

УДК 595.42

**ФЕНОМЕН ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИНГОСПИТАЛЬНОСТИ
У АКАРИФОРМНЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARI: ACARIFORMES) —
ПОСТОЯННЫХ ПАЗАРИТОВ ПОЗВОНОЧНЫХ**

© А. В. Бочков, С. В. Миронов

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 188340
E-mail: prostigmata@zin.ru
Поступила 12.12.2007

Рассмотрены все наиболее значимые случаи сингоспитальности у акариформных клещей-постоянных эктопаразитов позвоночных, в которых несколько моноксенных видов паразитов образуют монофилетическую группу, возникшую в пределах вида хозяина. Дан анализ причин возникновения этого феномена, для которого введен специальный термин — «филогенетическая сингоспитальность» (ФС). Показано, что основными условиями возникновения феномена ФС могут выступать 2 независимых фактора или их комбинация: 1) сложный дизъюнктивный ареал хозяина, приводящий к аллопатрическому видообразованию у паразитирующих на нем клещей; 2) глубокая специализация клещей к обитанию на локальных участках тела хозяина, ведущая к симпатрическому (синксеническому) видообразованию.

Под термином «synhospitality» понимается одновременное паразитирование двух и более близкородственных видов паразитов на одном виде или особи хозяина (Eichler, 1969). Наиболее частыми причинами сингоспитальности являются, по всей видимости, переход близкородственных видов паразитов с других, как правило, филогенетически близких видов хозяев или наличие разных, хотя и близкородственных, видов паразитов, принадлежащих к географически изолированным популяциям хозяев. Значительно реже встречаются случаи сингоспитальности, демонстрирующие совместное обитание на хозяине нескольких видов постоянных паразитов, образующих надвидовой комплекс, возникший в пределах данного вида хозяина. Мы предлагаем для этого явления специальный термин «филогенетическая сингоспитальность» (ФС). Предпосылка ФС заключается в том, что вопреки классическому правилу Фаренгольца, согласно которому темпы эволюции паразитов отстают от таковых у хозяев (Fahrenholz, 1913), видообразование у многих паразитических организмов может протекать интенсивнее видообразования самих хозяев, в связи с более быстрой сменой генераций паразита.

Целью данного сообщения является анализ причин возникновения феномена ФС на примере акариформных клещей-постоянных эктопаразитов

позвоночных. Для этого на основе фаунистических данных были изучены все те немногие «яркие» случаи ФС, в которых надвидовой комплекс паразитов включает 4 и более видов. Как показано ниже, все они укладываются в ограниченное число эволюционных сценариев.

ПРИМЕРЫ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИНГОСПИТАЛЬНОСТИ

Паразиты млекопитающих. С двух видов ныне живущих бобров (Rodentia: Castoridae) известно более 50 видов клещей рода *Schizocarpus* (Astigmata: Chirodiscidae), которые населяют на теле этих хозяев определенные участки шерсти (рис. 1). Клещи этого рода имеют в своем строении черты глубокой специализации, в частности большинство члеников их передних ног слиты между собой и несут на вершинах мембрановидные зажимы. Для хиродинисид в целом характерно так называемое прекопуляционное охранное поведение (precopulatory mate guarding behavior). Сущность этого поведения заключается в том, что самец скрепляется с неполовозрелыми стадиями женской линии развития (Witalinski et al., 1992). У клещей рода *Schizocarpus* самец скрепляется еще с женской личинкой, что, по-видимому, является непременным условием для развития ее последующих стадий, поскольку женские протонимфа и тритонимфа имеют мешковидное тело с рудиментарными конечностями и могут существовать только будучи скрепленными с самцом. Все неполовозрелые стадии женской линии развития несут на заднем конце идиосомы пару специальных прикрепительных выростов, которые иногда не вполне корректно называют «копуляторными лопастями» (Fain et al., 1984). Эти выросты являются местами прикрепления аданальных присосок самцов, поэтому их положение и форма строго видоспецифичны, что обеспечивает репродуктивную изоляцию между близкими видами (Дубинина, 1972; Fain et al., 1984).

Места локализации клещей отдельных видов на теле бобра сильно отличаются по площади. Например, *Schizocarpus numerosus* (Dubinina, 1964) населяет большую часть дорсальной поверхности тела хозяина, тогда как *Schizocarpus insignis* Fain et Lukoschus, 1985 обитает исключительно на ушах. Различные бобровые популяции несут разные, иногда практически не перекрывающиеся наборы видов, в определенной мере отражающие историю формирования современных ареалов этих хозяев (Whitaker et al., 1989). Такие видовые комплексы клещей могут включать в себя значительное число видов. Так, Дубинина (1964) находила до 12 видов клещей на одной особи хозяина.

С речного или обыкновенного бобра *Castor fiber* L., 1758 на сегодняшний день описано 33 вида рода *Schizocarpus* (Дубинина, 1964; Fain, Lukoschus, 1985). Все эти виды разделены на 5 видовых групп: «*numerosus*», «*latus*», «*minor*», «*radiatus*» и «*hexapilis*». Причем только 2 последние группы можно охарактеризовать по местам локализации на теле хозяина: виды группы «*radiatus*» обитают на спине и боках, виды группы «*hexapilis*» — на передней части тела (голова, горло и грудь); в пределах остальных 3 групп места локализации их видов на теле хозяина сильно разнятся (Fain, Lukoschus, 1985).

Ареал речного бобра, несмотря на свою протяженность, сильно фрагментирован, поскольку эти грызуны связаны с бассейнами рек. За время существования этого вида изменения флоры и водных бассейнов вызывали, как устойчивые обособления, так и последующие смешения популяций

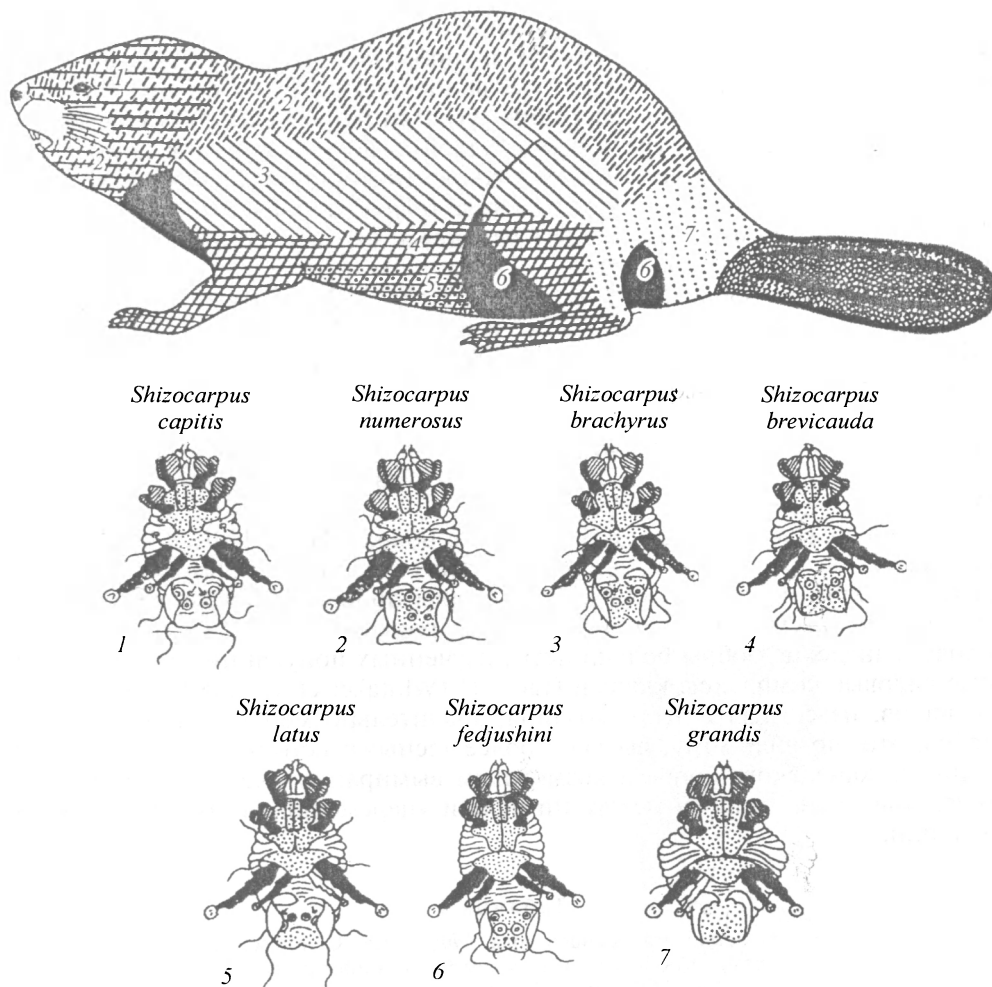


Рис. 1. Микроареалы клещей рода *Shizocarpus* (Chirodiscidae) на теле бобра *Castor fiber* (по: Дубинина, 1964, с незначительными изменениями).

Fig. 1. *Shizocarpus* spp. microranges (Chirodiscidae) on the body of beaver *Castor fiber* (after: Dubinina, 1964, modified).

бобра. В настоящее время этот вид включает в себя 8 подвигов (Лавров, 1981). Временные изоляции бобровых популяций могли привести к видовой самостоятельности обитающих на них клещей рода *Shizocarpus* и, как результат их последующего смешения, формированию видовых комплексов (Fain, Lukoschus, 1985; Fain, Whitaker, 1988).

Еще в раннее историческое время речной бобр был широко распространен на огромной территории от Западной Европы до Восточной Сибири, представляя фоновый элемент фауны Палеарктики. Однако к концу IX в. в связи с общими изменениями ландшафта и под действием антропогенного пресса он сохранился только в 8 (по числу ныне существующих подвигов) изолятах (Durka et al., 2005). На сегодняшний день довольно полно изучены клещи только с бобров 2 изолятов: бассейна р. Эльбы (ФРГ) (Fain, Lukoschus, 1985) и речной системы Воронеж—Дон (Дубинина, 1964).

По мнению ряда авторов, на речном бобре при распаде его ареала на изоляты, помимо аллопатрического видообразования паразитов, по-видимому, имело место и симпатрическое видообразование. В связи с полуводным образом жизни бобров, различные участки их волосяного покрова сильно отличаются по структуре и соответственно по условиям обитания в них клещей. Такие отличия волосяного покрова способствовали сегрегации клещей, обитающих на разных участках тела бобра, и выработке у них специфических адаптаций к локальным условиям на теле хозяина (Дубинина, 1964; Fain, Lukoschus, 1985).

На канадском бобре *Castor canadensis* Kuhl, 1820 обитают 18 видов рода *Schizocarpus* (Fain et al., 1984; Fain, Whitaker, 1988; Whitaker, Smith, 1985; Whitaker et al., 1989; Дубинина и др., 1993; Whitaker, 2006). Эти виды разбиты на 4 группы, причем виды 3 групп могут быть охарактеризованы определенной локализацией на теле хозяина: «*mingaudi*» — голова, шея и наружная сторона передних ног; «*indianensis*» — задняя часть спины и бока; «*virgatus*» — вентральная часть тела; «*spinifer*» — без определенной локализации (Whitaker et al., 1989).

Выделяется до 25 подвидов канадского бобра (Baker, Hill, 2003). Однако большинство современных популяций этого хозяина являются продуктом реинтродукции из разных областей, которая привела к исчезновению многих подвидов, существовавших ранее как географические изоляты. Тем не менее, канадские бобры большинства изученных популяций имеют различные видовые комплексы клещей (табл. 1) (Whitaker et al., 1989). Общее число видов, известных с этого хозяина, значительно меньше, чем с речного бобра, что, по-видимому, вызвано более тесными контактами между популяциями канадского бобра и возможным вымиранием части видов клещей вследствие конкуренции между ними при «перемешивании» бобровых популяций.

Таблица 1

Распространение клещей рода *Schizocarpus* (Chirodiscidae), паразитирующих на канадском бобре *Castor canadensis* (по: Whitaker et al., 1989, с изменениями)

Table 1. Distribution of *Schizocarpus* spp. (Chirodiscidae) parasitizing *Castor canadensis* (from: Whitaker et al., 1989, with modifications)

Виды клещей	Распространение			
	Массачусетс	Мэн	Индиана	Аляска
Группа « <i>mingaudi</i> »				
<i>S. mingaudi</i>		+	+	
<i>S. paramingaudi</i>	+	+	+	+
<i>S. alaskensis</i>		+		+
<i>S. reductus</i>		+		+
Группа « <i>indianensis</i> »				
<i>S. indianensis</i>	+	+	+	+
<i>S. tetrapilis</i>		+	+	+
<i>S. postannulatus</i>	+	+	+	+
<i>S. distinctus</i>	+	+		+
<i>S. centralis</i>				+
<i>S. contrarius</i>			+	+

Таблица 1 (продолжение)

Виды клещей	Распространение			
	Массачусетс	Мэн	Индиана	Аляска
Группа « <i>virgulatus</i> »				
<i>S. virgulatus</i>	+		+	+
<i>S. subvirgulatus</i>	+	+	+	+
<i>S. furcatus</i>			+	+
<i>S. inversus</i>	+	+	+	+
<i>S. posticus</i>			+	+
<i>S. protinus</i>		+		+
Группа « <i>spinifer</i> »				
<i>S. spinifer</i>	+	+	+	+
Число видов в регионе	9	12	12	15

Единственным видом, характерным для обоих видов бобров в природе, является *Schizocarpus mingaudi* Trouessart, 1896, первоначально описанный с *S. canadensis* (Trouessart, 1896) и позднее зарегистрированный Дубининой (1964) на речном бобре. Фэн с соавт. (Fain et al., 1984; Fain, Lukoschus, 1985), однако, полагают, что экземпляры с речного бобра нуждаются в переисследовании и, вероятно, относятся к отдельному виду.

Было показано, что при совместном содержании в неволе речного и канадского бобров клещи способны переходить с одного вида на другой. При этом способность заселять нового хозяина даже в условиях неволи, не в равной мере присуща всем видам рода *Schizocarpus*. Наиболее пластичны в этом отношении виды с более «широкими» микроареалами на теле хозяина, например *S. numerosus* (Дубинина и др., 1993).

С ондатры *Ondathra zibethicus* (L., 1766) (Rodentia: Cricetidae), как и с бобров, также известно несколько видов акариформных клещей одного надвидового комплекса, но относящихся к сем. Listrophoridae (Astigmata). Листрофориды, как и хиродисциды, весьма специализированные волосяные клещи. Их передние коксы несут мощные выросты-зажимы, служащие для удержания клеща на волосе хозяина. Прекопуляционное охранное поведение, однако, отсутствует у большей части листрофорид, за исключением видов рода *Hemigalichus* (Bochkov, OConnor, 2005).

Дубинина (1967) находила на ондатрах, отловленных в Ленинградской обл., одновременно до 4 видов рода *Listrophorus*: *L. faini* Dubinina, 1972; *L. americanus* Radford, 1944; *L. dozieri* Radford, 1944; *L. validus* Banks, 1910. Первые три вида были собраны со спины и боков, тогда как *L. validus* был собран с головы хозяина. С ондатры в Северной Америке известно 6 видов рода *Listrophorus* (Fain, Hyland, 1974), все они могут одновременно встречаться на одной особи хозяина (Bauer, Whitaker, 1981). Помимо 4 видов, зарегистрированных Дубининой (1967), с этого хозяина в Северной Америке было описано еще 2 вида, — *Listrophorus ondatrae* Fain, Kok et Lukoschus, 1970 и *L. kingstownensis* Fain et Hyland, 1973 (Fain, Hyland, 1974). Последний вид, возможно, не является близкородственным остальным, обнаруженным на ондатре, но тяготеет к видам, паразитирующим на *Neofiber alleni* True, 1884 (Rodentia: Cricetidae) (Whitaker, 2006). При интродукции ондатры в Палеарктику произошло обеднение ее фауны, поскольку некоторые виды листрофорид не

смогли прижиться в новых условиях или просто отсутствовали изначально на особях-вселенцах. Статистическими методами было показано, что, хотя большинство видов листрофорид встречаются по всему телу ондатры, они распределены неравномерно и различаются в доминировании на разных участках тела (Bauer, Whitaker, 1981). Так, например, *L. americanus* зарегистрирован в большем числе на вентральной стороне тела, *L. faini* — на крестце, *L. validus* — на ушах, а *L. dozieri* — на голове и в передней части спины хозяина (рис. 2). Различия в структуре шерстного покрова на разных участках тела ондатры не так ярко выражены как у бобра, а границы между этими участками не столь резки. Все это, по-видимому, способствует широкому перекрыванию микроареалов листрофорид на теле этого хозяина (Bauer, Whitaker, 1981).

Следует заметить, что все три приведенных выше примера касаются хозяев, связанных с водой. Различия в структуре шерстного покрова на разных частях тела у таких зверьков наиболее сильно выражены, что способствует сегрегации обитающих на них клещей, которые обладают глубоко специализированными прикрепительными структурами.

Три последующих случая ФС представляют млекопитающие лесных ландшафтов и клещи сем. Atopomelidae (Astigmata). Атопомелиды обитают в шерсти своих хозяев. Их органы прикрепления менее специализированы, чем у хиродисцид или листрофорид. Эти клещи, как правило, не имеют какой-то определенной локализации на теле хозяина будучи, однако, сконцентрированы в большей степени на спине последнего (Bochkov, OConnor, 2005; Whitaker, 2006). Прекопуляционное охранное поведение известно только для представителей немногих родов, которые не демонстрируют примеров ФС. Следует заметить, что хотя атопомелиды не демонстрируют ярко выраженной приуроченности к определенным микроареалам на теле хозяина, это вовсе не означает полное отсутствие такой приуроченности, что противоречило бы принципу конкурентного исключения Гаузе (Gause, 1934). Возможно, что клещи разных видов откладывают яйца на различных участках тела хозяина. Кроме того, их микроареалы могут быть выявлены в дальнейшем с помощью статистических методов.

С восточноазиатской иглистой крысы *Maxomys surifer* Miller, 1900 (Rodentia: Muridae) известен целый комплекс клещей рода *Listrophoroides* (Atopomelidae), включающий 23 вида. Большинство этих видов (21) относятся к одной монофилетической подгруппе «*rajah*» и паразитируют в основном на *M. surifer*, тогда как 2 вида не принадлежат к данной подгруппе и явно получены от других представителей рода *Maxomys* (Bochkov, OConnor, 2005) (рис. 3). На одной особи *M. surifer* может обитать одновременно до 5 видов клещей. Следует заметить, что некоторые виды, изначально связанные с *M. surifer*, вторично перешли на другой вид иглистых крыс — *Maxomys rajah* (Thomas, 1894). Ареалы и местообитания обеих видов крыс широко перекрываются, что привело к частым случаям колонизации *M. rajah* клещами с *M. surifer*, более широко распространенного и многочисленного вида. Как показали исследования по паразитофауне канадского бобра, содержавшегося вместе с речным бобром в условиях неволи, такие переходы между близкими видами хозяев довольно легко осуществляются у астигматических клещей (Дубинина и др., 1993). Остается, однако, неизвестно, образуют ли эти клещи устойчивые популяции на новом хозяине или постепенно вымирают.

Maxomys surifer является обитателем тропических и субтропических лесов и заселяет большинство островов Сунда Шельфа. Как показали недавние молекулярные исследования (Gorog et al., 2004), этот вид весьма четко фи-

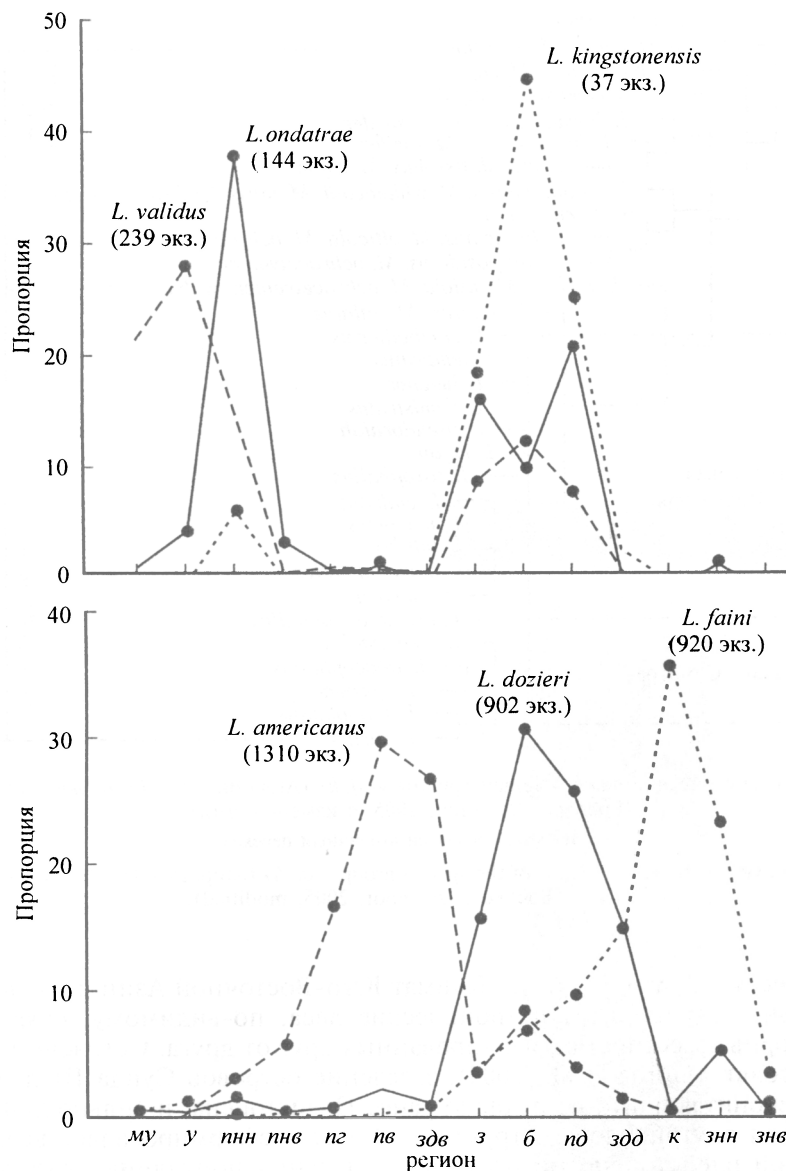


Рис. 2. Пропорциональное распределение видов рода *Listrophorus* (Listrophoridae) по телу ондатры (по: Bauer, Whitaker, 1981, с изменениями).

б — бока; з — затылок; здв — задняя часть тела вентрально; здд — задняя часть тела дорсально; зnv — внутренняя сторона задних ног; зnn — наружная сторона задних ног; к — крестец; му — между ушей; нв — передняя часть тела вентрально; нг — подбородок, горло и грудь; нд — передняя часть тела дорсально; ннв — внутренняя сторона передних ног; нnn — наружная сторона передних ног; у — уши.

Fig. 2. Proportional distribution of *Listrophorus* spp. (Listrophoridae) on the muskrat body (after: Bauer, Whitaker, 1981, modified).

б — lateral aspects; з — nape; здв — posterior venter; здд — posterior dorsum; зnv — posterior legs inside; зnn — posterior legs outside; к — rump; му — between ears; нв — anterior venter; нг — chin, throat and chest; нд — anterior dorsum; ннв — anterior legs inside; нnn — anterior legs outside; у — ears.

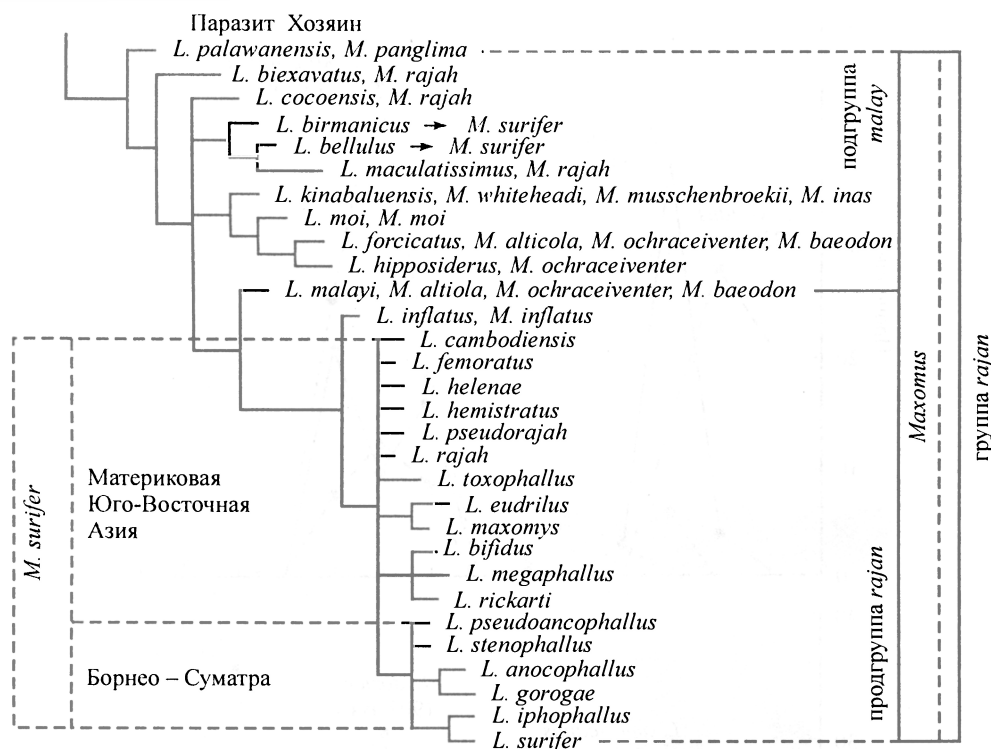


Рис. 3. Филогенетические связи клещей группы «rajah» (Atopomelidae: *Listrophoroides* s. l.) (по: Bochkov, OConnor, 2005, с изменениями).

Стрелкой обозначен вторичный переход.

Fig. 3. The phylogenetic relationships of the species group «rajah» (Atopomelidae: *Listrophoroides* s. l.) (after: Bochkov, OConnor, 2005, modified).

логенетически структурирован. Климат Юго-Восточной Азии в плейстоцене был сильно засушливым, и тропические леса, по-видимому, сохранялись лишь в горных местностях, изолированных друг от друга. Согласно гипотезе Горог с соавт. (Gorog et al., 2004), заселение островов Сунда Шельфа мелкими млекопитающими произошло ранее Плейстоцена, и сильно дифференцированная внутривидовая структура *M. surifer* сформировалась вследствие длительной плейстоценовой изоляции отдельных популяций этого хозяина в лесных рефугиумах. Наступившее увлажнение климата и последовавшее за ним слияние лесных массивов привело как к перемешиванию популяций *M. surifer*, так и обитающих на них клещей.

Следует отметить, что приведенная выше гипотеза Горог (Gorog et al., 2004) хорошо согласуется с нашими данными, хотя и противоречит традиционным взглядам на формирование фауны Сунда Шельфа, согласно которым заселение этого региона мышевидными грызунами происходило в Плейстоцене (Medway, 1972; Heaney, 1986).

Было показано, что в целом комплексы популяций *M. surifer*, выделенные Горог с соавт. (Gorog et al., 2004), совпадают с видовыми группировками атопомелид, маркирующими эти популяции (Bochkov, OConnor, 2005).

Так, большинство видов, связанных с *M. surifer*, весьма ограничены в своем распространении (табл. 2). Клещи с островных популяций, населяю-

Таблица 2

Распространение видов подгруппы «*rajah*» (Atopomelidae: *Listrophoroides* s. l.) на крысах рода *Maxomys* (Rodentia: Muridae) (по: Bochkov, OConnor, 2005, с дополнениями)
 Table 2. Distribution of species subgroup «*rajah*» (Atopomelidae: *Listrophoroides* s. l.) on rats of the genus *Maxomys* (Rodentia: Muridae) (after: Bochkov, OConnor, 2005 with additions)

	Вид хозяина	Распространение
<i>L. cambodiensis</i> (М)	<i>M. surifer</i>	Камбоджа
<i>L. khmeri</i> (М)	То же	»
<i>L. hemistriatus</i> (М)	» »	Вьетнам, Бирма (материковая часть, Малайский п-ов и архипелаг Мергуи), материковый Таиланд, Западная Малайзия
	<i>M. rajah</i>	Материковый Таиланд
<i>L. maxomys</i> (М)	<i>M. surifer</i>	» »
<i>L. megaphallus</i> (М)	То же	Вьетнам
<i>L. bifidus</i> (М)	» »	Материковый Таиланд
	<i>M. rajah</i>	» »
<i>L. helenae</i> (М)		Северный Вьетнам
<i>L. parafemoratus</i> (М)	<i>M. surifer</i>	Вьетнам
<i>L. musseri</i> (М)	То же	Вьетнам, Камбоджа, материковый Таиланд
<i>L. rajah</i> (П)	» »	Бирма (Малайский п-ов и архипелаг Мергуи), Таиланд (Малайский п-ов), Западная Малайзия
	<i>M. rajah</i>	Таиланд (Малайский п-ов), Западная Малайзия, о-в Бунгуран
<i>L. pseudorajah</i> (П)	<i>M. surifer</i>	Таиланд (Малайский п-ов)
<i>L. toxophallus</i> (П)	То же	Таиланд (Малайский п-ов), Западная Малайзия, архипелаг Линга
	<i>M. rajah</i>	Таиланд (Малайский п-ов), Западная Малайзия, о-в Бунгуран
<i>L. femoratus</i> (П)	<i>M. surifer</i>	Бирма (Малайский п-ов и архипелаг Мергуи), Таиланд (Малайский п-ов), архипелаг Линга, Суматра
	<i>M. rajah</i>	Западная Малайзия
<i>L. eudrillus</i> (П)	<i>M. surifer</i>	Бирма (Малайский п-ов и архипелаг Мергуи), Таиланд (Малайский п-ов), Западная Малайзия, о-в Каримун Безар, архипелаг Линга
	<i>M. rajah</i>	Таиланд (Малайский п-ов), Западная Малайзия, о-в Бунгуран
<i>L. neobifidus</i> (П)	<i>M. surifer</i>	Западная Малайзия
	<i>M. rajah</i>	Западная Малайзия
<i>L. ancophallus</i> (И)	<i>M. surifer</i>	Северное Борнео, остров Балабалаган
	<i>M. rajah</i>	Северное Борнео
<i>L. pseudoancophallus</i> (И)	<i>M. surifer</i>	Северное Борнео, Суматра
<i>L. stenophallus</i> (И)	То же	Борнео, Суматра, Ява
	<i>M. rajah</i>	Борнео, Суматра
<i>L. gorogae</i> (И)	<i>M. surifer</i>	» »
<i>L. iphiophallus</i> (И)	То же	О-в Балабалаган
	<i>M. rajah</i>	Борнео
<i>L. surifer</i> (И)	<i>M. surifer</i>	»

Примечание. М — материковый вид, распространенный к северу от перешейка Кра; О — островной вид (Борнео и Суматра); П — полуостровной вид, распространенный на Малайском п-ове к югу от перешейка Кра.

щих Борнео и Суматру, формируют в нашей кладограмме подрода *Listrophoroides* s. str. отдельную кладу и не встречаются на хозяевах, населяющих материковую часть ареала (Bochkov, OConnor, 2005). Недавно нами были исследованы клещи с яванской популяции *M. surifer*. Все они принадлежат к одному виду — *Listrophoroides stenophallus* Fain, 1981, также входящему в «островную» кладу (Бочков и ОКоннор, неопубликованные данные).

Интересно, что видовые комплексы клещей, связанные с *M. surifer* в материковой части ареала и на Малайском п-ове, также сильно различаются между собой. Виды с крыс материковой части, расположенной ближе к Малайскому п-ову, и виды, обитающие на этом полуострове, крайне близки, но не перекрываются в своем распространении и принадлежат к разным комплексам. Похоже, что перешеек Кра, соединяющий Малайский п-ов с материковой частью, служит для крыс разных популяций, а соответственно и для связанных с ними атопомелид, своеобразной границей (табл. 2). Сходные данные по распространению были получены разными исследователями на многих группах свободноживущих организмов (см. библиографию в работе Gorog et al., 2004). По данным геологов, перешеек Кра периодически затоплялся в Плиоцене (Ridder-Numan, 1998), времени основного расселения грызунов на острова Сунда Шельфа (Gorog et al., 2004). Затопление перешейка Кра и временная изоляция Малайского п-ова, по-видимому, в немалой степени сказалось на большом своеобразии, как фауны Малайского п-ова, так и островов Сунда Шельфа.

Помимо *M. surifer*, еще 2 вида иглистых крыс *M. rajah* и *M. whiteheadi* (Thomas, 1894) имеют довольно протяженные ареалы. *M. rajah* является хозяином для 3 моноксенных видов подрода *Listrophoroides* (рис. 2). Эти клещи зарегистрированы во всех изученных частях ареала хозяина, хотя и не являются близкородственными. Вероятно, что только 1 из них был изначально связан с *M. rajah*, тогда как остальные 2 перешли с других иглистых крыс на ранних этапах эволюции этого хозяина. На *M. whiteheadi* паразитирует только 1 вид подрода *Listrophoroides* — *L. kinabaluensis* Fain, 1976. Этот хозяин не демонстрирует столь четкий филогеографический паттерн как *M. surifer*, и его популяции, вероятно, были не столь сильно изолированными друг от друга (Gorog et al., 2004), что оставляло возможность обмена генами и эктопаразитами. Остальные 14 видов рода *Maxomys* не имеют столь протяженных ареалов и зачастую являются локальными эндемиками, служа хозяевами или моноксенных видов атопомелид, или нескольких видов этих клещей, перешедших на них с других хозяев.

Следующий пример также касается волосяных клещей-атопомелид. На маленьком крысообразном сумчатом, длинноносом потору *Potorous tridactylus* (Kerr, 1792) (Diprodontia: Potoridae), живущем в Австралии, паразитируют клещи 21 вида, принадлежащие к монофилетической группе в пределах рода *Cytostethum* (Fain, Domrow, 1974). Как и большинство атопомелид, эти клещи не имеют специфической локализации на хозяине, будучи равномерно распределены по его телу, с преобладанием на спине.

Подобно крысам рода *Maxomys*, длинноносый потору — типичный обитатель влажных тропических лесов. Этот зверек крайне чувствителен к толщине и вязкости почвы, в которой он роет свои гнезда (Schlager, 1981). Ареал длинноносого потору тянется вдоль юго-западного побережья Австралии и захватывает Тасманию, где этот вид является довольно обычным. Ископаемые остатки этих зверьков свидетельствуют о еще более широком распространении данного вида в прошлом (Johnston, 2002). Таким образом, неудивительно, что отдельные популяции длинноносого потору время от времени

Таблица 3

Распространение видов рода *Cytostethum* (Atopomelidae),
паразитирующие на *Potorous tridactylus* (по: Fain, Domrow, 1974 с изменениями)
Table 3. Distribution of *Cytostethum* spp. (Atopomelidae) parasitizing *Potorous tridactylus*
(after: Fain, Domrow, 1974 with modifications)

Виды клещей (число регионов, где вид зарегистрирован)	Распространение										
	Австралия								Тасмания		
	Mt Nebo	Tooloom	Cobargo	Orbost	Pomonal	Gorae West	Green's Beach	Myrtle Bank	Launceston	Maydena	Sandfly
<i>C. potorous</i> (2)						+			+		
<i>C. mediotriatum</i> (2)		+	+								
<i>C. promeces</i> (7)	+		+	+		+	+			+	+
<i>C. trachypyx</i> (3)	+	+	+								
<i>C. nanophyes</i> (9)	+	+	+	+		+	+	+	+		+
<i>C. macropus</i> (3)			+			+	+				
<i>C. procharactum</i> (1)											+
<i>C. mesocharactum</i> (5)			+		+	+			+	+	
<i>C. pseudocharactum</i> (5)	+	+		+		+	+				
<i>C. charactum</i> (9)	+	+	+	+	+	+		+	+		+
<i>C. tubiferum</i> (2)							+				+
<i>C. pseudotubiferum</i> (1)									+		
<i>C. neotubiferum</i> (2)				+		+					
<i>C. tooloomense</i> (1)		+									
<i>C. mollisoni</i> (8)	+		+	+		+	+	+	+	+	
<i>C. hamatum</i> (1)								+			
<i>C. gracile</i> (2)			+					+			
<i>C. dendriticum</i> (5)				+			+	+			+
<i>C. postscutatum</i> (2)					+	+		+			
<i>C. spinulatum</i> (3)						+	+	+			
<i>C. domrowi</i> (4)	+		+			+	+				
Число видов в регионе	7	6	10	7	3	12	9	8	6	3	6

становились заложниками лесных рефугиумов, которые затем опять сливались.

К сожалению, при описании видов клещей места их локализации на хозяине не были указаны (Fain, Domrow, 1974). Видовые комплексы клещей, связанные с отдельными популяциями длинноносого потору, изучены довольно фрагментарно. Однако установлено, что многие виды атопомелид паразитируют на хозяевах, населяющих как юго-западное побережье Австралии, так и Тасманию (табл. 3). Тогда как некоторые виды, напротив, известны только со зверьков одной популяции.

Мы полагаем, что, как и в примере с клещами подрода *Listrophoroides*, паразитирующими на *M. surifer*, причины ФС, по-видимому, заключаются в географической изоляции отдельных популяций хозяина при фрагментации его ареала. В то же время Фэн и Домров (Fain, Domrow, 1974: 549) склонны рассматривать такое видовое обилие как результат симпатрического

го видообразования «Such extreme speciation in a group whose members all parasitize the same host is rare, and may result from microisolation caused by variations in fur texture, skin secretions, etc.».

Последним примером, касающимся клещей млекопитающих, служит паразитизм 5 видов группы «*malacomys*» подрода *Afrolistrophoroides* (Atopomelidae: *Listrophoroides*) на крысах *Malacomys longipes* Milne-Edwards, 1877 (Rodentia: Muridae) в Тропической Африке (Fain, 1972a, b). Две пары видов клещей, каждая с 1 экз. хозяина, *Listrophoroides leptolobus* Fain, 1972 — *L. bilobatus* Fain, 1972 и *L. bilobatus* — *L. obliquelineatus* Fain, 1972, были описаны из 2 точек, расположенных в провинции Киву (Демократическая Республика Конго). *L. leptolobus* был также зарегистрирован на типовом хозяине с Берега Слоновой Кости. Кроме того, еще 2 вида с того же хозяина, *L. serratus* Fain, 1972 и *L. carrissoensis* Fain, 1972, описаны соответственно из Киву и Анголы. Таким образом, на *M. longipes* может одновременно обитать 2 вида клещей группы «*malacomys*», и мы полагаем, что дальнейшие исследования позволят увеличить число совместно обитающих видов. *M. longipes* является обитателем влажных тропических лесов. Исследования по филогеографии этого вида не проводилось, и остается только догадываться о причинах ФС у населяющих его атопомелид. Полагаем, что, как и в предыдущих двух примерах, большую роль сыграла возможная временная изоляция некоторых популяций *M. longipes* в лесных рефугиумах.

Паразиты птиц. Клещам, паразитирующим на птицах, феномен ФС свойствен в меньшей степени, чем паразитам млекопитающих, несмотря на большую структурную сложность перьевого покрова у этой группы хозяев и разнообразие экологических условий в нем. Это отличие от млекопитающих, очевидно, обусловлено значительно большей возможностью перемещения в пространстве птиц как таковых и значительно большей дисперсией их новых генераций. Для изоляции популяций птиц необходимы весьма существенные по протяженности географические преграды или приуроченность вида к весьма специфичному, редко встречающемуся типу биотопов.

Максимальное число видов перьевых клещей одного рода, встречающихся на одном виде птицы (в том числе на одной особи хозяина), представляет попугай *Aratinga holochlora* (Sclater, 1959) (Psittaciformes: Psittacidae), распространенный в Мексике и Центральной Америке. На этом виде птицы встречаются 7 видов рода *Fainalges* Gaud et Berla, 1964 (Astigmata: Xolalgidae), которые регистрируются практически на каждой особи, взятой из полевых условий (Perez, Atyeo, 1984; Perez, 1995). Причем все виды клещей приурочены к контурному оперению тела и локализуются преимущественно в базальной (пуховой) части перьев, т. е. обладают смешанными микроареалами. Для 2 видов — *Fainalges longissimus* Perez, 1995 и *F. tanythrix* Perez, 1995 — установлены строго определенные микроареалы, в пределах контурного оперения, а 5 остальных встречаются практически по всему контурному оперению (рис. 4). Однако откладка яиц производится каждым видом в строго определенных участках оперения (Perez, 1996).

Поскольку этот вид хозяина, как и большинство видов попугаев, является оседлым, и связан с крупными массивами тропических лесов, то ФС в данном случае, по-видимому, можно объяснить временно возникавшими дизъюнкциями ареала хозяина, вызванными ландшафтными изменениями в регионе (Coates, Obando, 1996).

Другой пример ФС представляет широко распространенный в Индо-Малайском регионе дятел *Chrysocolaptes lucidus* (Scopoli, 1786) (Piciformes: Picidae), также связанный с коренными тропическими лесами. Только на осо-

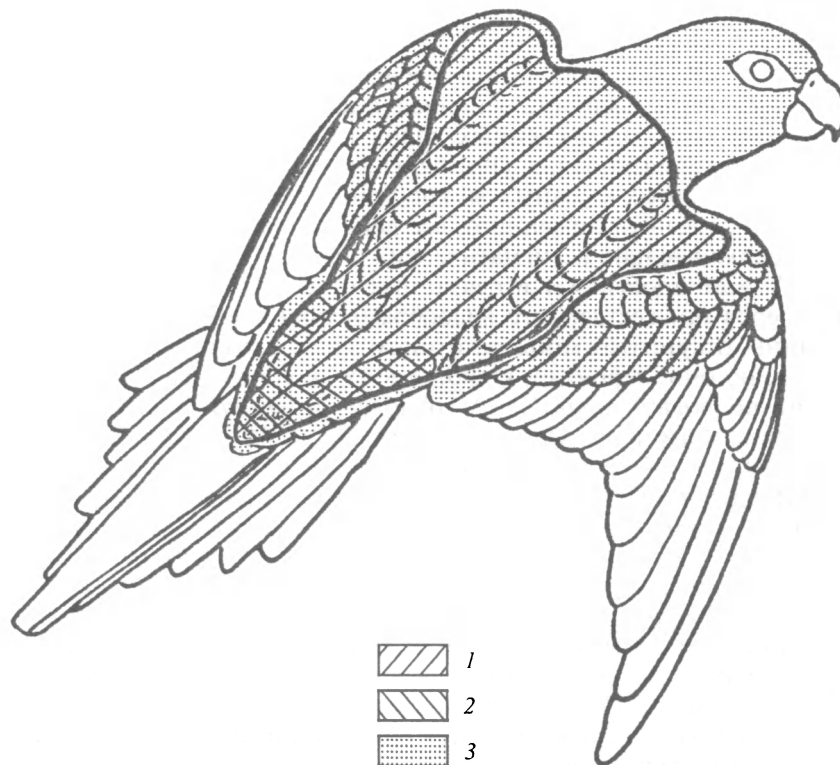


Рис. 4. Микроареалы перьевых клещей рода *Fainalges* (Xolalgidae) в оперении попугая *Aratinga holochlora* (по: Perez, Atyeo, 1984, с изменениями).

1 — *Fainalges tanythrix*, 2 — *F. longissimus*, 3 — *F. bilobatus*, *F. latirostris*, *F. spiculatis*, *F. stettenheimi* и *F. vulgaris*.

Fig. 4. Microhabitat of feather mites of the genus *Fainalges* (Xolalgidae) in the plumage of the green parakeet *Aratinga holochlora* (after: Perez, Atyeo, 1984, modified).

бях из популяции острова Лусон (Филиппины) отмечено нахождение 4 видов рода *Zygepigynia* Gaud et Corpuz-Raros, 1985 (Astigmata: Pteronyssidae). Все эти виды обитают на вентральной поверхности первостепенных и второстепенных маховых перьев, где локализуются в коридорах на вентральной поверхности опахал (Gaud, Corpuz-Raros, 1985). К сожалению, приуроченность этих видов к каким-либо определенным зонам опахала не была установлена. Мы полагаем, что сосуществование 4 видов *Zygepigynia* у этого хозяина на Лусоне, вероятно, является результатом смешения популяций дятла, заселявших остров с других территорий, и обмена между особями уже сформировавшимися видами клещей.

Паразиты рептилий. Среди акариформных клещей постоянными паразитами рептилий являются простигматические клещи семейств Cloacaridae (эндопаразиты черепах) и Pterygosomatidae (эктопаразиты ящериц), а также подсем. Ophiurinae сем. Harpirhynchidae (эктопаразиты змей). Среди них только клещи сем. Pterygosomatidae демонстрируют случаи ФС. Однако все они ограничиваются сообитанием не более чем 2 видов (Bochkov, Mironov, 2000).

ОБСУЖДЕНИЕ

Хотя случаи ФС у акариформных клещей отнюдь не исчерпываются приведенными выше примерами, основная масса их приходится на сообитание 2, редко 3 близкородственных видов клещей. Таких примеров много как среди простигматических (Prostigmata), так и среди астигматических клещей, приуроченных к разным микростациям на теле хозяина. Тем не менее как видно из вышеизложенного, все действительно «яркие» примеры ФС касаются исключительно астигматических клещей, населяющих шерсть или оперение. У всех простигмат и связанных с кожными покровами астигмат таких примеров множественного видообразования не наблюдается. Хотя точные причины отсутствия множественного видообразования у этих клещей неизвестны, но они, вероятно, кроются в их экологии. Так, простигматические клещи подрода *Rattimyobia* (Myobiidae: *Radfordia*), паразитирующие на коже иглистых крыс рода *Maxomys*, в том числе *M. surifer*, далеко не столь разнообразны, как обитающие на них атопомелиды. На сегодняшний день удалось выявить только 5 видов этого подрода, 4 из которых моноксенные — *Radfordia pahangi* Fain, Lukoschus et Nadchatram, 1980 с *Maxomys inas* (Bonhote, 1906), *R. selangorensis* Fain, Lukoschus et Nadchatram, 1980 с *M. whiteheadi*, *R. acinacisetae* Wilson, 1967 и *R. subangensis* Fain, Lukoschus et Nadchatram, 1980 с *M. rajah*, а один, *Radfordia perakensis* Fain, 1973, паразитирует одновременно на *M. surifer* и *M. rajah* (Fain et al., 1980). Нахождение на *M. rajah* 3 видов одного подрода легко объяснимо, как минимум, одним вторичным переходом *R. perakensis* с *M. surifer*. Возможно, что и один из двух оставшихся видов также является следствием вторичного перехода или неправильного определения хозяина.

Единственный случай ложного ФС у простигматических клещей требует специального пояснения. Среди клещей сем. Myobiidae 10 видов и подвидов рода *Calcaromyobia* известны с обыкновенного длиннокрыла *Miniopterus schreibersi* (Kuhl, 1819) (Chiroptera: Vespertilionidae) (Uchikawa, 1985a—c). Правильность определения хозяев 4 из них требует подтверждения (Uchikawa, 1985c), тогда как оставшиеся 6 видов клещей обитают также на других видах рода *Miniopterus*. Вероятно, что большинство из них вторично перешло на столь широко распространенного хозяина, как обыкновенный длиннокрыл (Uchikawa, 1985a,b). Следует добавить, что, по нашему мнению, и видовой состав рода *Calcaromyobia* нуждается в ревизии из-за невозможности провести четкую грань между некоторыми из выделенных видов.

Согласно пионерским работам Дубининой (1964, 1972) по изучению эктопаразитов речного бобра, основной причиной феномена ФС у акариформных клещей является симпатрическое видообразование, вызванное их адаптациями к обитанию на участках тела хозяина, отличных по структуре. Поскольку данные о разнородности видового состава этих паразитов на хозяевах разных популяций еще не были известны, возможность аллопатрического видообразования не обсуждалась этим автором.

По мере накопления данных по видовому составу паразитов в разных популяциях одного и того же вида хозяина становилось очевидным, что помимо симпатрического видообразования важную, если не большую роль в возникновении ФС играет аллопатрическое видообразование (Fain, Domgou, 1974; Fain, Lukoschus, 1985).

Витейкер (Whitaker, 2006), сравнивая видовой состав паразитических клещей канадского бобра и ондатры из разных популяций, пришел к выводу, что основной причиной ФС у акариформных клещей является аллопатриче-

ское видообразование, возникающее вследствие дизъюнкций ареала хозяина. В качестве основного довода против симпатрического видообразования у этих клещей он привел следующее соображение. На нутрии *Myocastor coypus* (Molina, 1872) (Rodentia: Myocastoridae), крупном грызуне, ведущем полуводный образ жизни, паразитирует единственный вид атопомелид *Myocastorobia myocastor* (Fain, 1970). Нутрия обладает обширным природным ареалом, занимающим большую часть Южной Америки, но не образует географических изолятов. Следуя Витэйкеру, если симпатрическое видообразование у волосяных клещей имеет место, то нутрия должна быть хозяином не одного вида, а целого видового комплекса атопомелид, поскольку является достаточно крупным, связанным с водой грызуном, чей шерстный покров хорошо дифференцирован.

Данный аргумент заслуживает самого пристального внимания. На наш взгляд, пример с паразитами нутрии относится к категории «исключений, подтверждающих правило». Известно, что прикрепительная система атопомелид слабо специализирована и, как видно из предыдущих примеров, места обитания разных видов этих клещей на теле хозяина полностью перекрываются или, возможно, даже идентичны. Поэтому, именно в данном случае, не стоит ожидать симпатрического видообразования. Подобный аргумент был бы более весом, имей мы дело с клещами, обладающими такой специализированной прикрепительной системой и хорошо очерченными микроареалами на теле хозяина, как хиродисциды или листрофорида.

Справедливости ради стоит отметить, что Витэйкер (Whitaker, 2006) допускает видообразование клещей в пределах одной популяции хозяина. По его мнению, оно вызвано специализациями клещей к определенным микроареалам на теле хозяина, что повышает вероятность встречи половых партнеров. Данный путь видообразования он, следуя Майру (1974), называет микрогеографическим. Таким образом, спор ведется не о механизмах, вызывающих ФС, а о терминах. В нашем понимании, симпатрическое видообразование у акариформных клещей есть не что иное как «микрогеографическое» видообразование в смысле Витэйкера. Для симпатрического видообразования, вызванного специализацией к различным микроареалам на теле хозяина, даже существует специальный термин — синксеническое видообразование (synxenic speciation) (Euzet, Combes, 1980). Несмотря на дебаты о том, что следует считать истинно симпатрическим видообразованием у паразитов, большинство авторов рассматривают синксеническое видообразование как частный случай симпатрического видообразования (McCoу, 2003).

На наш взгляд, проблема заключается в том, что в ряде случаев симпатрическое (синксеническое) видообразование трудно доказать. Расхождение видов клещей по разным микростациям на теле хозяина могло быть вызвано их конкурентными отношениями, которые возникли при смешивании популяций хозяев. Таким образом, ФС в данных случаях может быть следствием исключительно аллопатрического видообразования. С другой стороны, учитывая широкое распространение в прошлом таких хозяев, как бобры или ондатра, трудно предположить, что все видовое богатство их эктопаразитов, ревизия которого далеко не закончена, возникло исключительно аллопатрически. Будучи весьма многочисленными и широко распространенными, эти хозяева, несомненно, имели возможности к панмиксии и обмену эктопаразитами между популяциями, по крайней мере, в пределах выделяемых ныне подвидов.

Вместе с тем нельзя отрицать, что некоторые виды акариформных клещей, паразитирующие на позвоночных, возникли явно симпатрическим

(синксеническим) путем. Эти клещи демонстрируют целый ряд «красивых» примеров симпатрического видообразования, из которых мы перечислим только 2. Так, например, на лице человека могут одновременно паразитировать 2 близкородственных космополитических вида железниц сем. Demodicidae (Prostigmata). Один вид — *Demodex folliculorum* (Simon, 1842) — населяет волосяные мешки, а другой — *Demodex brevis* Akbulatova, 1963 — сальные железы (Nutting, 1979). Исходя из локализации этих видов и их распространения, можно утверждать, что видообразование в данном случае происходило симпатрически, путем специализации представителей предкового вида клеща к различным типам кожных желез.

Другой пример, когда скорее всего происходило симпатрическое (синксеническое) видообразование паразитов, демонстрируют перьевые клещи, обитающие на ласточках (Passeriformes: Hirundinidae). На большинстве видов ласточек имеется пара моноксенных видов рода *Trouessartia* (Astigmata: Trouessartiidae), принадлежащих к двум сестринским группам видов, «*appendiculata*» и «*minutipes*» (Gaud, Atyeo, 1986, 1987). Представители обеих групп обитают на одних и тех же маховых перьях крыла, но их микроареалы не перекрываются, поскольку клещи занимают различные стороны опахала. Так, например, на протяжении всего ареала такого космополитического вида как деревенская ласточка *Hirundo rustica* присутствуют одновременно 2 вида: *Trouessartia appendiculata* (Berlese, 1886) обитает на дорсальной поверхности второстепенных маховых перьев и *T. microcaudata* Mironov, 1983 — на вентральной поверхности тех же перьев (Миронов, 1983). Наиболее резонно заключить, что формирование исходных видов, давших начало сестринским группам «*appendiculata*» и «*minutipes*», происходило симпатрически еще на предке сем. Hirundinidae в процессе адаптации клещей к участкам оперения с резко различающимися условиями.

Подводя итог всему сказанному выше, можно заключить, что основными условиями возникновения феномена ФС могут выступать 2 независимых фактора или их комбинация: 1) сложный дизъюнктивный ареал хозяина, приводящий к аллопатрическому видообразованию у паразитирующих на нем клещей; 2) глубокая специализация клещей к обитанию на локальных участках тела хозяина, ведущая к симпатрическому (синксеническому) видообразованию. Такие микроареалы на теле хозяина, будучи, как правило, одного типа, например, шерстный покров или бороздки пера, тем не менее, должны существенно различаться между собой по строению.

Преобладание того или иного фактора, приводящего к ФС, зависит от «специфики группы» как рассматриваемых клещей, так и их хозяев. По всей видимости, у клещей с менее специализированными органами прикрепления, например, атопомелид, превалирует аллопатрическое видообразование. Тогда как у клещей с более специализированными органами прикрепления, например, листрофорид или хиродисцид, видообразование может идти обоими путями. У клещей, связанных с птицами, по-видимому, возможность симпатрического видообразования серьезно облегчается крайней разнородностью в строении перьевого покрова. Для млекопитающих столь резкие различия в структуре шерстного покрова в основном не характерны. Наиболее структура шерсти различается у хозяев, ведущих особый, например, полуводный, образ жизни. Поэтому, большинство предполагаемых случаев симпатрического видообразования у паразитов млекопитающих встречается у клещей грызунов, связанных с водой.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят за обсуждение раннего варианта рукописи члена-корреспондента РАН Ю. С. Балашова (Зоологический институт РАН, С.-Петербург, Россия). Клещи, собранные с яванских *Maxomys surifer*, любезно предоставлены для изучения профессором Б. М. ОКоннором (B. M. OConnor, University of Michigan, Ann Arbor USA).

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (07-04-00426а) и Министерства науки по поддержке научных школ (№ НШ-1664, 2003.4).

Список литературы

- Дубинина Е. В. 1964. Клещи рода *Histiophorus* (Listrophoridae) — паразиты бобров. Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 22: 111—152.
- Дубинина Е. В. 1967. Клещи рода *Listrophorus* (Listrophoridae) — паразиты ондатры. Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 23: 156—179.
- Дубинина Е. В. 1972. Волосяные клещи (Listrophoroidea, Listrophorinae и Chirodiscinae) грызунов СССР и их адаптации к паразитированию на хозяевах. Автореф. дис. на соискания ученой степени кандидата биологических наук. Л. 26 с.
- Дубинина Е. В., Бочков А. В., Бобровская В. И. 1993. Заметки по систематике клещей рода *Schizocarpus* (Acariformes: Chirodiscidae). Паразитология. 27 (6): 450—453.
- Лавров Л. С. 1981. Бобры Палеарктики. Воронеж: Изда-во Воронеж. ун-та. 270 с.
- Майр Э. 1971. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 460 с.
- Миронов С. В. 1983. Перьевые клещи рода *Trouessartia* фауны СССР с описанием новых видов (Analgoidea). Паразитология. 17 (5): 361—369.
- Baker B. W., Hill E. P. 2003. Beaver (*Castor canadensis*). Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation. Maryland, The Johns Hopkins University Press. 288—310.
- Bauer C. A., Whitaker J. O. Jr. 1981. Ectoparasites of muskrats from Indiana with special emphasis on spatial distribution of coexisting mites of the genus *Listrophorus*. American Midland Naturalist. 105: 112—123.
- Bochkov A. V., Mironov S. V. 2000. Two new species of the genus *Geckobia* (Acari: Pterygosomatidae) from geckons (Lacertilia: Gekkonomorpha) with a brief review of host-parasite associations of the genus. Russian Journ. of Herpetology. 7: 61—68.
- Bochkov A. B., O'Connor B. M. 2005. Phylogeny and host associations of the fur-mite subgenus *Listrophoroides* (sensu stricto) Hirst (Acari: Atopomelidae) with an intriguing example of synhospitality on rats of the genus *Maxomys*. Invertebrate Systematics. 19: 437—498.
- Coates A. G., Obando J. A. 1996. Geological evolution of the Central American Isthmus. In: Evolution and Environment in Tropical America. Chicago, University of Chicago Press. 21—56.
- Durka W., Babik W., Ducroz J.-F., Heidecke D., Rosell F., Samjaa R., Saveljev A., Ulevi A., Subbe M. 2005. Mitochondrial phylogeography of the Eurasian beaver *Castor fiber* L. Molecular Ecology. 14: 3843—3856.
- Eichler W. 1969. Two new evolutionary terms for speciation in parasitic animals. Systematic Zoology. 15: 216—218.
- Euzet L., Combes C. 1980. Les problemes de l'espece dans le regne animal. Memoires Societe Zoologique de France. 40: 238—285.
- Fahrenholz H. 1913. Ectoparasitism und Abstammungslehre. Zoologische Anzeiger. 41: 371—374.
- Fain A. 1972a. Les listrophorides en Afrique au Sud du Sahara (Acarina: Sarcoptiformes). III. Famille Atopomelidae. Annales Musee royal de l'Afrique Centrale, Serie in-8, Sciences Zoologiques. 197: 1—200.
- Fain A. 1972b. Les listrophorides de l'Angola (Acarina: Sarcoptiformes, Listrophoroidea). Services Culturels Companhia de Diamantes de Angola, Lisboa. 86: 13—68.
- Fain A., Domrow R. 1974. The subgenus *Cytostethum* Domrow (Acari: Atopomelidae): multiple speciation on the marsupial *Potorous tridactylus* (Kerr). Australian Journal of Zoology. 22: 549—572.

- Fain A., Hyland K. 1974. The listrophoroid mites in North America. II. The family Listrophoridae. Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Entomologie. 50:1—69.
- Fain A., Lukoschus F. S. 1985. The genus *Schizocarpus* Trouessart, 1896 (Acari, Chirodiscidae) from the beaver *Castor fiber* L.: an example of multiple speciation. Entomologische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde, Dresden. 49(3): 35—68.
- Fain A., Lukoschus F. S., Nadchatram M. 1980. Malaysian parasitic mites. II. Myobiidae (Prostigmata) from rodents. International Journal of Acarology. 6(2): 109—120.
- Fain A., Whitaker J. O. Jr. 1988. Mites of the genus *Schizocarpus* Trouessart, 1896 (Acari, Chirodiscidae) from Alaska and Indiana, USA. Acarologia. 29(4): 395—409.
- Fain A., Whitaker J. O. Jr., Smith M. A. 1984. Fur mites of the genus *Schizocarpus* Trouessart, 1896 (Acari: Chirodiscidae) parasitic on the American beaver, *Castor canadensis*, in Indiana, U. S. A. Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie. 120: 211—239.
- Gaud J., Atyeo W. T. 1986. Les *Trouessartia* (Analgoidea, Trouessartiidae) parasites des hirondelles de l'Ancien Monde. I. Le groupe *appendiculata*. Acarologia. 27: 263—274.
- Gaud J., Atyeo W. T., 1987. Les *Trouessartia* (Analgoidea, Trouessartiidae) parasites des hirondelles de l'Ancien Monde. II. Le groupe *minutipes*. Acarologia. 28: 367—379.
- Gaud J., Corpuz-Raros L. A. 1985. A new feather mite genus, *Zygepigynia* (Pteronyssinae, Avenzoariidae), associated with *Chrysocolaptes licidus* from the Philippines. The Philippine Entomologist. 6: 392—397.
- Gause G. F. 1934. The struggle for existence. Baltimore, Williams and Wilkins. 163 p.
- Heaney L. R. 1986. Biogeography of mammals in SE Asia: estimates of rates of colonization, extinction, and speciation. Biol. Journal of the Linnean Society. 28: 127—165.
- Gorog A., Sinaga M. H., Engstrom M. D. 2004. Vicariance or dispersal? Historical biogeography of three Sunda Shelf murine rodents (*Maxomys surifer*, *Leopoldamys sabanus* and *Maxomys whiteheadi*). Biol. Journal of the Linnean Society. 81: 91—109.
- Johnston P. G. 2002. Long-nosed Potoroo. In: The Mammals of Australia. Sydney, Australian Museum and Reed New Holland publishers. 301—302.
- McCoy K. D. 2003. Sympatric speciation in parasites — what is sympatry? Trends in Parasitology. 19: 400—404.
- Medway G. 1972. The Quaternary mammals of Malesia: a review. In: The Quaternary Era in Malesia. Transactions of the Second Aberdeen-Hull Symposium on Malesian Ecology, Aberdeen, University of Hull. 63—68.
- Nutting W. B. 1979. Synhospitality and speciation in Demodecidae (Trombidiformes). In: Proceedings of the 4th International Congress of Acarology. Budapest, Akademiai Kiado. 267—272.
- Pérez T. M. 1995. The seven species of *Fainalges* Gaud and Berla (Analgoidea, Xolalgidae) from *Aratinga holochlora* (Sclater) (Aves, Psittacidae). Zoologica Scripta. 24: 203—223.
- Pérez T. M. 1996. The eggs of seven species of *Fainalges* Gaud et Berla, 1964 (Acarina: Xolalgidae) from the Green Conure (Aves, Psittacidae). In: Acarology IX. Columbus, Proceedings. Ohio Biological Survey. (1): 297—300.
- Pérez T. M., Atyeo W. T. 1984. Site selection of feather and quill mites of Mexican parrots. In: Acarology VI. Chichester, Ellis Horwood Ltd. 563—570.
- Ridder-Numan J. 1998. Historical biogeography of *Spatholobus* (Leguminosae-Papilionoideae) and allies in SE Asia. In: Biogeography and Geological Evolution of SE Asia. Leiden, Backhuys. 259—277.
- Schlager F. E. 1981. The Distribution and Status of the Rufous Rat-kangaroo, *Aepyprymnus rufescens*, and the Long-nosed Potoroo, *Potorous tridactylus*, in Northern New South Wales. Armidale, Department of Ecosystem Management, University of New England, Project Report Number 18.
- Uchikawa K. 1985a. Mites of the genus *Calcarmyobia* (Acarina, Myobiidae) with information on the taxonomy of their host bats of the genus *Miniopterus* (Chiroptera, Miniopteridae). Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology Series. 48(1): 15—25.
- Uchikawa K. 1985b. *Calcarmyobia* from the Oriental and Australasian regions (Acarina, Myobiidae). Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology Series. 48(1): 27—44.
- Uchikawa K. 1985c. *Calcarmyobia* from the Ethiopian region (Acarina, Myobiidae). Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology Series. 48(1): 45—55.

- Whitaker J. O. Jr. 2006. Ectoparasites of North American aquatic rodents and comparison to European forms. *Acarina*. 14(2): 137–145.
- Whitaker J. O. Jr., Smith M. A. 1985. Ectoparasites from the North American beaver, *Castor canadensis*, from Indiana. *Bulletin et Annales de la Societe royale d'Entomologie de Belgique*. 121: 133–142.
- Whitaker J. O. Jr., Fain A., Jones G. S. 1989. Ectoparasites from beavers from Massachusetts and Maine. *International Journ. of Acarology*. 15(3): 153–162.
- Witalinski W., Dabert J., Walz M. G. 1992. Morphological adaptation for precopulatory guarding in astigmatic mites (Acari: Acaridida). *International Journ. of Acarology*. 18(1): 49–54.

THE PHENOMENON OF PHYLOGENETIC SYNHOSPITALITY IN ACARIFORM MITES (ACARI: ACARIFORMES) — THE PERMANENT PARASITES OF VERTEBRATES

A. V. Bochkov, S. V. Mironov

Key words: Acariformes, permanent parasites, vertebrates, sympatric speciation, allopatric, speciation, phylogenetic, synhospitality.

SUMMARY

The term synhospitality means the association of two or more closely related parasite species with one host species (Eichler, 1966). The cases of two or three synhospitalic species are known from the same host species, and especially ones where parasites were recorded from different parts of the host range, are quite common. The most ordinary reason causing synhospitality in permanent parasites is the host switching. Nevertheless, there are a number of synhospitality cases, where the parasite complex is monophyletic because evolved on a single host species. The special term — «phylogenetic synhospitality» (FS) is proposed for these cases of synhospitality.

Most known cases of FS in acariform mites, permanent parasites of vertebrates, are analysed. It is found out that both astigmatan and prostigmatan parasite mites demonstrate a numbers of FS. The majority of these examples represent parasitism of two or three synhospitalic parasite species. Impressive examples of FS involving a number of synhospitalic species is shown by only astigmatan mites inhabiting the fur of mammals or plumage of birds. Most known examples involving four or more mite species are discussed: 51 mite species of the genus *Schizocarpus* (Chirodiscidae) parasitizing *Castor fiber* and *C. canadensis* (Castoridae); 6 species of *Listrophorus* spp. (Listrophoridae) from *Ondatra zibethicus* (Cricetidae); 23 species of *Listrophoroides* s. l. (Atopomelidae) from *Maxomys surifer* (Muridae); 21 species of *Cytostethum* (Atomelidae) from *Potorous tridactylus* (Potoridae); 4 species of *Listrophoroides* (*Afrolistrophoroides*) from *Malacomys longipes* (Muridae); 7 species of *Fainalgas* (Xolalgidae) from *Aratinga holochlora* (Psittacidae); 4 species of *Zygepigynia* (Pteronyssidae) from *Chrysocolaptes lucidus* (Picidae).

The main reason of FS is that, in spite of the Fahrenholz's rule, the speciation of many parasites proceeds much more intensively than in their hosts because of the more rapid replacement of the parasitic generations.

The first factor causing FS is the mite speciation it temporary segregated populations of the host (allopatric speciation). In this case, the «multispecies complexes» appeared after the subsequent reintegration of the host populations formerly isolated. The second factor is the speciation due to the specialization of mites to local microhabitats in the fur or plumage of host (sympatric or synxenic speciation). The second way of speciation is most characteristic for mites with highly specialized attaching structures.

The phenomenon of FS more resides in ectoparasites of mammals rather than in feather mites in spite of much more structural complicity of plumage rather than the fur. The high mobility of birds and wide dispersion of their new generations probably embarrass the process of sympatric speciation in their parasites. As a rule, only really significant geographical barriers play role for population isolation in birds.

Thus, it could be concluded that two independent factors or their combination lead to FS. (i) The complex and/or disjunctive host range giving a possibility for allopatric speciation in parasites. (ii) The deep mite specialization to local microhabitats on the host body causing sympatric (synxenic) speciation. Fur of mammals and plumage of birds are very complicated in structure and microconditions and provide a considerable number of different microhabitats for mites inhabiting them.

The prevalence of one of these two factors depends on the biological peculiarities of both parasites and their hosts. In mites with lesser specialized attaching organs, for example in atopomelids, allopatric speciation dominates. In mites with strongly specialized attaching organs, for example in listrophorids or chirodiscids, both pathways of speciation may take place. In feather mites, sympatric speciation should be more probable due to quite complicated and various structure of feathers in avian hosts. In fur mites, sympatric speciation is more likely in mites parasitizing hosts with peculiar ecology, for example in semiaquatic rodents possessing quite different fur structure in different parts of the body.