

Балашов Ю. С. Coevolution of parasitic arthropods and mammals. (Ed. Ke Chung Kim). N. Y. et cet., Wiley Publication, 1985. 800 с.

За последние три десятилетия были накоплены обширнейшие материалы по фауне, систематике, морфологии и экологии паразитических насекомых и клещей, главным образом в связи с их исключительным медицинским и ветеринарным значением. К сожалению, за немногими исключениями, эти данные не привлекли внимание эволюционистов и не получили должного освещения в обобщающих сводках по теории эволюции.

Рецензируемая коллективная монография, освещающая многие стороны коэволюции паразитических членистоногих и их хозяев — млекопитающих, безусловно, должна способствовать сокращению разрыва и обмену идеями между паразитологами и специалистами в области эволюционной теории. Книга была написана группой ведущих американских паразитологов по инициативе ее редактора — известного специалиста по вшам, проф. Ке Чунг Кима. Рассматриваемые в ней проблемы сопряженности эволюции паразитов и их хозяев, чаще обозначаемой термином *к о э о л ю ц и я*, привлекали внимание паразитологов, начиная с первого десятилетия XX века, когда на нескольких группах паразитических червей и насекомых было установлено явление филогенетического параллелизма, проявляющееся в определенном соответствии таксономических систем паразитов таковым их хозяев (Ihering, 1902; Fahrenholz, 1913; Fuhrman, 1909; Kellog, 1913; Harrison, 1914). Интерес к этой проблеме не ослабевал в дальнейшем ни за рубежом (Eichler, 1948; Szidat, 1956; Fain, 1975; Brooks, 1979, и др.), ни в Советском Союзе (Асс, 1939; Рубцов, 1940; Киршенблат, 1941; Догель, 1947; Дубинин, 1950; Балашов, 1982). Эти и многие другие исследования, безусловно, подготовили почву для появления рецензируемой обобщающей монографии, представляющей незаурядное событие в паразитологии.

В книге собраны вместе и обобщены данные распространенности паразитизма на млекопитающих среди насекомых и клещей, их взаимных адаптациях и обусловленных ими явлениях коэволюции. Основное внимание уделено постоянным и временным эктопаразитам — отрядам Anoplura, Mallophaga, Siphonaptera среди насекомых, а среди клещей — гамазидным, иксододным, протистическим и астигматическим. Остальные более мелкие группы пара-

зитов рассматриваются лишь попутно, что не всегда оправдано, как например в случае с оводами, всегда служившими излюбленными объектами для коэволюционных построений. Ограничение рамок книги только одной группой хозяев — млекопитающими представляется целесообразным, так как только для них имеются достаточно полные филогенетические построения, опирающиеся на обширный палеонтологический материал. Аналогичные данные для птиц и рептилий более отрывочны, что при почти полном отсутствии палеонтологических находок паразитических членистоногих делает крайне затруднительным исторический анализ эволюции партнеров по паразитарным системам.

Книга состоит из 4 частей, из которых первая имеет вводный характер. В главе I (Ke Chung Kim, с. 3—82) анализируются положения общей паразитологии в применении их к насекомым и клещам. Рассмотрены особенности паразито-хозяйинных отношений, местообитания на теле млекопитающих, жизненные циклы, популяционная экология и др. Часть этих же вопросов, но более детально и только на примере насекомых рассмотрена также в главе IV (Ke Chung Kim, P. H. Adler, с. 157—196), в которой также дается краткий очерк экологических особенностей всех групп насекомых, паразитирующих на млекопитающих, включая и личинок оводов. Интересным моментом в этих разделах книги представляется попытка, хотя и ограниченная, отхода от традиционного анализа паразито-хозяйинных отношений на аутоэкологическом уровне (морфологические адаптации, жизненные циклы, взаимодействие партнеров и др.) в сторону популяционной экологии и анализа взаимодействия всех возможных членов сложных паразитарных систем, т. е. близком к развиваемым в нашей стране представлениям о паразитоценозах.

Значительный интерес представляет глава II (D. H. Janzen, с. 83—99), в которой рассматриваются общие принципы коэволюции как формы взаимодействия организмов не только в паразитарных, но и в других экосистемах, включая насекомых и растения. Интересны соображения автора об ограничениях, накладываемых на коэволюцию исходными морфофизиологическими особенностями партнеров, их местообитаниями, характером расселения и другими биотическими факторами. Специально рассмотрены общие черты и различия в коэволюции насекомых с млекопитающими и с растениями.

В главе III (R. M. Timm, B. L. Clauson, с. 100—154) суммированы новейшие данные о происхождении и филогении отрядов млекопитающих и особенностях их строения как среды обитания эктопаразитов. К сожалению, эта глава написана чересчур кратко, даже если учитывать ее вспомогательный характер. Авторы объясняют современное расселение млекопитающих с позиций мобилизма, но в ней не рассмотрены другие возможные пути обмена фауны равно как и роль зональных климатических факторов.

Вторая часть книги посвящена анализу коэволюции насекомых. В трех главах особенно детально проанализированы различные аспекты филогенетического параллелизма и специфичности к хозяевам у вшей и власоедов (Ke Chung Kim, с. 197—231, 257—294; K. S. Emerson, R. D. Price, с. 233—255). Такое внимание к отрядам Anoplura и Mallophaga не случайно, так как благодаря строгой хозяйинной специфичности они были и остаются наиболее удобными объектами для понимания феномена коэволюции. Авторы исходят из независимости и одновременности перехода к паразитизму у вшей и власоедов. Предполагают, что они стали паразитами архаичных млекопитающих еще в палеоцене, но вспышка кладогенеза произошла позднее в эоцене-олигоцене. Дальнейшее развитие отдельных стволов этих насекомых протекало в теснейшей связи с соответствующими отрядами млекопитающих — их специфическими хозяевами. Хорошо обосновываются многие случаи вторичных переходов вшей и власоедов на новых хозяев и их последующие эволюционные преобразования. В целом эти главы дают наиболее убедительные аргументы возможностей исторических реконструкций для паразитических организмов по их связям с хозяевами даже при полном отсутствии палеонтологических остатков.

Большой интерес представляет аргументация широкой распространенности коэволюции во многих семействах или родах блох (R. Traub, с. 295—437). Из 1667 известных видов блох 14 % свойственны только по 1 прокормителю, а еще 500 видам — хозяева, принадлежащие к 1 роду млекопитающих. Остальные виды блох, за немногими исключениями паразитируют на хозяевах из одного семейства или реже — отряда. Многохозяйинные виды среди блох, вопреки распространенному мнению, являются не правилом, а исключением. Более спорным кажется отнесение времени возникновения паразитизма блох на сумчатых и насекомоядных млекопитающих к меловому периоду и параллельная эволюция многих семейств этих насекомых с современными отрядами млекопитающих, начиная с эоцена-олигоцена. Приводимые в пользу этих заключений биогеографические и морфологические аргументы далеко не всегда бесспорны и не исключают более поздних датировок узловых моментов в эволюции блох.

В третьей части книги рассматриваются проблемы эволюции паразитических клещей. Обширный раздел (F. J. Radovsky, с. 441—504) посвящен гамазовым клещам. Автор стоит на позициях монофилетического происхождения паразитических гамазид, 13 семейств которых объединены в надсем. *Dermanyssoidea*. Предполагается, что все они возникли в процессе эволюционной радиации из комплекса видов рода *Hypoaspis* сем. *Laelapidae*. Обосновывается существование 3 важнейших стволов эволюционного развития, в основе которых лежал переход к паразитизму от нидикологии в норах и гнездах млекопитающих. Собственно коэволюция с определенными родами и семействами хозяев прослеживается однако только среди паразитов летучих мышей, относимых к семействам. В других семействах гамазид доминируют экологические факторы паразито-хозяинной специфичности.

Иксодовые клещи, по мнению авторов главы X (H. Hoogstraal, Ke Chung Kim, с. 505—568), представляют древнейшую группу паразитических членистоногих, которая сформировалась как паразиты рептилий в конце палеозоя—начале мезозоя. Переход этих клещей к паразитированию млекопитающих произошел в мелу или в некоторых родах несколько позднее — в палеоцене. Исходя из этих предпосылок наиболее древними и примитивными из рецентных видов рассматриваются роды *Aponomma* и *Amblyomma*, сохранившие свои первичные связи с рептилиями, а наиболее молодыми — роды *Boophilus*, *Dermacentor*, *Rhipicephalus*, не связанные с рептилиями. Несмотря на большую древность иксодид, а, может быть, и вследствие нее, коэволюцию этих клещей с их хозяевами не удастся проследить на родовых и более высоких уровнях. Тщательный анализ в этом плане рода *Haemaphysalis* выявил лишь ограниченные по времени параллелизмы эволюции видов немногих подродов с определенными семействами или более низкими таксонами млекопитающих. К сожалению, причины отсутствия коэволюции иксодид и млекопитающих остаются невыясненными.

В обширнейшей группе протигматических клещей, насчитывающей несколько тысяч паразитических видов, объединяемых в 18 семейств, только у 3 семейств (*Myobiidae*, *Psorergatidae*, *Demodicidae*) существуют устойчивые паразитарные связи с млекопитающими и из них лишь у клещей-железниц установлена коэволюция с соответствующими таксонами млекопитающих (W. B. Nutting, с. 569—640). Ограниченность коэволюционных процессов в столь многочисленной группе клещей объясняется преимущественно экологическим типом их хозяинной специфичности. Среди астигматических клещей параллелизмы с эволюцией хозяев прослежены для нескольких родов волосяных клещей сем. *Listrophoridae* и для паразитов сумчатых из сем. *Atopomelidae* (A. Fain, K. E. Hyland, с. 641—658).

Заключительная четвертая часть книги (Ke Chung Kim, с. 661—681) подводит общие итоги рассмотрения феномена коэволюции паразитических членистоногих и млекопитающих, соотношению филогенетических и экологических факторов становления паразито-хозяинной специфичности, соотношениям скоростей эволюции у паразитов и их хозяев. Большим достоинством книги является исключительно полная подборка литературы для каждой из глав, что позволяет читателю более детально ознакомиться с интересующими его вопросами. Удобны для читателя и приводимые в конце книги списки паразитических насекомых и клещей — паразитов млекопитающих до родовых уровней и список семейств млекопитающих с указанием встречающихся на них родов паразитов.

Не все разделы книги равнозначны по объему и глубине освещения рассматриваемой проблемы, что в значительной степени определяется разным объемом информации по затронутым группам паразитов. Тем не менее рецензируемая книга представляется не только крупной обобщающей сводкой, но и может служить справочником по многим группам насекомых и клещей, паразитирующих на млекопитающих. В целом монография представляет исключительный интерес не только для паразитологов, но и для всех зоологов, интересующихся проблемами эволюции. Можно пожелать, чтобы с ней смогли познакомиться паразитологи в СССР.

Ю. С. Балашов