

УДК 595.429.2

**СИНГОСПИТАЛЬНОСТЬ И ГОСТАЛЬНЫЕ СВЯЗИ
ЭРИОФИОИДНЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARIFORMES, ERIOPHYOIDEA):
ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ КОМПЛЕКСОВ ВИДОВ
КЛЕЩЕЙ-ГАЛЛООБРАЗОВАТЕЛЕЙ
НА БОРЕАЛЬНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ДВУДОЛЬНЫХ**

© 2024 г. **С. И. Сухарева^a, Д. А. Аристов^b,
В. Д. Ганкевич^b, А. Г. Десницкий^a,
С. К. Озман-Салливан^c, Ф. Е. Четвериков^{b, *}**

^a Санкт-Петербургский государственный университет,
Университетская наб., 7–9, С.-Петербург, 199034 Россия

^b Зоологический институт РАН,
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия

^c Ондокуз Майис Университет, Самсун, 55139 Турция

*e-mail: pchetverikov@zin.ru

Поступила в редакцию 09.08.2023 г.

После доработки 18.11.2023 г.

Принята к публикации 21.11.2023 г.

Клещи надсемейства Eriophyoidea обладают способностью вызывать рост галлов на растениях. Сингоспитальный комплекс видов галлообразующих эриофиоидей (СКВГЭ) – это сообщество несколько видов галловых клещей, сосуществующих на одном виде растения-хозяина. Для оценки феномена сингоспитальности нами были рассмотрены особенности таксономического состава и разнообразие галлов эриофиоидных клещей на бореальных древесных двудольных и был проведен статистический анализ гостальных связей родов галловых клещей семейства Eriophyidae мировой фауны. Установлено, что филогенетически близкие хозяева в пределах биогеографически единых территорий имеют СКВГЭ, сходные по таксономическому составу клещей и вызываемым ими повреждениям. В ходе колонизации растений галловые клещи проявляют высокую способность к криптическому видообразованию, результатом которого являются морфологически сходные виды клещей, различающиеся по типу вызываемых галлов. При формировании СКВГЭ важную роль играют гостальные предпочтения галловых клещей, принадлежащих разным надродовым группам, что определяет различия в спектрах таксонов клещей, связанных с хозяевами из разных семейств. В итоге сингоспитальность эриофиоидей – это не случайный процесс, а результат длительной совместной коадаптации в системе «паразит–хозяин», отражающий этапы непрерывного процесса исторической колонизации высших растений клещами надсемейства Eriophyoidea.

Ключевые слова: галлы, галлогенез, фитопаразиты, клещи, гостальные связи, симбиоз, многомерное шкалирование

DOI: 10.31857/S0031184724020029, **EDN:** YNYGGY

Эриофиоидеи (галловые, или четырехногие клещи, надсем. Eriophyoidea) – микроскопические облигатные паразиты высших растений (рис. 1). Они имеют вытянутое тело, покрытое кольцевыми кутикулярными складками, две пары ходильных конечностей и колюще-сосущий ротовой аппарат, включающий пучок игловидных стилетов и членистые пальпы (Lindquist, 1996a). В настоящее время известно порядка 5000 видов, хотя реальное разнообразие может быть на порядок выше (Amrine et al., 2003; Sullivan, Ozman-Sullivan, 2021). В палеонтологической летописи эриофиоидные клещи известны из триасового янтаря (смола вымерших голосеменных растений сем. *Cherolepidiaceae*), а повреждения вегетативных органов древних растений, предположительно вызванные галловым клещом, описаны из позднего палеозоя (Labandeira, Prevec, 2014; Sidorchuk et al., 2015). Результаты молекулярно-филогенетических исследований последних лет согласуются с палеонтологическими данными и указывают на позднепалеозойское происхождение галловых клещей от древних акариформных клещей-сапрофагов и их сестринское родство с почвенными эндостигматическими клещами сем. *Nematalycidae* (Bolton et al., 2017, 2018, 2023; Klimov et al., 2018, 2022; Repato et al., 2022). Вероятно, переход от жизни в почве к обитанию на растениях проходил у предков галловых клещей через связь с микоризой древних растений, а формирование колюще-сосущего аппарата послужило важнейшей адаптацией эриофиоидей к питанию вакуольным соком клеток растительных тканей (Четвериков, 2016).

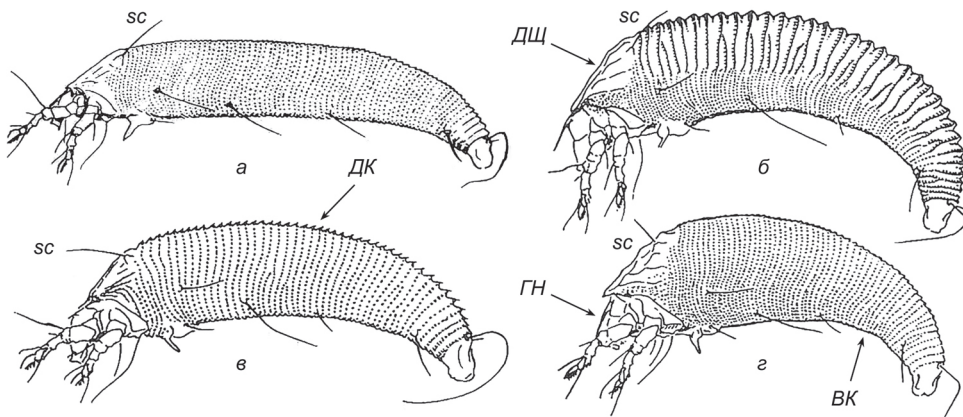


Рисунок 1. Равнокольчатые (а, в) и разнокольчатые (б, г) формы галловых клещей семейства Eriophyidae, различающиеся по окольцовке опистосомы и направлению скапулярных щетинок. а – *Aceria tulipae* K. (триба Aceriini), б – *Aculus rhamnivagrans* (К.) (триба Anthocoptini), в – *Eriophyes breechii* K. (триба Eriophyini), г – *Phyllocoptes adalium* K. (триба Phyllocoptini). Обозначения: ВК – вентральные кольца опистосомы, ГН – гнатосома (ротовой аппарат), ДК – дорзальные кольца опистосомы, ДЩ – дорзальный щиток, sc – скапулярная щетинка.

Figure 1. Equally- (a, c) and differently-annulated (b, d) forms of gall mites of the family Eriophyidae, differing in the annulation of the opisthosoma and the direction of the scapular bristles. a – *Aceria tulipae* K. (tribe Aceriini), b – *Aculus rhamnivagrans* (K.) (tribe Anthocoptini), c – *Eriophyes breechii* K. (tribe Eriophyini), d – *Phyllocoptes adalium* K. (tribe Phyllocoptini). Notations: VC – ventral rings of opisthosoma, GN – gnathosoma (mouth parts), DC – dorsal rings of opisthosoma, DS - dorsal shield, sc – scapular seta.

По числу описанных видов галловые клещи преобладают на цветковых (~4500 видов, большинство видов на двудольных) и голосеменных (~300 видов, главным образом на семействах Pinaceae и Cupressaceae), тогда как с папоротниками и хвощами связано не более 50 видов, предположительно вторично перешедших с цветковых (Petanović et al., 2015; Lotfollahi, de Lillo, 2017; Chetverikov et al., 2023). Способность индуцировать рост галлов на вегетативных и генеративных органах растений – одна из ярких особенностей эриофиоидных клещей. Хотя число современных видов эриофиоидей, живущих в галлах, не превышает 20% от общего числа описанных видов (Skoracka et al., 2010), всю группу Eriophyoidea часто называют «галловыми клещами», что в экологическом смысле не вполне корректно, поскольку около 80% видов этого надсемейства – свободноживущие (бродажничающие) формы, не способные к индукции галлогенеза у растений. Наиболее часто галлы эриофиоидных клещей встречаются на двудольных, при этом почки, стебли и генеративные органы поражаются галловыми клещами реже, чем листья. На других макро-группах высших растениях (папоротники, хвойные, однодольные) эриофиоидеи образуют галлы редко, а листовые галлы с настоящей галловой камерой встречаются только на двудольных (Westphal, 1992; Desnitskiy, Chetverikov, 2022; Chetverikov et al., 2023).

В ходе исторической колонизации растений четырехногими клещами, на разных видах растений-хозяев сформировались гетерогенные комплексы эриофиоидей, включающие как морфологически сходные, так и четко различающиеся виды из различных надвидовых таксонов. При этом есть много примеров, когда один вид хозяина оказывается заселенным несколькими видами клещей, часть из которых является галлообразователями. Например, на березе (*Betula*) и ольхе (*Alnus*) одновременно встречаются клещи родов *Eriophyes* и *Acalitus*, вызывающие разнообразные галлы (рис. 2). Обитание видов паразитов на одном хозяине, или сингоспитальность (Eichler, 1969), рассматривалась ранее на примере клещей, паразитирующих на позвоночных животных, при этом был выделен особый случай – «филогенетическая сингоспитальность», когда на одном хозяине одновременно обитает нескольких близкородственных видов постоянных паразитов, образующих надвидовой комплекс в пределах данного вида хозяина, например, на бобрах и некоторых воробынообразных (Бочков, Миронов, 2008). Подобные комплексы формируются и в ходе эволюции галловых клещей на растениях. В формировании этих комплексов важнейшую роль играют такие аспекты взаимоотношений клещей с растениями, как: (а) обеспечение хозяевами экологических требований паразита, (б) способность паразита индуцировать рост галлов на данном хозяине и (в) способность клещей к гостальным переходам и успешному закреплению на новом хозяине. Разные группы галловых клещей, вероятно, в различной степени предрасположены к смене хозяев, особенно, если это касается видов-галлообразователей, которые теснее, чем открытоживущие виды, связаны со своими хозяевами (Sabelis, Bruin, 1996).

В данной работе мы сфокусировались на проблеме сингоспитальности у эриофиоидных клещей, способных вызывать рост галлов, и попытались ответить на вопрос: какие закономерности проявляются при формировании сингоспитальных комплексов видов галлообразующих эриофиоидей (СКВГЭ)? С этой целью, мы провели анализ видового состава СКВГЭ на представителях наиболее типичных родов двудольных древесных растений бореальной Палеарктики с учетом разнообразия повреждений,

вызываемых эриофиоидными клещами. Дополнительно мы провели анализ видового богатства эриофиоидей мировой фауны на семействах растений-хозяев с целью выявления надвидовых таксонов клещей, обладающих сходными предпочтениями в выборе растений хозяев, что важно для более полной оценки феномена сингоспитальности у галловых клещей.

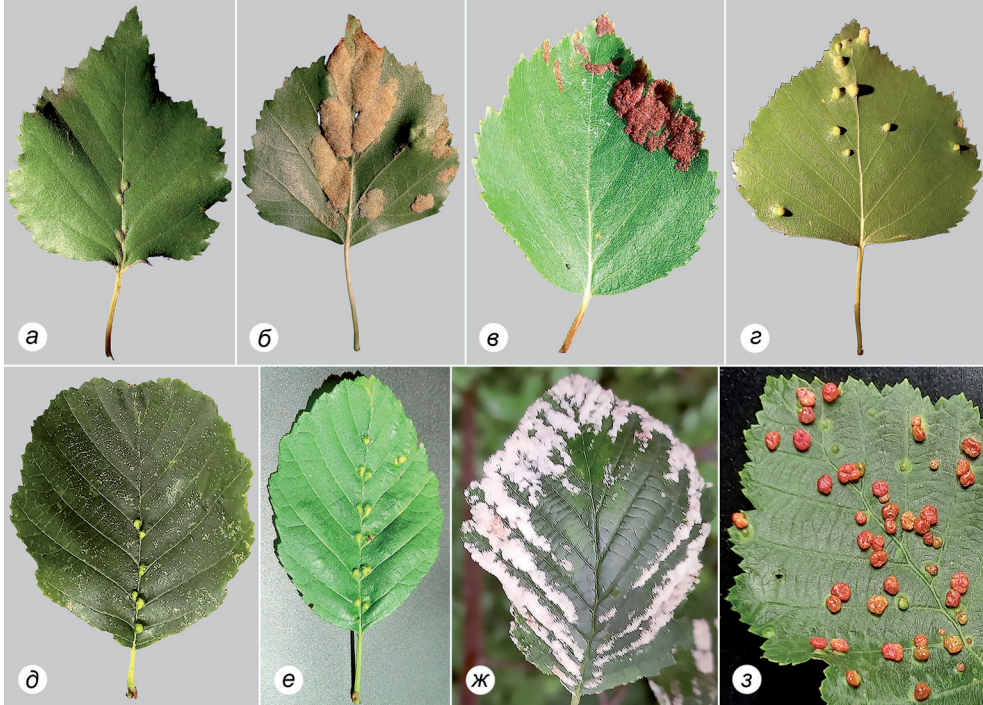


Рисунок 2. Галлы эриофиоидных клещей родов *Eriophyes* (а, з, д, е, з) и *Acalitus* (б, в, ж) на березе *Betula pendula* (а–з), ольхе черной *Alnus glutinosa* (д) и ольхе серой *A. incana* (е–з): уголковые галлы (а, е, ж), войлочные (б, в, з) и бляшковидные галлы (з, и). Фото – Ф.Е. Четвериков.

Figure 2. Galls of the eriophyoid mites of the genera *Eriophyes* (a, g, d, e, z) and *Acalitus* (b, c, g) on *Betula pendula* birch (a–g), the black alder *Alnus glutinosa* (d) and the gray alder *A. incana* (e–z): corner galls (a, e, g), felts (b, c, h) and plaque-like galls (g, i). Photo – P.E. Chetverikov.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве модельных объектов были выбраны 9 родов растений-хозяев: *Acer* (клен), *Alnus* (ольха), *Betula* (береза), *Corylus* (лещина), *Crataegus* (боярышник), *Juglans* (орех), *Prunus* (только подрод *Padus*, черемуха), *Sorbus* (рябина) и *Tilia* (липа). Эти роды растений представлены видами, широко распространенными по всему Северному полушарию (Толмачев, 1974; Bréda et al., 2006; Борисова и др., 2012). Население четырехногих клещей на них разнообразно, включает значительное число видов-галлообразователей и достаточно полно изучено (Keifer, 1975). Мы использовали собственный материал (многолетние сборы галловых клещей на территории РФ и бывшего СССР, хранящиеся в акарологической коллекции ЗИН РАН), и литературные данные, главным образом первоописания видов клещей и каталоги региональных фаун Европы,

Северной Америки и Азии (Nalepa, 1929; Keifer et al., 1982; Amrine, Stasny, 1994; Baker et al., 1996; Hong, Zhang, 1996; Petanović, Stanković, 1999; Skoracka et al., 2005; Chandrapatya et al., 2017; Navia et al., 2021). Для анализа СКВГЭ были составлены полные списки видов эриофиоидных клещей (как галлообразующих, так и открытоживущих), связанных с представителями каждого модельного рода растений, и сводная таблица. При сравнении СКВГЭ мы учитывали характер вызываемых клещами новообразований, таксономическое положение клещей, а также распространение видов клещей и их растений-хозяев.

Для оценки сходства надвидовых таксонов галловых клещей сем. Eriophyidae по их гостальным предпочтениям мы составили матрицу (M1), включающую следующие признаки: род клещей, вид клеща, вид хозяина, семейство хозяина. Эта исходная матрица включала данные о гостальных связях 317 родов клещей с 217 семействами высших растений. Для дальнейшего анализа учитывались только (а) роды клещей, содержащие более 5 видов, а также (б) семейства растений, на которых зарегистрировано более 3 родов клещей. Все остальные случаи (≤ 5 видов в роде клещей, ≤ 3 родов клещей на семействе растений) были исключены из анализа. Итоговая матрица (M2) включала данные о 56 родах клещей сем. Eriophyidae, связанных с 98 семействами растений. Такое резкое сокращение числа родов клещей (317/56) вполне оправдано, поскольку большинство малых (≤ 5 видов в роде) и монотипных родов сем. Eriophyoidea выделено на основе морфологических гомоплазий и плезиоморфий (Lindquist, 1996b; Amrine et al., 2003; Chetverikov, 2011; Li et al., 2014). Многие из этих родов «неестественные», и их включение в матрицу может существенно исказить результаты. Матрицы M1 и M2 доступны по персональному запросу к авторам по e-mail¹.

Анализ обеих матриц (M1 и M2) проводился по одному алгоритму. Была проведена ординация матриц M1 и M2 и неметрическое многомерное шкалирование (NMDS) в пакете *vegan* (Oksanen et al., 2019). Процедура включала в себе вычисление евклидовых расстояний между всеми объектами (роды клещей), в качестве признаков использовались данные о связи родов клещей с семействами растений. Мы применили бинарный вариант анализа, согласно формуле $Eu_{bin} = \sqrt{(A + B - 2J)}$, где Eu_{bin} – бинарный вариант Евклидова расстояния, A и B – число видов семейств растений, ассоциированных со сравниваемой парой родов клещей, J – количество общих для пары семейств растений. В ходе анализа была получена проекция точек (каждая точка соответствовала роду клещей), отражающая взаимное расположение объектов в двухмерном пространстве. Оптимальное расположение точек было получено после 999 пермутаций. Все вычисления и преобразования данных были выполнены на языке программирования R (R Core Team, 2019) в среде R-studio (RStudio Team, 2019), при помощи пакетов *dplyr*, *readxl*, визуализация данных проведена с помощью пакета *ggplot2* (Wickham, 2016; Wickham, Bryan, 2019; Wickham et al., 2021). Анализ матриц M1 и M2 дал сходные результаты. Ниже приведены данные только по анализу матрицы M2.

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ЭРИОФИОИДЕЙ-ГАЛЛООБРАЗОВАТЕЛЕЙ И РАЗНООБРАЗИЕ ГАЛЛОВ

Надсемейство Eriophyoidea включает три семейства: Eriophyidae Nalepa, Phytoptidae Dujardin и Diptilomiopidae Keifer. Новообразования на различных органах высших растений – результат деятельности клещей из первых двух семейств, тогда как представители сем. Diptilomiopidae галлы не образуют. В литературе есть лишь один пример, когда повреждения на растениях приписывались диптиломиопидам. В кратком сообщении говорится о высыхании и опадении листьев перца *Capsicum chinense* Jacquin (Solanaceae) под воздействием клеща *Rhynacus aceroides* Flechtmann, 2014

¹ Через год после выхода публикации – на сайте ЗИН РАН (<https://www.zin.ru/journals/parazitologiya/>).

(Diptilomiopidae: Rhuncaphytoptinae) в Бразилии (Flechtmann, Figueiredo, 2020), однако эти данные нуждаются в проверке и могут не подтвердиться. По нашим подсчетам галловыми клещами семейств Eriophyidae и Phytoptidae поражаются растения из примерно ста семейств двудольных. Из них на долю хозяев фитоптид приходится около полутора десятков семейств (Chetverikov et al., 2021), при этом общее число видов в семействе фитоптид примерно в 10 раз меньше, чем в семействе эриофиид (Amrine et al., 2003). В целом формирование фауны галловых клещей, а, соответственно, и СКВГЭ происходило, в первую очередь, за счет многочисленного семейства Eriophyidae, хотя в редких случаях фитоптиды наряду с эриофидами могут играть в СКВГЭ определяющую роль, как, например, галлообразующие виды рода *Phytoptus* на липах (Soika, Kozak, 2011).

Семейство Eriophyidae включает пять подсемейств (Aberoptinae, Nothopodinae, Cecidophyinae, Eriophyinae и Phyllocoptinae), из них самые крупные – Eriophyinae (~1500 видов) и Phyllocoptinae (~2300 видов) (Amrine et al., 2003). Основные виды-галлообразователи в сем. Eriophyidae сконцентрированы в подсем. Eriophyinae и принадлежат двум крупным родам – *Aceria* и *Eriophyes* (рис.1а, 1в). Подсемейство Phyllocoptinae включает преимущественно открытоживущие виды, однако некоторые крупные роды этого подсемейства (например, *Aculus*, *Epitrimerus*, *Phyllocoptes*, *Vasates* и др.), помимо открытоживущих, содержит и галлообразующие виды. В работах последнего десятилетия по молекулярной филогении Eriophyoidea было показано, что оба эти подсемейства полифилетические (Li et al., 2014; Xue et al., 2017). Это не удивительно, так как они были выделены на основании адаптивных габитуальных различий между скрыто- и открытоживущими формами клещей, т.е. между червеобразными клещами с равноколычатой опистосомой и веретенновидными клещами с разделением колец опистосомы на вентральные и дорсальные полукольца (Lindquist, 1996a, 1996b). В то же время, появление таких различий, как разделение окольцовки опистосомы на тергиты (широкие дорсальные полукольца) и стерниты (узкие вентральные полукольца), неизбежно при переходе клещей от скрытого к открытому образу жизни (или в обратном направлении – от открытого к скрытому образу жизни), независимо от их филогенетических взаимоотношений (Сухарева, 1994; Сухарева, Четвериков, 2013). Таким образом, хотя клещи подсемейств Eriophyinae и Phyllocoptinae морфологически различаются достаточно четко, реальные филогенетические отношения между таксонами, формально отнесенными к этим подсемействам, пока не ясны.

Еще два подсемейства, в которых есть виды-галлообразователи, – Nothopodinae и Cecidophyinae – относительно небольшие и насчитывают не более 200 описанных видов каждое (Amrine et al., 2003). Подсемейство Nothopodinae включает 189 видов (145 описано из Китая) из 28 родов, половина из них монотипические. Большая часть видов живет на нижней стороне листьев и не вызывает повреждений, а галлообразователей всего 36 видов (20%). Разнообразие типов галлов, вызываемых нотоподинами, весьма невелико: это либо войлочки, либо краевые закручивания или искривления листовой пластинки. Классические галлы, содержащие галловую камеру, отсутствуют (Chetverikov et al., 2023). Растения-хозяева клещей этого подсемейства – обитатели тропического пояса и южного полушария, поэтому в бореальной зоне Северного полушария нотоподины не встречаются.

Подсемейство Cecidophyinae включает 3 крупных рода (*Cecidophyes*, *Cecidophyopsis* и *Colomerus*), насчитывающих примерно 45, 20 и 25 видов соответственно, а также ряд более мелких родов, включающих не более 10 видов каждый (Amrine et al., 2003; Marinković et al., 2019). Среди видов рода *Cecidophyopsis* примерно половина вызывает новообразования, в основном это – почковые галлы; остальные клещи – окрытоживущие или инквилины (вселенцы в чужие галлы). Среди видов рода *Cecidophyes* примерно половина тоже вызывает новообразования (большей частью войлочки и краевые галлы-«закрутки»). Виды рода *Colomerus* преимущественно свободноживущие в южных широтах, за исключением широко распространенного, благодаря интродукции, вредителя *Colomerus vitis* (Pagenstecher, 1857), образующего войлочки на листьях дикого и сортового винограда (Craemer, Saccaggi, 2013; Saccaggi et al., 2022). Виды первых двух перечисленных родов (*Cecidophyes* и *Cecidophyopsis*) встречаются на растениях-хозяевах модельных родов, но не вызывают новообразований, а обитают открыто или являются инквилинами в эринеумах или почковых галлах других видов клещей.

Разнообразие галлов, индуцируемых четырехногими клещами на растениях, достаточно велико и на первый взгляд не зависит от таксономического положения клещей, поскольку даже сходные по форме и структуре галлы могут быть вызваны видами разных родов или даже семейств клещей. Например, войлочки на липах вызывают клещи рода *Eriophyes*, а войлочки на кленах – клещи рода *Aceria*. В целом, разнообразие галлов эриофиоидей выражается в их форме и величине, а также в приуроченности к разным частям растения (Westphal, 1992; Четвериков и др., 2015). Наиболее распространены листовые галлы, которые можно условно разделить на войлочные (или эринеумы), а также рожковидные, мешковидные, плоские паренхиматозные и краевые галлы в виде закручивания краев листа (рис. 3). Встречаются также почковые галлы, «ведьмины метлы» (пролиферация почек и кущение побегов), галлы на стеблях (коровые и стеблевые галлы), цветках и плодах (Westphal, 1992). Многие из перечисленных типов повреждений могут быть вызваны как эриофидами, так и фитоптидами. Кроме того, было показано, что способность вызывать рост различных галлов появляется и исчезает в разных таксономических группах клещей многократно и независимо (Chetverikov et al., 2021). Отметим также, что внешне сходные галлы могут значительно различаться по своему гистологическому строению (Westphal, 1992; Desnitskiy et al., 2023). В целом, данных по гистологии галлов клещей в литературе мало. Вероятно, именно по этой причине сравнительный анализ морфологии и анатомии однотипных галлов, вызванных деятельностью клещей из разных таксонов, пока не проводился.

НАДРОДОВЫЕ ГРУППЫ ГАЛЛОВЫХ КЛЕЩЕЙ СЕМ. ERIOPHYIDAE В СОСТАВЕ МОДЕЛЬНЫХ СКВГЭ

Для дальнейших рассуждений о составе СКВГЭ внутри сем. Eriophyidae мы выделили четыре группы родов, различающихся расположением и направлением щетинок на дорзальном щитке (рис. 1). Ранее было показано, что у галловых клещей хетом дорзального щитка маркирует крупные филогенетические линии, а эволюция галловых клещей сопровождается прогрессирующей редукцией числа щетинок (Bagnjuk et al., 1998; Chetverikov et al., 2022), поэтому применение такого признака, как щетинки щитка, для группирования родов эриофиид представляется обоснованным.

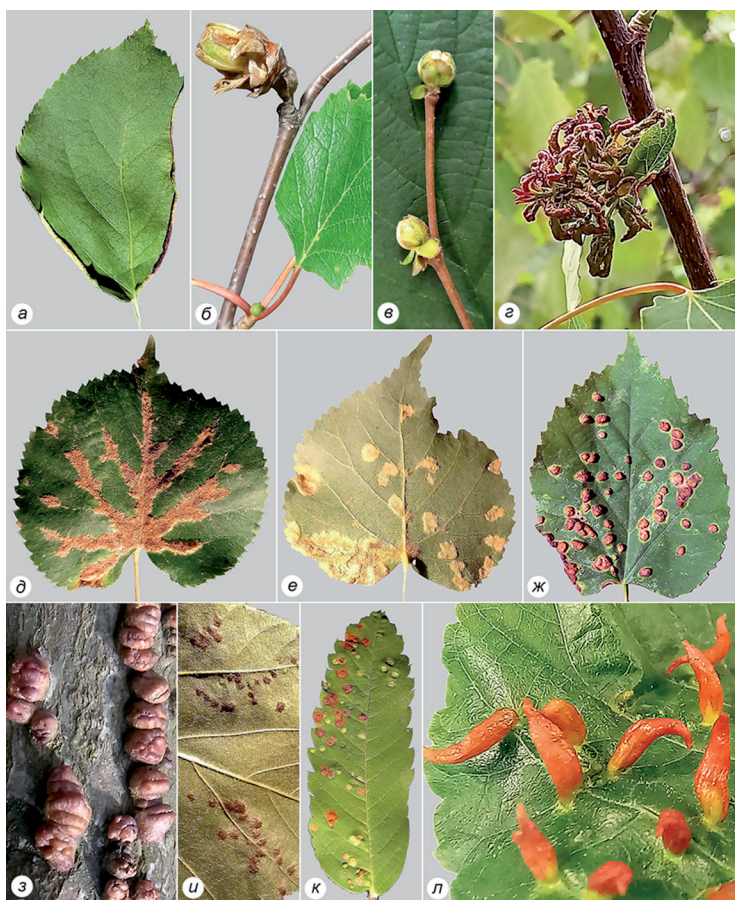


Рисунок 3. Разнообразие галлов эриофиоидных клещей на бореальных древесных двудольных: *a* – закручивание края листа на груше *Pyrus ussuriensis*, вызываемое клещом *Phyllocoptes* sp. (Тюмень); *b* – почковый галл клеща *Acalitus calicophytus* на березе *Betula pendula* (Петрозаводск); *в* – почковый галл клеща *Phytoptus avellanae* на лещине *Corylus avellana* (Калининград); *г* – побег осины *Populus tremula*, поврежденный клещом *Aceria* sp. (Ленинградская обл.); *д* и *е* – войлочные клещей *Eriophyes exilis* (*д*) и *E. leiosoma* (*е*) на листьях липы *Tilia cordata* (Калининград); *ж* – выпуклые войлочные клещей *Phytoptus tetratrichus* на липе *T. tomentosa* (Белград, Сербия); *з* – коровые галлы клеща *Aceria heteronyx* на клене *Acer platanoides*; *и* – паренхиматозные галлы клеща *Eriophyes sorbi* на рябине *Sorbus torminalis* (Тебердинский заповедник); *к* – паренхиматозные галлы клеща *E. sorbi* на рябине *S. aucuparia* (Тюмень); *л* – рожковидные галлы клеща *Eriophyes tiliae* на листьях липы *T. cordata* (Калининград). Фото – Ф.Е. Четвериков.

Figure 3. Diversity of galls of eriophioid mites on boreal woody dicotyledons. *a* – twisting of the leaf edge on the pear *Pyrus ussuriensis* caused by the mite *Phyllocoptes* sp. (Tyumen), *b* – bud gall of the mite *Acalitus calicophytus* on the birch *Betula pendula* (Petrozavodsk), *c* – bud gall of the mite *Phytoptus avellanae* on the hazel *Corylus avellana* (Kaliningrad), *d* – aspen shoot *Populus tremula*, damaged by the mite *Aceria* sp. (Leningrad Province), *d* and *e* – felt of the mites *Eriophyes exilis* (*d*) and *E. leiosoma* (*e*) on the leaves of the linden *Tilia cordata* (Kaliningrad), *ж* – convex felts of the mite *Phytoptus tetratrichus* on the linden *T. tomentosa* (Belgrade, Serbia), *з* – bark galls of the mite *Aceria heteronyx* on the maple *Acer platanoides*, *и* – parenchymatous galls of the mite *Eriophyes sorbi* on the mountain ash *Sorbus torminalis* (Teberdinsky Reserve), *к* – parenchymatous galls of the *E. sorbi* mite on the mountain ash *S. aucuparia* (Tyumen), *л* – horn-shaped galls of the *Eriophyes tiliae* mite on the leaves of the linden *T. cordata* (Kaliningrad). Photo – P.E. Chetverikov.

Все галлообразователи подсем. Eriophyinae относятся к трибам Aceriini и Eriophyini и образуют две естественные группы. Трибы Aceriini и Eriophyini различаются по расположению и направлению скапулярных щетинок (*sc*): у эриофиин (далее – группа Е) эти щетинки находятся перед задним краем щитка и направлены вверх или вперед (рис. 1б), а у ацериин (далее – группа А) они расположены на заднем крае щитка и направлены назад (рис. 1а). Подсемейство Phylloscortinae включает ряд триб (Amrine et al., 2003), которые различаются по расположению и направлению щетинок *sc*. Мы выделили две группы филлокоптин – P1 и P2. Первая группа (P1) – это триба Phylloscortini, у представителей которой щетинки *sc* расположены перед задним краем щитка и направлены вверх (как в группе Е, рис. 1з), а вторая группа (P2) – триба Anthoscortini, у клещей которой щетинки *sc* расположены на заднем крае щитка и направлены назад (как в группе А, рис. 1б). Триба Tegenotini установлена на основании особенностей строения опистосомы, а расположение *sc* может быть разным, но у всех видов из этой трибы, связанных с нашими модельными родами, *sc* располагаются на заднем краю щитка и направлены назад.

В результате мы имеем дело с четырьмя группами родов сем. Eriophyidae (Е, А, P1, P2), попарно сходных (Е+P1, А+P2) по расположению и направлению щетинок *sc* и включающих как открытоживущие, так и галлообразующие виды. При анализе СКВГЭ на модельных группах хозяев мы учитывали принадлежность видов клещей к этим четырем группам.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СКВГЭ НА МОДЕЛЬНЫХ РОДАХ РАСТЕНИЙ-ХОЗЯЕВ

Количественные данные по таксономическому составу клещей из СКВГЭ на девяти модельных родах древесных двудольных обобщены в табл. 1. Как и на всех покрытосеменных, основную часть СКВГЭ на модельных группах растений-хозяев составляют представители сем. Eriophyidae, а преобладающие типы галлов – это листовые галлы с настоящей камерой (рожковидные, мешковидные и им подобные), а также войлочники. СКВГЭ гетерогенны по спектру таксонов клещей и вызываемых ими типов галлов. Наибольшее число разнотипных галлов (3) встречается на кленах, березах и орехе, а наименьшее (1) – на лещине. По числу видов, описанных с данного рода хозяина, лидируют клены, а по доле (%) видов клещей-галлообразователей от общего числа видов на данном хозяине – липа и орех. Различия в СКВГЭ между растениями-хозяевами разных родов выражаются в степени полноты таксономического состава этих комплексов. В комплексах могут присутствовать виды из обеих групп равноколючатых видов-галлообразователей (А и Е), как на ольхе, березе и лещине, или только виды одной из этих групп (черемуха, рябина, боярышник, липа – Е, клен, орех – А). При этом наблюдается сходство между СКВГЭ с растений-хозяев, принадлежащих одному семейству, по признаку кодоминирования клещей из групп А, Е, P1, P2. Например, на березовых (ольха, береза и лещина, сем. Betulaceae) преобладают клещи из групп А и P2, а на розоцветных (черемуха, рябина, боярышник, сем. Rosaceae) – клещи из групп Е и P1. Ниже приводим более подробные данные по галловым клещам с модельных родов растений-хозяев.

Таблица 1. Характеристики СКВГЭ на девяти модельных родах растений-хозяев.

Table 1. Characteristics of the SCGE in nine model genera of host plants. The signs “+” and “-” indicate the absence/presence of galls of a certain type on this plant genus. For the suprageneric groups of mites, the total number of species included in the SCGE in this genus of host plants followed by the number of species of gall-formers are given as two numbers separated by dash line.

Характеристики СКВГЭ	Модельные таксоны древесных двудольных								
	<i>Alnus</i>	<i>Betula</i>	<i>Corylus</i>	<i>Padus</i>	<i>Sorbus</i>	<i>Crataegus</i>	<i>Tilia</i>	<i>Acer</i>	<i>Juglans</i>
Общее число видов в роде хозяев	58	75	17	20	200	100	45	160	20
Число видов в роде хозяев, заселенных эрифиоидеями	11	12	8	3	10	12	7	24	7
Галлы	+	+	-	+	+	+	+	+	+
	-	-	-	-	-	-	-	+	-
	-	+	+	-	-	+	-	+	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Всего видов эрифиоидных клещей на данном роде хозяина	32	26	14	9	20	16	20	70	21
число видов-галлообразователей	6 19%	12 46%	1 7%	4 44%	9 45%	7 44%	11 55%	25 36%	10 48%
число негаллообразующих видов	26 81%	14 54%	13 93%	5 56%	11 55%	9 56%	9 45%	45 64%	11 52%
Надродовые группы клещей	6/3	8/7	2	-	-	-	-	21/19	10/10
	Acerini (группа A)								
	Eriophyini (E)	3/2	1?	4/4	6/6	6/5	5/5	-	-
	Phyllocortinae (P1)	1	1	2	5/2	6/1	1	5	2
	Phyllocortinae (P2)	11	8	6	2	2	7	24/4	8
	Phytoptidae	1	1	1/1	-	-	6/6	-	-
	Cecidophyinae	-	1	2	-	-	-	8/2	-
Diptilomiopidae	4	4	1	1	2	2	1	12	1

Примечания. «+» и «-» – отсутствие или присутствие галлов определенного типа на данном роде растений. Для надродовых групп клещей: числитель – общее число видов, входящих в СКВГЭ на данном роде растений-хозяев, знаменатель – число видов-галлообразователей.

Роды *Betula*, *Alnus* и *Corylus* принадлежат к одному семейству (Betulaceae), но к разным подсемействам. Наибольшее сходство в составе СКВГЭ наблюдается между березой и ольхой (подсем. Betuloideae). Галло- и войлочкообразователями на ольхе и березе являются близкие виды и эриофиин, и ацериин: при этом эриофиины на березе образуют галлы с камерой (бляшковидные, узелковые), а ацериины на ольхе и на березе – эринеумы на листьях. Все три рода растений обладают сходным набором таксонов эриофиоидей: присутствуют представители четырех групп триб из сем. Eriophyidae. На ольхе и березе широко распространены галлообразователи *Eriophyes laevis* Nalepa, 1889 (на ольхе) и *E. leionotus* Nalepa, 1891 (на березе), при этом они настолько морфологически сходны, что изначально были описаны как подвиды одного вида *E. laevis* (Nalepa 1889, 1919). Однако вызываемые ими галлы различны – на ольхе это обычные головчатые галлы, выступающие только с верхней стороны листа, а на березе – так называемые узелковые галлы, выступающие с обеих сторон листовой пластинки. Еще два вида этого рода, *E. inangulis* (Nalepa, 1919) на ольхе и *E. lissonotus* (Nalepa, 1919) на березе, также в свое время были описаны как подвиды *E. laevis* (Nalepa, 1919). Первый вид вызывает образование галлов в углах между ответвлениями жилок на ольхе, второй – выпячивание вверх листовой пластинки и тонковолосистый войлочек на нижней. Сходные виды ацериин, *Acalitus brevitaris* (Fockeu, 1890) на ольхе и *A. rudis* (Canestrini, 1890), *A. longisetosus* (Nalepa, 1892) и *A. notolius* (Nalepa, 1919) на березе, вызывают эринеумы на листьях (рис. 2). Еще один вид на березе, *Acalitus calycophytus* (Nalepa, 1891), вызывает разрастание и пролиферацию почек (рис. 3б). На лещине (подсем. Coryloideae), в отличие от березы и ольхи, галлообразователей ацериин и эриофиин нет, хотя присутствует свободноживущий вид *Aceria biradiata* (de Lillo, Fontana, 1996). Почковые галлы на лещине образует вид *Phytoptus avellanae* (Nalepa, 1889) (рис. 3в). На ольхе и березе также найдены фитоптиды, но здесь они представлены только открытоживущими видами рода *Sierraphytoptus* (Keifer, 1939; Пономарева, 1978; Chetverikov, Sukhareva, 2009; Chetverikov, 2016).

На черемухе, рябине и боярышнике (сем. Rosaceae) сходство СКВГЭ между собой проявляется в том, что все галлообразователи относятся только к роду *Eriophyes* (группа Е), тогда как представителей группы А нет. В то же время, на этих растениях СКВГЭ пополняются за счет филлокоптоидных клещей группы Р1, тогда как группа Р2 отсутствует. Эти три модельных рода относятся к разным трибам розоцветных – черемуха вместе с другими представителями рода *Prunus* – к трибе Amygdaleae, а рябина и боярышник – к трибе Pyreae. На черемухе все типы галлов (и рожковые галлы, и эринеумы) вызывают виды клещей рода *Eriophyes* (Nalepa 1890, 1909). На некоторых других видах рода *Prunus* (алыче, сливе, миндале, терне) кроме видов рода *Eriophyes* встречается единственный представитель группы А – клещ *Acalitus phloeocoptes* (Nalepa, 1890), вызывающий коровые галлы на побегах, а на представителях трибы Pyreae ацериины (группа А) вообще не известны. На рябине вид *Eriophyes sorbi* (Canestrini, 1890) вызывает паренхиматозные галлы (рис. 3и, 3к). Морфологически сходный с ним вид *E. pyri* (Pagenstecher, 1857) вызывает такие же галлы на груше, яблоне, айве, мушмуле (Nalepa, 1898). На боярышнике виды рода *Eriophyes*

вызывают галлы нескольких типов (головчатые, угловые, почковые, паренхиматозные). Галлообразующие филлокоптины и на рябине, и на боярышнике представлены видами из группы P1: виды *Phyllocoptes calisorbi* Keifer 1965 в Северной Америке и *P. sorbeus* (Nal., 1926) в Европе вызывают образование войлочков на листьях рябины, а европейский вид *P. goniothorax* (Nalepa, 1889) живет в краевых закрутках листьев боярышника (Nalepa, 1926).

На орехе и кленах, в отличие от предыдущих пяти модельных родов растений-хозяев, среди клещей-галлообразователей отсутствуют эриофиины (группа E). На орехе единственной группой галлообразователей являются виды рода *Aceria* (K., 1944), которые вызывают широкий спектр повреждений. Это – эринеумы, бородавчатые, мешковидные и паренхиматозные галлы на листьях, черешках и сережках (Nalepa, 1891; Keifer et al., 1982). С кленов описано порядка 20 видов рода *Aceria*, которые вызывают разнообразные повреждения: эринеумы, бородавчатые, коровые и почковые галлы (Nalepa, 1922; Keifer et al., 1982). Также на кленах обитают и филлокоптины из группы P2, представленные тремя десятками видов, шесть из которых вызывают мешковидные и рожковидные галлы, а остальные бродяжничают и галлов не вызывают. И на орехе, и на кленах присутствуют немногочисленные филлокоптины группы P1 (2 вида на орехе и 5 на кленах), но повреждений они не вызывают.

На липах галлообразователями являются виды родов *Eriophyes* (группа E) и *Phytoptus* (семейство Phytoptidae), а ацериины (A) отсутствуют. Виды рода *Phytoptus* с лип морфологически не отличаются друг от друга, однако молекулярный анализ показал, что они образуют комплекс гостально специфических криптических видов. При этом на трех видах лип (*Tilia cordata* Mill., *T. tomentosa* Moench и *T. americana* L.) они образуют разные типы повреждений (Soika, Kozak, 2011, 2013; Chetverikov et al., 2021). На первом виде липы клещи вызывают закручивание края листа, на втором – эринеумы, а на последнем – рожковидные галлы. Одновременно с клещами рода *Phytoptus* на липах, иногда симпатрично на одной и той же листовой пластинке, обитают и три вида эриофиин: *Eriophyes leiosoma* (Nalepa, 1892), *E. exilis* (Nalepa, 1892) и *E. tiliae* (Pagenstecher, 1857). Первые два вида вызывают эринеумы в разных частях листовой пластинки, а третий – рожковидные галлы (рис. 3д–3ж, 3л). Отметим, что на липе *Tilia tomentosa* и фитоптусы, и эриофиины вызывают сходные повреждения в виде эринеума, а на липе *T. americana* – в виде галлов. Возможно, это говорит в пользу главенствующей роли хозяина в морфогенезе галлов и идентичности галл-индуцирующего стимула, полученного растением от разных клещей.

В целом, рассматриваемый комплекс видов клещей родов *Eriophyes* и *Phytoptus* на липах – перспективная модель для оценки роли паразита и хозяина в галлогенезе. Работы с этой моделью могли бы помочь протестировать следующие гипотезы: (1) форма галла определяется специфическими возможностями ростовых реакций тканей конкретного вида растения-хозяина, (2) форма галла зависит от вида клеща и инъецируемых им в растительные клетки специфических галл-индуцирующих агентов, (3) форма галла складывается из морфогенетических возможностей растения-хозяина и особенностей галл-индуцирующих агентов слюны конкретного вида клеща-галлообразователя. На первый взгляд, комплексная гипотеза (3) представляется

наиболее вероятной, однако с учетом высокой гостальной специфичности галловых клещей (Skoracka et al., 2010) первые две гипотезы также могут быть верны. Наконец, с учетом того, что галлогенез может быть полиэтиологичным процессом (Четвериков и др., 2015), а также ввиду отсутствия единообразия галлообразовательного процесса на уровне гистологии, биохимии и генетики (Desnitskiy et al., 2023), все три гипотезы могут отражать особенности галлогенеза в разных симбиотических системах «галловый клещ – растение-хозяин».

СХОДСТВА И РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ СКВГЭ, ОБУСЛОВЛЕННЫЕ БИОГЕОГРАФИЕЙ

Состав СКВГЭ в пределах каждого из рассмотренных родов растений-хозяев в разных географически удаленных точках, в том числе на разных континентах, весьма однороден. Особенно ярко это проявляется при сравнении видового состава галловых клещей на местных видах растений-хозяев, принадлежащих к одному роду, в Европе и Северной Америке. Например, на липе в Европе и США галлообразователями являются одни и те же виды *Eriophyes* и морфологически неразличимые (вероятно, молодые) виды рода *Phytoptus*, при этом из свободноживущих клещей как в Европе, так и в США и Китае на липах отмечены виды одного и того же рода – *Aculus* (Farkas, 1965; Xue et al., 2008). На березе и ольхе (сем. Betulaceae) ядро СКВГЭ составляют виды-галлообразователи родов *Eriophyes* (галлы) и *Acalitus* (войлочники), а также свободноживущие виды клещей из группы P2. Причем на европейских и североамериканских видах ольхи есть общие виды-галлообразователи (*Eriophyes laevis* и *Acalitus brevitaris*) (Keifer et al., 1982). Интересно, что на обоих континентах на всех трех модельных родах сем. Betulaceae сохранились представители реликтового сем. Phytoptidae – *Sierraphytoptus* на ольхе и березе, а *Phytoptus* на лещине (Сухарева и др., 2017; Chetverikov, Sukhareva, 2009; Chetverikov, 2016). И в Северной Америке, и в Европе, на кленах и орехе разнообразные повреждения вызывают многочисленные виды рода *Aceria*, а также отмечены виды рода *Aculops* (группа P2), живущие в войлочках. Наконец, на взятых в анализ модельных родах розоцветных на обоих континентах галлообразователями являются клещи родов *Eriophyes* (группа E) и *Phyllocoptes* (P1). Подобное сходство СКВГЭ в удаленных географических областях Голарктики на филогенетически близких хозяевах, вероятно, говорит о единстве формирования (а) таксонов растений-хозяев, что было многократно показано ранее в различных флорогеографических работах (Donoghue et al., 2001; Chen Z-D et al., 1999), и (б) таксонов галловых клещей в составе СКВГЭ на этих растениях.

Различия в составе каждого из девяти модельных СКВГЭ в разных географических регионах Голарктики выражены в значительно меньшей степени, чем сходства. Они касаются в первую очередь филлокоптин из групп P1 и P2. Как правило, свободноживущие филлокоптины в составе СКВГЭ с обоих континентов относятся к одному роду или хотя бы к одной группе (P1 или P2), однако есть и исключения. Например, на розоцветных (рябине, черемухе и боярышнике) свободноживущие филлокоптины из родов *Aculus* и *Aculops* (оба из группы P2) найдены только в Евразии (Nalepa, 1893; Cotte, 1910; Xie, 2013), а свободноживущие и галлообразующие филлокоптины P1 распространены на обоих континентах. Возможно, это исключение можно объяснить

гипотетическим переходом филлокоптин Р2 на розоцветных с каких-то других растений-хозяев в Евразии уже после формирования основного состава СКВГЭ на растениях семейства Rosaceae, в который вошли эриофиины и филлокоптины Р1 (Сухарева и др., 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ СТАТИСТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ГОСТАЛЬНЫХ СВЯЗЕЙ КЛЕЩЕЙ СЕМЕЙСТВА ERIOPHYIDAE

В ходе сравнительного анализа модельных СКВГЭ мы регулярно отмечали принадлежность таксонов галловых клещей к четырем морфогруппам – А, Е, Р1 и Р2. В ходе анализа гостальных связей клещей из разных родов сем. Eriophyidae с растениями на уровне семейств хозяев мы попытались определить, существует ли между этими морфогруппами взаимное сходство по признаку гостальных предпочтений, наподобие описанного выше морфологического сходства (Е+Р1, А+Р2, рис. 1). Распределение родов галловых клещей сем. Eriophyidae в двумерном пространстве, полученное в ходе NMDS анализа матрицы М2, показано на рис. 4. Взаимное расположение родов клещей (точки на плоскости) отражает степень сходства и различия их связей с семействами растений-хозяев и выражено в геометрическом расстоянии между точками. Заметны сгущение точек (ядро) в правой части рисунка и два разнонаправленных «шлейфа» (Ш) слева от этого сгущения: один (Ш1), уходящий в левую нижнюю часть, а другой (Ш2) – в левую верхнюю часть двухмерного пространства. Ядро представляет гетерогенную группу сильно сближенных точек, соответствующих относительно небольшим родам из разных подсемейств галловых клещей. Наиболее удалены от ядра крупные роды *Aceria*, *Aculus*, *Eriophyes* и *Epitrimerus*. Шлейфы Ш1 и Ш2 четко различаются по таксономическому положению входящих в них родов клещей и соответствуют попарным комбинациям групп А, Е, Р1 и Р2: Ш1 представлен главным образом родами групп Е (*Eriophyes*) и Р1 (*Phyllocoptes*, *Epitrimerus*, *Calepitrimerus*), а Ш2 – родами из групп А (*Aceria*) и Р2 (*Aculus*, *Aculops*, *Tegolophus*, *Tetra*). Таким образом, результаты проведенного анализа указывают на попарное сходство гостальных связей родов клещей из групп Е/Р1 и А/Р2 на уровне семейств растений-хозяев.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ СКВГЭ НА РАСТЕНИЯХ: СИНТЕЗ ДАННЫХ

В данной работе мы рассмотрели особенности таксономического состава клещей из девяти СКВГЭ, охарактеризовали разнообразие типов галлов на модельных группах растений-хозяев и предприняли попытку проследить биогеографические связи между взятыми в анализ СКВГЭ. Кроме этого, мы исследовали попарное сходство между родами самого крупного семейства галловых клещей, Eriophyidae, по такому признаку, как связь с семействами хозяев, и выявили группы родов, которые обладают сходными предпочтениями при формировании гостальных связей с растениями. Результаты проведенной работы позволили сделать ряд обобщений и сформулировать основные принципы формирования СКВГЭ на растениях.

Сходство характеристик растений-хозяев влияет на состав их СКВГЭ. Обзор СКВГЭ отдельных группировок растений показал, что филогенетические и экологические характеристики растений-хозяев влияют на степень таксономического сходства

связанных с ними комплексов видов клещей. Чем больше филогенетическая близость таксонов растений-хозяев, тем больше сходства в связанных с ними СКВГЭ. Среди рассмотренных модельных родов растений-хозяев наибольшим сходством по таксономическому составу СКВГЭ обладают роды *Betula* и *Alnus* (подсем. Betuloideae). В этом случае, вероятно, играет роль не только их филогенетическая близость, но и совместное произрастание растений-хозяев в одних исторически сложившихся биоценозах (Harris, 2004), что способствует взаимным переходам клещей с одного растения-хозяина на другое. Сходство в таксономическом составе СКВГЭ может распространяться и на целое семейство хозяев, хотя и с некоторыми исключениями. Например, на растениях обширного семейства Розоцветных (Rosaceae) обычными галлообразователями являются эриофиины (Е), а ацериины (А) встречаются крайне редко. Интересно, что такое же наблюдение было сделано ранее и на примере ряда семейств однодольных растений с преобладанием трав, например, Роасеае (преобладают Асегііні) и Сурегаеае (преобладают Eriophyіnі) (Сухарева, 1992; Сухарева и др., 2017).

Сходство СКВГЭ на растениях-хозяевах в пределах одного рода, трибы или семейства показывает, что формирование этих комплексов тесно связано с формированием самих таксонов растений-хозяев и, соответственно, с их эволюцией. С одной стороны, наличие одинакового набора видов галлообразователей на разных хозяевах (например, на ольхе и березе) может свидетельствовать в пользу параллельного симпатрического видообразования. С другой стороны, наличие единичных представителей групп А и Р2 на какой-либо группе родственных растений-хозяев, заселенных исключительно эриофиинами (или наоборот), может говорить о возможности их перехода с какого-то другого таксона растений, для которого характерно ацерийное население. Например, наличие на некоторых видах розоцветных трибы Amygdaleae клеща *Acalitus phloeocoptes* (единственного из ацериин на этой трибе хозяев) можно объяснить переходом его «ацерийных» предков с растений, принадлежащих к какому-то другому таксону (Сухарева и др., 2017).

Галлы эриофиоидей – результат коадаптации клеща и хозяина. Анализ данных по модельным СКВГЭ выявил два важных аспекта, отражающих коадаптацию галлообразующих видов эриофиоидей. Во-первых, комплексы криптических видов клещей, связанных с разными видами хозяев, могут быть гетерогенны по типу вызываемых ими повреждений. Яркий пример – рассмотренные нами выше морфологически неразличимые, но молекулярно четко дифференцированные гостально специфические виды рода *Phytoptus*, которые вызывают разные типы галлов на различных видах американских и евразийских лип (*Tilia*). Это может говорить как о различии галлоиндуцирующих агентов в слюне криптических видов клещей, так и об определяющей роли вида растения-хозяина в морфогенезе галлов, если каждый хозяин формирует свой тип галла в ответ на однотипный галл-индуцирующий сигнал клеща.

Во-вторых, филогенетически далекие виды клещей могут вызывать однотипные галлы на одном виде растения-хозяина. Например, войлочники клещей родов *Acalitus* и *Aceria* на ольхе и рожковидные галлы клещей родов *Phytoptus* и *Eriophyes* на липах. Такое сходство повреждений, вызываемых разными видами галловых клещей на одном хозяине, может свидетельствовать о единой природе индукции галлогенеза

у ряда неродственных эриофиоидей либо об однотипности ответной реакции растения-хозяина на негомологичное вмешательство разных видов клещей-паразитов. Симбиотические системы, состоящие из галлообразующих клещей на разных видах липы и ольхи, могут быть перспективными моделями для выяснения этих вопросов. Надо оговориться, что упоминаемая однотипность галлов клещей может быть кажущейся, так как повреждения, вызываемые галловыми клещами, крайне редко внимательно изучались на уровне их гистологического строения и могут быть гистологически «не гомологичны». Однако на макроуровне сходство повреждений (идет ли образование коврика из трихом, как в войлочке, полого галла с внутренней камерой, или закручивание края листа и т.д.) может указывать на однотипность галлов.

СКВГЭ – филогеографическая единица. Согласно результатам сравнения между собой СКВГЭ на местных видах растений-хозяев из одного рода с разных континентов, эти комплексы обычно сходны по своему таксономическому составу и, таким образом, между ними существует биогеографическая связь. Нами установлено, что такие СКВГЭ как правило включают близкие или даже одинаковые виды эриофиин и филлокоптин, при этом в рамках одного СКВГЭ галлообразующие эриофиины обычно более сходны по видовому составу, чем филлокоптины. Так, на примере обитателей почти всех включенных в исследование родов растений-хозяев (а особенно ярко на примере ольхи, липы, рябины и клена) установлено присутствие одинаковых или морфологически очень сходных видов клещей семейств Eriophyidae и Phytoptidae в Новом и Старом Свете. Вероятно, эти факты свидетельствуют об актах расселения клещей вместе с их растениями-хозяевами при неоднократных появлениях мостов суши между континентами Голарктики, хотя в некоторых случаях (например, клещи с широко культивируемой лещины) не исключена интродукция (Chetverikov et al., 2021; Chetverikov, Bertone, 2022). Мы считаем, что таксономическая структура СКВГЭ отражает сложные процессы эволюции высших растений и является следствием их длительной исторической колонизации галловыми клещами, что позволяет интерпретировать СКВГЭ как филогеографическую единицу и рассматривать во взаимосвязи биогеографических и коэволюционных аспектов в процессе формирования симбиотических отношений между фитопаразитами и их хозяевами.

Крупные надродовые морфогруппы галловых клещей проявляют сходство гостальных связей. В ходе рассмотрения гостальных предпочтений галловых клещей семейства Eriophyidae мы обнаружили, что крупные кластеры морфологически сходных таксонов клещей проявляют сходные гостальные предпочтения. В роли таких кластеров выступают четыре морфогруппы (Е, А, P1 и P2), выделенные нами на основании расположения скапулярных щетинок дорзального щитка. Мы провели анализ таксономического состава СКВГЭ модельных групп древесных растений и статистический анализ гостальных связей родов клещей сем. Eriophyidae мировой фауны, при этом учитывались галлообразующие и негаллообразующие (свободноживущие) виды клещей. Согласно результатам NMDS анализа матрицы M2 (рис. 4), роды клещей мировой фауны из групп P1 и P2 показывают сопряженность с присутствием на растениях-хозяевах родов клещей из групп Е и А (соответственно). При сравнении спектров таксонов клещей из модельных СКВГЭ, обладающих способностью

к индукции галлогенеза, выяснилось, что на тех модельных группах растений-хозяев (например, роды Розоцветных), на которых присутствуют только виды клещей из группы Е, способностью вызывать рост галлов обладают именно филлокоптины из группы P1. В случае же, если галлообразователями являются виды клещей из группы А (например, на кленах), то галлы образуют клещи из группы P2. Таким образом, попарное сходство Е/P1 и А/P2 наблюдается как при рассмотрении только галлообразующих представителей этих четырех групп, так и в анализе с включением свободноживущих форм.

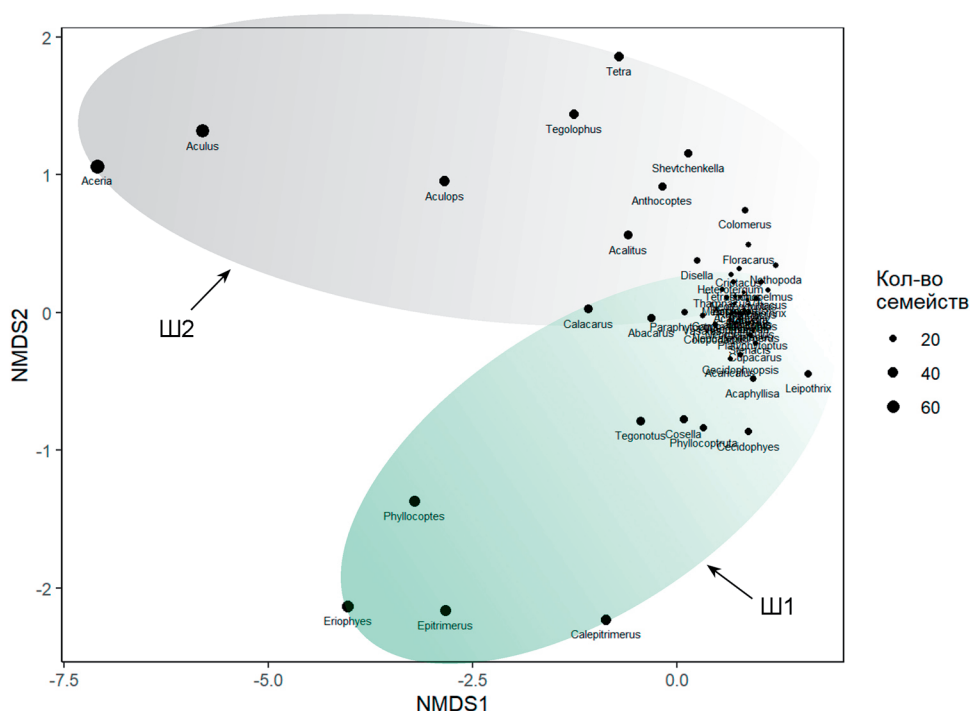


Рисунок 4. Визуализация результатов статистического анализа гостальных связей галловых клещей семейства Eriophyidae (многомерное шкалирование, минимальное искажение визуализации относительно исходной матрицы расстояний, Stress = 0.103). Положение родов галловых клещей отмечено черными кружками. Диаметр кружка отражает число семейств растений-хозяев, с которыми связаны клещи данного рода. Два шлейфа показаны зеленым (Ш1) и серым (Ш2) градиентом.

Figure 4. Visualization of the results of host-parasite relations statistical analysis of in gall mites from the family Eriophyidae (multidimensional scaling, minimal distortion of visualization relative to the original distance matrix, Stress = 0.103). The position of the genera of gall mites is marked with black circles. The diameter of the circle reflects the number of host plant families with which mites of this genus are associated. Two plumes are shown by green (W1) and gray (W2) gradients.

Эти результаты согласуются с высказанным нами ранее предположением о попарной связи филогенетических ветвей Е/P1 и А/P2 (Четвериков, 2015; Сухарева и др., 2017). Эта гипотеза противоречит современной классификации Eriophyoidea, подразумевающей, что группы А и Е образуют подсем. Eriophyinae, а группы P1

и P2 – подсем. Phyllocoptinae (Amrine et al., 2003). Эти подсемейства различаются по габитусу и диагностируются на основе признаков опистосомы – ее формы и характера окольцовки. Мы полагаем, что в будущем в целях усовершенствования макросистематики Eriophyoidea необходимо «перевзвесить» признаки надродовых таксонов и придать больший вес хетому и направлению щетинок, а не габитуальным признакам, которые могут быть весьма гомотапичны (Четвериков, 2015).

В целом, можно заключить, что состав СКВГЭ определяется не только особенностями растений хозяев, глобальными событиями в эволюции биосферы, способностью клещей к индукции разных типов галлов, гостальными переходами и симпатрической эволюцией, но и гостальными предпочтениями, свойственными крупным филогенетическим линиям галловых клещей. С этих позиций нарушение попарной связи (E/P1 и A/P2) в составе СКВГЭ может служить показателем «сложности» данного СКВГЭ и косвенно может указывать на длительность его формирования, произошедшие гостальные переходы и/или изменения скоростей эволюции в системе «галловые клещи – растения» под влиянием факторов среды. Дальнейшие работы по сравнительному анализу СКВГЭ, связанных с крупными доминирующими таксонами растений из различных биомов и биогеографических областей, необходимы для проверки этих гипотез и формирования целостного представления о феномене сингоспитальности у галловых клещей.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 21-54-46003) и Турецкого научно-технологического исследовательского фонда (грант № 220N174).

Таксономический анализ проведен в рамках государственного задания ЗИН РАН (№ 122031100263-1).

FUNDING

This work was supported by Russian Foundation for Basic Research (grant № 21-54-46003), The Scientific and Technological Research Council of Türkiye (grant № 220N174).

Taxonomical analyses were supported by ongoing institutional funding of Zoological Institute of Russian Academy of Sciences (№ 122031100263-1).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

ETHICS APPROVAL AND CONSENT TO PARTICIPATE

This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

CONFLICT OF INTEREST

The authors of this work declare that they have no conflicts of interest.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бочков А.В., Миронов С.В. 2008. Феномен «филогенетической сингоспитальности» у акариформных клещей (Acari: Acariformes) – перманентных паразитов позвоночных. *Паразитология* 42(2): 81–100. [Bochkov A.V., Mironov S.V. 2008. Phenomen “philogeneticheskoy synhospitalnosti” u acariformnich kleschei (Acari: Acariformes) – permanentnich parazitov pozvonotchnich. *Parazitologia* 42(2): 81–100. (In Russian)].
- Борисова М.А., Богачев В.В., Маракаев О.А. 2012. Лесные формации западного флористического района Ярославской области. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук* 14(1): 4. [Borisova M.A., Bogachev V.V., Marakaev O.A. 2012. Forest formations of the Western floristic area of Yaroslavl Region. *Izvestiya of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences* 14(1): 4. (In Russian)].
- Пономарева Р.Е. 1978. Четырехногие клещи орехово-плодовых лесов Киргизии. Фрунзе, Илим, 74 с. [Ponomareva R.E. 1978. *Chetyriohnogie kleschi orechovo-plodovich lesov Kirgizii*. Frunze, Ilim, 74 pp. (In Russian)].
- Сухарева С.И. 1992. Четырехногие клещи на злаках. СПб., Санкт-Петербургский Государственный университет, 232 с. [Sukhareva S.I. 1992. *Chetyriohnogie kleschi na zlakach*. SPb., Saint Petersburg State University, 232 pp. (In Russian)].
- Сухарева С.И. 1994. Семейство Phytoptidae Murray, 1877 (Acari, Tetrapodili), его состав, структура и возможные пути эволюции. *Acarina* 2(1-2): 47–72. [Sukhareva S.I. 1994. Semeystvo Phytoptidae Murray, 1877 (Acari, Tetrapodili), ego sostav, structura i vozmozhnie puti evolutsii. *Acarina* 2(1-2): 47–72. (In Russian)].
- Сухарева С.И., Паутов А.А., Додуева И.Е., Четвериков Ф.Е. 2017. Четырехногие клещи (Acariformes, Eriophyoidea) на розоцветных (Rosaceae): таксономическое разнообразие, паразито-хозяйинные отношения и способность к галлогенезу. *Энтомологическое обозрение* 96(4): 854–871. [Sukhareva S.I., Pautov A.A., Dodueva I.E., Chetverikov P.E. 2017. Chetyriohnogie kleschi (Acariformes, Eriophyoidea) na rosocvetnich (Rosaceae): taxonomicheskoe raznoobrazie, parasite-hozyaennie othoscheniya i sposobnost k gallogenesu. *Entomologicheskoe obozrenie* 96(4): 854–871. (In Russian)].
- Сухарева С.И., Четвериков Ф.Е. 2013. Морфологические преобразования при переходе от протогинной к дейтогинной форме самок у четырехногих клещей (Acari: Eriophyoidea). *Вестник Санкт-Петербургского университета* 3(1): 3–15. [Sukhareva S.I., Chetverikov P.E. 2013. Morphologicheskije preobrazovaniya pri perehode ot protoginnoy k deitoginnoy forme samok u chetyriohnogih kleschey (Acari: Eriophyoidea). *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta* 3(1): 3–15. (In Russian)].
- Толмачёв А.И. 1974. Введение в географию растений. Ленинград, ЛГУ, 245 с. [Tolmachev A.I. 1974. *Vvedenie v geographiu rasteniy*. Leningrad, LSU, 245 pp. (In Russian)].
- Четвериков Ф.Е. 2015. Эволюционная пластичность высокоспециализированных организмов на примере эриофионидей (Acariformes: Eriophyoidea). *Журнал общей биологии* 76(1): 15–25. [Chetverikov P.E. 2015. Evolutsionnaya plastichnost vysokospecializirovannyh organizmov na primere eriophioidiei (Acariformes: Eriophyoidea). *Zhurnal Obshej biologii* 76(1): 15–25. (In Russian)].
- Четвериков Ф.Е. 2016. Основные направления эволюции четырехногих клещей (Eriophyoidea). В кн.: Галактионов К.В. (ред.). Козволюция паразитов и хозяев. Труды Зоологического института РАН, Приложение 4. СПб., издательство ЗИН РАН, 349–376. [Chetverikov P.E. 2016. Osnovnie napravleniya evolutsii chetyriohnogih kleschei (Eriophyoidea). In: Galaktionov K.V. (eds). *Coevolutsia parazitov i hozyaev. Trudy Zoologicheskogo instituta RAN, Prilozhenie 4*. SPb., izdatelstvo ZIN RAS, 349–376. (In Russian)].
- Четвериков Ф.Е., Вишняков А.Э., Додуева И.Е., Лебедева М.А., Сухарева С.И., Шаварда А.Л. 2015. Галлогенез, индуцируемый четырехногими клещами (Acariformes: Eriophyoidea). *Паразитология* 49(5): 365–375. [Chetverikov P.E., Vishnyakov A.E., Dodueva I.E., Lebedeva M.A., Sukhareva S.I., Shavarda A.L. 2015. Gallogenesis induced by eriophyoids (Acariformes: Eriophyoidea). *Parazitologia* 49(5): 365–375. (In Russian)].
- Amrine J.W., Stasny T.A. 1994. *Catalog of the Eriophyoidea (Acarina: Prostigmata) of the world*. West Bloomfield, Indira Publishing House, 798 pp.
- Amrine J.W.Jr., Stasny T.A.H., Flechtmann C.H.W. 2003. *Revised keys to the world genera of the Eriophyoidea (Acari: Prostigmata)*. West Bloomfield, Indira Publishing House, 244 pp.
- Bagnjuk I. G., Sukhareva S. I., Shevchenko V. G. 1998. Major trends in the evolution of four-legged mites as a specialized group (using families Pentasetacidae Shev., Nalepellidae Roiv. and Phytoptidae Murray (Acari: Tetrapodili) as examples). *Acarina* 6(1-2): 59–76.
- Baker E.W., Kono T., Amrine J.W. Jr., Delfinado-Baker M., Stasny T.A. 1996. *Eriophyoid Mites of the United States*. West Bloomfield, Indira Publishing House, 394 pp.

- Bolton S.J., Chetverikov P.E., Klompen H. 2017. Morphological support for a clade comprising two vermiform mite lineages: Eriophyoidea (Acariformes) and Nematalycidae (Acariformes). *Systematic and Applied Acarology* 22(8): 1096–1131. <https://doi.org/10.11158/saa.22.8.2>
- Bolton S.J., Chetverikov P.E., Ochoa, R., Klimov P.B. 2023. Where Eriophyoidea (Acariformes) Belong in the Tree of Life. *Insects* 14: 527. <https://doi.org/10.3390/insects14060527>
- Bolton S.J., Baughan G.R., Chetverikov P.E., Ochoa R., Klompen H. 2018. A rudimentary sheath for the smallest of “biting” chelicerae: the mouthparts of Cunliffea (Nematalycidae) and a new hypothesis on the origin of the stylet sheath of Eriophyoidea (Acariformes). *International Journal of Acarology* 44(8): 374–381. <https://doi.org/10.1080/01647954.2018.1488274>
- Bréda N., Huc R., Granier A., Dreyer E. 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science* 63(6): 625–644. <https://doi.org/10.1051/forest:2006042>
- Chandrapatya A., Konvipasruang P., Amrine J.W. 2017. Catalog of Thai Eriophyoidea (Acari: Prostigmata) with illustrations and keys to genera of Thai mites. Bangkok, Ku Digital Printing Center, Kasetsart University, 526 pp.
- Chen Z.-D., Manchester S.R., Sun H.-Y. 1999. Phylogeny and evolution of the Betulaceae as inferred from DNA sequences, morphology, and palaeobotany. *American Journal of Botany* 86 (8): 1168–1181. <https://doi.org/10.2307/2656981>
- Chetverikov P.E. 2011. *Phytoptus atherodes* n. sp.(Acari: Eriophyoidea: Phytoptidae) and a supplementary description of *Phytoptus hirtae* Roivainen 1950 from sedges (Cyperaceae). *Zootaxa* 3045(1): 26–44.
- Chetverikov P.E., Craemer C., Cvrković T., Klimov P.B., Petanović R.U., Romanovich A.E., Sukhareva S.I., Zukoff S.N., Bolton S., Amrine J. 2021. Molecular phylogeny of the phytoparasitic mite family Phytoptidae (Acariformes: Eriophyoidea) identified the female genital anatomy as a major macroevolutionary factor and revealed multiple origins of gall induction. *Experimental and Applied Acarology* 83(1): 1–38. <https://doi.org/10.1007/s10493-020-00571-6>
- Chetverikov P.E., Craemer C., Gankevich V.D., Zhuk A.S. 2023. Integrative taxonomy of the gall mite *Nothopoda todeica* n. sp. (Eriophyidae) from the disjunct Afro-Australasian fern *Todea barbara*: morphology, phylogeny, and mitogenomics. *Insects* 14(6): 507. <https://doi.org/10.3390/insects14060507>
- Chetverikov P.E., Rector B.G., Tonkel K., Dimitri L., Cheglakov D.S., Romanovich A.E., Amrine J. 2022. Phylogenetic position of a new *Trisetacus* mite species (Nalepellidae) destroying seeds of North American junipers and new hypotheses on basal divergence of Eriophyoidea. *Insects* 13: 201. <https://doi.org/10.3390/insects13020201>
- Chetverikov P.E., Bertone M. 2022. First rhyncaphyoptine mite (Eriophyoidea, Diptilomiopidae) parasitizing American hazelnut (*Corylus americana*): molecular identification, confocal microscopy, and phylogenetic position. *Experimental and Applied Acarology* 88(1): 75–95. <https://doi.org/10.1007/s10493-022-00740-9>
- Chetverikov P.E. 2016. Generic delimitation between *Fragariocoptes* and *Sierraphytoptus* (Acari: Eriophyoidea: Phytoptidae) and a supplementary description of *Fragariocoptes gansuensis* with remarks on searching for mummified eriophyoid mites in herbaria under UV light. *Zootaxa* 4066(3): 271–290.
- Chetverikov P.E., Sukhareva S.I. 2009. A revision of the genus *Sierraphytoptus* Keifer 1939 (Eriophyoidea, Phytoptidae). *Zootaxa* 2309(1): 30–42.
- Cotte J. 1910. Nouvelle acarocécidie de *Crataegus oxyacanthoides* Thuill. *Comptes Rendus des Seances de la Societe de Biologie et de ses Filiales* 68: 643–645 .
- Craemer C., Saccaggi D.L. 2013. Frequent quarantine interception in South Africa of grapevine *Colomerus* species (Trombidiformes: Prostigmata: Eriophyidae): taxonomic and distributional ambiguities. *International Journal of Acarology* 39(3): 239–243.
- De Lillo, E., Fontana, P. 1996. New Eriophyoid mites (Acari Eriophyoidea) from Italy II. *Entomologica* 30: 135–146.
- Desnitskiy A.G., Chetverikov P.E. 2022. Induction of leaf galls by four-legged mites (Eriophyoidea) as a problem of developmental biology. *Russian Journal of Developmental Biology* 53 (1): 6–14. <https://doi.org/10.1134/S1062360422010039>
- Desnitskiy A.G., Chetverikov P.E., Ivanova L.A., Kuzmin I.V., Ozman-Sullivan S.K., Sukhareva S.I. 2023. Molecular aspects of gall formation induced by mites and insects. *Life* 13(6): 1347. <https://doi.org/10.3390/life13061347>
- Donoghue M.J., Bell C.D., Li J. 2001. Phylogenetic patterns in Northern Hemisphere plant geography. *International Journal of Plant Sciences* 162 (6 Suppl.): S41–S52.
- Eichler W. 1969. Two new evolutionary terms for speciation in parasitic animals. *Systematic Zoology* 15: 216–218.

- Farkas H. 1965. Spinnentiere: Eriophyidae (Gallmilben). Budapest, Quelle & Meyer, 155 pp.
- Flechtmann C.H., Figueiredo E.S. 2020. A deleterious diptilomipid mite (Acari: Eriophyoidea): host plant relationship. *Entomological Communications* 2: ec02010–ec02010. <https://doi.org/10.37486/2675-1305.ec02010>
- Harris, S., 2004. Temperate ecosystems. Alders, Birches and Willows. In: Burley J. (ed.). *Encyclopedia of forest sciences*. Oxford, Elsevier, 1414–1419.
- Hong X., Zhang Z. 1996. The eriophyoid mites of China: an illustrated catalog and identification keys (Acari: Prostigmata: Eriophyoidea). Gainesville, USA, Associated Publishers, 318 pp.
- Keifer H.H. 1939. Eriophyid studies III. *Bulletin of the California Department of Agriculture* 28(2): 144–155.
- Keifer H.H., Baker E.W., Kono T., Delfinado M., Styer W.E. 1982. An illustrated guide to plant abnormalities caused by eriophyid mites in North America. U.S. Department of Agriculture, *Agriculture Handbook* № 573, 178 pp.
- Keifer H.H. 1975. Eriophyoidea Nalepa. Injurious eriophyoid mites. In: Jeppson L.R., Keifer H.H., Baker E.W. (eds). *Mites injurious to economic plants*. University of California Press, Berkeley, 327–533.
- Klimov P.B., OConnor B.M., Chetverikov P.E., Bolton S.J., Pepato A.R., Mortazavi A.L., Tolstikov A.V., Bauchan G.R., Ochoa R. 2018. Comprehensive phylogeny of acariform mites (Acariformes) provides insights on the origin of the four-legged mites (Eriophyoidea), a long branch. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 119: 105–117. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.10.017>
- Klimov P.B., Chetverikov P.E., Dodueva I.E., Vishnyakov A.E., Bolton S.J., Paponova S.S., Lutova L.A., Tolstikov A.V. 2022. Symbiotic bacteria of the gall-inducing mite *Fragariocoptes setiger* (Eriophyoidea) and phylogenomic resolution of the eriophyoid position among Acari. *Scientific Reports* 12: 3811. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-07535-3>
- Labandeira C.C., Prevec R. 2014. Plant paleopathology and the roles of pathogens and insects. *International Journal of Paleopathology* 4: 1–16.
- Li H.S., Xue X.F., Hong X.Y. 2014. Homoplastic evolution and host association of Eriophyoidea (Acari, Prostigmata) conflict with the morphological-based taxonomic system. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 78: 185–198.
- Lindquist E.E. 1996a. External anatomy and notation of structures. In: Lindquist E.E., Sabelis M.W., Bruin J. (eds.). *Eriophyid Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests. Amsterdam, Elsevier Science Publishing, 6, 3–31. [http://dx.doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80003-0](http://dx.doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80003-0)
- Lindquist E.E. 1996b. Phylogenetic relationships. In: Lindquist E.E., Sabelis M.W., Bruin J. (Eds). *Eriophyid Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests. Amsterdam, Elsevier Science Publishing, 6, 301–327.
- Lotfollahi P., de Lillo E. 2017. Eriophyoid mites from ferns: description of a new *Leipothrix* Keifer species (Eriophyidae: Phyllocoptinae) from the Arasbaran forests (Iran) and a key to the world species. *Acarologia* 57(4): 731–745.
- Marinković S., Chetverikov P.E., Cvrković T., Vidović B., Petanović R. 2019. Supplementary description of five species from the genus *Cecidophyopsis* (Eriophyoidea: Eriophyidae: Cecidophyinae). *Systematic and Applied Acarology* 24(8): 1555–1578. <http://doi.org/10.11158/saa.24.8.15>
- Nalepa A. 1889. Beitrage zur Systematik der Phytopen. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften* 98(1): 112–156 + 9 pls.
- Nalepa A. 1890. Zur Systematik der Gallmilben. *Sitzungsberichte der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften* 99(2): 40–69 + 7 pls. *Sitzungsberichte*
- Nalepa A. 1891. Neue Gallmilben. *Nova acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum* 55(6): 362–395 + 4 pls.
- Nalepa A. 1893. Neue Gallmilben (6 Fortsetzung). *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften* 30(4): 31–32. P2 on Rosaceae
- Nalepa A. 1898. Eriophyidae (Phytoptidae). *Das Tierreich. Eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der rezenten Tierformen*. Berlin. 4. Lief., Acarina: ix + 74 pp.
- Nalepa A. 1909. Neue Gallmilben (30 Fortsetzung). *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften* 46(10): 116–117.
- Nalepa A. 1919. Revision der auf den Betulaceen Mitteleuropas Gallen erzeugenden *Eriophyes*-Arten. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* 69(1-5): 25–51.
- Nalepa A. 1922. Zur Kenntnis der Milben gallen einiger Ahornarten und ihrer Erzeuger. *Marcellia* 19(1-3): 3–33.
- Nalepa A. 1926. Zur Kenntnis der auf den einheimischen Pomaceen und Amygdaleen lebenden *Eriophyes*-Arten. *Marcellia* 22(1–6): 62–88.

- Nalepa A. 1929. Neuer Katalog der bisher Beschriebenen Gallmilben, ihrer Gallen und Wirtspflanzen. *Marcellia* 25(1–4): 67–183.
- Navia D., Duarte M.E., Flechtman C.H. 2021. Eriophyoid mites (Acari: Prostigmata) from Brazil: an annotated checklist. *Zootaxa* 4997(1): 1–152.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H., Szoecs E., Wagner H. 2019. *Vegan*: Community Ecology Package. R package version 2.5-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Pepato A.R., Costa S.G.D.S., Harvey M.S., Klimov P.B. 2022. One-way ticket to the blue: A large-scale, dated phylogeny revealed asymmetric land-to-water transitions in acariform mites (Acari: Acariformes). *Molecular Phylogenetic and Evolution* 177: 107626. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107626>
- Petanović R., Stanković S. 1999. Catalog of the Eriophyoidea (Acari: Prostigmata) of Serbia and Montenegro. Beograd, The Entomological Society of Serbia, 143 pp.
- Petanović R.U., Amrine J.W., Chetverikov P.E., Cvrković T.K. 2015. *Eriocaenus* (Acari: Trombidiformes: Eriophyoidea), a new genus from Equisetum spp. (Equisetaceae): morphological and molecular delimitation of two morphologically similar species. *Zootaxa* 4013(1): 51–66.
- R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- RStudio Team. 2019. RStudio: Integrated development environment for R / RStudio Team. – Boston: RStudio, Inc. URL: <http://www.rstudio.com>
- Sabelis M.W., Bruin J. 1996. Evolutionary ecology: Life history patterns, food plant choice and dispersal. In: Lindquist E.E., Sabelis M.W., Bruin J., (eds). *Eriophyoid Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests. Amsterdam, Elsevier Science Publishing, 6, 329–366.
- Saccaggi D.L., Maboei P., Powell C., Ngubane-Ndhlovu N.P., Allsopp E., Wesley-Smith J., van Asch B. 2022. Towards solving the “*Colomerus vitis* conundrum”: Genetic evidence reveals a complex of highly diverged groups with little morphological differentiation. *Diversity* 14(5): 342.
- Sidorchuk E.A., Schmidt A.R., Ragazzi E., Roghid G., Lindquist E. 2015. Plant-feeding mite diversity in Triassic amber (Acari: Tetrápodili). *Journal of Systematic Palaeontology* 13(2): 129–151.
- Skoracka A., Lewandowski M., Boczek J. 2005. A catalogue of eriophyoid mites (Acari: Eriophyoidea) of Poland. Warszawa, Natura optima dux Foundation, 197 pp.
- Skoracka A., Smith L., Oldfield G., Cristofaro M., Amrine J.W. 2010. Host-plant specificity and specialization in eriophyoid mites and their importance for the use of eriophyoid mites as biocontrol agents of weeds. *Experimental and Applied Acarology*. 51: 93–113. https://doi.org/10.1007/978-90-481-9562-6_6
- Soika G., Kozak M. 2011. Problems with the taxonomy of *Phytoptus tetratrachus* Nalepa 1890 (Acari: Eriophyoidea) inhabiting *Tilia* spp.: Analysis based on morphological variation among individuals. *Zootaxa* 2988(1): 37–52.
- Soika G., Kozak M. 2013. *Eriophyes* species (Acari: Eriophyoidea) inhabiting lime trees (*Tilia* spp.: Tiliaceae) – supplementary description and morphological variability related to host plants and female forms. *Zootaxa* 3646(4): 349–385.
- Sullivan G.T., Ozman-Sullivan S.K. 2021. Alarming evidence of widespread mite extinctions in the shadows of plant, insect and vertebrate extinctions. *Austral Ecology* 46(1): 163–176.
- Westphal E. 1992. Cecidogenesis and resistance phenomena in mite-induced galls. In: Shorthouse J., Rohfritsch O. (Eds). *Biology of Insect-Induced Galls*. New York, Oxford Univ. Press, 141–156.
- Wickham H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York, Springer Verlag, 260 pp.
- Wickham H., Bryan J. 2019. *readxl: Read Excel Files*. <https://readxl.tidyverse.org>, <https://github.com/tidyverse/readxl>
- Wickham H., Francois R., Henry L., Muller K. 2021. *dplyr: A Grammar of Data Manipulation*. R package version 1.0.6. <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>
- Xie W. 2013. Three new species of the genus *Aculops* Keifer (Eriophyoidea: Eriophyidae: Phyllocoptinae) from Shanxi. *Entomotaxonomia* 35(4): 316–318.
- Xue X.F., Dong Y., Deng W., Hong X.Y., Shao R. 2017. The phylogenetic position of eriophyoid mites (superfamily Eriophyoidea) in Acariformes inferred from the sequences of mitochondrial genomes and nuclear small subunit (18S) rRNA gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 109: 271–282.
- Xue X.F., Song Z.W., Hong X.Y. 2008. Eight new species of the genus *Aculus* Keifer (Acari: Eriophyidae) from China. *Zootaxa* 1721: 38–39.

SYNHOSPITALITY OF ERIOPHYOID MITES
(ACARIFORMES, ERIOPHYOIDEA):
TAXONOMIC ANALYSIS OF GALL-FORMING MITE SPECIES COMPLEXES
ON BOREAL WOODY DICOTYLEDONS

S. I. Sukhareva, D. A. Aristov,
V. D. Gankevich, A. G. Desnitskiy,
S. K. Ozman-Sullivan, P. E. Chetverikov

Keywords: galls, gallogenesis, phytoparasites, mites, host relationships, symbiosis, multidimensional scaling

SUMMARY

Microscopic mites of the Eriophyoidea superfamily are characterized by an ability to cause the growth of galls on plants. Synhospital complexes of gall-forming Eriophyoidea (SCGE) species are formed by several species of gall mites coexisting on the same host plant. To assess the phenomenon of synhospitality, we investigated the features of the taxonomic composition and diversity of galls formed by eriophyoid mites on boreal woody dicotyledons and carried out a statistical analysis of the host relationships of different gall mite genera from the Eriophyidae family. We found out that phylogenetically closely related hosts within biogeographically integral territories possess the similar SCGE. During colonization of plants, gall mites demonstrate a high ability to cryptic speciation, which leads to genesis of morphologically similar mite species that cause the formation of different types of galls. Host preferences of gall mites belonging to the different supergenera groups play an important role in the formation of the SCGE, which determines the differences in mite taxa spectra associated with hosts from different families. In general, the results of the work demonstrate that the synhospitality of Eriophyoidea is not a random process, but is the result of a long-term coadaptation in the “parasite–host” system. This is one of the phenomena reflecting the stages of the global historical process of the colonization of Embriophyta plants by mites of the Eriophyoidea superfamily.