

УДК 576.895.425

© 1992

О ПРОИСХОЖДЕНИИ ПАЗАРИТИЗМА У КРАСНОТЕЛКОВЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARIFORMES : TROMBICULIDAE)

А. Б. Шатров

Впервые детально рассмотрены филогенетические, экологические и сравнительно-анатомические аспекты происхождения паразитизма у краснотелковых клещей (сем. Trombiculidae). Аргументируется положение о том, что паразитизм у краснотелок — эволюционно молодое явление, становление его произошло первично в связи с млекопитающими не ранее палеогена и позднее дифференциации онтогенеза у этой группы клещей, т. е. возникновения покоящихся стадий в их жизненном цикле.

Крупная группа краснотелковых клещей (сем. Trombiculidae) характеризуется облигатным эктопаразитизмом личинок на всех классах наземных позвоночных животных. Краснотелки имеют большое практическое значение, поскольку при паразитировании на млекопитающих и человеке вызывают тромбидиоз, а, кроме того, в ряде регионов являются переносчиками возбудителей опасного природно-очагового риккетсиоза — лихорадки цуцугамуши.

Вместе с тем огромный интерес представляют сугубо теоретические проблемы сравнительной морфологии, онтогенеза, метаморфоза и такая важная для эволюционной паразитологии проблема, как происхождение паразитизма в этой группе паукообразных. Однако среди огромного количества публикаций по краснотелковым клещам данная проблема затрагивается лишь в единичных работах попутно с другими вопросами (Ewing, 1949; Audy, 1951, 1961; Wharton, Fuller, 1952; Мулярская, 1969). В своих статьях по экологической паразитологии коснулся ее и Беклемишев (1970). Таким образом, вопрос о происхождении паразитизма у краснотелковых клещей ранее специально не рассматривался и пока остается открытым.

Происхождение паразитизма — это прежде всего экологическая проблема возникновения контактов между двумя разными видами животных, один из которых в дальнейшем выступает в качестве паразита, а другой — в качестве хозяина. Однако она опосредуется рядом факторов филогенетического, физиологического и морфологического характера, которые в совокупности определяют возникновение и существование во времени и пространстве динамической системы паразит—хозяин.

В отношении краснотелок высказывались предположения об их первичном паразитизме как на млекопитающих (Ewing, 1949), так и на членистоногих (Audy, 1961; Мулярская, 1969). Последнюю точку зрения, которая получила наибольшее распространение, разделял и Беклемишев (1970). В то же время полное отсутствие палеонтологических данных позволяет судить об эволюционной истории этой группы клещей лишь предположительно, основываясь на общих принципах палеогеографии (Wharton, Fuller, 1952) и сравнительной анатомии, а также искать новые пути решения этой проблемы.

В данном контексте чрезвычайно важно подчеркнуть два обстоятельства. Во-первых, известно, что в жизненном цикле краснетелок выражены три покоящиеся стадии:¹ предличинка, прото- и тритонимфы, а активные постларвальные стадии — дейтонимфа и имаго — свободноживущие почвенные обитатели и питаются яйцами мелких беспозвоночных. Во-вторых, у паразитических личинок отсутствует паразито-хозяинная специфичность. Отмечается, что, хотя существует значительное различие в чувствительности среди возможного круга хозяев к разным видам краснетелок, практически любое наземное позвоночное может служить в качестве хозяина почти для любого вида краснетелок (Wharton, Fuller, 1952).

Исходя из представления о том, что никогда не происходит распространения личиночного паразитизма на имагинальную фазу, и наоборот, а первоначально переход к паразитизму осуществляется на всех активно питающихся фазах жизненного цикла членистоногого (Беклемишев, 1970), фазовый личиночный паразитизм краснетелок можно объяснить лишь эколого-физиологическими особенностями, что обусловлено характером их жизненного цикла, а именно тем, что при становлении паразитизма у личинок уже существовал их гетероморфизм и наличие покоящейся непаразитической предличинки — паразитизм установился эволюционно позднее времени эмбрионизации этой стадии. Таким образом, паразитизм у краснетелковых клещей исторически относительно молодое явление и сформировался позднее дифференциации их онтогенеза.

Мнение об общей тенденции к сокращению сроков постэмбрионального развития у тромбидиформных клещей (Knülle, 1961, Böttger, 1977) также говорит о том, что паразитизм возник независимо от появления калиптостаз и, очевидно, уже в эволюционно более поздний период.

Поэтому такое явление, как паразитизм, нельзя рассматривать в отрыве от общей жизненной схемы членистоногого, в частности его онтогенеза. Так, например, при рассмотрении паразитизма у краснетелок нужно иметь в виду, что он ограничен относительно коротким периодом на стадии личинки, за которой следуют длительно живущие и непаразитические стадии дейтонимфы и взрослого клеща. Паразитирование, продолжительность которого (несколько суток) чрезвычайно мала в сравнении с общей индивидуальной продолжительностью жизни клещей (свыше 1000 дней, т. е. порядка 3 лет в лаборатории у *Leptotrombidium orientale*), ни в коей мере не является определяющим в жизненной схеме этих членистоногих. Поэтому отнесение краснетелок к одноотрывным паразитам (Балашов, 1982), т. е. группе, где паразитизм является главенствующим моментом в развитии организма, справедливо лишь формально.

В имеющихся классификациях паразитизма наземных членистоногих (Беклемишев, 1970; Nelson e. a., 1975; Балашов, 1982) не учитывается фактор их онтогенеза, как исторически обусловленного характера развития того или иного вида паразитических организмов. В этой проблеме, для разрешения которой необходимы детальные исследования процессов развития представителей различных групп паразитических членистоногих, можно выделить два аспекта, а именно: влияние онтогенеза на паразитизм и влияние паразитизма на онтогенез. С одной стороны, у большинства паразитических групп индивидуальное развитие подчинено паразитизму и эволюционирует в связи с ним, с другой, — например у краснетелок, паразитизм лишь накладывается на готовую форму онтогенеза, не трансформируя его сколько-нибудь существенно. Следова-

¹ Под термином «стадия» мы подразумеваем периоды онтогенеза, а также интервалы жизненного цикла между линьками с однотипными морфологией и эколого-физиологическими особенностями при их непрерывном онтогенетическом развитии. Термин «фаза» обозначает промежуток развития с рядом (или одной) стадией, отличающихся от других морфологически или эколого-физиологически.

тельно, в этом случае характер индивидуального развития имеет приоритетное перед фазовым паразитизмом значение. Историческое углубление паразито-хозяйинных связей в процессе филогенеза может менять характер онтогенеза, который приобретает уже подчиненное значение.

Так, гораздо более длительное питание паразитирующих на амфибиях личинок краснотелок рода *Hannemania* (Ewing, 1926; Nyland, 1950, 1961), не говоря уже о представителях рода *Vatacarus* — паразитов дыхательных путей морских змей (Audy e. a., 1972), погружающихся в ткани хозяина, является, по-видимому, примером значительно более тесного взаимодействия в системе паразит—хозяин, чем это наблюдается у эктопаразитических личинок. Подобного рода взаимоотношения в случае краснотелок неизбежно ведут в той или иной степени к трансформации имеющегося типа онтогенеза и всей жизненной схемы этих паразитов, приводя в конечном итоге к кругложизненному полостному эндопаразитизму. Такой путь развития паразито-хозяйинных связей, отклоняющийся от магистрального, является несомненно вторичным и эволюционно более поздним, несмотря на древность хозяев этих клещей.

В связи с относительной эволюционной молодостью паразитизма краснотелок, он не мог явиться причиной значительной трансформации их внутреннего строения, что показывают морфологические исследования. Так, поскольку структурной основой явлений паразитизма служит главным образом пищеварительная система и, в частности, средняя кишка, единообразная организация кишечника на протяжении всего онтогенеза краснотелок с их относительно кратковременным сроком паразитирования, свидетельствует о том, что паразитизм не мог выступать в качестве основной причины вторичного упрощения их организации.

Как уже отмечалось (Mitchell, 1970), чрезвычайно важно для понимания морфологии и эволюции клещей субкогорты Parasitengonae взаимное расположение и принципы организации органов, не обеспеченных эффективной циркуляторной системой, которая, в частности, у краснотелок практически полностью отсутствует. Внекишечное пищеварение, которое является наиболее характерной особенностью этих паукообразных, в одинаковой степени свойственно как личинкам, так и нимфам, и взрослым клещам и может рассматриваться в качестве одной из предпосылок возникновения паразитизма. Таким образом, организация пищеварительной системы и общее упрощение ее не являются следствием паразитизма, а, наоборот, выступают его причиной. Этому в чрезвычайной степени способствуют также строение ротового аппарата с кожистой апикальной частью гипостома, способной формировать присоску (Шатров, 1981), и биохимические свойства слюнного секрета, по-видимому преадаптированного к высокоэффективному гидролитическому расщеплению белков (Mitchell, 1970). Поэтому признается, что именно эволюция пищеварительной системы является ведущим фактором в эволюции этой и многих смежных групп тромбидиформных клещей (Mitchell, 1970).

Так, способность ряда представителей сем. Trombiculidae прикрепляться и питаться не только на позвоночных, но и на членистоногих (Ewing, 1949; Audy, 1950; Wharton, Fuller, 1952), что как раз отличает близкородственное сем. Trombidiidae, а также и водяных клещей, показывает общий адаптивный потенциал этих групп и их сходную преадаптацию, которые реализуются посредством более частных и тонких специфических морфофизиологических и экологических свойств.

В оценке экологических причин возникновения паразитизма у личинок краснотелок Беклемишевым (1970) наблюдается явное противоречие: с одной стороны, они — подстерегающие энтомофаги с колюще-сосущими ротовыми органами, с другой — переход к паразитизму на млекопитающих осуществляется не от свободного образа жизни, а от паразитизма на насекомых. Такой пример возникновения паразитизма слабоподвижной фазы в условиях паст-

бища — единственный, поэтому Беклемишев считал его исключением из общего правила, но мнимым вследствие первичного паразитирования краснотелок на членистоногих. Вероятно, он смешивал две группы — Trombidiidae и Trombiculidae, — так как их систематика была плохо разработана.

Однако остается неясным, каким образом краснотелки вторично перешли от паразитирования на насекомых к пастбищному нападению на позвоночных. По всей видимости, исключение о пастбищном нападении медленно ползающих личинок краснотелок на позвоночных животных не мнимое, а истинное. Первоначально проходящее позвоночное животное, скорее всего млекопитающее, просто «собирает» личинок, а не те, в свою очередь, пробуют к нему прикрепиться и питаться. Питание, превышающее по длительности одноразовый прием порции пищевого субстрата, обусловлено исключительно приспособлением личинок с короткими ротовыми органами к проникновению через плотный слой эпидермиса позвоночного и достижению соединительнотканного слоя кожи, что обеспечивается за счет развития пищевой трубки — стилостома. Такое объяснение возникновения паразитизма у краснотелок на позвоночных гораздо больше соответствует представлению Беклемишева о переходе и приспособлении членистоногих с колюще-сосущим ротовым аппаратом к паразитизму и гематофагии в условиях пастбища, чем его же мнение о первичном паразитизме краснотелок на членистоногих.

В целом два семейства — Trombidiidae и Trombiculidae — нельзя смешивать, а кроме того, нельзя одну из ныне существующих групп выводить из другой. Не исключено, что как раз тромбидиды более продвинуты и более эволюционно молодые, чем тромбикулиды (Фейдер, 1959), находящиеся среди примитивных и генерализованных Prostigmata (Actinedida) (Ewing, 1949), а следовательно, и паразитизм их на членистоногих более позднее явление, чем паразитизм краснотелок на позвоночных. По-видимому, эти явления, в достаточной степени не связанные друг с другом. Эволюционирование этих двух групп тромбидиформных клещей в сторону фазового паразитизма на различном круге хозяев (исходно позвоночных и членистоногих) шло, очевидно, разными путями и, скорее всего, имело разную морфологическую и экологическую основу. Однообразная, исходно животная (белковая) диета (Беклемишев, 1970) как в том, так и в другом случаях способствовала легкости перехода к паразитизму.

Согласно Беклемишеву (1970) характер извлекаемой пищи не меняется у форм изначально с колюще-сосущим ротовым аппаратом, которые сразу становятся гематофагами. Вследствие этого дальнейшая морфологическая адаптация, в том числе эволюция ротового аппарата, незначительны. В случае краснотелок тканевая жидкость в качестве пищевого субстрата, по-видимому, успешно заменяет кровь, и питание ею оказывается достаточно оптимальным, накладываясь на примитивно организованную в целом пищеварительную систему. При возможном дальнейшем переходе к питанию кровью из очага поражения покровов, вероятно, потребуются существенные морфофизиологические и биохимические трансформации и дополнительные адаптации.

Таким образом, краснотелки, исходно являясь хищниками-энтомофагами с колюще-сосущим ротовым аппаратом, в условиях пастбища легко переходят к паразитизму на позвоночных и становятся первичными лимфофагами, прямо реализуя один из способов перехода к паразитизму, предложенных Беклемишевым (1970).

Первоначально при возникновении контактов личинок с позвоночными животными последние для краснотелок выступают практически в роли жертвы, обеспечивающей личинкам однократное питание до необходимого физиологического максимума. Дейтонимфы и взрослые клещи, не перешедшие к паразитизму в связи с особенностями развития, как упоминалось выше, питаются яйцами мелких беспозвоночных многократно. Получая необходимое и притом неограниченное количество пищи, личинка повторно уже не питается, а значит, исключает

ется необходимость повторных приемов порций пищи для достижения оптимального насыщения, обеспечивающего процесс дальнейшей линьки. Действительно, достигнув пищевого субстрата в виде межтканевой жидкости и жидкой фазы эксудата очага воспаления, личинка уже не открепляется вплоть до полного насыщения. При этом потенциальными жертвами или прокормителями краснотелок служит широкий круг позвоночных животных, которые могут войти в контакт с их личинками (Wharton, Fuller, 1952; Traub, Wisseman, 1974). Эволюционно такой способ получения пищи неизбежно ведет к возникновению более тесных и продолжительных связей, т. е. постепенно осуществляется переход от хищничества к паразитизму (Балашов, 1982).

Несомненно, что эти отношения носят уже облигатный характер, чем соответствуют паразитизму (Балашов, 1982), однако, насколько глубоки морфофизиологические и метаболические взаимодействия личинок краснотелок и их животных-хозяев, пока в деталях не известно.

Относительно кожной реакции было показано, что вне зависимости от видов животных-хозяев и видов краснотелок наблюдаются сходные гистопатологические реакции покровов (Hoeppli, Schumacher, 1962; Nelson e. a., 1977). Высказывалось также мнение, что характер реактивных изменений покровов в месте прикрепления личинок зависит главным образом от вида хозяина (Williams, 1946) и служит показателем меры его новизны в качестве прокормителя для краснотелок (Audy, 1951). На этом основании делается вывод о том, что краснотелки, вызывающие слезную местную реакцию (тромбидиоз или scrub-itch), первоначально являлись паразитами не млекопитающих, а птиц или рептилий. Тем не менее для каждого вида краснотелок, вероятно, характерна особая организация пищевой трубки — стилостома (Шатров, 1980, 1987). Является ли это приспособлением для паразитирования на определенном круге хозяев (одним из проявлений специализации), или в каждом случае играют роль местные особенности покровов прокормителя, остается неясным.

По-видимому, личинки краснотелок используют организм позвоночного исключительно в качестве источника пищи. По степени полифагии они близки к двукрылым-гематофагам, т. е. свободноживущим кровососам (Беклемишев, 1970; Балашов, 1982). Питание, продолжающееся в течение нескольких дней, главным образом связано с развитием стилостома и еще не свидетельствует о совершенстве топических связей личинок с позвоночным животным. Однако вторично развивающаяся форезия и другие явления, обусловленные определенным сроком нахождения на позвоночном, говорят об углублении паразито-хозяйных связей краснотелок с их прокормителями.

Изначально пастбищный характер нападения на животных предопределяет отсутствие паразито-хозяйной видоспецифичности у краснотелок (Беклемишев, 1970), что свидетельствует в пользу исторической молодости их паразитизма и отсутствия развитых паразитарных систем. Об определенной несбалансированности эволюционных отношений говорит и относительно невысокая плодовитость паразитов (Беклемишев, 1970), что, в частности, характерно для взрослых краснотелковых клещей. Это явление может объясняться также и компенсирующей эффективностью паразитирования неполовозрелой личиночной стадии краснотелок.

Касаясь довольно широко обсуждаемой проблемы специфичности, необходимо отметить, что это сложное многофакторное явление, уходящее корнями в историческое развитие организма, в наиболее общем случае отражает степень встречаемости паразита на тех или иных хозяевах. Специфичность может быть выражена как в контексте сопряженной эволюции паразита и хозяина (филогенетическая специфичность), так и коадаптации партнеров в условиях сходных экологических ниш (экологическая специфичность) (Балашов, 1982), а также по количеству охватываемых хозяев (узкая и широкая специфичность). Вопрос о специфичности у краснотелок сложен, остается не полностью

выясненным, и в плане возникновения паразитизма заслуживает краткого рассмотрения.

Так, примеры специализации краснотелок к различным классам наземных позвоночных, приведенные Мулярской (1969), — это лишь частные случаи адаптации личинок отдельных видов к определенному кругу хозяев и, по-видимому, не имеют общего характера. Точно так же, как инкапсулирование личинок *Euschoengastia rotundata* (а также представителей других родов краснотелок) на вентральной стороне тела грызунов (Шатров, 1987) не может рассматриваться как общая приспособительная тенденция краснотелок к паразитированию на млекопитающих или хотя бы на вентральной стороне их тела.

Если бы краснотелки первоначально паразитировали на членистоногих (Audy, 1961; Беклемишев, 1970), а более древним классам наземных позвоночных соответствовали более специализированные роды тромбикулид (Мулярская, 1969), то возникающая в данных обстоятельствах неизбежная специфичность (Ewing, 1949) не позволила бы им перейти к паразитированию с представителей одного класса или даже более высокого таксона хозяев на другие, как это не происходит, например, у тех же тромбидиид. В действительности видовой специфичности у краснотелок в большинстве случаев нет, а есть лишь предпочитаемый, экологически обусловленный совместным обитанием круг хозяев, что позволило краснотелкам использовать в качестве прокормителей сразу широкий круг позвоночных животных, а при соответствующих условиях, вероятно, представителями более древнего подсем. *Leeuwenhoekiiinae* — и насекомых (Audy, 1950).

Согласно высказанной точке зрения, личинки краснотелок не переходили постепенно с представителей одной группы хозяев на другие группы, а благодаря морфологической преадаптации к паразитизму в определенный исторический период (уже после дифференциации их онтогенеза) перешли к паразитированию сразу же на представителях всех классов наземных позвоночных, главным образом млекопитающих (см. ниже). Последующая специализация развивалась у одних групп краснотелок больше, у других — меньше, но в целом выражена исключительно слабо.

Так, представители рода *Hannemania* (подсем. *Leeuwenhoekiiinae*) паразитируют исключительно на амфибиях (Nyland, 1950, 1961), причем погружаются под кожу на неопределенное время, что в целом не свойственно краснотелкам, однако характер прохождения последующего периода их жизненного цикла значительно не изменяется. Существенно, что личинки *H. dumni* могут успешно питаться в течение 4.5 ч на поверхности кожи саламандры *Eurycea bislineata cirrigera* без погружения в глубь покровов. Внутри покровов амфибий паразитируют также представители и других подсемейств краснотелок (Nyland, 1961), что можно рассматривать как общую биологическую особенность, определяющуюся спецификой покровов амфибий, а не проявлением специфичности отдельных групп краснотелок.

Относительная кратковременность питания подавляющего большинства личинок и отсутствие тесных связей с хозяином обуславливают невозможность выработки сколько-нибудь выраженной паразито-хозяинной специфичности не только на родовом и семейственном, но даже и на уровне более высоких таксонов животных-хозяев. Узкая специфичность в первую очередь характерна для постоянных паразитов (Кеннеди, 1978; Балашов, 1982) и подразумевает не только коадаптацию паразита и хозяина, но и сопряженную эволюцию групп паразитов и хозяев близких таксономических рангов, чего у краснотелок нет.

Упомянутые выше особенности, характеризующие паразитирование ряда родов краснотелок на некоторых группах хозяев, являются проявлением не их специфичности, а лишь частными адаптивными приспособлениями. Однако можно сказать, что только стилостом явился единственной и уникальной чертой, определяющей специализацию личинок краснотелок, а также тромбидиид и

водяных клещей (Abgo, 1979, 1982, 1984), к паразитированию не только на наземных позвоночных животных, но и на членистоногих. Именно в этом и проявляется их чрезвычайно широкая специфичность, которая по своей сути превращается в специализацию, достаточно узкую в морфологическом плане и чрезвычайно широкую в отношении диапазона потенциальных хозяев.

Если личинки тромбидиид и водяных клещей в силу ряда еще пока неизвестных эколого-физиологических условий в определенный исторический период приступили к паразитированию на членистоногих, то для краснотелок насекомые являются, по-видимому, во многом случайными хозяевами. Исходя из вышесказанного, становится очевидным, что стилостом является универсальным средством получения пищевого субстрата у ряда близкородственных групп тромбидиформных клещей при питании личиночных стадий их жизненного цикла на более крупных зоологических объектах, которые выступают в этом случае как объекты паразитирования, или их хозяева. Кроме того, стилостом определяет и специфику паразитирования, т. е. общую, но вполне конкретную для каждой группы эколого-физиологическую особенность отношений в системе паразит—хозяин. По-видимому, в этом плане некоторые родственные группы тромбидиформных клещей можно объединить во внесистематическую эколого-физиологическую группировку паразитических членистоногих, формирующихся при питании стилостомом. Вероятно, именно эта черта определяет в большей степени их экологическую специфичность, чем филогенетическую, хотя вопрос о характере специфичности у тромбидиид и водяных клещей нуждается в дальнейших детальных исследованиях.

В отношении краснотелок уместнее говорить о биотопической специализации, а не об экологической специфичности, подразумевая не специфичность в системе паразит—хозяин вследствие коадаптации в условиях сходных экологических ниш (Кеннеди, 1978), а лишь предпочитаемый данным видом биотоп, и только вследствие этого — определенный круг возможных хозяев, которые при этом будут выступать в качестве основных (Graub, Wisseman, 1974). Так, эти авторы полагают, что наибольшую фауну краснотелок имеют виды, более или менее часто находящиеся на земле. Таким образом, у краснотелок выражена прежде всего адаптация организма того или иного их вида на протяжении полного жизненного цикла к обитанию в условиях вполне конкретного (часто довольно узкого) биотопа, а уже затем возможная специфичность личинок к их животным-прокормителям. Впрочем, экология краснотелок остается еще очень слабо изученной. Отсутствие паразито-хозяйинной специфичности хорошо иллюстрируется успешным кормлением краснотелок Старого Света рода *Leptotrombidium* на морских свинках, осуществляемое нами в лабораторных условиях.

Приуроченность определенных видов паразитов к определенным видам хозяев может лимитироваться рядом факторов, например экологических, и в этом случае получится род экологической специфичности. Можно сказать, что специфичность — это безусловная предпочитаемость каким-либо паразитом определенного круга хозяев, выработанная на основе эколого-физиологических и морфологических особенностей в ходе исторического развития, что в сущности соответствует филогенетической специфичности. Существует ли подобного рода специфичность у краснотелок и ее возможные основы, объем и механизмы, в настоящее время в полной мере неизвестно. По-видимому, здесь может играть роль физиологическое предпочтение определенными группами краснотелок определенных же групп хозяев в отношении получаемой при паразитировании пищи, т. е. своего рода физиологическая специфичность (Sasa, 1961), которая, в свою очередь, определяется как филогенетическими, так и экологическими факторами.

Рассматривая исторический аспект проблемы, следует отметить, что прямые данные по краснотелкам отсутствуют. Согласно Вайнштейну (1978) ископае-

мые тромбидиформные клещи (водные формы) известны начиная со средней юры, а в верхнем мелу (в ископаемых смолах) обнаружено уже большое количество ныне живущих семейств наземных клещей. Можно полагать, однако, что возникновение различных групп краснотелковых клещей, а тем более становление их фазового паразитизма, произошло не ранее палеогена, уже после дифференциации их онтогенеза. На этот же период приходится развитие и плацентарных млекопитающих. Вероятно, в этом находит свое объяснение отсутствие космополитичности у отдельных видов краснотелок при всеветном распространении группы в целом (Wharton, Fuller, 1952). Считается, что локальное биотопическое распределение тех или иных видов краснотелковых клещей определяется характером образа жизни свободноживущих стадий, тогда как географическое их распространение во многом зависит от разноса их хозяевами за время паразитирования (Wharton, 1946).

По-видимому, первичными хозяевами краснотелок были как раз млекопитающие, на которых личинки нападали в условиях пастбища. Именно во взаимной адаптации при паразитировании на млекопитающих краснотелки выработали столь характерный для них стилостом. На птиц (возможно, и летучих мышей), пресмыкающихся и земноводных краснотелки начали нападать, вероятно, уже позднее, и в этих случаях возможны отклонения от обычного характера паразитирования и нормального хода развития (Hyland, 1950, 1961; Audy e. a., 1972). Связи с членистоногими, как уже упоминалось, носят, по-видимому, во многом случайный характер, особенно у продвинутых групп. Вероятно, более древнее подсем. *Leeuwenhoekiiinae*, представители которого сохранили трахеи (Ewing, 1949; Wharton, Fuller, 1952) и паразитируют в норме не только на всех классах наземных позвоночных, но и на беспозвоночных (Audy, 1950), первыми в эволюционной ветви краснотелковых клещей перешли к паразитизму личиночной фазы на млекопитающих и смогли в дальнейшем приспособиться к паразитированию и на представителях других классов позвоночных животных, и даже на членистоногих.

Если краснотелки освоили для паразитизма практически весь круг наземных позвоночных животных, то тромбидииды, а также и водяные клещи специализировались в паразитизме исключительно на членистоногих. Все эти группы, возможно, с самого начала были обособлены не только морфологически, но и экологически. Вместе с тем общая морфофизиологическая преадаптационная основа всей ветви тромбидиформных клещей приводит к конвергентным особенностям паразитирования представителей целого ряда семейств. В любой из этих групп переход к паразитизму оказался необратимым и значительно повысил конкурентоспособность данных групп и их морфологическую, и физиологическую устойчивость. Возможно, именно этим объясняется морфологическая консервативность свободноживущих нимф и взрослых краснотелок, а с другой стороны, исключительное богатство видами этого семейства (что определяется по личинкам), однако с неизменным общим планом их организации.

Вместе с тем важно отметить, что, насколько известно, морфологические признаки, различающие подсемейства у *Trombiculidae*, не затрагивают адаптивных признаков, так или иначе способствующих паразитированию их представителей. По-видимому, у краснотелковых клещей в большинстве случаев видообразование непосредственно не связано с паразитизмом и вызвано комплексом других факторов. Этот вопрос, однако, исследован еще недостаточно. С другой стороны, эволюция какого-либо отдельно взятого признака, например тарзального комплекса щетинок (Vercammen-Grandjean e. a., 1973), еще не отражает эволюцию всей группы в целом, т. е. прогрессивное изменение уровня ее организации. При этом остаются неясными и движущие силы этих частных преобразований.

Таким образом, в заключение можно сказать, что личинки краснотелковых клещей, вероятнее всего, — первичные паразиты млекопитающих, тогда как

остальные классы наземных позвоночных являются их вторичными, эволюционно более поздними хозяевами. Вместе с тем сопряженной эволюции краснотелок и позвоночных не наблюдается, что связано с возможностью для личинок эффективного (с помощью универсального стилостома) получения пищи за относительно непродолжительный промежуток времени, когда все остальное развитие протекает вне организма прокормителя в естественной природной среде. Следовательно, на первый план здесь выступают экологические особенности, обусловленные приматом характера развития этой группы тромбидиформных клещей.

Список литературы

- Балашов Ю. С. Паразито-хозяйственные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л., 1982. 318 с.
- Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М., 1970. 502 с.
- Вайнштейн Б. А. Система, эволюция и филогения тромбидиформных клещей // Определитель обитающих в почве клещей. Trombidiformes. М., 1978. С. 228—244.
- Кеннеди К. Экологическая паразитология. М., 1978. 230 с.
- Мулярская Л. В. Некоторые аспекты проявления специфичности у клещей тромбикулид (Acariformes, Trombiculidae) // Паразитология. 1969. Т. 3, вып. 2. С. 123—127.
- Фейдер З. Предложения по новой классификации клещей-тромбидид // Зоол. журн. 1959. Т. 38, вып. 4. С. 537—549.
- Шатров А. Б. Патологистологические изменения кожи красно-серых полевков при паразитировании личинок краснотелкового клеща *Neotrombicula romeranzevi* (Trombiculidae) // Паразитология. 1980. Т. 14, вып. 3. С. 220—228.
- Шатров А. Б. Морфофункциональные особенности ротового аппарата личинок краснотелкового клеща *Neotrombicula romeranzevi* (Trombiculidae) // Паразитология. 1981. Т. 15, вып. 1. С. 10—20.
- Шатров А. Б. Поражения кожи красно-серых и рыжих полевков при паразитировании личинок краснотелковых клещей *Euschoengastia rotundata* и *Hirsutiella zachvatkini* // Паразитол. сб. 1987. Т. 34. С. 97—113.
- Абро А. Attachment and feeding devices of water-mite larvae (*Arrenurus* spp.) parasitic on damselflies (Odonata, Zygoptera) // Zool. Scr. 1979. Vol. 8, N 3. P. 221—234.
- Абро А. The effects of parasitic water mite larvae (*Arrenurus* spp.) on Zygopteran imagoes (Odonata) // J. Invert. Pathol. 1982. Vol. 39, N 3. P. 373—381.
- Абро А. The initial stylostome formation by parasitic larvae of the water-mite genus *Arrenurus* on Zygopteran imagines // Acarologia. 1984. T. 25, fasc. 1. P. 33—45.
- Ауды J. R. Occurrence of Trombiculid mites on arthropods // Nature. 1950. Vol. 165, N 4188. P. 193.
- Ауды J. R. Trombiculid mites and scrub itch // Aust. J. Sci. 1951. Vol. 14, N 3. P. 94—96.
- Ауды J. R. The ecology of scrub typhus // Studies in Disease Ecology. N. Y. J. M. May, ed. Hafner Publishing Co. 1961. P. 389—432.
- Ауды J. R., Радовский F. J., Версаммен-Грандьеан P. H. Neosomy: radical intrastadial metamorphosis associated with arthropod symbioses // J. Med. Entomol. 1972. Vol. 9, N 6. P. 487—494.
- Бöttger K. The general life cycle of fresh water mites (Hydrachnellae, Acari) // Acarologia. 1977. T. 18, fasc. 3. P. 496—502.
- Еwing H. E. The life history and biology of the tree-toad chigger, *Trombicula hylae* Ewing // Ann. Ent. Soc. Amer. 1926. Vol. 19, N 3. P. 261—267.
- Еwing H. E. The origin and classification of the trombiculid mites, or Trombiculidae // J. Wash. Acad. Sci. 1949. Vol. 39, N 7. P. 229—237.
- Хоеппли R., Шумачер H. H. Histological reactions to trombiculid mites, with special reference to «natural» and «unnatural» hosts // Z. Tropenmed. Parasit. 1962. Bd 13, Hf. 4. S. 419—428.
- Хулан K. E. The life cycle and parasitic habit of the chigger mite *Hannemania dunni* Sambon, 1928, a parasite of amphibians // J. Parasitol. 1950. Vol. 36, N 6, sect. 2. P. 32—33.
- Хулан K. E. Parasitic phase of chigger mite, *Hannemania hegeneri*, on experimentally infested amphibians // Exptl. Parasitol. 1961. Vol. 11, N 2, 3. P. 212—225.
- Кнülle W. Primitivstruktur und Evolution einiger Charaktere der Acariformes // Zool. Anz. 1961. Bd 167, Hf. 1, 2. S. 10—15.
- Митчелл R. D. The evolution of a blind gut in trombiculid mites // J. Nat. Hist. 1970. Vol. 4, N 2. P. 221—229.
- Нелсон W. A., Белл J. F., Клиффорд C. M., Кеиранс J. E. Interaction of ectoparasites and their hosts // J. Med. Entomol. 1977. Vol. 13, N 4, 5. P. 389—428.
- Нелсон W. A., Кеиранс J. E., Белл J. F., Клиффорд C. M. Host-ectoparasite relationships // J. Med. Entomol. 1975. Vol. 12, N 2. P. 143—166.
- Саза M. Biology of chiggers // Ann. Rev. Entomol. 1961. Vol. 6. P. 221—244.

- Traub R., Wissemann C. L. The ecology of chigger-borne rickettsiosis (scrub typhus) // J. Med. Entomol. 1974. Vol. 11, N 3. P. 237—303.
- Vercauteren-Grandjean P. H., Langston R. L., Auddy J. R. Tentative nephylogeny of trombiculids // Folia parasitol. 1973. Vol. 20, N 1. P. 49—66.
- Wharton G. W. Observations on *Ascoshongastia indica* (Hirst, 1915) (Acarinida : Trombiculidae) // Ecol. Monog. 1946. Vol. 16, N 3. P. 151—184.
- Wharton G. W., Fuller H. S. A manual of the chiggers. Mem. Ent. Soc. Wash. 1952. N 4. 185 p.
- Williams R. W. A contribution to our knowledge of the bionomics of the common North American chigger, *Eutrombicula alfreddugesi* (Oudemans) with a description of a rapid collecting method // Amer. J. Trop. Med. Hyg. 1946. Vol. 26, N 2. P. 243—250.

ЗИН АН СССР, Санкт-Петербург

Поступила 25.03.1991

ON THE ORIGIN OF PARASITISM IN TROMBICULID MITES (ACARIFORMES, TROMBICULIDAE)

A. B. Shatrov

Key words: trombiculid mites, parasitism, ecology, specificity

S U M M A R Y

On the basis of literary data and original investigations some phylogenetic, ecological and morphological aspects of the origin of parasitism in trombiculid mites are carefully considered for the first time. It is shown that parasitism in this group of trombidiform mites is a relatively young historical phenomenon and was formed after their ontogenesis had differentiated into active and quiescent stages. Therefore, in the life pattern of trombiculid mites the character of individual development, that defines their biotopical restriction, is much more important than the phase parasitism. Primitive organization of the digestive system and extraintestinal digestion, so characteristic of this group, are one of the main reasons of the origin of their parasitism. Under pasture conditions trombiculid mites, that initially were predators-entomophags with bite-sucking mouth parts, pass easily to parasitism on vertebrate animals and become primary lymphophags. They use the vertebrate host's organism exclusively as a source of food and by the extent of polyphagy are very close to free-living blood-sucking insects. Stylostome, that develops during feeding of trombiculid larvae and some other closely related groups of trombidiform mites, is a universal structure for achieving a large amount of food on a wide range of animals during a relatively short period of time and reflects wide host-parasite specificity of these parasitic mites. From the historical view the larvae of trombiculid mites did not pass from one group of hosts to the others, but owing to morphological preadaptation to parasitism passed in a definite historical period, not earlier than Paleogene, to parasitism on all classes of terrestrial vertebrates, especially on mammals, their primary hosts.
