

ОНТОГЕНЕЗ ГАМАЗОВЫХ КЛЕЩЕЙ, КАК ОСНОВА ДЛЯ ПОСТРОЕНИЯ ИХ ЕСТЕСТВЕННОЙ СИСТЕМЫ¹

Н. Г. Бреgetова

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Работы по изучению гaмазовых клещей в последнее время ведутся очень интенсивно во многих странах. Но буквально все, кто соприкасается с этой группой, ощущают, насколько неудовлетворительно разработана система. По сути дела, система пока отсутствует.

Насколько трудна задача построения естественной системы гaмазид, видно из того, как различно оцениваются в современной акарологической литературе не только ранг всей группы гaмазовых клещей (от семейства до подотряда), но также состав и объем крупнейших систематических подразделений внутри группы. По моим подсчетам, на протяжении всей истории изучения группы (с 1815 г.) для входящих в нее клещей было установлено свыше 50 семейств, некоторые семейства — лишь провизорно (например, *Allolaelaptidae*, *Megalolaelaptidae*, *Vitzthumiidae*) и впоследствии они не были признаны; ряд семейств сведен в синонимы (*Metaparasitidae*, или *Gamasolaelaptidae*, *Poecilochiridae*, *Pseudoparasitidae*, *Cyrtolaelaptidae* и др.). Но объем и состав остальных семейств также неопределен, и в их понимании существует много разногласий.

В практической работе систематики часто пользовались системой Фитцума (Vitzthum, 1940—1943), где он рассматривал когорту *Gamasides* в составе 16 семейств с рядом подсемейств. В более поздней сводке Бэкера и Уортона (Baker a. Wharton, 1952) перечислено 24 семейства (некоторые прежние подсемейства повышены до ранга семейства).

ПРИНЦИПЫ ПОСТРОЕНИЯ ЕСТЕСТВЕННОЙ СИСТЕМЫ

Первоначально для характеристики всей группы и систематических подразделений внутри нее использовались исключительно особенности внешней морфологии взрослых клещей (преимущественно самок).

В настоящее время не приходится доказывать важность и необходимость изучения личиночных и прочих ювенильных форм, а также циклов развития животных для выяснения их родства, для построения естественной системы; это уже достаточно хорошо показано для многих групп животных. Среди акарологов эти идеи последовательно проводятся в СССР школой проф. А. А. Захваткина, за рубежом — проф. Ф. Гранжаном (F. Grandjean), школой проф. И. Штаммера (J. Stammer), В. Каргом (W. Karg) и некоторыми другими.

В литературе уже подвергалась критике «имагинальная» систематика гaмазид, которая была неизбежна на первых этапах работы при обшир-

¹ Некоторые положения данной статьи были опубликованы ранее (Бреgetова, 1966; Бреgetova, 1964, 1966).

ности группы и крайне слабой изученности преимагинальных фаз развития клещей и всего цикла их развития. Для некоторых семейств личинки стали известны лишь в самые последние годы. Так, личинки некоторых видов хищных клещей из сем. *Veigaiidae* были впервые описаны в 1961 г. (Брегетова, 1961); в 1966 г. описана личинка пока единственного вида из всего сем. *Pachylaelaptidae* (Costa, 1966).

До недавнего времени считалось, что у клещей сем. *Halarachnidae* (полостные паразиты, живущие в носовой полости, бронхах и легких некоторых млекопитающих, в частности ластоногих) нимфы вообще отсутствуют, но затем они также были обнаружены (Hull, 1956).

Теперь уже известно, что цикл развития всех гамазид включает следующие фазы: яйцо, личинка, протонимфа (нимфа I), дейтонимфа (нимфа II) и взрослые клещи. Сравнительная простота цикла, идущего по бинимфальной схеме,² объясняется, как мне кажется, тем, что у большинства гамазид в течение жизненного цикла не происходит резкой смены мест обитания.

За последние 15—20 лет опубликованы сводные работы по классификации преимущественно крупных систематических групп гамазид как хищных, так и паразитических (Bernhard, 1963a, 1963b, 1963c; Bhattacharyya, 1963; Брегетова, 1949, 1956, 1961, 1967; Брегетова и Королева, 1960, 1964; Chant, 1963, 1965; Evans, 1956, 1957, 1958, 1963; Evans a. Browning, 1956; Evans a. Hyatt, 1958; Evans a. Till, 1966; Fain, 1957, 1961a, 1961b, 1962; Farrier, 1957; Fonseca, 1948; Karg, 1962, 1965; Krantz, 1960; Krantz a. Khot, 1962; Ланге, 1948; Lindquist a. Evans, 1965; Петрова, 1967; Radvosky, 1967; Rudnick, 1960; Ryke, 1962; Strandtmann a. Wharton, 1958; Till, 1961; Tipton, 1960; Westerboer, 1963; Westerboer u. Bernhard, 1963; Захваткин, 1948; Земская, 1951, 1966). Во многих из этих работ описаны не только взрослые клещи, но и ювенильные формы отдельных видов. Некоторые статьи почти целиком посвящены преимагинальным фазам развития (Chant, 1958; Strandtmann, 1961, и др.). Все эти работы очень важны как база для сравнительно-онтогенетического анализа.³

В последние годы немецкие акарологи предложили некоторые новые подходы к построению системы, привлекая признаки ювенильных фаз развития. Делаются попытки найти общие принципы построения системы клещей *Parasitiformes* и внутри этой группировки — *Mesostigmata*. Так, в 1957 г. Хиршман (Hirschmann, 1957) предложил «Gangsystematic» — «систематику цикла». Рассматривая внешнее строение личинок, нимф и взрослых клещей отдельных родов и видов, он пытается установить «Gangmerkmale» — «проходные признаки», или признаки, общие для всех постэмбриональных фаз развития. Такими признаками он считает строение вентральной поверхности гнатосомы. В 1962 г. он опубликовал «Первую попытку построения „гангсистемы“ гамазид» (Hirschmann, 1962). В пределах принятого им «семейства» *Gamasidae* он объединяет в трех подсемействах 16 родов, генетически несомненно далеких друг от друга. Так, в одном подсемействе соединены клещи рода *Laelaps* из сем. *Laelaptidae* — паразиты грызунов и клещи рода *Typhlodromus* — хищные клещи из сем. *Phytoseiidae*, живущие на растениях; в то же время близкие роды почвенных клещей *Rhodacarus* и *Rhodacarellus* попали в разные подсемейства.

Иной подход к построению системы предложен учениками проф. Штаммера. Так, Бернгард (Bernhard, 1963b, 1963c) и Вестербер (Westerboer, 1963) обработали систематически три семейства, которые включили в надсем. *Laelaptoidea* (перечислив, кроме того, еще 6 семейств в пределах этого

² У многих клещей других групп цикл развития значительно сложнее: у *Argasidae* — яйцо — личинка — нимфа (с несколькими стадиями, число которых непостоянно) — взрослые клещи; у *Trombiculidae* — яйцо — предличинка — личинка — нимфа — хризалис — нимфа — имагохризалис — взрослые клещи и т. д.

³ Имеется в виду только постэмбриональное развитие, так как данные по эмбриональному развитию настолько фрагментарны, что не могут быть использованы в сравнительных целях.

надсемейства). Этой работе предпослана статья Бернгарда (Bernhard, 1963a) «Признаки, постоянные в развитии, как основа новой системы *Mesostigmata*». Такими признаками он считает строение гипостома, хелицер и тектума, вильчатых щетинок на тарзусе педипальп, форму ног и наличие или отсутствие амбулакального аппарата, а также форму дорсальных щетинок. Кроме «постоянных признаков», он учитывает также характер вентральной и дорсальной поверхности клещей (последний обычно сильно изменяется от фазы к фазе).

Одновременно над системой гамазид работает Карг (Karg, 1962, 1965), занимающийся почвенными клещами. Он справедливо показал, что и те структуры, которые Бернгард считает постоянными, значительно изменяются на протяжении жизненного цикла клеща.

В мою задачу сейчас не входит разбор системы Карга, равно как и анализ других систем, предложенных ранее. Очевидно лишь, что пока еще все исследователи находятся в периоде исканий. Это видно хотя бы из того, что у одного и того же автора на протяжении небольшого отрезка времени (Karg, 1962, 1965) трактовка отдельных семейств изменяется очень сильно. Необходимо отметить, что в своих построениях Карг оперирует лишь со свободноживущими клещами и совершенно не касается паразитических форм. Но в эволюции гамазид и в становлении крупных систематических подразделений — семейств — многое удастся понять как раз благодаря тому, что есть возможность в пределах одной группы сравнивать и сопоставлять, с одной стороны, примитивные признаки исходных свободноживущих хищников, а с другой — более специализированные, вторичные признаки факультативных и облигатных паразитов.

Анализ всей литературы, использование богатого фактического материала, содержащегося в ней, и многолетние собственные исследования позволяют подойти к построению системы гамазовых клещей с иных позиций, чем это делалось раньше.

Для построения естественной системы гамазид, как и любой другой группы животных, необходимо, во-первых, проанализировать основные направления, основные тенденции эволюции всей группы и отдельных ее ветвей, и, во-вторых, выяснить степень морфо-биологической обособленности отдельных крупных групп и обосновать их иерархию. При этом единственная возможность разобраться во всем многообразии группы — выяснение основных направлений эволюции онтогенеза гамазид.

Только сравнение различных типов онтогенеза и изменений циклов развития, с учетом специализации данной группы, дают возможность подойти к построению естественной системы.

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Пути эволюции гамазид можно представить следующим образом. Формирование группы началось в почве.⁴ Эволюция шла по пути освоения многоядными хищными клещами чрезвычайно разнообразных условий существования. Изменение условий жизни и среды обитания приводило к изменениям основных функций преимагинальных фаз, их организации, к перестройкам циклов развития, к специализации. Все это в свою очередь приводило к филогенетическим изменениям, к становлению семейств.

Далеко не для всех рецентных семейств гамазовых клещей можно установить непосредственные родственные связи, что вполне естественно, так как ряд промежуточных групп, возможно, вымер, так же как и их предки, но некоторые линии исторического развития удастся проследить довольно отчетливо.

Очень важным обстоятельством в эволюции группы было развитие крупных относительно размеров тела яиц с большим запасом питательного материала и, как следствие этого, эмбрионизация личинок и часто

⁴ При этом нельзя согласиться с Каргом (Karg, 1965), что становление («systematische Aufspaltung») надсемейств в пределах группы гамазид полностью осуществлялось в почве.

протонимф.⁵ Как известно, у гамазид наряду с яйцекладкой существует рождение личинок и даже протонимф. Этим достигается сокращение продолжительности цикла развития, что оказалось чрезвычайно «выгодным» биологически. Насколько широко распространена эмбрионизация в группе гамазид, можно судить по схеме, показывающей изменения онтогенезов в основных семействах гамазовых клещей (см. рисунок).

Большое значение в эволюции гамазид имеет возникновение паразитизма со всеми переходами от факультативных до облигатных паразитов (экто- и эндопаразиты). Паразитизм у гамазовых клещей возникал многократно, независимо и одновременно в разных семействах.

ЗНАЧЕНИЕ РАЗЛИЧНЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ДЛЯ ПОСТРОЕНИЯ СИСТЕМЫ

Оценивая возможность использования различных морфологических признаков для обоснования семейств, следует учитывать ряд обстоятельств.

1. Многие признаки развиваются параллельно в различных неродственных группах даже высокого таксономического ранга.

2. Особенно часто одни и те же редукции происходят под влиянием паразитического образа жизни и в неродственных семействах. Так, происходит укорочение и слияние свободных члеников педипальп, редукция клешни хелицер, редукция корникул, исчезновение тритостернума, укорочение или полное исчезновение перитремы, сокращение поверхности склеротизованных щитов и т. д.; реже наблюдается редукция претарзусов ног.

В то же время у многих неродственных свободноживущих гамазид заметна тенденция к редукции претарзуса I ног при утрате ими ходильной функции и замещении ее тактильной; при этом ноги I утончаются. Как известно, классификацию нельзя основывать на признаках, которые в данной таксономической категории находятся в процессе исчезновения (Майр, Линсли, Юзингер, 1956).

3. Кроме процесса редукции, наблюдается также противоположный процесс — гипертрофическое развитие отдельных органов. При этом органы, функции которых сходны, часто приобретают конвергентное сходство. Так, при смене основной функции ног с ходильной на прикрепительную происходит сильное утолщение всех ног и развитие мощных якоробразных коготков; при замещении ходильной функции тактильной ноги I пары удлиняются, сильно превышая длину тела.

4. Признаки, быстро изменяющиеся под влиянием внешней среды, менее пригодны для обоснования крупных таксонов. Признаки, изменяющиеся медленнее, т. е. филогенетически более консервативные, пригодны для установления крупных таксонов ранга семейств.

5. Наиболее быстро изменяются у гамазид наружные структуры и органы, связанные с добычей и приемом пищи, — хелицеры и гипостомальные лопасти, детали строения которых чаще могут использоваться для характеристики родов и видов; лишь общий тип строения хелицер пригоден как признак семейства.

6. Кожные органы чувств — щетинки, их количество и топография, могут широко использоваться для дифференцирования видов и родов; но, с другой стороны, есть комплексы щетинок (гнатосомальные, коксальные, стеральные и циркуманальные), количество которых постоянно почти для всех гамазид и может использоваться для характеристики всей группы.

7. Формирование щитов вентральной поверхности (грудного и анального) у нимф довольно постоянно в пределах почти всей группы, тогда как у взрослых клещей (особенно у самок) количество, размеры и форма щитов могут значительно варьировать в пределах семейства.

⁵ А. А. Захваткин (1949, 1953) определяет эмбрионизацию как переход первично свободных, самостоятельно питавшихся фаз развития в зародышевые.

Насколько мне удалось установить, наиболее консервативными морфологическими признаками, пригодными для обоснования семейств, служат изменения в онтогенезе склеротизации дорсальных покровов (см. рисунок), отражающие общий план строения гамазид.

ТИПЫ СТРОЕНИЯ ФАЗ РАЗВИТИЯ И ИХ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

В пределах группы гамазовых клещей для каждой фазы развития можно установить различные типы строения, зависящие от образа жизни данной фазы.

Личинки (на рисунке — первый вертикальный ряд) бывают двух основных типов строения. Первый из них характеризуется следующими признаками: на спинной стороне развиты карапакс и обычно пигидиальный щит (последний иногда настолько слабо склеротизован, что почти не заметен) и между ними парные склериты (3—4 пары, реже 1 или 2 пары), иногда отсутствующие. Обычно у личинок этого типа хелицеры с хорошо развитой клешней, приспособленной для захвата пищи; оба пальца клешни (подвижный и неподвижный) с зубчиками на внутренних краях. Личинки этого типа свободноживущие, активны; они характерны для клещей сем. *Rhodacaridae*, *Aceosejidae*, *Ameroseiidae*, *Phytoseiidae*.

Личинки второго типа лишены склеротизованных щитов на спинной поверхности. Хелицеры у них обычно со слабо развитой клешней. Эти личинки либо живут свободно, но весьма кратковременно и не питаются, либо они эмбрионизированы и развиваются в теле самки (на рисунке — личинки всех семейств, за исключением указанных выше).

Протонимфы (на рисунке — второй вертикальный ряд).

Первый тип. Характер строения спинной поверхности тот же, что и у личинок первого типа: карапакс, пигидиальный щит и между ними группы склеритов; несколько увеличивается обычно лишь площадь и степень склеротизации щитов (сем. *Rhodacaridae*, *Aceosejidae*, *Phytoseiidae*, *Laelaptidae*, *Entonyssidae*, *Ixodorhynchidae*, *Macronyssidae*, *Ptilonyssidae* и *Dermanyssidae*; в последнем семействе произошло изменение формы карапакса и деление пигидиального щита на склериты). К этому типу можно отнести и протонимф сем. *Parasitidae*, но их пигидиальный щит небольшой, а промежуточные склериты слабо развиты или отсутствуют.

Второй тип. Имеется только карапакс (сем. *Veigaiidae*).

Третий тип. Карапакс покрывает, как обычно, переднюю часть тела; пигидиальный щит, разрастаясь, включает все промежуточные склериты, так что образуется ногогастер, обычно сближенный с карапаксом (сем. *Macrochelidae*).

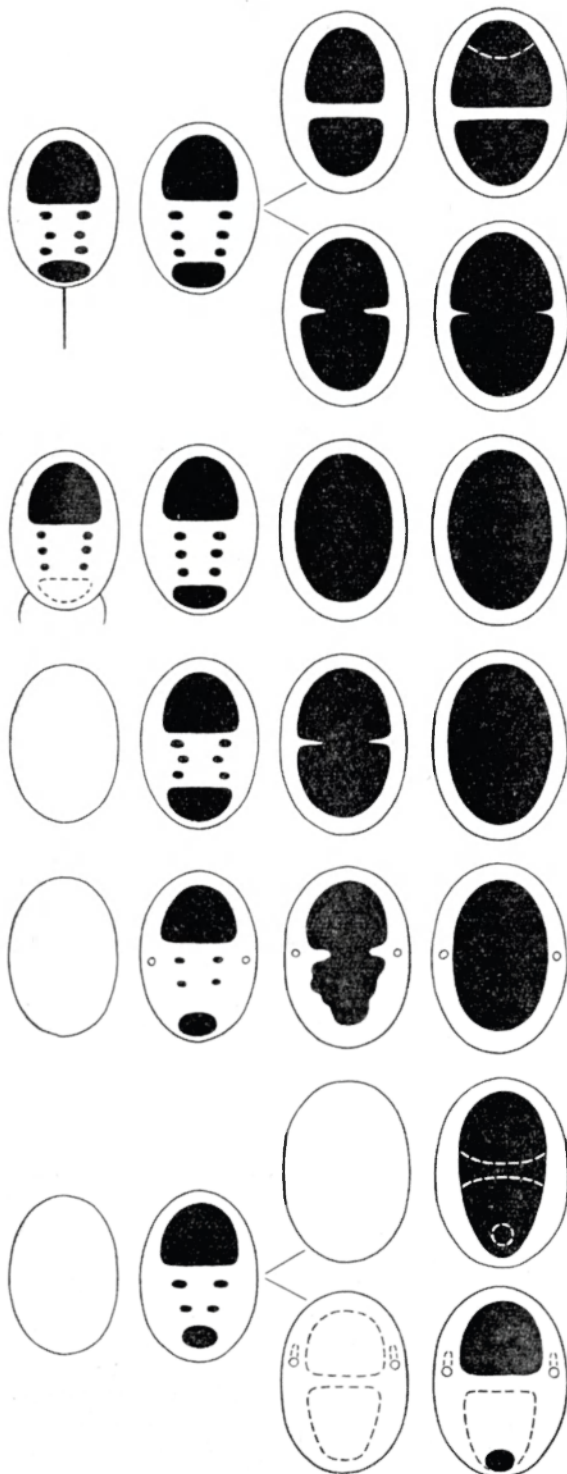
Четвертый тип. Щиты на спинной поверхности отсутствуют, как у личинок второго типа (сем. *Haemogamasidae*, *Hirstionyssidae*, *Rhinyssidae*, *Halarachnidae*).

Протонимфы I—III типов живут свободно, питаются; это активная фаза развития. Протонимфы IV типа по уровню онтогенетического развития ближе к личинкам II типа. Это либо свободная, но очень кратковременная фаза развития, либо они эмбрионизированы.

Дейтонимфы (на рисунке — третий вертикальный ряд).

Первый тип. Обычно склеротизация покровов значительна: на спинной поверхности либо 2 щита — карапакс и крупный ногогастер (сем. *Rhodacaridae*, *Parasitidae*, большинство *Veigaiidae*, *Ixodorhynchidae*), либо они сливаются в один дорсальный щит (сем. *Phytoseiidae*, *Dermanyssidae*, *Haemogamasidae*, *Hirstionyssidae*), причем иногда место их слияния отчетливо обозначено боковыми вырезами (сем. *Aceosejidae*, многие *Laelaptidae*, некоторые *Veigaiidae*, большинство *Macrochelidae*, *Entonyssidae*).

Изменения онтогенезов гамазовых клещей



Rhodacaridae (= *Ascaidae*, *Digamasellidae*, *Halolaelaptidae*).
Rhodacarus, *Asca*, *Digamasellus*, *Halolaelaps*, *Cyrtolaelaps* и др.

Aceosejidae.
Aceosejus, *Lasioseius*, *Mucroseius*, *Hoploseius* и др.

Phytoseiidae (= *Typhlodromidae*).
Phytoseius, *Typhlodromus* и др.

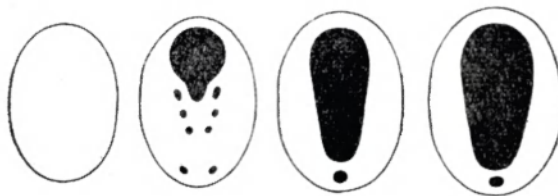
Laelaptidae (= *Hypoaspidae*).
Laelaps, *Hypoaspis*, *Ololaelaps*, *Eulaelaps*, *Myonyssus*, *Blattisocius* и др.

Entonyssidae.
Hamertonia, *Entophiophaga* и др.

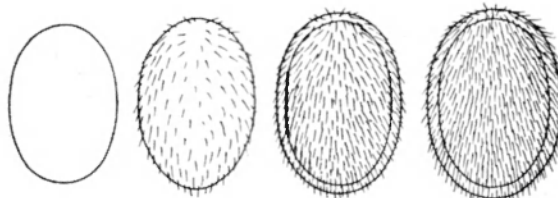
Macronyssidae
Macronyssus, *Ornithonyssus*, *Ophionyssus* и др.

Ptilonyssidae.
Ptilonyssus, *Neonyssus*, *Passeronyssus* и др.

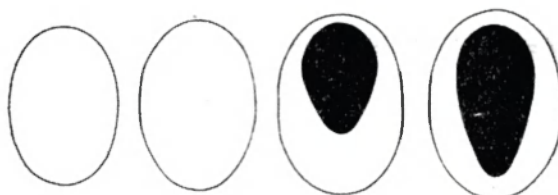
Dermanyssidae.
Dermanyssus, Alلودermanyssus.



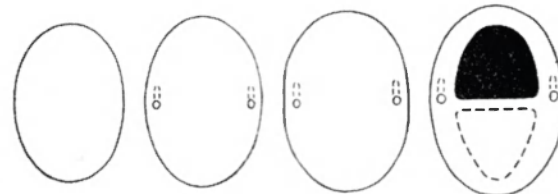
Haemogamasidae.
Haemogamasus.



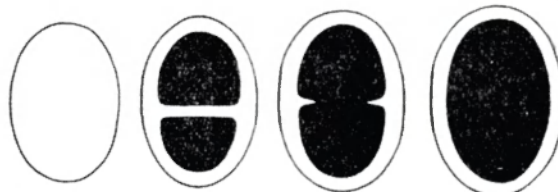
Hirstionyssidae.
Hirstionyssus.



Rhinonyssidae.
Rhinonyssus, Sternostoma, Rhinociclus и др.



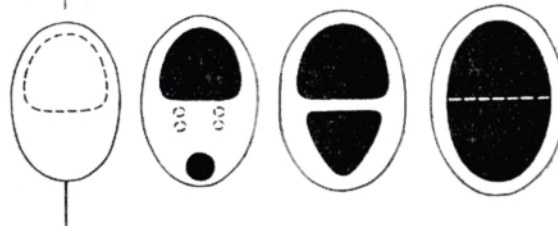
Macrochelidae (= *Pachylaelaptidae, Neoparasitidae, Parholaspidae*).
Macrocheles, Neopodocinum, Pachylaelaps, Neoparasitus, Pachyseius и др.



Veigaiidae (= *Gamasolaelaptidae*).
Veigaiia, Gamasolaelaps, Cyrt-hydroelaelaps.



Parasitidae (= *Poecilochiridae, Saprogamasidae*).
Parasitus, Pergamasus, Poecilochirus, Saprogamasus и др.



Эта фаза развития хорошо защищена, приспособлена для переживания в неблагоприятных условиях;⁶ хелицеры развиты, как у взрослых клещей (самок); иногда функция расселения целиком падает на эту фазу (форезия дейтонимф в сем. *Parasitidae*).

Второй тип. Щиты на теле отсутствуют, либо развиты очень слабо, границы их не четки. У клещей некоторых семейств хелицеры вторично приобретают личиночный облик: клещи не способны питаться; основная функция этой фазы — вторичное формирование (сем. *Macronyssidae*, *Ptilonyssidae*). У других клещей этого типа дейтонимфы, хотя и могут питаться, но живут, видимо, также очень недолго (*Rhinonyssidae*, *Halarachnidae*).

Взрослые клещи (на рисунке — четвертый вертикальный ряд). Спинная поверхность у большинства свободноживущих хищных и многих паразитических клещей защищена одним крупным щитом (сем. *Aceosejidae*, большинство *Phytoseiidae*, *Laelaptidae*, *Macrochelidae*, большинство *Haemogamasidae*, *Hirstionyssidae*) или двумя щитами (сем. *Rhodacaridae*).

Но на этой фазе развития количество дорсальных (как и вентральных) щитов и их строение в ряде семейств непостоянно; иногда количество дорсальных щитов различно у самцов и самок (некоторые *Parasitidae*, *Veigaiidae*, некоторые *Macronyssidae*, *Ptilonyssidae*), иногда — у разных родов в пределах семейства. Все это вполне объяснимо разнообразием функций взрослых клещей (питание, размножение, расселение) и нередко более длительными сроками жизни по сравнению с преимагинальными фазами.

Анализируя все изменения строения дорсальных покровов гамазид, можно оценить их филогенетическое значение. Исходным типом следует признать тот, который свойствен личинкам и протонимфам I типа: наличие карапакса и пигидиального щита, а между ними промежуточных склеритов. У некоторых примитивных клещей *Mesostigmata* (сем. *Liroaspidae*), к которым гамазиды очень близки, подобное расчленение щитов свойственно и взрослым клещам. Поэтому я рассматриваю такое строение личинок и нимф гамазид как палингенез, т. е. повторение признаков первичного предка в развитии особи.

Широкое распространение, а может быть даже доминирование подобного типа строения дорсальных покровов среди ранних ювенильных фаз гамазовых клещей говорит об общности их происхождения, а следовательно, и о целостности и естественности группы в целом; отклонения от этого типа — о существовании в пределах единой группы крупных систематических единиц — семейств.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ НЕКОТОРЫХ СЕМЕЙСТВ

Исходный тип склеротизации дорсальных покровов в наиболее полном виде представлен у исходной жизненной формы гамазид — обитателей верхних слоев почвы, лесной подстилки, мха, гниющей древесины или других разлагающихся растительных веществ. У многих рецентных почвенных гамазид сохранился ряд примитивных черт биологии и организации. Все фазы развития у них проходят в свободном состоянии — т. е. самки откладывают яйца во внешнюю среду, личинки и нимфы так же активны, как и взрослые клещи. Характер питания смешанный — хищничество и потребление разлагающихся растительных веществ. Личинки и протонимфы сходны между собой по характеру дорсальных покровов и строению хелицер (I тип). Таковы клещи сем. *Rhodacaridae* в его новом, расширенном понимании (включая *Ascaidae*, *Digamasellidae*, *Halolaelaptidae*) и клещи сем. *Aceosejidae*.

⁶ В условиях эксперимента дейтонимфы некоторых видов живут месяцами, не линяя на взрослых клещей.

Начиная с фазы дейтонимфы у этих клещей характер склеротизации дорсальной поверхности различен. У *Rhodacaridae*, ведущих в общем более скрытый образ жизни, сохраняется большая гибкость тела для проникновения в мельчайшие скважины в почве, под корой гниющих пней и деревьев; спина у них покрыта двумя щитами. У *Aceosejidae* связи с почвой слабее, многие виды их обитают в лесной подстилке, во мху близ родников, по берегам ручьев, у болот; некоторые виды выходят на растения. Гибкость тела у них уменьшается, но достигается лучшая защита его в разнообразных условиях обитания путем слияния спинных щитов в один.

У некоторых клещей сем. *Rhodacaridae* ряд признаков рассматривается как весьма архаичные — например, некоторая подвижность «брюшка» (опистсомы), отчленение передней части карапакса (пропельтидий), более четкое, чем у других гамазид, метамерное расположение щетинок на теле. В то же время у этих клещей есть ряд признаков значительной специализации — полная утрата первыми ногами ходильной функции и в связи с этим редукция коготков и присосок; значительное развитие вторичных половых признаков у самцов: сложно устроенный сперматодактиль, выросты на II ногах. В противоположность родакарридам у самцов *Aceosejidae* на II ногах обычно нет выростов и сперматодактиль имеет более простое строение.

Близко родственная к *Aceosejidae* группа *Phytoseiidae* большинством акарологов рассматривается как самостоятельное семейство. Клещи эти целиком перешли к жизни на растениях. Питаются они вредителями растений — паутиными клещами и некоторыми другими (*Tydeidae*, *Tarsonemidae*, *Eriophyidae*), а также иногда грибами и пылью растений. У них в основном сохраняется тот же тип развития, что и у *Aceosejidae*, хотя у очень слабо склеротизованных личинок некоторых фитосейид пигидиальный щит неразличим. Для этих клещей характерны: редукция части щетинок на теле (у взрослых клещей на спинном щите обычно не выше 21 пары); короткая шейка заметно склеротизованных сперматок, расположенных на уровне III—IV кокс; более сложное строение сперматодактиля. Если даже не признавать фитосейид самостоятельным семейством, то во всяком случае невозможно оспаривать общую тенденцию к обособлению их от *Aceosejidae*.

Дальнейшие направления эволюции этой линии связаны с возможностями частых контактов клещей, живущих на растениях, с насекомыми, и иногда и с птицами, что приводит к образованию постоянных связей между ними и к становлению паразитизма. При этом иногда перестройка организации клещей, их жизненного цикла, заходит так далеко, что можно уже говорить об обособлении самостоятельного семейства, иногда же паразитические клещи явно должны быть включены в исходную группу. Так, по недавним сборам из Южной Америки был описан род *Nabiseius* (Chant a. Lindquist, 1965) — паразиты клопов из сем. *Nabidae*, на теле которых проходит все развитие клещей.⁷ Строение фаз развития *Nabiseius* позволяет включить его в сем. *Phytoseiidae*, хотя первоначально он был отнесен к сем. *Otopheidomenidae* вместе с клещами — паразитами ночных бабочек.

Здесь явно прослеживается путь становления паразитизма. Клещи, живущие свободно на растениях, имели частые контакты с хищными клопами, посещавшими эти растения. Первоначальные топические и форические связи в процессе эволюции усилились трофическими. В рассмотренной выше группе семейств (*Rhodacaridae*, *Aceosejidae*, *Phytoseiidae*) это редкий пример возникновения паразитизма.

Другое направление эволюции, другая линия, в которой наблюдается чрезвычайно широкая адаптивная радиация с частыми переходами к па-

⁷ Клещи эти оказались широко распространенными на всей территории СССР. Пользуясь случаем, приношу благодарность И. М. Кержнеру, собравшему этих клещей с клопов сем. *Nabidae* в коллекции ЗИН АН СССР, и передавшему их в акарологическую коллекцию.

рагизму — это клещи *Laelaptoidea*. Примитивные представители этой группы также обитают в лесной подстилке, под камнями, у корней трав на лугах.

В истоке этой группы находится сем. *Laelaptidae*. Здесь наряду со свободноживущими хищниками и сапрофагами есть много специализированных форм: обитатели гнезд общественных насекомых (термитов, муравьев, ос, пчел и шмелей), нор и гнезд мелких млекопитающих и птиц. Для многих характерно смешанное питание, есть факультативные и облигатные паразиты.

Основное изменение в онтогенезе сем. *Laelaptidae* по сравнению с сем. *Aceosejidae* и *Phytoseiidae* это — переход к эмбрионизации личинок. Личинки у этих клещей второго типа, тогда как протонимфы сохраняют прежний (первый) тип строения, хотя иногда и они эмбрионизированы (развиваются в теле самки). Нет оснований отделять *Hypoaspidae* в качестве самостоятельного семейства, как это принято в некоторых работах.

Изучение преимагинальных фаз развития нескольких родов, систематическое положение которых было неясным, позволяет включить их в сем. *Laelaptidae* (например, *Myonyssus*, *Eulaelaps*, *Spinolaelaps*, *Blattisocius*); последние два рода лишь на основании литературных сведений (Dusbabek, 1964; Treat, 1966).

Иногда в это семейство на правах подсемейства включают *Haemogamasidae*, но я считаю, что это достаточно четко обособленное семейство: протонимфа лишена дорсальных щитов; хетотаксия начиная с этой фазы развития неотрихическая; у самцов очень сложное строение сперматодактиля. Обитают эти клещи в норах и гнездах мелких млекопитающих (находки в подпольях домов также, очевидно, связаны с наличием там нор и гнезд грызунов); факультативные и облигатные паразиты. Таким образом, есть достаточно оснований для того, чтобы считать *Haemogamasidae* самостоятельным семейством, хотя несомненно, это более молодая ветвь, отделившаяся от сем. *Laelaptidae*, возникновение которой связано с появлением млекопитающих, строящих гнезда для размножения и зимовки.

Сем. *Entonyssidae* генетически очень близко к *Laelaptidae*, насколько об этом можно судить по немногим исследованным преимагинальным фазам развития клещей родов *Hamertonia* и *Entophiophaga* (Fain, 1961b). Статус этой группы не вполне определен: ее можно рассматривать либо как подсемейство в сем. *Laelaptidae*, либо как самостоятельное семейство; доводом в пользу последнего, как мне кажется, служит глубокая специализация этих клещей: паразитирование в легких змей. Морфологические изменения — это главным образом редукции: хетотаксия сильно обеднена, тритостернум в различных стадиях укорочения (вплоть до полного исчезновения), наружный скелет сокращен, перитремы отсутствуют. Помимо редукций, произошли следующие морфологические изменения: стигмы смещены на дорсальную сторону; хотя пальцы хелицер с зубцами, но расположены зубцы лишь у вершины и общий тип строения клешни чрезвычайно характерен.

Вряд ли можно считать, что *Entonyssidae* произошли от *Ixodorhynchidae* (Evans a. Till, 1966 : 120 «*Entonyssinae* have probably evolved from amongst the *Ixodorhynchinae*»). *Ixodorhynchidae* (эктопаразиты змей), так же как и *Entonyssidae*, достаточно специализированная группа с сильно модифицированными хелицерами (у клещей типичного рода *Ixodorhynchus* неподвижный палец клешни полностью редуцирован, а подвижный — с зубцами, направленными назад). Из описания и рисунков *I. uncatissimus* (Voss a. Strandtmann, 1962) видно, что строение протонимфы типично для *Laelaptidae* (I тип строения), тогда как у дейтонимфы и взрослых клещей на спинной стороне два крупных щита.

Вероятнее всего, что оба эти семейства не имеют близкого родства и произошли независимо от каких-то генерализованных *Laelaptidae*, причем для *Ixodorhynchidae* эти связи не столь ясны.

Генетические связи *Laelaptidae* с *Dermanyssidae* несомненны. В обоих семействах личинки II типа, протонимфы — I типа. В связи со специали-

зацией (паразитирование на птицах и грызунах с насасыванием больших порций крови) у клещей сем. *Dermanyssidae* произошло сокращение размеров дорсальных щитов и увеличение поверхности растяжимой кутикулы. Клещи эти — активные кровососы начиная с фазы протонимфы. Дорсальные щиты протонимфы несколько иного строения, чем у ранее рассмотренных семейств: задний край карапакса заметно оттянут, а пигидиальный щит вторично разделен и представлен лишь отдельными склеритами. Общий тип строения хелицер начиная с фазы протонимфы сильно изменяется — хелицеры превращаются в длинные гибкие стилеты с крошечной клешней на вершине; хелицеры самца резко отличаются от хелицер самки.

Возможно, что подсем. *Hirstionyssinae* также заслуживает возведения в ранг семейства. У этих облигатных эктопаразитов мелких млекопитающих эмбрионизированы и лишены щитов личинки и протонимфы; питаются лишь дейтонимфы и взрослые клещи. Оба пальца клешни хелицер лишены зубцов и у самок и самцов имеют сходный характер (у самцов подвижный палец преобразован в сперматодактиль).

Совершенно необычный для гамазовых клещей тип онтогенетического развития наблюдается в сем. *Macronyssidae*.⁸ Для них характерно чередование неактивных (личинка и дейтонимфа) и активных (протонимфа и взрослые клещи) фаз развития. Эти клещи паразитируют на многих позвоночных животных: на мелких млекопитающих, в частности на летучих мышах, птицах и пресмыкающихся. Насколько в настоящее время выяснено (Radovsky, 1967), тесные связи у них обнаруживаются с летучими мышами — обычно каждый род специфичен для семейства или надсемейства летучих мышей, причем более примитивные клещи обитают на примитивных хозяевах. Это позволило Радовскому сделать вывод об их параллельной эволюции и предположительно указать возраст возникновения сем. *Macronyssidae* (примерно начало кайнозоя).

Радовский сближает сем. *Macronyssidae* с *Rhinonyssidae* (постоянные полостные паразиты птиц, обитающие в их носовой полости, в трахеях, а иногда и в легких), но, как это было показано раньше (Bregotova, 1964, 1966), последнее «семейство» неоднородно и не может рассматриваться в прежнем объеме: генетические связи сем. *Macronyssidae* можно проследить лишь с частью прежнего сем. *Rhinonyssidae*.

Проанализировав материалы по морфологии ринониссид, по их онтогенезу, географическому распространению и приуроченности к птицам-хозяевам, я пришла к выводу о сборном характере этой экологической группы, объединяющей не менее двух, а может быть и более семейств, возникших разновременно и независимо.

Первая группа — более древнее сем. *Rhinonyssidae*, становление которого шло параллельно становлению класса птиц. Клещи этой группы приурочены либо к птицам более древних групп (например, клещи рода *Rhinonyssus*), либо, эволюционируя вместе с классом птиц, паразитируют у птиц многих неродственных отрядов (клещи рода *Sternostoma*). Встречаемость *Sternostoma* почти у всех рецентных отрядов птиц можно объяснить лишь длительной совместной эволюцией; следовательно, формирование ринониссид произошло еще до разделения птиц на основные стволы, которое датируется верхнемеловым периодом.

Вторая группа — более молодая. В нее можно отнести несомненно близкородственные роды *Ptilonyssus*, *Neonyssus* (= *Paraneonyssus* auct.), *Passeronyssus* и др., составляющие сем. *Ptilonyssidae*. Эти клещи паразитируют у птиц наиболее молодого отряда — воробьиных (*Passeriformes*). Клещи *Rhinonyssidae* сильнее изменены паразитизмом, чем *Ptilonyssidae*.

⁸ В отечественной литературе это семейство фигурировало под разными названиями: «*Liponyssidae* Ewing, 1923 (= *Macronyssidae* Oudemans, 1936)» (Бреготова, 1956), «*Bdellonyssinae* Zemsk.» и «*Ornithonyssinae* Lange» (Земская, 1966). Радовский (Radovsky, 1967) предпринял ревизию этого семейства и установил невалидность названия «*Liponyssus*», а следовательно и «*Liponyssidae*», так как типичный вид рода *Liponyssus* — *L. setosus* Kol. оказался принадлежащим к роду *Haemogamasus*.

У *Rhinonyssidae* прото- и дейтонимфы слабо различаются между собой (на спинной стороне оформленные щиты отсутствуют, хелицеры сходного строения), тритостернум полностью отсутствует у всех фаз развития, анус занимает терминальное положение, а иногда смещен даже на дорсальную сторону, что вообще совершенно не свойственно гамазовым клещам (извращенное изгибание оси тела). Положение стигм в области III—IV кокс, стабильное не только у гамазид, но и у многих *Mesostigmata*, сильно нарушается у некоторых ринониссид (*Rallinyssus*, *Rallinyssoides*) — стигмы смещаются к заднему концу тела.

У *Ptilonyssidae* прото- и дейтонимфы резко дифференцированы как морфологически, так и биологически. У протонимф четко оформленные щиты; хелицеры, предлапки и коготки ног по строению приближаются к имагинальным; это — активная фаза. У дейтонимф щиты едва дифференцированы, хелицеры слабо развиты, имеют личиночный облик и непригодны для прокола покровов хозяина; предлапки укорочены. У большинства клещей тритостернум отсутствует, как и у *Rhinonyssidae* (это говорит не о родстве, а лишь об одинаковом влиянии паразитического образа жизни), но у некоторых клещей есть крошечный редуцированный тритостернум, а иногда и крупный, вполне развитый, как у большинства гамазовых клещей.

Пока трудно решить, все ли более примитивные роды с хорошо развитым тритостернумом (*Vitznyssus*, *Zumptnyssus* и др.) относятся к сем. *Ptilonyssidae*, так как фазы их развития неизвестны. Несомненно лишь, что сем. *Macronyssidae* близко к сем. *Ptilonyssidae* по типу развития, что позволяет объединить их в одно надсем. *Macronyssioidea* superfam. nov.

Как уже отмечалось, не для всех групп гамазовых клещей удается установить их непосредственные родственные связи. Если вернуться к исходным хищным формам, то, как мы видели у *Rhodacaridae*, *Aceosejidae* (отчасти и у *Phytoseiidae*), первые постэмбриональные фазы были сравнительно слабо дифференцированы.

Иное направление эволюции онтогенеза хищных клещей заключается в большей дифференциации ранних постэмбриональных фаз (на рисунке — три последние семейства).

Хотя в сем. *Parasitidae* и *Veigaiidae*, как и в первых трех семействах, самки откладывают яйца, в которых эмбрионы еще не развиты, однако личинки вылупляются заметно более эмбрионизированные (II тип) тело их лишено щитов; (иногда заметен лишь очень слабо склеротизированный карапакс), пальцы хелицер со слабыми зубцами. Карг (Karg, 1965) объединяет эти семейства в одно на правах подсемейств, с чем нельзя согласиться. *Parasitidae* характеризуются многими своеобразными чертами, ставящими их в обособленное положение среди гамазид. У них иной тип строения женской половой системы (*Vitzthum*, 1940—1943), чем у прочих гамазид, выросты боковых стенок вагинальной полости сильно склеротизованы, хелицеры самца имеют особое строение (они лишены свободного сперматоактиля — вершина последнего слита с подвижным пальцем). Кроме того, в сем. *Parasitidae* широко распространена форезия — дейтонимфы расселяются, прикрепляясь к жукам и грызунам, тогда как для сем. *Veigaiidae* форезия не характерна.

Два монотипические семейства — *Poecilochiridae* и *Saprogamasidae* (syn. nov.) — должны быть включены в сем. *Parasitidae*.

Сем. *Macrochelidae* следует рассматривать в ином объеме, чем это делалось прежде. Есть все основания для того, чтобы включить в это семейство сем. *Neoparasitidae*,⁹ *Pachylaelaptidae* и *Parholaspidae*, у которых онтогенез проходит по той же схеме, что и у сем. *Macrochelidae*. Для семейства характерны: личинка, лишенная щитов и не способная питаться; хищный образ жизни всех прочих фаз развития; протонимфа с двумя крупными, сближенными между собой дорсальными щитами; у дейто-

⁹ Имеется в виду только типичный род *Neoparasitus*, так как «семейство» было сборным.

нимфы один спинной щит с боковыми вырезами (иногда почти незаметными); у взрослых клещей 1 сплошной щит; у самца выросты на II и или IV ногах, сперматодактиль свободный (часто длинный); нередко предлапка I ног редуцирована. Форезия в этом семействе распространена, особенно в тех группах, развитие которых происходит во временных субстратах (кучах навоза, компоста и пр.), при этом функцию расселения принимает на себя не дейтонимфа, как в сем. *Parasitidae*, а взрослые клещи. Для расселения они прикрепляются к жукам-копрофилам или к мухам; эти форические связи одной фазы развития у некоторых видов (в родах *Neopodocinum*, *Pachylaelaps*) перешли уже в более прочные — все фазы развития находятся на насекомых.

Заканчивая на этом анализ основных направлений эволюции группы гамазовых клещей, следует указать, что в данной статье рассматриваются далеко не все семейства. Цель автора была лишь показать подходы к обоснованию естественной системы.

Систему гамазовых клещей, диагнозы семейств и их состав предполагается рассмотреть в последующих сообщениях.

Л и т е р а т у р а

- Б р е г е т о в а Н. Г. 1949. Материалы по фауне клещей сем. Haemogamasidae СССР. Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 11 : 161—185.
- Б р е г е т о в а Н. Г. 1956. Гамазовые клещи (Gamasoidea). Определители по фауне СССР, ЗИН АН СССР, 61 : 1—247.
- Б р е г е т о в а Н. Г. 1961. Клещи семейства Veigaiidae Oudemans, 1939 фауны СССР. Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 20 : 10—107.
- (Б р е г е т о в а Н. Г.) B r e g e t o w a N. G. 1964. Some problems of evolution of the Rhinonyssid mites. «Nauka», Leningrad : 1—8.
- B r e g e t o w a N. G. 1966. Some problems of evolution of the Rhinonyssid mites. Proc. of the First Internat. Congr. of Parasitol. (Roma, 21—26 September 1964), 2 : 1016—1017.
- Б р е г е т о в а Н. Г. 1966. Принципы построения системы гамазовых клещей. Первое акаролог. совещ. Тезисы докл. Изд. «Наука», Л. : 41—42.
- Б р е г е т о в а Н. Г. 1967. Родовые группировки клещей—ринониссид—паразитов птиц. III. Роды *Neonyssus* Hirst, 1921 и *Neonyssoides* Hirst, 1923. Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 23 : 124—137.
- Б р е г е т о в а Н. Г. и К о р о л е в а Е. В. 1960. Клещи сем. Macrochelidae Vitzthum, 1930 фауны СССР. Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 19 : 32—154.
- Б р е г е т о в а Н. Г. и К о р о л е в а Е. В. 1964. Клещи рода *Ololaelaps* Berlese, 1904 (Acarina, Laelaptidae). Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 22 : 61—87.
- З а х в а т к и н А. А. 1948. Систематика рода *Laelaps* (Acarina, Parasitiformes) и вопросы его эпидемиологического значения. Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 10 : 50—75.
- З а х в а т к и н А. А. 1949. Сравнительная эмбриология беспозвоночных. Изд. «Сов. Наука», М. : 1—395.
- З а х в а т к и н А. А. 1953. Сборник научных работ. Изд. МГУ : 1—418.
- З е м с к а я А. А. 1951. Биология и развитие клещей *Dermanyssidae*, паразитирующих на рептилиях, в связи с проблемой возникновения пастбищного паразитизма. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., Отд. биол., 56 (3) : 42—57.
- З е м с к а я А. А. 1966. Новый для фауны СССР вид гамазовых клещей *Ornithonyssus pavlovskii* Lange, 1959 и диагностика клещей подсемейства *Ornithonyssinae*. Зоол. журн., 45 (1) : 50—60.
- Л а н г е А. Б. 1948. О некоторых *Laelaps* s. str. (Acarina, Parasitiformes), паразитирующих на мышах подсем. *Murinae*. Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 10 : 77—86.
- М а й р Э., Л и н с л и Э., Ю з и н г е р Р. 1956. Методы и принципы зоологической систематики. ИЛ, М. : 1—352.
- П е т р о в а А. Д. 1967. О таксономической структуре семейства *Parholaspidae* Krantz, 1960 (Parasitiformes, Gamasoidea). Научн. докл. высшей школы Биол. науки, 5 : 15—26.
- В а к е р E. W. and W h a r t o n G. 1952. An introduction to acarology. MacMillan, N. Y. : 1—465.
- B e r n h a r d F. 1963a. Entwicklungskonstante Merkmale als Grundlage eines neuen Systems des Mesostigmata. In: Beitr. Syst. u. Ökol. mitteleurop. Acarina. B. II : Mesostigmata : 1—16.
- B e r n h a r d F. 1963b. Die Überfamilie Laelaptoidea Bernhard nov. superfam. In: Beitr. Syst. u. Ökol. mitteleurop. Acarina. B. II : Mesostigmata : 17—32.
- B e r n h a r d F. 1963c. Die Familie Ascaidae (Oudemans, 1905) Bernhard nov. comb. In: Beitr. Syst. u. Ökol. mitteleurop. Acarina. B. II : Mesostigmata I : 33—178.

- Bhattacharyya S. K. 1963. A revision of the British mites of the genus *Pergamasus* Berlese s. lat. (Acari, Mesostigmata). Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool., 11 (2) : 133—242.
- Chant D. A. 1958. Immature and adult stages of some British Phytoseiidae Berl., 1916 (Acarina). Journ. Linn. Soc. London, zool., 43, № 294 : 599—643.
- Chant D. A. 1963. The subfamily Blattisocinae Garman (=Aceosejinae Evans) (Acarina : Blattisocidae Garman) (=Aceosejidae Baker and Wharton) in North America, with descriptions of new species. Canad. Journ. Zool., 41 : 243—305.
- Chant D. A. 1965. Generic concepts in the family Phytoseiidae (Acarina : Mesostigmata). Canad. Ent., 97 (4) : 351—374.
- Chant D. A. and Lindquist E. E. 1965. *Nabiseius duplicisetus*, a new genus and species of Otopheidomeninae (Acarina : Phytoseiidae) from Nabid Bugs. Canad. Ent., 97 (5) : 515—521.
- Costa M. 1966. Descriptions of the juvenile stages of *Pachylaelaps hispani* Berlese (Acari : Mesostigmata). Acarologia, 8 (1) : 9—22.
- Dusbábek F. 1964. Parasitische Fledermausmilben der Tschechoslowakei II. Familie Dermanyssidae Kol. 1859. (Acarina : Gamasides). Ceskoslov. Parasitol., 11 : 77—125.
- Evans G. O. 1956. On the classification of the family Macrochelidae with particular reference to the subfamily Parholaspiinae (Acarina—Mesostigmata). Proc. Zool. Soc. London, 127 (3) : 345—377.
- Evans G. O. 1957. An introduction to the British Mesostigmata (Acarina) with keys to families and genera. Journ. Linn. Soc. London, zool., 43, № 291 : 203—259.
- Evans G. O. 1958. A revision of the British Aceosejinae (Acarina : Mesostigmata). Proc. Zool. Soc. London, 131 (2) : 177—229.
- Evans G. O. 1963. Observations on the classification of the family Otopheidomenidae (Acari : Mesostigmata) with descriptions of two new species. Annals a. Magaz. Nat. Hist., ser. 13, 5 (58) : 609—620.
- Evans G. O. and Browning E. 1956. British mites of the subfamily Macrochelinae Tragårdh (Gamasina—Macrochelidae). Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), zool. 4 (1) : 3—55.
- Evans G. O. and Hyatt K. H. 1958. The genera *Podocinum* Berl. and *Podocinella* gen. nov. (Acarina : Mesostigmata). Annals a. Magaz. Nat. Hist. Ser. 12, 10 : 913—932.
- Evans G. O. and Till W. M. 1966. Studies on the British Dermanyssidae (Acari : Mesostigmata). Part II. Classification. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), 14 (5) : 109—370.
- Fain A. 1957. Les Acariens des familles Epidermoptidae et Rhinonyssidae parasites des fosses nasales d'oiseaux au Ruanda-Urundi et au Congo Belge. Ann. Mus. Roy. Congo Belge Tervuren (Belgique). Serie in 8°, Sci. zool., 60 : 1—176.
- Fain A. 1961a. Une nouvelle famille d'acariens parasites de serpents du genre *Mehelya* au Congo : *Omentolaelaptidae* fam. nov. (Mesostigmata). Rev. Zool. Bot. Afr., 64 (3—4) : 283—296.
- Fain A. 1961b. Les Acariens parasites endopulmonaires des Serpents (Entonyssidae : Mesostigmata). Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique, 37 (6) : 1—135.
- Fain A. 1962. Les Acariens Mesostigmatiques ectoparasites des Serpents. Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique, 38 (18) : 1—149.
- Farrier M. H. 1957. A revision of the Veigaiidae (Acarina). North. Carol. Agric. Exper. Station. Techn. Bull., 124 : 1—103.
- Fonseca F. 1948. A monograph of the genera and species *Macronyssidae* Oudemans, 1936. Proc. Zool. Soc. London, 118 (2) : 249—334.
- Hirschmann W. 1957. Gangsystematik der Parasitiformes. Teil I. Schriftenreihe für vergleichende Milbenkunde : 1—20.
- Hirschmann W. 1962. Gangsystematik der Parasitiformes. Teil 5. Schriftenreihe für vergleichende Milbenkunde : 1—56.
- Hull W. B. 1956. The nymphal stages of *Pneumonyssus simicola* Banks, 1901 (Acarina, Halarachnidae). Journ. Parasitol., 42 (6) : 653—656.
- Karg W. 1962. Zur Systematik und postembryonalen Entwicklung der Gamasiden (Acarina, Parasitiformes) Landwirtschaftlich genutzter Böden. Mitt. Zool. Mus. Berlin, 38 (1) : 23—119.
- Karg W. 1965. Larvensystematische und phylogenetische Untersuchung sowie Revision des Systems der Gamasina Leach, 1815 (Acarina, Parasitiformes). Mitt. Zool. Mus. Berlin, 41 (2) : 193—340.
- Krantz G. W. 1960. A reevaluation of the Parholaspiinae Evans 1956 (Acarina : Mesostigmata : Macrochelidae). Acarologia, 2 (4) : 393—433.
- Krantz G. W. and Khot N. S. 1962. A review of the family Otopheidomenidae Treat 1955 (Acarina : Mesostigmata). Acarologia, 4 (4) : 532—542.
- Lindquist E. E. and Evans G. O. 1965. Taxonomic concepts in the Ascidae with a modified setal nomenclature for the idiosoma of the Gamasina (Acarina : Mesostigmata). Memoirs Entomol. Soc. Canada, 47 : 1—64.
- Radovskiy F. J. 1967. The *Macronyssidae* and *Laelapidae* (Acarina : Mesostigmata) parasitic on bats. Univ. of California Public. in Entomol., 46 : 1—288.
- Rudnik A. 1960. A revision of the mites of the family Spinturnicidae (Acarina). Univ. of California Public. in Entomol., 17 (2) : 157—250.

- R y k e P. A. J. 1962. The subfamily Rhodacarinae with notes on a new subfamily Ologamasinae (Acarina : Rhodacaridae). Ent. Berichte, 22 : 155—162.
- S t r a n d t m a n n R. W. 1961. The immature stages of the Ptilonyssus complex (Acari : Mesostigmata : Rhinonyssidae). XI. Intern. Kongress Entomol. Wien, I : 283—286.
- S t r a n d t m a n n R. W. and W h a r t o n G. W. 1958. A manual of Mesostigmatid mites parasitic on Vertebrates. Inst. of Acarology, College Park, Maryland : 1—69.
- T i p t o n V. J. 1960. The genus Laelaps. With a review of the Laelaptinae and a new subfamily Alphalaelaptinae (Acarina : Laelaptidae). Univ. of California Public. in Entomol., 16 (6) : 233—356.
- T r e a t A. E. 1966. A new Blattisocius (Acarina : Mesostigmata) from noctuid moths. Journ. New York Entomol. Soc., 74 (3) : 143—159.
- V o s s W. J. and S t r a n d t m a n n R. W. 1962. Ixodorhynchus uncatissimus, a new species of parasitic mite (Acarina : Mesostigmata) from the snake, Pseustes poecilonotus. Journ. Kansas Entomol. Soc., 35 (3) : 308—313.
- V i t z t h u m H. 1940—1943. Acarina. In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig. Bd. 5, Abt. 4, Buch 5. 1940, Lief. 1—4 : 1—640; 1941, Lief. 5 : 641—800; 1942, Lief. 6 : 801—912; 1943, Lief. 7 : 913—1011.
- W e s t e r b o e r I. 1963. Die Familie Podocinidae Berlese 1916. In: Beitr. zur Syst. u. Okol. mitteleurop. Acarina. Bd. 2 : Mesostigmata I : 179—450.
- W e s t e r b o e r I. und B e r n h a r d F. 1963. Die Familie Phytoseiidae Berlese 1916. In: Beitrage zur Syst. u. Okol. mitteleurop. Acarina. B. 2 : Mesostigmata 1 : 451—781.

ONTOGENESIS IN THE GAMASID MITES
AS A CRITERION FOR THE ERECTION OF THEIR NATURAL
SYSTEM

N. G. Bregetova

S U M M A R Y

Studies of different groups of the Gamasid mites (Bregetova, 1946—1967), the valuation of their characters and an analysis of the literature allow the following conclusion to be drawn.

For the erection of a natural system of the Gamasid mites it is first necessary to analyse the main directions and principal trends in the evolution of the whole group and its separate branches and the secondly to find out the degree of morphological and biological isolation of large groups and to substantiate their taxonomic relationships.

The only way to understand the variety within the group of the Gamasid mites is by the elucidation of the main directions of their evolution during the ontogenesis, i. e. postembryonic development.

In allied forms the order of appearance of densely sclerotized shields during the ontogenesis, their topography and the number and relative sizes were found to be identical. The analysis of these changes in addition to ecological data permits the substantiation of allied groups of family status.

(Fig. 1 — scheme of the changes in the structure of the dorsal surface in the Gamasid mites. Vertical rows: larvae, protonymphs, deutonymphs and adult mites. Horizontal rows: families).
