожные железы. В статье, посвященной распределению видов рода *Demodex* по хозяевам, Наттинг и Деш (Nutting, Desch, 1979) высказали мнение, что демодексы являются надежными индикаторами филогении хозяев на всех таксономических уровнях. Иллюстрацией к этому высказыванию послужило иерархическое упорядочивание ими признаков данных клещей, с помощью которого можно выделить видовые группировки, в свою очередь соответствующие таксономическим подразделениям хозяев.

Высокая специфичность демодексов не вызывает сомнений. Однако приведенное утверждение о соответствии надвидовых группировок демодексов таковым хозяев звучит скорее как декларация, поскольку формально такие группировки не были выделены, а виды, входящие в них, не перечислены. При иллюстрации соответствия групп клещей родам, семействам и более высоким таксономическим категориям млекопитающих, этими авторами были использованы лишь отдельные примеры сходства видов клещей с филогенетически близких хозяев. Тогда как действительно убедительным примером наличия параллельной эволюции между видами этого рода и их хозяевами была бы дробная система *Demodex* или схема их кладистических отношений для сопоставления с филогенией хозяев. Полученные в дальнейшем данные указывают на высокую вероятность параллельного возникновения признаков, обладающих, по мнению Наттинга и Деша (Nutting, Desch, 1979), высоким филогенетическим значением (Bukva, 1982). Кроме того, использование авторами в своих построениях большо-



го числа неописанных «видов» делает анализ их данных весьма затруднительным.

Помимо рода *Demodex*, семейство включает еще 6 малочисленных родов: виды рода *Ophthalmodex* паразитируют в эпителии век, роговице и слезных протоках рукокрылых и грызунов 6 семейств; *Stomatodex* — в ротовой полости и пищевode приматов и рукокрылых 4 семейств; *Rhinodex* — в носовой полости приматов сем. Galagidae; *Soricidex* и *Apodemodex* — в волосяных фолликулах землероек сем. Soricidae; а *Pterodex* в кожном эпителии крыланов (Pteropodidae) (табл. 5). К сожалению, накопленные к настоящему времени данные не позволяют сделать каких-либо серьезных заключений о действительном распространении клещей этих родов.

Широкое распространение демодицид по различным таксонам хозяев и их строгая специфичность позволяют заключить, что формирование семейства, а, возможно, и обособление некоторых родов (*Demodex*, *Stomatodex*) происходили еще на общих предках сумчатых и плацентарных млекопитающих. Виды сем. Demodicidae, являясь в большинстве случаев строго моноксенными паразитами, могут выступать как видовые маркеры своих хозяев. Вполне возможно, что и их надвидовые группировки отражают, хотя бы частично, филогенетические связи млекопитающих. Однако, как из-за слабой разработанности надвидовой систематики демодицид, так и недостаточности знаний по их реальному распространению на хозяевах, гипотеза о параллелизме филогений демодицид и их хозяев остается во многом умозрительной. Серьезным препятствием к созданию надвидовой системы остается относительно «бедный» набор морфологических признаков, многие из которых, особенно редукции, имеют высокую вероятность гомеопластического происхождения (Вуква, 1991). Вероятно, ведущую роль в филогенетике демодицид будут играть молекулярные методы.

Можно заключить, что паразитизм возникал явно независимо в многочисленных филогенетических ветвях (надсемействах) элеутеренгон. Клещи сем. Pterygosomatidae (Pterygosomatoidea) паразитируют на почвенных артроподах и ящерицах. Представители сем. Myobiidae (Myobioidea) связаны с мелкими млекопитающими. Клещи большинства семейств надсем. Cheyletoidea паразитируют на широком круге позвоночных животных — птицах, млекопитающих и некоторых рептилиях. Тогда как клещи многих семейств Heterostigmata являются паразитоидами или истинными паразитами насекомых, а некоторые и растений. Наконец, надсем. Tetranychosida представлено высоко специализированными паразитами сосудистых растений (Krantz, 1978). Некоторые филогенетические линии, такие как Heterostigmata и Cheyletoidea, представлены рядами жизненных форм, включающими свободноживущих хищников, хищников—нидицолов и высоко специализированных экто- и эндопаразитов (Lindquist, 1986; Бочков, 2002). Представители некоторых филогенетически удаленных ветвей выработали сходные адаптации к хищничеству и паразитизму, такие как хелицеры, слитые в стилефор, или дорсально расположенное генитальное отверстие самцов (Vochkov et al., 2008). Тем не менее, несмотря на эти конвергентные сходства, условия перехода к паразитическому образу жизни серьезно отличаются у клещей разных эволюционных линий. За немногими исключениями, каждая филогенетическая ветвь элеутеренгон связана с определенной группой хозяев. Временный паразитизм на личиночной стадии, присущий большинству Parasitengona, не встречается у этих клещей. Для большинства паразитических элеутеренгон характерен постоянный паразитизм, исключая клещей трибы Chelonotini (Cheyletidae), у которых паразитируют только самки

(Бочков, 2004). Стоит добавить, что элеутеренгоны, являясь как правило моно- или олигоксенными паразитами, представляют собой удобные модели для коэволюционных исследований (Fain, 1994b).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Я признателен за критическое прочтение рукописи члену-корреспонденту РАН Ю. С. Балашову и доктору биологических наук Н. А. Филипповой (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия). В ходе работы широко использовались коллекции Музея зоологии Мичиганского университета, США (куратор В. М. OConnor) и Королевского института естественной истории, Бельгия (куратор G. Wauthy).

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (№ 08-04-90412-Укр\_а и 08-04-00754а).

#### Список литературы

- Бочков А. В. 2002. Классификация и филогения клещей надсемейства Cheyletoidea (Acari: Prostigmata). Энтомол. обозр. 81 (2) : 488—513.
- Бочков А. В. 2004. Клещи семейства Cheyletidae (Acari: Prostigmata): филогения, распространение, эволюция и анализ паразито-хозяйинных связей. Паразитология. 38 (2) : 122—138.
- Волгин В. И. 1969. Клещи семейства Cheyletidae мировой фауны. Л.: Наука. 432 с.
- Курочкин Е. Н. 1993. Основные этапы эволюции класса Aves: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: Палеонтол. ин-т РАН. 65 с.
- Кэрролл Р. 1993. Палеонтология и эволюция позвоночных. Т. 2. М.: Мир. 280 с.
- Миронов С. В. 1998. Перьевые клещи семейств Avenzoariidae и Alloptidae (систематика, филогения и коэволюционные отношения с птицами: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб.: Зоол. ин-т РАН. 65 с.
- Beron P. 1974. Deuxieme contribution a l'etude des acariens parasites des reptiles: *Ophioptes beshkovi* sp. n. (Ophioptidae) et *Hemilaelops piger* (Berl.) (Ixodorhynchidae) de Bulgarie. Comptes Rendus de l'Académie Bulgare des Sciences, 27 : 689—692.
- Bochkov A. V., Fain A. 2001. Phylogeny and system of the Cheyletidae (Acari : Prostigmata) with special reference to their host-parasite associations. Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Entomologie. 71 : 5—36.
- Bochkov A. V., Fain A., Skoracki M. 2004. New quill mites of the family Syringophilidae (Acari: Prostigmata). Systematic Parasitology. 57 : 135—150.
- Bochkov A. V., Mironov S. V. 1998. Quill mites of the family Syringophilidae Lavoipierre, 1953 (Acariformes: Prostigmata) parasitic on birds (Aves) of the fauna of the former USSR. Acarina. 6 : 3—16.
- Bochkov A. V., Mironov S. V., Fain A. 1999. Phylogeny and host-parasite relationships of the family Harpirhynchidae (Acari, Prostigmata). Acarina. 7 : 69—87.
- Bochkov A. V., OConnor B. M. 2008. A new mite superfamily Cloacaroida and its position within the Prostigmata (Acariformes). The Journal of Parasitology. 94 : 335—344.
- Bochkov A. V., OConnor B. M., Wauthy G. 2008. Phylogenetic position of the family Myobiidae within the Prostigmata (Acari: Acariformes). Zoologische Anzeiger. 247 : 15—45.
- Bochkov A. V., Perez T. 2002. New quill mites of the family Syringophilidae (Acari: Cheyletoidea) parasitizing Mexican parrots. Belgian Journal of Entomology. 4 : 145—159.
- Bukva V. 1982. *Soricidex dimorphus* g. n., sp. n. (Acari: Demodicidae) from the common shrew, *Sorex araneus*. Folia Parasitologica. 29 : 343—349.
- Bukva V. 1987. *Demodex kutzeri* sp. n. (Acari: Demodicidae), an identical parasite of two species of deer, *Cervus elaphus* and *C. nippon pseudaxis*. Folia Parasitologica. 34 : 173—181.
- Bukva V. 1991. Structural reduction and topological retrieval: problems in taxonomy of Demodicidae. In: Modern acarology. Vol. I, The Hague, SPB Academic Publishing. 293—300.

- Bukva V. 1996. *Apodemox cornutus* gen. n. et sp. n. (Acari: Demodecidae): new genus and new species of the hair follicle mite from the Mediterranean water shrew, *Neomys anomalus* (Insectivora: Soricidae). *Folia Parasitologica*. 43 : 312–316.
- Casto S. D. 1976. Host records and observations of quill mites (Acarina: Syringophilidae) from Texas birds. *The Southwestern Entomologist*. 1 : 155–160.
- Casto S. D. 1977. *Cuculiphilus lobatus* gen. n., sp. n. representing a new subfamily of quill mites (Acarina: Syringophilidae) from the groove-billed ani, *Crotophaga sulcirostris* (Cuculiformes: Cuculidae). *Southwestern Naturalist*. 22 : 169–176.
- Cracraft J. 1988. The major clades of birds. In: *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*. Systematics Association. Special vol. N 35A, Oxford, Clarendon Press. 333–355.
- Desch C. E. 1987. Redescription of *Demodex nanus* (Acari: Demodicidae) from *Rattus norvegicus* and *R. rattus* (Rodentia). *Journal of Medical Entomology*. 24 : 19–23.
- Dickinson E. C. 2003. *The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world*. 3th edition. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 1040 p.
- Fain A. 1964. Les Ophioptidae acariens parasites des eailles des serpents (Trombidiformes). *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Entomologie*. 40 : 1–57.
- Fain A. 1965. Ophioptidae de l'Angola (Acarina: Trombidiformes). *Services Culturels Companhia de Diamantes de Angola, Lisboa*. 77 : 107–114.
- Fain A. 1994a. New observations on the Harpirhynchidae Dubinin, 1957 (Acari: Prostigmata). I. The subgenus *Harpirhynchus* (*Harpyrhynchoides*) Fain, 1972. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Entomologie*. 64 : 109–144.
- Fain A. 1994b. Adaptation, specificity and host-parasite coevolution in mites (Acari). *International Journal of Parasitology*. 24 : 1273–1278.
- Fain A. 1995. New observations on the Harpirhynchidae Dubinin, 1957 (Acari: Prostigmata). II. On some new or little-known taxa in the Harpirhynchinae. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Entomologie*. 65 : 73–100.
- Fain A., Bochkov A. V., Mironov S. V. 2000. New genera and species of quill mites of the family Syringophilidae (Acari: Prostigmata). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Entomologie*. 70 : 33–70.
- Giesen K. M. T. 1990. A review of the parasitic mite family Psorergatidae (Cheyletoidea: Prostigmata: Acari) with hypotheses on the phylogenetic relationships of species and species groups. *Zoologische Verhandlungen*. 259 : 1–69.
- Izdebska J. N. 2006. Skin mites (Acari: Demodecidae, Psoroptidae, and Sarcoptidae) of the European bison, *Bison bonasus*. *Biological Letters*. 43 : 169–174.
- Johnston D. E., Kethley J. B. 1973. A numerical phenetic study of the quill mites of the family Syringophilidae (Acari). *Journal of Parasitology*. 59 : 520–530.
- Kethley J. B. 1970. A revision of the family Syringophilidae (Prostigmata: Acarina). *Contributions of the American Entomological Institute*. 5 : 1–76.
- Kethley J. B., Johnston D. E. 1975. Resource tracking in birds and mammalian ectoparasites. *Entomological Society of America*. 9 : 229–236.
- Krantz G. W. 1978. *A Manual of Acarology*, 2th ed. Corvallis, Oregon State University Bookstores. 509 p.
- Landmann L. 1986. The skin of reptiles: epidermis and dermis. In: *Biology of the integument*. Vol. 2: Vertebrates. Berlin, Springer-Verlag. 150–187.
- Lindquist E. E. 1986. The world genera of Tarsonemidae (Acari: Heterostigmata): a morphological, phylogenetic, and systematic revision, with a reclassification of the family group taxa in the Heterostigmata. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*. 136 : 1–517.
- Literak I., Chytil J., Trnka A., Fain A., Tukac V. 2005. Subalar cutaneous cysts with *Harpirhynchus nidulans* in bearded tits and hawfinches in Central Europe. *Avian Pathology*. 34 : 26–28.
- Lizaso N. M. 1980 [1981]. Acaros ectoparasitas de serpentes. Descricao de *Ophioples longipilis* sp.n. e *Ophioples brevipilis* sp.n. (Trombidiformes, Ophioptidae). *Memories do Instituto Butantan*. 44/45 : 377–381.
- Lombert H. A. P. M., Moss W. W. 1983. Description and developmental cycle of *Harpypalpus lukoschusi* g. and sp. nov. (Acari, Harpyrhynchidae, Harpypalpinae) from the Eurasian Blackbird *Turdus merula* (Aves: Passeriformes, Turdidae). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, US*. 135 : 163–176.
- Lukoschus F., Fain A., Beaujean M. M. J. 1967. Beschreibung neuer *Psorergates*-Arten (Psorergatidae: Trombidiformes). *Tijdschrift voor Entomology*. 110 : 133–181.

- Martill D. M., Davis P. G. 1998. Did dinosaurs come up to scratch? *Nature*. 396 : 528–529.
- Moss W. W. 1979. Patterns of host-specificity and coevolution in the Harpirhynchidae. In: *Recent Advances in Acarology*. Vol. 2. New York, Academic Press. 379–384.
- Nutting W. B. 1979. Synhospitality and speciation in Demodicidae (Trombidiformes). In: *Proceedings of the 4th International Congress of Acarology*. Budapest, Akademiai Kiado. 267–272.
- Nutting W. B. 1985. Prostigmata-Mammalia. Validation of coevolutionary phylogenies. In: *Coevolution of parasitic arthropods and mammals*. New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore, Wiley and Sons. 559–640.
- Nutting W. B., Desch C. E. 1979. Relationships between mammalian and demodicid phylogeny. In: *Recent advances in acarology*. Vol. 2. New York, San Francisco, London, Academic Press. 339–345.
- Rieppel O. 1988. The classification of the Squamata. In: *The phylogeny and classification of the tetrapods*. Oxford, Clarendon Press. 261–293.
- Skoracki M., Dabert J. 2000. *Syringophilopsis albicollisi* sp. n., a new species of the quill mite of the family Syringophilidae (Acari: Prostigmata). *Acarina*. 8 : 59–63.
- Skoracki M., Sikora B. 2004. *Tinamiphilopsis elegans* gen. nov. et sp. nov., a first record of the quill mites (Acari: Syringophilidae) from tinamou birds (Tinamiformes: Tinamidae). *Acta Parasitologica*. 49 : 348–352.
- Skoracki M., Bochkov A. V., Wauthy G. 2004. Revision of the quill mites of the genus *Picobia* Haller, 1878 (Acari: Syringophilidae) with notes on their host-parasites relationships. *Insect Systematics et Evolution*. 35 : 155–176.
- Summers F. M., Price D. W. 1970. Review of the mite family Cheyletidae. University of California publications in Entomology. 61 : 1–152.
- Wilson D. E., Reeder D. M. 2005. *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. 3th ed., Baltimore, The Johns Hopkins University Press. 2142 p.

ORIGIN AND EVOLUTION OF PARASITISM IN MITES  
OF THE INFRAORDER ELEUTHERENGONA (ACARI: PROSTIGMATA).  
REPORT II. SUPERFAMILY CHEYLETOIDEA

A. V. Bochkov

*Key words:* Acari, Prostigmata, Eleutherengona, Cheyletoidea, permanent parasites, vertebrates, origin of parasitism

SUMMARY

Cheyletoid mites are represented by two lineages being presumably monophyletic. The ancestor of Cheyletidae—Syringophilidae lineage probably was a predator preying on other arthropods. It is hypothesized that syringophilids originated from the common ancestor with Cheyletidae, which switched to preying in bird nests. In Cheyletidae, parasitism on birds and mammals originated independently in several phylogenetic lineages (tribes). All cheyletids are permanent ectoparasites, excluding mites of the tribe Chelonotini. In this tribe, immature instars and males are probably predators in squirrel nests.

Cheyletoid lineage II is represented by exclusively permanent parasites of vertebrates belonging to three families Harpirhynchidae (Demodicidae—Psorergatidae). It is presumed from the wide distribution of these mites on birds (Harpirhynchidae) and mammals (Psorergatidae and Demodicidae), that the common ancestor of this branch could have occurred on the common ancestor of birds and mammals; however, switching during an early phase of host evolution can not be excluded. A possible reason for the absence of cheyletoids on recent reptiles (excluding snakes) involves peculiarities of their molting. The high probability of loss of mites during reptile molting seems to have prevented original establishment of cheyletoid parasites on these hosts. These mites are probably absent also on crocodylians because of their aquatic mode of life. In birds, the skin has undergone significant evolutionary changes comparable to what is seen in the integument of mammals. This probably allowed to some cheyletoid mites of the family Harpirhynchidae

to transfer to intradermal parasitism in capsules similar to those induced by species of Psorergatidae.

The indirect argument of the long-time parasitic relationships between vertebrates and cheyletoids serves a find of mite eggs on the dinosaur's feathers from Lower Cretaceous period (northeast Brazil) (Martill, Davis, 1998). Authors believed that these eggs were laid by feather mites (Astigmata: Psoroptidia). These rounded shape eggs, however, are more similar with those of Cheyletoidea, than with the boomerang-shape eggs of feather mites.

The position of the subfamily Ophioptinae associated with snakes of the superfamily Colubroidea in the core of the family Harpirhynchidae (bird parasites) is explained by the switching of its ancestor from passerine birds. Certain snakes feed on nestlings and adult birds, and most of these preys are small passerine birds.