

ГЛАВА IV. ПАЗАРИТО-ХОЗЯИНЫЕ ОТНОШЕНИЯ АКАРИФОРМНЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARIFORMES) – ПОСТОЯННЫХ ПАЗАРИТОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

А.В. Бочков

*Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034, Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: Andre.bochkov@zin.ru*

ВВЕДЕНИЕ

Акариформные клещи (Acariformes), являющиеся постоянными паразитами млекопитающих, составляют огромную группу, которая необычайно разнообразна как таксономически (около двух тысяч видов и примерно 250 родов), так и экологически. Эти клещи населяют поверхность кожи хозяев, волосные фолликулы и кожные железы, живут также непосредственно в коже или подкожной соединительной ткани, а некоторые – в респираторной системе. Наконец, представители ряда семейств адаптировались к обитанию на волосах хозяев.

Система отряда акариформных клещей, представленная в Табл. 1, предложена Мироновым и Бочковым (2009). Подавляющее большинство видов клещей, постоянно паразитирующих на млекопитающих, сконцентрировано в парвотрядах Eleutherengona (подотряд Trombidiformes) и Psoroptidia (подотряд Sarcoptiformes) (Табл. 2). Недавно были опубликованы таксономические сводки, посвященные этим клещам, включающие определители всех известных родов, списки видов и их хозяев (Bochkov 2009, 2010).

Акариформные клещи млекопитающих имеют большое значение для акарологических исследований, проливающих свет на филогению и эволюцию всего отряда Acariformes. Вследствие своей многочисленности они являются одним из основных компонентов паразитарных сообществ и удобными объектами для общепаразитологических и эволюционных исследований, касающихся происхождения и эволюции паразитизма и экоморфологических адаптаций к паразитическому образу жизни. Эти клещи – высокоспецифичные паразиты, чья эволюция во многих случаях протекает параллельно таковой хозяев, поэтому исследования их паразито-хозяйных связей дают независимые аргументы для реконструкции филогении и формирования ареалов млекопи-

тающих. Наконец, ряд акариформных клещей относится к паразитам человека и домашних животных и имеет важное медико-ветеринарное значение.

1. КРАТКИЙ ОЧЕРК ВНЕШНЕЙ МОРФОЛОГИИ АКАРИФОРМНЫХ КЛЕЩЕЙ

В данном разделе приведены только самые общие сведения о внешнем строении акариформных клещей, необходимые для понимания неспециалистом терминов, встречающихся в тексте. Подробные данные по морфологии этих клещей содержатся в специальных руководствах (Evans 1992; Krantz and Walter 2009).

Тело акариформных клещей подразделяется на гнатосому (комплекс ротовых частей) и туловище или идиосому, несущую, как правило, четыре пары ног (Рис. 1). Границы между сегментами идиосомы неразличимы вследствие их слияния. Тело клещей, включая гнатосому и ноги, несет специальные чувствительные органы – щетинки. Различают два основных типа щетинок – тактильные щетинки и соленидии. Тактильные щетинки имеют весьма разнообразную форму. Соленидии, являющиеся хеморецепторными щетинками, расположены на пальцах и ногах. При обозначении щетинок ног парные заключаются в скобки (x) и подразделяются на x' – краниальные и x'' – каудальные по отношению к концам тела (Рис. 1).

Гнатосома (Рис. 2А, Б) представляет собой компактное образование, состоящее из сегментированных пальп и хелицер. Хелицеры акариформных клещей исходно имеют клешневидную форму и состоят из трех члеников: базальный сегмент, который почти полностью редуцирован; срединный сегмент (тело хелицеры), заканчивающийся на вершине дорсальным неподвижным пальцем; вершинный сегмент, представленный подвижным пальцем хелицер, сместившимся на

Табл. 1. Система отряда Acariformes по: Миронов и Бочков (2009) с изменениями. * – В надсемействе имеются виды постоянно связанные с млекопитающими; & – в надсемействе имеются виды постоянно связанные с птицами; * – все представители надсемейства постоянно связаны с млекопитающими; & – все представители надсемейства постоянно связаны с птицами.

Подотряд	Инфраотряд	Парвотряд	Секция	Подсекция	Надсемейство		
Trombidiformes	Sphaerolichida	Eupodina	Anysta		Lordalycioidea, Sphaerolichoidea		
		Anystina	Parasitengona	Erythraeina Trombidina Hydrachellina Stygotrombiae	Bdelloidea, Eupodoidea, Halacaroida, Labidostommatoidea, * & Tudeoidea Adamystoidea, Anystoidea, Caeculoidea Calypstomatoida, Erythraeioidea, Clyzerioidea, Tanaupodoidea, Trombidioidea, Trombiculoidea Arrenuroidea, Eylaoidea, Hydrachnoidea, Hydrovolzioidea, Hydryphantoida, Hygrobatoida, Lebertioidea, Stygotrombioidea		
	Prostigmata (<i>incertae sedis</i> – Eriophyoidea, Paratydeoidea, Pomerantzioidea, Pseudocheyloidea, Stigmocheyloidea)		Euletherengona (<i>incertae sedis</i> – *Cloacaroida)	Heterostigmata	Tarsocheylina Heterocheylina Tarsonemina	Tarsocheyloidea Heterocheyloidea Dolichocyboidea, Pyemotoidea, Pygmephoroida, Tarsonemoida, Trochometridioida	
				Raphignatha	Raphignathina Stilostomatina	Pterygossomatoidea, Tetranychoida, *Myobioidea	
					Alycoidea	Raphignathoidea, *Cheyletoidea	
					Nematallycoidea	Alycoidea	
	Sarcoptiformes	Alycida					
		Nematallycida					
Terpnacarida							
Alicorhagiida							
		Palaeosomata				Alicorhagioidea	
		Enarthronota				Archeonothroidea, Crenacaroida, Palaeacaroida	
		Parhyposomata				Atopochthonioidea, Brachychthonioidea, Heterochthonioidea, Hypochthonioidea, Prothoplophoroidea	
Oribatida	Mixonomata				Parhyposomatoidea		
					Collohmannioida, Eulohmannioida, Epilohmannioida, Nehyposchthonioidea, Perllohmannioida, Phthiracaroida		
					Crotonioidea		
	Desmonomata		Notrina Brachypylina		Achipteritoidea, Ameroidea, Ameronothroidea, Carabodoidea, Cepheoidea, Ceratozetoidea, Cymbaeremaeoidea, Damacoidea, Eremaeoidea, Eremaozetoidea, Galumnoidea, Gustavioida, Hermannielloidea, Hydrozetoidea, Licheremaeoidea, Microzetoidea, Neolitoidea, Oppioidea, Oribatelloidea, Oripodoidea, Phenopeloidea, Plateremaeoidea, Polypetrozetoidea, Tectocephoidea		
Astigmata	Schizoglyphidia				Schizoglyphoidea		
	Acaridia				Acaroidea, Canestrinioidea, *Glycyphagoidea, Hemisarcoptoida, *Histiotomatoidea, Hypoderioidea		
	Psoroptidia		Pterolichida Analgida		*Pterolichoidea Analgidae, *Psoroptoidea, *Sarcoptoida		

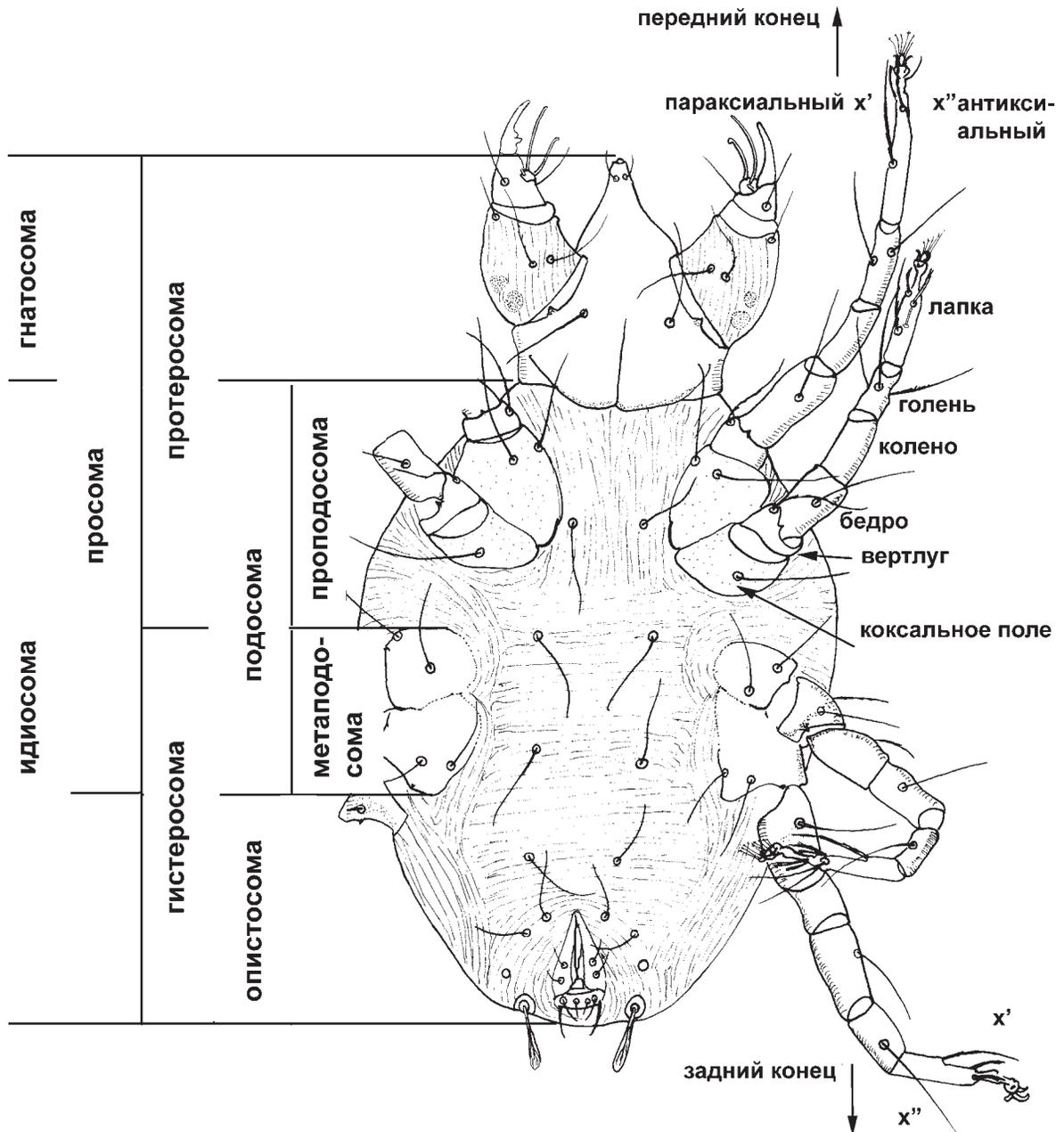


Рис. 1. Схема разделения клеща на отделы.

вентральную поверхность предыдущего членика. У паразитических простигмат, постоянно связанных с млекопитающими, подвижные пальцы хелицер представлены парой втягивающихся стилетов (Рис. 2В, Г), тогда как у псороптидий хелицеры почти всегда клешневидные (Рис. 2Д). Пальпы расположены латерально и исходно напоминают

по своему строению ходильные конечности. В наиболее примитивном состоянии они включают пять подвижных члеников: вертлуг, бедро, колено, голень и лапка без аполеты. Членики пальпы могут сливаться, а у астигматических клещей пальпы состоят только из двух сегментов (лапки и голени). Органы дыхания, стигмы (отверстия) и

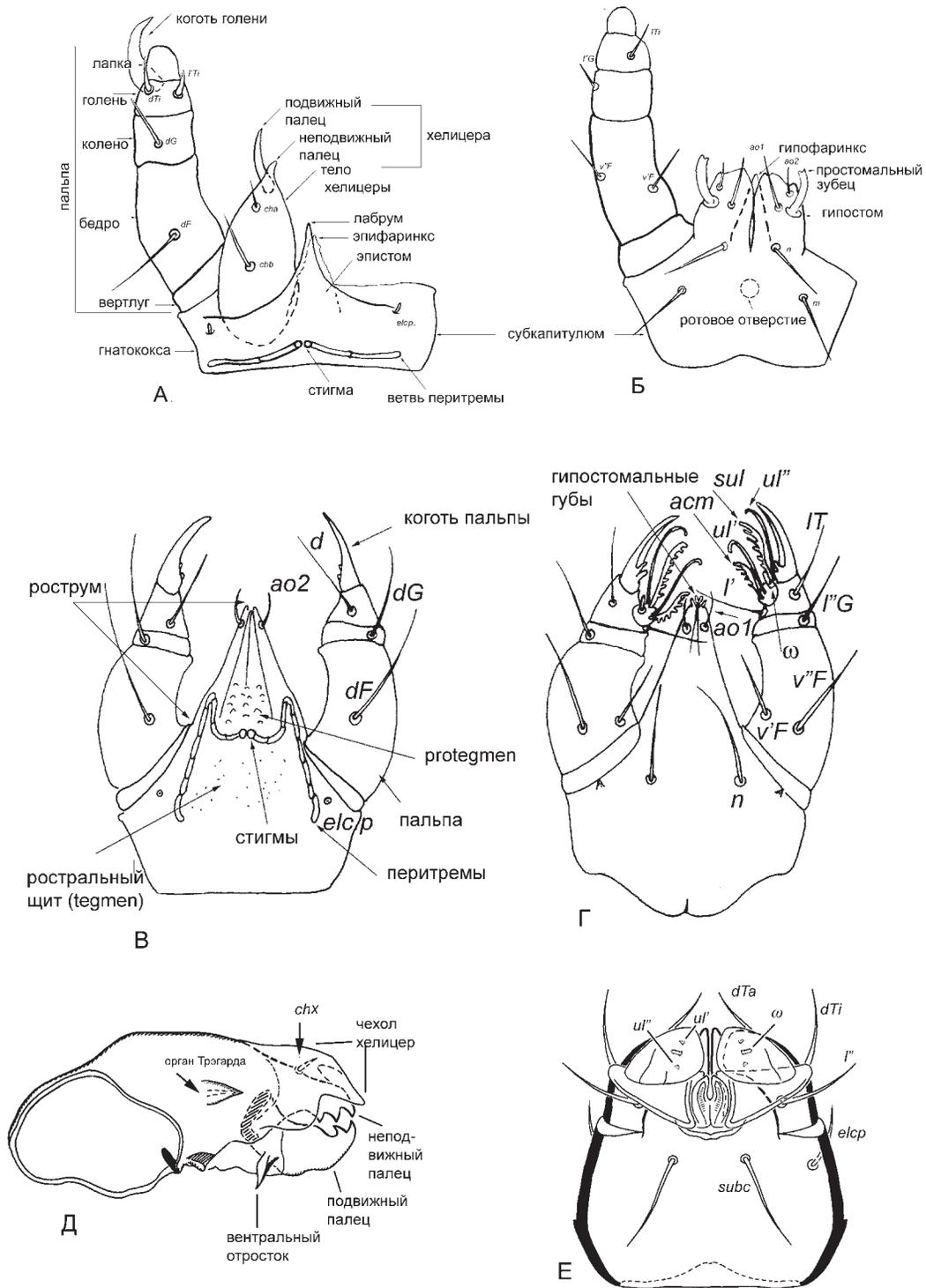


Рис. 2. Гнатосома: А – схема дорсально, Б – тоже вентрально; Cheyletoidea: В – дорсально, Г – вентрально; Psoroptidia: Д – хелицера, Е – субкапитулюм вентрально.

Табл. 2. Число видов и родов, распространение и связи с хозяевами акариформных клещей – постоянных паразитов млекопитающих. \$ – *Sarcoptes scabiei* (Sarcoptidae), являясь первоначально паразитом, связанным с высшими приматами, перешел на представителей 16 семейств девяти отрядов различных териевых млекопитающих, включая сумчатых (Klompen 1992).

Семейство (подсемейство)	Виды (№)	Роды (№)	Отряд хозяев	Микробиотоп	Распространение
Placentalia					
Prostigmata (Cheyletoidea Leach, 1815)					
Cheyletidae Leach, 1815 (паразиты млекопитающих)	31	12	нет	Carnivora, Lagomorpha, Primates, Rodentia, Scandentia	Кожа (включая ушные раковины)
Demodicidae Nicolet, 1855	>110	7		Artiodactyla, Carnivora, Chiroptera, Cingulata, Erinaceomorpha, Lagomorpha, Perissodactyla, Primates, Rodentia, Scandentia, Soricomorpha	Кожные железы и их производные
Psorergatidae Dubinin, 1957	>70	3	нет	Artiodactyla, Carnivora, Chiroptera, Lagomorpha, Mastoselidea, Primates, Rodentia, Scandentia, Soricomorpha	Поверхностные слои кожи
Marsupialia					
Myobioidea Mégnin, 1878					
Myobiidae Mégnin, 1878	>530	54		Chiroptera, Erinaceomorpha, Macroscelidea, Rodentia, Soricomorpha	Кожа
Cloacaroidea Camin, Moss, Oliver et Singer, 1967					
Epimyodidae Fain, Lukoschus et Rosmalen, 1982	4	1	нет	Rodentia, Soricomorpha	Подкожная соединительная ткань
Astigmata (Psoroptoidea Canestrini, 1892)					
Psoroptidae Canestrini, 1892					
Psoroptinae Canestrini, 1892	22	10	нет	Artiodactyla, Carnivora, Erinaceomorpha, Hystacoidea, Lagomorpha, Perissodactyla, Rodentia	Кожа (включая ушные раковины)
Cebalginae Fain, 1962	7	6	нет	Primates	Кожа
Makialginae Gaud et Till, 1957	12	6	нет	Primates	Кожа
Parasoroptinae Lavoipierre, 1955	8	2	нет	Primates	Кожа
Psoralginae Oudemans, 1908	9	5	Diprotodontia	Ptilosa, Rodentia	Кожа

Табл. 2. Продолжение.

Семейство (подсемейство)	Виды (№)	Роды (№)	Отряд хозяев		Микробиотоп	Распространение
			Marsupialia	Placentalia		
Nasaliainae Fain et Nadchatram, 1979	1	1	нет	Primates	Ушные раковины	Азия
Marsupialinae Fain, 1963	1	1	нет	Carnivora	Кожа	Южная Америка
Lobalgiidae Fain, 1965						
Lobalgina Fain, 1965e	1	1	нет	Pilosa	Кожа	Южная Америка
Echimytricalginae Fain, 1970	8	1	нет	Rodentia	Шерсть (вопнутая поверхность иглистых волос)	Южная Америка
Sarcoptoidea Murray, 1877						
Sarcoptidae Murray, 1877						
Sarcoptinae Murray, 1877	8	4	нет	Primates, Rodentia	Поверхностные слои кожи	Весеветное
Diabolicortinae Fain et Domrow, 1974	4	3	нет	нет	Поверхностные слои кожи	Австралия
Teinosortinae Fain, 1959	>105	9	нет	Carnivora, Chiroptera, Eginascosomorph, Lagomorph, Primates, Rodentia, Soricomorph	Поверхностные слои кожи	Весеветное
Rhyncoptidae Lawrence, 1956	12	5	нет	Carnivora, Primates, Rodentia	Волосяные фолликулы	Евразия, Африка, Северная и Южная Америка
Listropsoralgiidae Fain, 1965	12	4	нет	Rodentia	Кожа	Австралия, Южная Америка
Chirothynchobiidae Fain, 1967	3	1	нет	Chiroptera	Края крыльев	Южная Америка
Atopomeiidae Gunther, 1942	>420	46	нет	Afrotrichida, Carnivora, Macroscelidea, Primates, Rodentia, Soricomorph	Шерсть	Азия, Африка, включая Мадагаскар, Австралия, Южная Америка (1 вид в Европе, 1 вид в Се- верной Америке и 1 космополитический вид)
Chirodiscidae Trouessart, 1892	1	1	нет	нет	Шерсть	Австралия
Chirodiscinae Trouessart, 1892						

Табл. 2. Продолжение.

Семейство (подсемейство)	Виды Роды (№) (№)		Отряд хозяев		Микробиотоп	Распространение
	Марсупиала	Плаценталиа	Марсупиала	Плаценталиа		
Lemnoscinae Fain, 1968	1	1	нет	Primates	Шерсть	Мадагаскар
Schizosortinae Fain, 1970	3	1	нет	Afrosoricida	Шерсть	Африка
Labidoscarginae Gunther, 1942	>225	24	нет	Carnivora, Chiroptera, Primates, Rodentia, Soricomorpha	Шерсть (включая вибриссы)	Всесветное
Myosoptidae Gunther, 1942						
Myosoptinae Gunther, 1942	>60	5	Случайные переходы с домовых мышей	Rodentia	Кожа	Всесветное (не зарегистрированы на Мадагаскаре)
Dromicosoptidae Fain, 1970						
Dromicosoptidae Fain, 1970	3	1	Didelphimorphia, Paucituberculata	нет	Кожа	Южная Америка
Listrophoridae Mégnin et Trouessart, 1884						
Listrophorinae Mégnin et Trouessart, 1884	>180	19	Paucituberculata	Carnivora, Erinaceomorpha, Lagomorpha, Macroscelidea, Rodentia, Scandentia, Soricomorpha	Шерсть	Евразия, Африка, Северная и Южная Америка
Atoplodontochirinae Fain et Hyland, 1972	1	1	нет	Rodentia	Шерсть	Северная Америка
Gastronyssidae Fain, 1956						
Gastronyssinae Fain, 1956	30	7	нет	Chiroptera	Носовые полости, глазные орбиты, желудок	Всесветное
Yunkeracarinae Fain, 1964	13	2	нет	Rodentia	Носовые полости	Евразия, Африка, включая Мадагаскар, Северная и Южная Америка
Pneumocoptidae Baker, Camin, Cunliffe, Woolley et Yunker, 1958						
Pneumocoptidae Baker, Camin, Cunliffe, Woolley et Yunker, 1958	4	1	нет	Rodentia	Легкие	Европа, Северная Америка
Lemurysidae Fain, 1957						
Lemurysidae Fain, 1957	4	1	нет	Primates	Носовые полости	Африка, Южная Америка

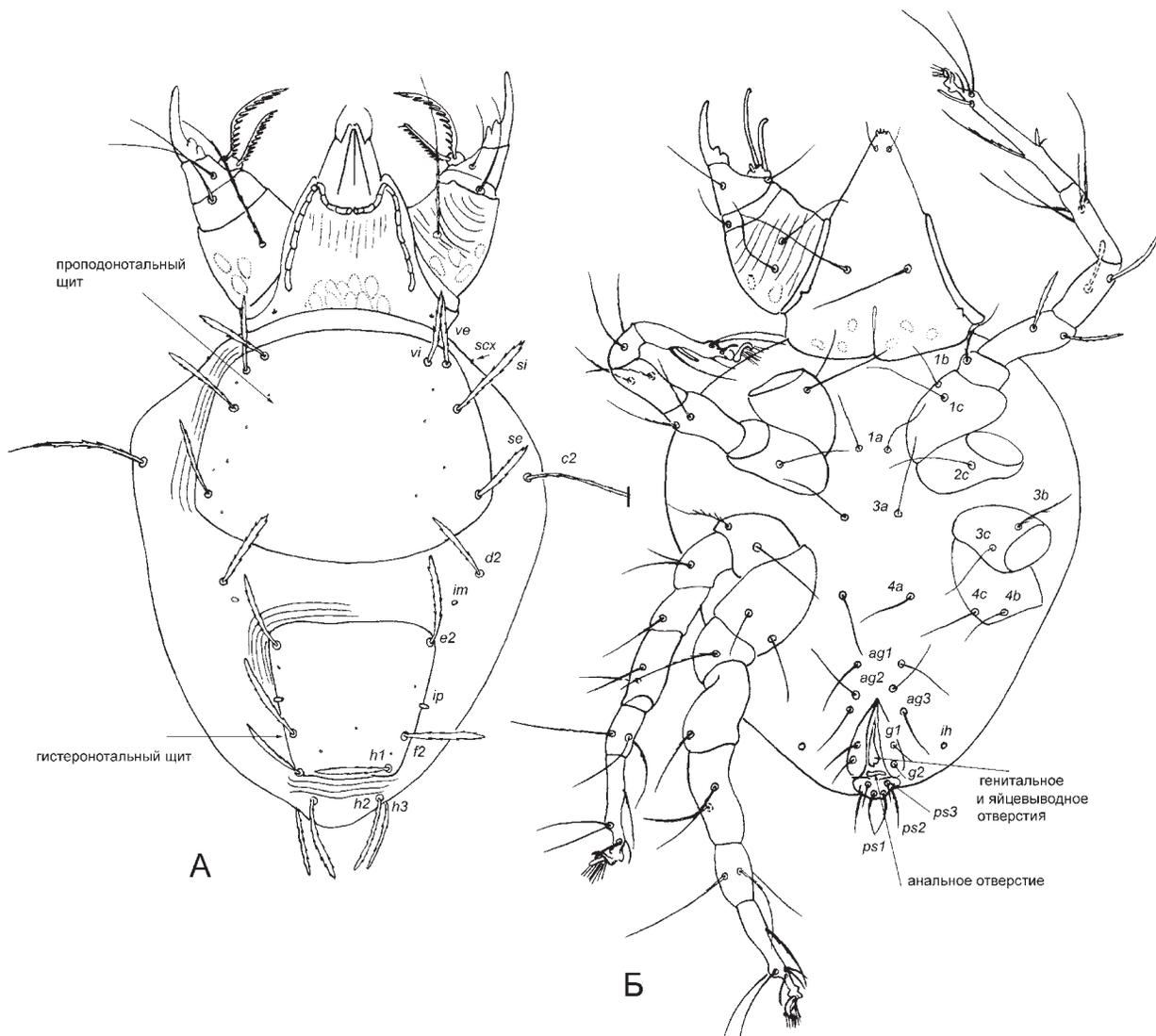


Рис. 3. Самка *Cheyletus* sp. (хищник, Prostigmata): А – дорсально, Б – вентрально.

перитремы (желобовидные структуры) имеются на гнатосоме, на границе гнатосомы и идиосомы или вообще отсутствуют (часть Prostigmata, все Psoroptidia).

Идиосома условно подразделяется на проподосому – регион, несущий две передние пары ног, и гистеросому – остальную часть идиосомы позади ног I и II, разделенных более или менее выраженной дорсальной сеюгальной бороздой (часто отсутствует). В свою очередь гистеросоме принято подразделять на метаподосому или регион, включающий сегменты двух задних пар

ног (ноги III и IV), и опистосому – регион позади задней пары ног (Рис. 1). Следует заметить, что видимая граница между опистосомой и метаподосомой стерта, а дорсальные элементы опистосомы смещены вперед и соответствуют вентральным элементам метаподосомы.

У клещей выделяют два основных типа кутикулярных покровов – щиты и мягкие покровы. Щиты представляют собой толстые, сильно склеротизованные участки, иногда покрытые причудливым орнаментом. Для относительно мелких щитов используется термин «склерит» или «щи-

ток». Мягкие покровы могут быть гладкими или складчатыми (исчерченными).

Самки паразитических простигмат имеют сближенные или слитые анально-генитальное и яйцевыводное отверстия, расположенные вентро-терминально на заднем конце идиосомы (Рис. 3). Самцы несут пенис, расположенный на дорсальной стороне идиосомы (отсутствует у Ereyenetidae), достигающий порой значительной длины; генитальное и анальное отверстия самцов снаружи слиты.

У Psoroptidia (Рис. 4) яйцевыводное отверстие самок находится на вентральной стороне идиосомы далеко от ее заднего края. Анальное отверстие сильно отдалено от яйцевыводного и расположено позади него. Имеется отдельное копулятивное отверстие, представленное узкой вентральной или терминальной порой. У самцов большинства псороптидий одна пара щетинок на вентральной стороне идиосомы в непосредственной близости от анального отверстия превратилась в присоски (аданальные присоски), а сама идиосома на заднем конце зачастую несет пару лопастей. Половой аппарат (эдеагус) расположен вентрально, анальное отверстие находится позади полового аппарата у заднего края идиосомы. Лапки ног IV могут нести пару щетинок, модифицированных в присоски.

Большинство акариформных клещей имеет четыре пары ног (у личинок – три пары). Ноги акариформных клещей состоят из пяти подвижных сегментов: вертлуга, бедра (может быть подразделено на бази- и телофемур), колена, голени и лапки. Лапка, в свою очередь, подразделяется на собственно лапку и предлапку (амбулакрум). У Prostigmata лапка, как правило, несет пару латеральных когтей и срединную мясистую структуру или эмподий (Рис. 5А). У псороптидий (Psoroptidia) предлапка преобразована в присосковидную структуру (амбулакральная диск), расположенную на амбулакральном стебле (Рис. 5Б). Коксы полностью слиты с идиосомой, поэтому их обычно называют коксальными полями, а не коксами. К погруженным в идиосому остаткам стенок кокс (коксальным аподемам) крепятся внутренние коксальные мышцы. У части клещей передние коксальные аподемы ног I сливаются друг с другом, образуя общую медиальную аподему (стернум).

Жизненный цикл акариформных клещей обычно включает яйцо, питающихся предличинку

и личинку с тремя парами ног, три нимфальных стадии и раздельнополых взрослых клещей. У клещей, постоянно паразитирующих на млекопитающих, стадия предличинки протекает в яйце. У простигматических клещей в жизненном цикле имеется одна – три нимфальных стадии, но у паразитических Ereyenetidae из неполовозрелых стадий сохраняется только личинка. У псороптидий жизненный цикл включает только две нимфальные стадии: протонимфу и тритонимфу. Вторая нимфальная стадия – дейтонимфа или гипопус, служащая свободноживущим астигматам Acaridia для расселения, в цикле псороптидий отсутствует (OConnor 2009).

2. ОБСУЖДЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ПАЗАРИТОЛОГИЧЕСКИХ ТЕРМИНОВ И ПОНЯТИЙ

В настоящем разделе принято определение паразитизма Балашова (1982), взявшего за основу формулировку Догеля (1941) и дополнившего его критерием вредоносности: «*Паразиты – это животные, находящиеся в антагонистическом симбиозе с другими животными организмами, которых они используют в качестве источника пищи, среды обитания и на которых частично или полностью возлагают регуляцию своих отношений с внешней средой*». Согласно этому определению, многие группы членистоногих, обладающих лишь отдельными чертами паразитических организмов (таких, например, как комары, слепни, мошки и т.д.) следует считать микрохищниками (Беклемишев 1970; Балашов 1982, 2009).

Среди акариформных клещей, постоянно связанных с позвоночными, зачастую бывает довольно сложно провести границу между комменсалами и паразитами (Балашов 2009). В первую очередь это относится к клещам, обитающим на волосах и питающимся волосистой смазкой – секретом сальных желез (OConnor 1982), но также касается и клещей, поедающих мертвый эпителий своих хозяев – Dromiciocoptidae, Listropsoralgiae, Myocoptidae, или питающихся слизью в респираторных путях млекопитающих – Gastronyssidae. В зарубежной литературе в случаях, когда вред для хозяина не очевиден, предлагается именовать таких сожителей нейтральным термином «симбионт» (Nutting 1985). В то же время в от-

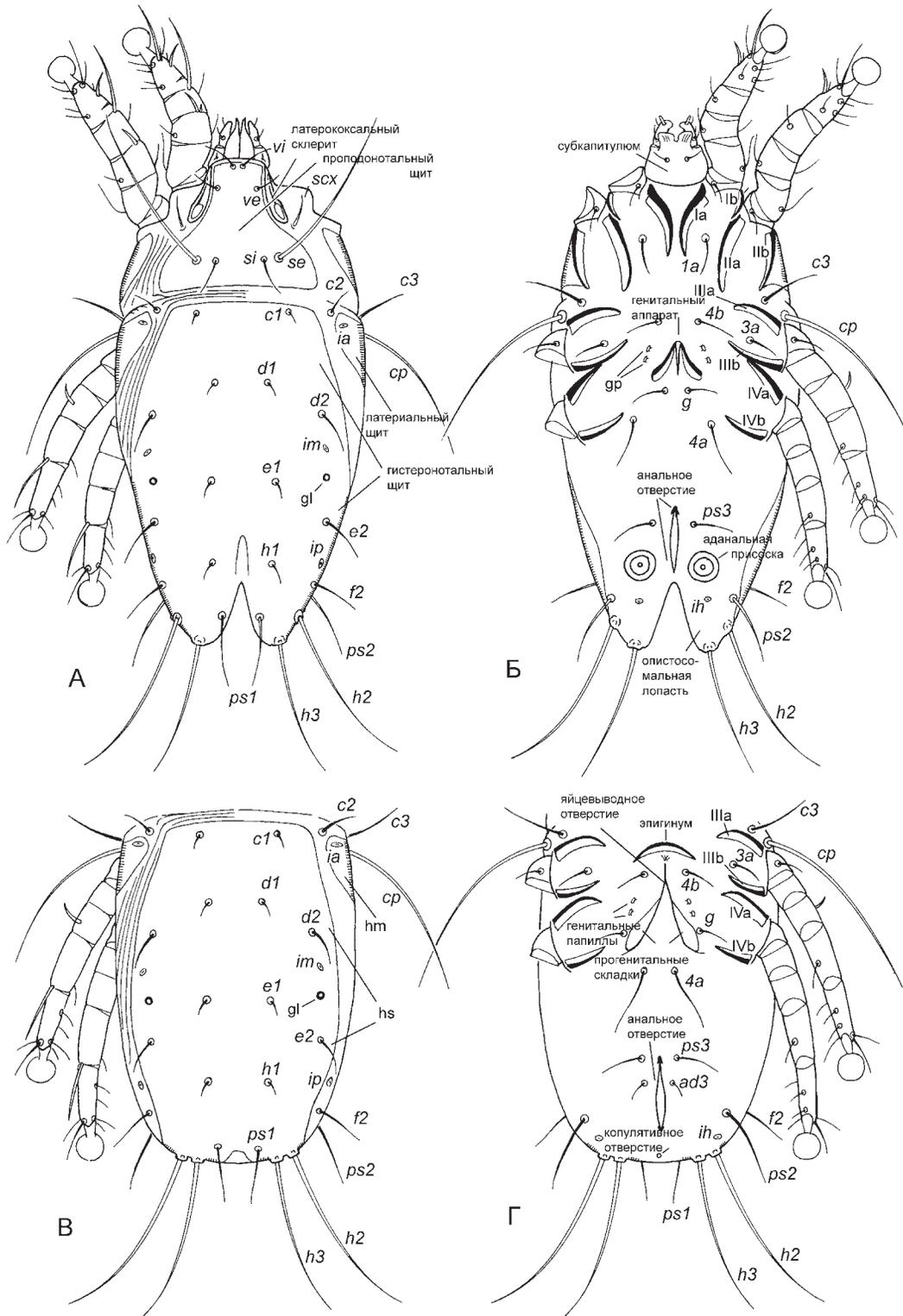


Рис. 4. Схема строения тела Psoroptidia: А – самец дорсально, Б – то же вентрально, В – гистеросома самки дорсально, Г – то же вентрально.

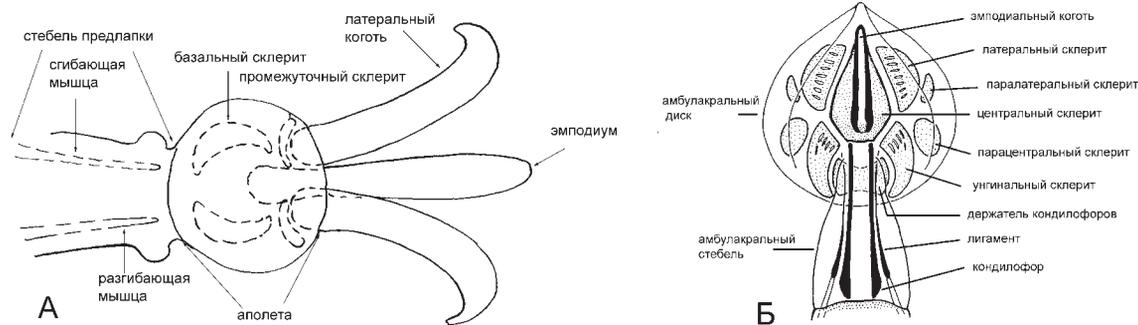


Рис. 5. Схема строения предпапки: А – Prostigmata, Б – Psoroptidia.

еественных работах этих клещей относят к паразитам (см. обобщающие обзоры Балашов 1982, 2009). Мы поддерживаем «принцип виновности» данных клещей, поскольку, во-первых, доказать отсутствие вреда для хозяина от обитания на нем акариформных клещей необычайно сложно: зачастую этот ущерб виден, только когда он уже весьма значителен; во-вторых, клещи могут, не причиняя видимых повреждений, оказывать на хозяев раздражающий эффект; в-третьих, некоторые в норме «непатогенные» клещи (например, представители волосяных клещей семейств Atopomelidae и Listrophoridae, или клещи Myocoptidae, обитающие на коже) при определенных условиях вызывают выпадение волос своих хозяев (Дубинина 1972; OConnor 2009).

Паразитизм членистоногих может быть облигатным, факультативным и случайным (Балашов 2009). При облигатном паразитизме паразитический образ жизни обязателен хотя бы для одной из стадий развития. При факультативном паразитизме жизненный цикл может и не включать паразитической стадии, а при случайном или ложном паразитизме отдельные особи свободноживущих организмов способны выживать при случайном попадании в пищеварительный или респираторный тракт хозяина. Учитывая, что система паразит-хозяин весьма сложна и требует от паразита комплексных адаптаций к обитанию на (в) хозяине, вырабатываемых в течение длительного эволюционного процесса, случайный паразитизм лишь с большой натяжкой можно считать разновидностью паразитизма. Среди паразитов подавляющее большинство акариформных клещей принадлежит к облигатным паразитам, и лишь немногие клещи сем. Ereyenetidae являются фа-

культативными эндопаразитами, встречающимися в легочных мешках слизней (Krantz and Walter 2009). Случаи ложного паразитизма крайне редки у акариформных клещей. По-видимому, большинство зарегистрированных случаев на самом деле следствие контаминативных заносов этих клещей в пробы (Бочков и Медведев 2011).

Паразито-хозяинные отношения являются частным случаем коэволюционных связей в широком смысле (Page 2003) и основным предметом паразитологии как экологической дисциплины (Догель 1941; Беклемишев 1970; Кеннеди 1978; Балашов 1982, 2009). Коэволюционные отношения определяются в экологии как сопряженная эволюция двух и более таксонов, объединенных тесными экологическими связями, но не обменивающимися генами (Page 1993). Согласно мнению Брукса (Brooks 1979), коэволюционные отношения есть комбинация двух процессов – коаккомодации (взаимное приспособление паразита и хозяина) и коспециации (процесс сопряженного видообразования). Сходной позиции придерживается и Балашов (1982, 2009), который также рассматривал две составляющих коэволюционного процесса – коадаптацию и собственно сопряженную эволюцию (коспециацию).

Для постоянных (перманентных) паразитов, включая акариформных клещей, тело хозяина является средой обитания первого порядка (Балашов 1982, 2009), поэтому выработка разного рода адаптаций к условиям обитания на (или в) хозяине определяет основные направления эволюции, в том числе, внешних морфологических структур этих клещей.

Широта охвата связями с хозяином различных стадий жизненного цикла паразитических члени-

стоногих сильно варьирует в разных группах. Различные схемы типов паразитизма неоднократно предлагались исследователями (см. обзор Kim 1985), но наиболее детально этот вопрос разработан в отечественной литературе (Беклемишев 1970; Балашов 1982, 2009). Балашов (2009) выделяет шесть экологических групп среди паразитических членистоногих: 1) гнездо-норовые эктопаразиты с кратковременным питанием, 2) временные эктопаразиты с длительным питанием, 3) постоянные эктопаразиты, 4) внутрикожные эндопаразиты, 5) полостные эндопаразиты, 6) тканевые эндопаразиты. Для эктопаразитов первостепенное значение имеет продолжительность контактов с хозяином, а не локализация на его теле, тогда как эндопаразиты менее зависимы от внешней среды, и первостепенным фактором для них являются физико-химические условия в теле хозяина, которые зависят от локализации паразита. Данная классификация основана на двух не соподчиненных принципах – временном и пространственном характере отношений паразита с хозяином, что нарушило основное логическое правило классифицирования – единообразное деление понятий. В то же время соподчинение этих принципов привело бы к излишне громоздкой классификации, поэтому представляется более логичным независимо классифицировать членистоногих паразитов по их временным и пространственным связям с хозяином. В этом случае по временным связям с хозяином можно выделить временных и постоянных (кругложизненных) паразитов.

Временные паразиты подразделяются на подчиненные категории паразитов с длительным и кратковременным питанием. Следует заметить, что согласно Балашову (2009) постоянными паразитами следует считать только те виды, чей жизненный цикл протекает исключительно на хозяине. Таким образом, под это определение не попадает подавляющее большинство гельминтов, так как для них характерно, как минимум, краткое нахождение стадии яйца во внешней среде. Даже кратковременное попадание яиц во внешнюю среду резко повышает шансы паразита к заражению более широкого круга хозяев, чем это наблюдается у «истинных» постоянных паразитов. Таким образом, мы находим «жесткое» определение постоянного паразитизма, данное Балашовым (2009), вполне оправданным.

По локализации на хозяине следует выделять эктопаразитов и эндопаразитов. Эндопаразиты, в свою очередь, могут быть подразделены на внутрикожных, полостных и тканевых.

Среди акариформных клещей представлены все типы паразитизма, характерные для членистоногих, кроме временных эктопаразитов с кратковременным питанием (Балашов 1982, 2009; OConnor 2009).

Акариформные клещи, постоянно паразитирующие на млекопитающих, являются высокоспециализированными паразитами, расселяющимися почти исключительно контактным путем. Для этих клещей вид или популяция хозяина аналогична изолированной группе островов, между которыми регулярно возникают связи. Возможность переходов на другие виды хозяев в большинстве случаев ограничена прямыми межвидовыми контактами, такими, например, как жертва – хищник (или падальщик), или случайными передачами через подстилку гнезда. Возможны переходы паразитов в многовидовых колониях животных, например, рукокрылых. Зарегистрированы случаи переноса клещей рода *Cheyletiella* (Cheyletidae) мухами сем. Hippoboscidae или блохами (Vercammen-Grandjean and Rack 1968), но они, по-видимому, довольно редки. Выработка глубоких адаптаций к паразитизму на определенном хозяине зачастую препятствует выживанию акариформных клещей при их попадании на нового хозяина, тем более далекого в филогенетическом отношении.

Тесные паразито-хозяинных связи предполагают наличие высокой специфичности акариформных клещей (Fain 1994). Под специфичностью здесь понимается приуроченность видов паразитов к определенному кругу видов хозяев (Догель 1941). Согласно Балашову (1982) специфичность паразитов в выборе хозяев может быть обусловлена как филогенетическим родством последних (филогенетическая специфичность), так и экологическими факторами, объединяющими хозяев, занимающих сходные экологические ниши (экологическая специфичность), причем тип специфичности той или иной группы паразитов определяется типом паразитизма. Экологическая специфичность в основном характерна для временных паразитов, тогда как среди постоянных паразитов преобладает фило-

генетическая специфичность. В полной мере это относится и к акариформным клещам, связанным с млекопитающими. Большинство их являются моноксенными (связанными с одним видом хозяина – в гельминтологии таких паразитов называют моногостальными) или стеноксенными видами (связанными с видами хозяев одного рода или близких родов в пределах одного семейства), тогда как поликсенные виды (связанные с хозяевами разных семейств или отрядов) довольно редки (Fain 1994; Bochkov 2009, 2010).

По представлениям многих авторов начала – середины прошлого века высокая филогенетическая специфичность паразитов предполагала их параллельную эволюцию с хозяевами. Широко известность получили «правило Фурмана», согласно которому у филогенетически близких хозяев обитают филогенетически близкие паразиты (Fuhgman 1909), и близкое по содержанию «правило Фаренгольца» – филогения паразитов отражает филогению хозяев (Fahrenholz 1913). В дальнейшем Эйхлером (Eichler 1948) были сформулированы три знаменитых паразитофилетических правила: 1) эволюция таксонов паразитов протекает параллельно эволюции таксонов их хозяев; 2) у филогенетически примитивных хозяев примитивны и паразиты, а эволюционно продвинутые группы хозяев несут более продвинутых паразитов; 3) отряды или семейства хозяев, отличающиеся высокой таксономической расчлененностью и видовым богатством, имеют более богатую и разнообразную паразитофауну. Считалось также, что эволюция паразитов несколько запаздывает по сравнению с таковой хозяев (Fahrenholz 1913), поэтому до недавнего времени были распространены попытки выводить филогению хозяев из таковой паразитов (Klassen 1992).

К настоящему времени, однако, накопилось множество данных, противоречащих первым двум паразитофилетическим правилам (Page 2003; Балашов 2009). Во-первых, выяснилась, что строгая специфичность как таковая вовсе не означает наличие параллельного филогенеза паразитов и их хозяев, хотя, конечно, является его необходимым условием (Brooks and McLennan 1993). Во-вторых, строгая коспециация хозяев и их паразитов очень часто нарушается переходами паразита на других хозяев, их вымиранием, дивергенцией паразита в пределах одного вида хозя-

ина (дубликации), отсутствием видообразования паразита, несмотря на таковое у хозяина (*failure to speciate*) и, наконец, случайным отсутствием паразита на изолировавшейся части популяции хозяина, давшей начало новому виду, который оказался свободным от данного паразита, а также сочетанием этих факторов, поэтому полное или почти полное совпадение кладогенезов паразитов и их хозяев наблюдается довольно редко. Наконец, часты случаи ускоренного видообразования паразитов, по сравнению с таковым у хозяев (Балашов 1982, 2009; Page 2003). Показано, что зачастую более древние и малочисленные группы хозяев теряют свою исходную фауну, которая замещается «колонистами» с более эволюционно продвинутых и многочисленных хозяев (Балашов 1982). Ныне представляется довольно наивным выводить филогению хозяев непосредственно из таковой паразитов. Однако паразитологические данные не потеряли своей актуальности при реконструкции филогенеза хозяев. Филогения паразитов может служить независимым аргументом при оценке различных вариантов филогении хозяев, корректировать ее или способствовать выявлению сомнительных ветвлений. Помимо собственно кофилогенетических исследований, сравнение филогенетических паттернов паразитов и хозяев способно внести существенный вклад в познание зоогеографии хозяев и многие другие вопросы.

3. МОРФОЭКОТИПЫ АКАРИФОРМНЫХ КЛЕЩЕЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Первые попытки выделить «экологические группы», связанные с различиями в локализации на теле хозяев, были предприняты Дубининым (1956) для перьевых клещей (*Astigmata: Psoroptidia*). В дальнейшем критерии, характеризующие эти «экологические группы», были коренным образом пересмотрены Мироновым (1987), который подразделил большую часть известных в то время семейств перьевых клещей на пять морфологических экотипов или морфоэкотипов (не путать с морфотипами, выделяемыми при изучении изменчивости). Каждый морфоэкотип был охарактеризован специфическим комплексом адаптаций к обитанию в условиях определенной микростанции на теле хозяина. Выделение морфоэкотипов перьевых клещей позволило выявить

генеральные направления в преобразованиях их внешних морфологических структур, равно как и понять причины, вызывающие такие преобразования (Миронов 1987; Dabert and Mironov 1999).

Все паразитические акариформные клещи, постоянно связанные с млекопитающими, могут быть отнесены к шести основным морфоэкотипам (Табл. 3; Бочков 2007). Названия выделенных морфоэкотипов даны, исходя из микростадий, которые занимают эти клещи. Немногочисленные паразитические и комменсальные виды семейств *Histiostomatidae* и *Rosensteiniidae*, а также виды некоторых триб сем. *Cheyletidae* практически не отличаются по своим внешним морфологическим характеристикам от свободноживущих представителей из соответствующих таксонов.

Накожные клещи. К накожному морфоэкотипу среди протистигмат принадлежат клещи семейств *Cheyletidae* и *Myobiidae*, а среди астигмат – клещи семейств *Psoroptidae*, *Listropsoralgidae*, *Dromicisoptidae*, *Myocoptidae* и единственный представитель подсем. *Lobalginae* (*Lobalgidae*). Данная группировка аналогична по своим морфо-экологическим особенностям эпидермотоидному морфоэкотипу, выделенному Мироновым (1987) для перьевых клещей семейств *Epidermoptidae* и *Dermationidae*, обитающих на коже птиц. Накожные клещи, питаясь жидким содержимым живых эпидермальных клеток (протистигматы) или ороговевающим эпидермисом (астигматы) млекопитающих, также способны к активному перемещению в толще волосяного покрова хозяина, для чего используют различные выросты гнатосомы, идиосомы и ног. Наличие таких прикрепительных зажимов позволило Фэну (Fain 1969) отнести миобиид и некоторых хейлетид к волосяным клещам. На самом деле и миобииды, и хейлетиды являются типичными накожными клещами, способными к передвижению как по коже, так и в толще волосяного покрова хозяина.

Производные накожного морфоэкотипа. Виды подсем. *Echimytricalginae* (*Lobalgidae*), сохранив в своем облике большинство черт, присущих накожным клещам, выработали ряд уникальных адаптаций, позволяющих им обитать в желобах волос грызунов сем. *Echimyidae*. Спина этих грызунов покрыта сильно уплощенными иглообразными волосами, несущими желобообразное углубление, в котором и локализуются клещи (Fain and Lukoschus 1970). Внешнее строения

эхимитрикальгин отдаленно напоминает таковое перьевых клещей проктофиллоидного типа, живущих в коридорах между перьевыми бородками I порядка (Миронов 1987).

Еще одной группой астигматических клещей-накожных, чей облик отражает черты крайней специализации к довольно необычным условиям обитания, являются представители сем. *Chirorhynchobiidae*. Эти клещи паразитируют на южноамериканских рукокрылых сем. *Phyllostomidae*. Их биология почти не исследована. Все найденные экземпляры прикреплялись посредством гипертрофированных ротовых частей к краю крыловой перепонки хозяина.

Кожероющие клещи. К этому морфоэкотипу относятся клещи астигматических семейств *Sarcoptidae* и *Rhyncoptidae*. Саркоптиды более глубоко специализированы, чем представители *Rhyncoptidae*, и близки к кнемидокоптоидному типу, выделенному Мироновым (1987) для клещей сем. *Knemidocoptidae* (*Analgoidea*), обитающих в коже птиц. Самки этих клещей роют ходы в эпидермальном слое кожи своих хозяев, тогда как *Rhyncoptidae* частично или полностью внедряются в волосяные фолликулы. Большую часть своего жизненного цикла, по крайней мере, самки и неполовозрелые стадии кожероющих клещей обитают внутри кожи хозяина, однако для расселения по телу хозяина, перехода на других хозяев, а также для копуляции эти клещи вынуждены активно перемещаться по поверхности кожи.

Внутрикожные клещи. У акариформных клещей – паразитов млекопитающих – данный морфоэкотип представлен протистигматическими клещами семейств *Psorergatidae* и *Demodecidae*. Псорергатида обитают непосредственно в коже своих хозяев, питаясь живыми клетками эпидермиса. Они (вероятно, оплодотворенные самки) прогрызают роговой слой эпидермиса и внедряются в кожу, где питаются содержимым клеток камбиального слоя (Григорьева 2007). По своему строению клещи сем. *Demodecidae* являются более глубоко специализированными, чем псорергатида. Они населяют протоки различных кожных желез, включая волосяные фолликулы. Некоторые виды демодецид зарегистрированы в эпителии ротовой полости или даже в переднем отделе кишечника своих хозяев (Bukva et al. 1985).

Тканевые клещи. Тканевые клещи представлены протистигматическими клещами сем. *Eri-*

Табл. 3. Диагнозы морфоэкотипов. Р – простиجماتические клещи, А – астиجماتические клещи.

Морфоэкотип	Семейство	Гнатосома	Идиосома	Признаки	Ноги	Жизненный цикл
Накожные клещи	Р: Cheyletidae, Myobiidae; А: Chitognunchobiidae, Lobalgiidae, Mucosoptidae, Psoroptidae, Rhynocoptidae	Расположена терминально, может нести различные апофизы.	Сильно уплотненная и слегка продолговатая, слабо склеротизована, может нести различные апофизы на вентральной стороне. Аподемы кокс не гипертрофированы. Стернум имеется или нет. Большинство латеральных щетинок хорошо развито У ♀ Р яйцевыводное и анально-генитальное отверстие разделены, у ♂ эдеагус расположен дорсально. ♂ А имеют аданальные присоски и лопасти идиосомы.	Крепятся к идиосоме латерально, зачастую несут различные выросты, а их членики могут сливаться друг с другом, предлапки нормально развиты, у А амбулакральные диски, как правило, хорошо развиты, лапки I–II с дорсо-апикальным выростом. Хетом полон или почти полон, щетинки волосовидные. У ♂ А имеются присосковидные щетинки на ногах IV.	♀ яйцекладущие. Для ♂ А (Psoroptidae) характерно предкопуляционное охранное поведение. Среди ♂ Р предкопуляционное охранное поведение зарегистрировано у Cheyletellini (Cheyletidae).	
	Волосные клещи	А: Atropomelidae, Chitodiscidae, Listrophoridae, Mucosoptidae (Trichoecius)	Расположена терминально, может нести различные апофизы.	Уплощенная (подтип I) или вальковатая (подтип II), хорошо склеротизована, несет различные прикрепительные структуры на вентральной стороне, как правило, являющиеся дериватами коксальных полей I и II. Аподемы кокс не гипертрофированы. Стернум имеется. Большинство латеральных щетинок хорошо развито, медиальные щетинки укорочены или отсутствуют. ♂ имеют аданальные присоски и лопасти идиосомы.	Крепятся к идиосоме латерально (подтип I) или вентрально (подтип II), зачастую несут различные выросты, а их членики могут сливаться друг с другом, предлапки нормально развиты или редуцированы, степень развития амбулакральных дисков широко варьирует. Лапки I–II без дорсо-апикального выроста. Хетом полон или почти полон, щетинки волосовидные. У ♂ все щетинки лапок IV волосовидные кроме <i>Trichoecius</i> .	♀ яйцекладущие. Для ♂ характерно предкопуляционное охранное поведение (Atropomelidae, Chitodiscidae, редко Listrophoridae).
Кожероющие клещи	А: Sarcoptidae	Расположена терминально, без апофизов.	Округлая, выпуклая дорсально и уплощенная вентрально, слабо склеротизована, без апофизов, но может нести различные зубчики и чешуйки. Аподемы кокс не гипертрофированы. Стернум имеется. Щетинки укорочены или полностью редуцированы. Аданальные присоски и лопасти идиосомы ♂ отсутствуют.	Крепятся к идиосоме вентрально, укорочены и, как правило, без апофизов, иногда членики задних ног сливаются, предлапки (амбулакральные стебли) передних ног развиты хорошо, задних – слабее или полностью редуцированы, амбулакральные диски развиты слабо. Дорсо-апикальный вырост лапок I–II отсутствует, но имеются шиповидные щетинки dI–II. Хетом полон или почти полон, щетинки волосовидные. У ♂ имеются присосковидные щетинки на ногах IV.	♀ большинство видов яйцекладущие, у нескольких видов отмечено яйцевиворождение. Среди ♂ случается предкопуляционное охранное поведения не выявлено.	

Табл. 3. Продолжение.

Морфоэкотип	Семейство	Платосома	Идиосома	Признаки	Ноги	Жизненный цикл
Внутрикожные клещи	P: Psorergatidae, D: Demodicidae	Расположена терминально, без апофизов.	округлая (подтип I) или червеобразная (подтип II), слабо склеротизована и лишена апофизов. Аподемы кокс не гипертрофированы. Стернум отсутствует. Латеральные щетинки сильно укорочены (за исключением терминальных – подтип I) или редуцированы (подтип II), медиальные щетинки редуцированы. У ♀ яйцевыводное и анально-генитальное отверстия слиты; у ♂ эдеагус расположен дорсально.	Крепятся к идиосоме латеро-вентрально или вентрально, шипы могут иметься на вертлугах и бедрах, членики свободные или ряд члеников слит. Предлапки сильно укорочены. Хетом сильно обеднен, щетинки если имеются – волосовидные.	♀ яйцекладущие. Среди ♂ случаев предкопуляционного охранного поведения не выявлено.	
Внутритканевые клещи	P: Erimyodidae	Расположена вентрально, без апофизов.	Продолговатая, слегка уплощена, слабо склеротизована и лишена апофизов. Аподемы кокс гипертрофированы, их длина превышает ширину идиосомы. Стернум имеется. Щетинки практически полностью редуцированы. У ♀ яйцевыводное и анально-генитальное отверстия разделены; у ♂ эдеагус расположен дорсально.	Крепятся к идиосоме. вентро-латерально, без апофизов, все членики свободные, предлапки сильно укорочены. Хетом сильно обеднен, щетинки шиповидные.	Цикл развития не изучен.	
Респираторные клещи	P: Ereyenetidae; A: Gastromyssidae, Lemnomyssidae, Pneumocoptidae	Расположена терминально, может нести различные апофизы.	У большинства представителей слегка уплощенная, продолговатая (подтип I), вытянутая (подтип II) или округлая (подтип III), слабо склеротизована, может нести короткие апофизы на вентральной стороне. Аподемы кокс не гипертрофированы. У P стернум отсутствует, у A имеется. Большинство щетинок короткие или представлены альвеолами. У ♀ P яйцевыводное и анально-генитальное отверстия разделены. У ♂ A отсутствуют аданальные присоски и лопасти идиосомы.	Крепятся к идиосоме латерально, как правило, без апофизов, членики не слиты друг с другом, предлапки укорочены, у A амбулакральные диски развиты слабо или отсутствуют, лапки I–III с дорсо-аппикальным выростом. Хетом полон или почти полон, но многие щетинки лапок A представлены альвеолами, щетинки волосовидные. У ♂ все щетинки лапок IV волосовидные.	♀ P яйцекладущие, A – яйцевивородящие. Среди ♂ A случаев предкопуляционного охранного поведения не выявлено.	

myodescidae. Эти клещи населяют подкожную соединительную ткань мелких млекопитающих, концентрируясь, как правило, в области половых органов. Для этих клещей характерна обтекаемая форма тела без выростов и щетинок и короткие мощные ноги. Передача эпимиодецид, как и родственных им представителей сем. Cloacaridae – эндопаразитов черепах, происходит, вероятно, исключительно половым путем (Pence and Wright 1998), поэтому их концентрация в области половых органов легко объяснима.

Клещи респираторной системы. В носовом проходе млекопитающих обитают простигматические клещи подсем. Speleognathinae (Ereynetidae), а среди астигмат – клещи семейств Gastronyssidae и Lemurnyssidae. В легких грызунов паразитируют клещи сем. Pneumocoptidae, населяя бронхи, бронхиолы и альвеолы, а при сильном заражении – и трахеи своих хозяев (Loos-Frank and Abel 1983). Нередки находки отдельных видов гастрониссид, относящихся к роду *Opsonyssus*, в глазницах рукокрылых (Fain 1969). Мы, однако, считаем, что данная локализация является вторичной для этих клещей, поскольку все виды, обнаруженные в глазницах, были найдены нами и в носовых проходах.

Производные респираторного морфоэкотипа. Предки клещей рода *Gastronyssus*, обитающих в желудке и двенадцатиперстной кишке крыланов, изначально, по-видимому, паразитировали в респираторной системе данных хозяев. Эти клещи, сохранив все основные признаки, свойственные остальным гастрониссидам, живущим в респираторной системе грызунов и рукокрылых, выработали ряд новых адаптаций, заключающихся в утере большинства идиосомальных щетинок, увеличении размеров тела, принявшего червеобразную форму, и смещении гнатосомы на вентральную сторону идиосомы, подобно таковому у тканевых паразитов.

Волосяные клещи. Данный морфоэкотип включает в себя астигматических клещей семейств Atopomelidae, Chirodiscidae и Listrophoridae, живущих в волосяном покрове млекопитающих и выработавших различные органы прикрепления к волосам хозяев.

Накожные клещи сохраняют облик, наиболее близкий к таковому свободноживущих представителей отряда. Они, по-видимому, относятся к «базовой» группировке, из которой

легко вывести все остальные морфоэкотипы паразитических клещей (Рис. 6). Клещи этого морфоэкотипа приспособились к обитанию в новых микростациях, отличных от кожной поверхности, – желобах игловидных волос южноамериканских грызунов (Echimytricalginae), слуховых проходах млекопитающих (некоторые Psoroptidae и Histiostomatidae). Наконец, клещи сем. Chirohynchobiidae демонстрируют вариант приспособления к наиболее «экстремальным» условиям, проводя всю жизнь (или большую ее часть), прикрепившись к краю крыловой перепонки летучих мышей.

Клещи, обитающие в респираторной системе, вероятно, довольно быстро перешли от накожного паразитизма к обитанию в полостях хозяев. Их идиосома умеренно уплощенная и сохранила пропорции, близкие к таковым свободноживущих форм. У наиболее архаичных гастрониссид ноги с пропорционально развитыми члениками несут щетинки sIV (или их альвеолы), которые отсутствуют у всех остальных Sarcoptoidea. Клещи сем. Ereynetidae перешли к паразитизму в дыхательных путях млекопитающих, вероятно, минуя этап накожного паразитизма, будучи полученными от птиц, земноводных или беспозвоночных.

От клещей накожного морфоэкотипа возникли и так называемые волосяные клещи. Данный морфоэкотип можно подразделить на два подтипа: клещи с уплощенной в дорсовентральном направлении идиосомой (подтип I) и клещи с вальковатой идиосомой (подтип II). Интересно, что в каждом из семейств волосяных клещей имеются представители обоих подтипов. Все волосяные клещи подтипа I представлены довольно архаичными формами и принадлежат к предположительно наиболее рано ответвившимся филогенетическим линиям в своих семействах. Среди листрофорид – это подсем. Aplodontochirinae (Bochkov and OConnor 2005b), среди Chirodiscidae – подсемейства Chirodiscinae, Schizocoptinae и Lemuroeciinae (Fain 1971). Сем. Atopomelidae включает много представителей первого подтипа, хотя имеется ряд специализированных родов, чьи виды относятся к подтипу II – *Atopomelus*, *Dasyurochirus*, *Lemuroptes*, *Murichirus*, *Metachiroecius* и некоторые другие. Среди волосяных клещей представители подтипа I являются как бы морфологически промежуточным звеном между клещами-накожниками, обладающими

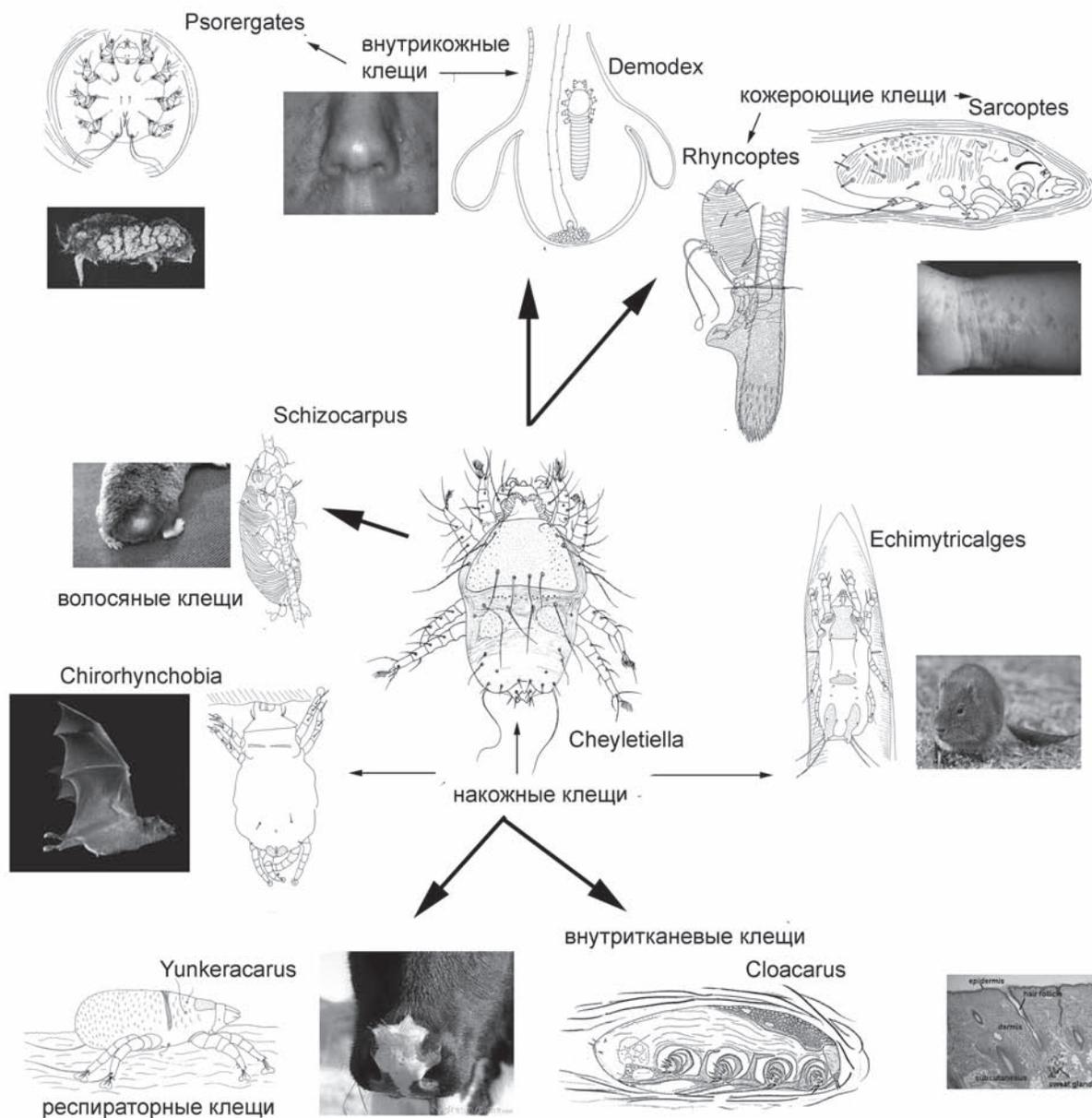


Рис. 6. Становление морфоэкотипов акариформных клещей, постоянно связанных с млекопитающими.

уплощенной идиосомой, и глубоко специализированными волосяными клещами с вальковатым телом (Бочков 2007; Осипов 2009).

Другая часть накожных астигмат перешла к рытью ходов в коже хозяина, что привело к возникновению кожероющих клещей семейств Sarcoptidae и Rhyncoptidae. Эти клещи не утратили, подобно Demodecidae или тканевым пара-

зитам, связей с поверхностью кожи, поэтому, как вполне справедливо заключили Соколова с соавторами (1989: стр. 8), «хотя в строении и развитии чесоточных клещей преобладают приспособления к внутрикожному паразитизму, они сочетаются с признаками накожного паразитизма».

Внутрикожные паразиты семейств Demodecidae и Psorergatidae произошли либо непосред-

ственно от накожных клещей, либо миновали стадию кожероющих паразитов.

Путь возникновения тканевого паразитизма Erimyodidae остается непонятным, поскольку они могли возникнуть от полостных, кожероющих или даже непосредственно от накожных паразитов.

Выделенные морфоэкотипы отчасти перекрываются с таковыми, установленными Мироновым (1987) для перьевых клещей. Так, накожный и кожероющий морфоэкотипы соответствуют эпидермоптоидному и кнемидокоптоидному морфоэкотипам перьевых клещей. Наиболее распространенный среди перьевых клещей проктофиллоидный морфоэкотип (клещи, обитающие между бородками пера II порядка) имеет своим аналогом клещей малочисленного подсем. Echimytricalginae, обитающих в желобах игольчатых волос грызунов. Клещи анальгоидного (обитатели пуховых перьев) и дермоглифоидного (очинные клещи) морфоэкотипов по очевидным причинам не имеют аналогов среди паразитов млекопитающих, равно как клещи, обитающие в железах, отсутствуют среди паразитов птиц. Перьевые клещи, обитающие в респираторной системе, стенках очинов и перьевых фолликулах, не рассматривались Мироновым (1987) по причине их слабой изученности, поэтому установление параллелизмов между ними и клещами млекопитающих преждевременно.

Проводя сравнения между простигматами и астигматами, интересно выяснить, почему некоторые микростадии на теле хозяина остались не освоенными клещами того или иного подотряда. Мы полагаем, что тип питания (соответственно строение ротового аппарата) приобретает здесь ключевое значение. Паразитические простигматы имеют колющие хелицеры; эти клещи произошли от хищников и питаются жидким содержимым живых клеток, поэтому они принадлежат к морфоэкотипам, обеспечивающим им непосредственный контакт с живыми тканями хозяина, являясь накожными эктопаразитами или эндопаразитами. Большинство накожных астигмат имеет грызущие хелицеры; они питаются производными эпителия, являясь по существу комменсалами, а не истинными паразитами. Такой характер питания позволил этим клещам заселить шерстный покров хозяина, где они поедают волосяную смазку. Чесоточные клещи перешли к питанию зернистыми клетками

эпителия, а астигматы, живущие в респираторных путях, питаются слизью, вырабатываемой клетками эпителия, выстилающего эти пути.

Эволюционно-морфологические тенденции, наблюдаемые у акариформных клещей – постоянных паразитов млекопитающих, являются, по-видимому, общими для всех паразитических организмов. Клещи, ведущие эктопаразитический образ жизни, выработали ряд сложных прикрепительных структур и в целом отличаются «богатством» внешних морфологических признаков. Внешние структуры эндопаразитических клещей, напротив, подвергаются значительной редукции, степень которой напрямую зависит от степени интимности паразито-хозяйинных отношений. Так, полостные паразиты еще обладают довольно богатым набором элементов внешних морфологических структур, которые сильно редуцируются или полностью утрачиваются у внутрикожных клещей. Эта тенденция достигает своего апогея у тканевых паразитов, которые отличаются крайней скудостью набора внешних структур.

Фэн (Fain, 1969, 1994) полагает, что такие «регрессивные» тенденции в эволюции акариформных клещей вызваны в первую очередь иммунным ответом хозяина. Согласно его концепции, клещ «старается» минимизировать площадь контакта с телом хозяина и причиняемое ему раздражение, чтобы избежать или хотя бы снизить иммунную реакцию последнего, причем попыткой избежать иммунитета хозяина Фэн считает и слияние или редукцию некоторых внешних морфологических структур не только у эндопаразитических, но и эктопаразитических клещей, приводя в качестве примеров слияние передних члеников ног I у мибиид или редукцию одного из парных когтей на лапках их «ходильных» ног.

На наш взгляд, редукция внешнеморфологических структур у эндопаразитических клещей служит адаптивным ответом на специфические требования среды обитания, в которой иммунный ответ хозяина играет, возможно, не большую роль, чем все остальные факторы. Такие структуры, как, например, клешневидные пальпы или длинные щетинки идиосомы, затрудняли бы движение тканевых клещей. Наоборот, обтекаемая форма тела, лишённого щетинок, с компактной гнатосомой, смещенной на вентральную сторону, является неременным условием их существования в данной среде.

Если в отношении эндопаразитов концепция Фэна может быть отчасти верна, то в отношении эктопаразитов или, особенно, комменсалов, она представляется нам не вполне корректной. В последнем случае роль иммунного ответа хозяина несколько преувеличена Фэном, а закономерности эволюционной морфологии не учитываются. Слияние и редукция комплементарных частей многих внешних структур эктопаразитических клещей явно обусловлены, в первую очередь, не иммунной реакцией хозяина, а адаптивными преобразованиями, направленными на повышение эффективности действия данных структур. В этом смысле примеры, приведенные Фэном, говорят сами за себя. Например, слияние члеников передних ног миобиидных клещей ведет к образованию мощных и высокоэффективных прикрепительных органов, а редукция одного из парных когтей на их «ходильных» ногах сопровождается увеличением второго когтя, который в большей степени служит для передвижения клеща по телу хозяина, чем более короткие парные когти. Тем более абсолютно некорректно считать слияние члеников ног I миобиид, приводящее к возникновению совершенной и довольно сложно устроенной прикрепительной структуры (Бочков 1997), «морфологическим регрессом», как это делает Фэн (Fain 1994). Во многих случаях преобразование внешнеморфологических структур у паразитических акариформных клещей, включая вышеприведенный пример с когтями миобиид, служит хорошей иллюстрацией эмпирического правила олигомеризации гомологичных органов, выдвинутого крупнейшим российским зоологом и паразитологом Догелем (1954).

4. СОПРЯЖЕННАЯ ЭВОЛЮЦИЯ АКАРИФОРМНЫХ КЛЕЩЕЙ И МЛЕКОПИТАЮЩИХ

4.1. Эволюция млекопитающих и их связи с паразитическими акариформными клещами

Происхождение и ранние этапы эволюции млекопитающих. Млекопитающие – крупная группа четвероногих позвоночных, включающая около 5400 рецентных видов (Wilson and Reeder 2005), тогда как число вымерших родов Mammalia, описанных к настоящему времени, превышает 4000 (Luo 2007). Млекопитающие являются един-

ственными дожившими до наших дней представителями ветви синапсид (Synapsida) или звероподобных рептилий, возникшей более 300 млн лет назад в каменноугольном периоде (Кэрролл 1993; Kielan-Jaworowska et al. 2004), которые в отличие от диапсид (современные крокодилы, птицы и чешуйчатые рептилии) сохранили характерные для амфибий мягкие покровы со слабо дифференцированным эпидермисом и хорошо выраженными кожными железами (Татаринов 1976).

Согласно современным представлениям, млекопитающие являются монофилетической группой, произошедшей от цинодонтных синапсид (Synodontia отряда Therapsida) предположительно в позднем триасе, 240 млн лет назад. Возможно, что продвинутые цинодонты были теплокровными и покрытыми шерстью животными (Kielan-Jaworowska et al. 2004).

Первые триасовые млекопитающие были мелкими зверьками, по-видимому, роющими норы и ведущими ночной образ жизни (Рис. 7). Уже в юре млекопитающие были хотя и не столь многочисленны, но достаточно разнообразны и специализированы, будучи представлены плавающими, роющими, хищными и даже планирующими формами, оставаясь, тем не менее, некрупными животными, чьи максимальные размеры не превышали таковых барсука (Luo 2007). После вымирания динозавров в конце мелового периода эволюция многих групп млекопитающих пошла в направлении увеличения размеров тела, и в эоцене они стали одной из самых процветающих групп среди наземных позвоночных (Kielan-Jaworowska et al. 2004). С другой стороны, эволюционный прессинг, оказываемый динозаврами на млекопитающих, возможно, сильно преувеличен. По молекулярным данным почти все существующие ныне отряды млекопитающих возникли в эпоху динозавров, 66–73 млн лет назад, и, таким образом, их эволюционному успеху способствовало не вымирание динозавров, а изменившиеся условия окружающей среды (Bilinda-Emonds et al. 2007; Grossnickle and Newham 2016).

Три основных ветви рецентных млекопитающих представлены однопроходными (отряд Monotremata), сумчатыми (когорта Marsupialia инфракласс Metatheria) и плацентарными (инфракласс Eutheria). Большинство современных исследователей рассматривает сумчатых и плацентарных как сестринские группы – териевые



Рис. 7. Реконструкция внешнего вида раннемелового млекопитающего (*Morganucodon*) (С.В. Крусков).

млекопитающие или Theria (Керролл 1993; Kielan-Jaworowska et al. 2004; Аверьянов и Лопатин 2011). В то время как положение однопроходных остается более дискуссионным. Современные палеонтологи либо считают монотремат весьма далекой от Theria группой (Kielan-Jaworowska et al. 2004; Luo 2007), либо рассматривают их как относительно близких родственников териевых млекопитающих (Аверьянов и Лопатин 2011).

Предположения о возможных отношениях акариформных клещей с предками млекопитающих носят исключительно умозрительный характер и являются трудно доказуемыми в отсутствие палеонтологических данных. Акариформные клещи могли быть связаны уже с пеликозаврами (ранние синапсиды), которые вели сухопутный образ жизни, что сделало возможным их регулярные встречи с наземными акариформными клещами, особенно в местах временных или регулярных убежищ. Таким образом, нельзя исключить, что акариформные клещи могли паразитировать уже на этих хозяевах или даже на общих предках амниот, перешедших к наземному образу жизни (Бочков 2002). Наличие у пеликозавров мягких

железистых покровов могло облегчить акариформным клещам переход к постоянному на-кожному, а затем и внутрикожному паразитизму. Таким образом, млекопитающие могли унаследовать некоторые группы акариформных клещей, являющихся их постоянными паразитами, от весьма отдаленных предков.

Однако более вероятным представляется переход акариформных клещей к паразитизму на цинодонтах. Как уже говорилось выше, эти животные, по-видимому, имели развитый волосяной покров и были теплокровными. У мезозойских цинодонт, живших 250 млн лет назад, были обнаружены настоящие ходы и норы (Damiani et al. 2003). Норы (гнезда) теплокровных позвоночных являются местом обитания многих групп насекомых и клещей, поскольку обладают более влажным микроклиматом и меньшими перепадами температур, чем окружающая среда, а также имеют повышенную концентрацию органики – растительную подстилку и продукты жизнедеятельности хозяина. Микроклимат нор сходен с таковым в полостях почвы и тем самым облегчает переход различных почвенных члени-

стоногих к нидиколии. В свою очередь продолжительные контакты с хозяином норы способствуют возникновению временных, а затем и постоянных симбиотических отношений (Беклемишев 1970; Балашов 2009). Таким образом, по крайней мере, высшие цинодонты, вероятно, могли являться хозяевами для различных членистоногих, включая и акариформных клещей.

Эволюция однопроходных (Monotremata). Наиболее ранние находки однопроходных известны из нижнего мела Австралии (Rowe et al. 2008). По оценкам палеонтологов однопроходные возникли в поздней юре или нижнем мелу на этом континенте и затем заселили Антарктиду, а через нее и Южную Америку, которые еще соединялись с Австралией в этот период (Benton 2005). Однако, согласно некоторым молекулярным исследованиям, монотрематы могли возникнуть еще в средней юре.

Судя по бедным палеонтологическим данным, разнообразие однопроходных, по-видимому, никогда не было высоким. До настоящего времени сохранились только пять видов этой группы (Groves 2005a): утконос *Ornithorhynchus anatinus* (Ornithorhynchidae) и четыре вида ехидн (Tachyglossidae), чье распространение ограничено исключительно Австралией, включая Тасманию, и Новой Гвинеей.

К настоящему времени на монотрематах не зарегистрировано акариформных клещей, являющихся их постоянными паразитами. Два предположения могут объяснить этот факт. Во-первых, можно допустить, что акариформные клещи паразитировали на предках современных монотремат, но вымерли на них. Рецентные монотрематы представлены только немногими весьма специализированными видами, утконос адаптирован к обитанию в водной среде, а волосы ехидн модифицированы в иглы. Все это могло привести к вымиранию паразитических клещей на данных хозяевах. Кроме того, популяции этих видов могли не раз подвергаться резким сокращениям, что привело к потере их постоянных специализированных паразитов. Многие древние виды, имеющие ограниченный ареал, утрачивают своих исходных паразитов, которые могут замещаться новыми паразитами (ретроколонизироваться), перешедшими на них с филогенетически молодых и широко распространенных хозяев. Подобный факт был недавно описан для древнего грызуна, единственно-

го представителя миоценового сем. Diatomyidae, дожившего до наших дней – *Laonastes aenigmamus* (Dawson et al. 2006). Этот вид утерял всех первоначальных постоянных эктопаразитов, а предки вшей и акариформных клещей, паразитирующих на нем, несомненно, перешли на этого хозяина с мышевидных грызунов (Muridae) (Bochkov et al. 2011). В случае австралийских однопроходных сначала длительная географическая изоляция, а затем глубокие отличия в образе жизни и морфологии этих хозяев могли препятствовать переходу на них клещей с сумчатых.

Во-вторых, паразитические акариформные клещи могли отсутствовать на непосредственном предке монотремат, или предковая популяция была ограничена и утеряла (или попросту не имела) данных клещей. Такое нарушение параллельной эволюции паразитов и хозяев хорошо известно в паразитологии (missing of the boat). Поскольку монотрематы возникли в Австралии и долгое время эволюционировали изолированно от других млекопитающих, они не могли получить акариформных клещей от представителей других родственных групп. Современные австралийские монотрематы являются их прямыми потомками.

Наконец, хотя отсутствие эктопаразитических акариформных клещей, являющихся постоянными паразитами, на монотрематах можно считать доказанным (Bochkov 2009, 2010), все же остается шанс найти на них эндопаразитических клещей. Этих клещей довольно трудно обнаружить, и, помимо того, они не часто встречаются. Например, к настоящему времени описаны только единичные виды эндопаразитических клещей потенциально широко распространенных семейств Erimyodidae и Pneumocoptidae. Представители последнего семейства населяют легкие грызунов, но даже у этих многочисленных хозяев, являющихся излюбленными объектами паразитологических исследований, известны только единичные находки этих клещей.

Эволюция териевых млекопитающих. Териевые млекопитающие, вероятно, появились в раннем мелу. Расхождение сумчатых и плацентарных датируют нижним мелом, примерно 125 млн лет назад (Kielan-Jaworowska et al. 2004). Наиболее ранние находки представителей существующих ныне отрядов териевых млекопитающих, а также предполагаемое время дивергенции и их базальной радиации приведены в Табл. 4; распределение

семейств акариформных клещей по отрядам млекопитающих приведено в Табл. 5.

Эволюция сумчатых млекопитающих. Вероятно, сумчатые (инфракласс Metatheria) возникли в Азии, поскольку наиболее ранняя их находка (*Sinodelphys*) известна из Китая (Luo et al. 2003). Сумчатые подверглись бурному формообразованию в верхнем мелу Северной Америки. Они заселили Южную Америку и уже оттуда через Антарктиду мигрировали в Австралию (Woodburne and Zinsmeister 1982). Наиболее ранние ископаемые находки австралийских сумчатых датируются эоценом, поэтому их проникновение в Австралию могло произойти еще в палеоцене.

Современные сумчатые принадлежат к когорте Marsupialia. Представители отрядов Paucituberculata и Microbiotheria обитают исключительно в неотропиках, сумчатые отряда Didelphimorphia также в основном сконцентрированы в неотропиках, хотя один из видов *Didelphis virginianus* заселил Северную Америку вплоть до Онтарио. Сумчатые остальных отрядов (Dasyuromorphia, Diprotodontia, Notoryctemorphia и Peramelemorphia) ограничены в своем распространении Австралией, Тасманией, Новой Гвинеей и некоторыми мелкими индонезийскими островами. Филогенетические гипотезы, основанные на комбинированном анализе морфологических и молекулярных данных (Asher et al. 2004, Рис. 8А) и распределения ретропозонов в геномах сумчатых (Nilsson et al. 2010, Рис. 8Б), свидетельствуют о раннем ответвлении южноамериканских представителей (сначала отряда Didelphimorphia, а затем Paucituberculata) от общего ствола Marsupialia. Остальные пять отрядов, включая южноамериканских Microbiotheria, принадлежат кладе Australidelphia. Приведенные гипотезы демонстрируют отличные паттерны отношений между отрядами данной клады. Нильссон с соавторами (Nilsson et al. 2010) рассматривают микробиотерий как ранее других ответвившуюся группу от общего с ствола Australidelphia, тогда как согласно Эшеру с соавторами (Asher et al. 2004) микробиотерии располагаются в сердцевине данной клады. В первом случае микробиотерии могли произойти в Южной Америке, тогда как предки остальных Australidelphia мигрировали в Австралию. Вторая гипотеза предполагает обратную миграцию микробиотерий в Южную

Америку или неоднократное заселение Австралии предками Australidelphia (Asher et al. 2004).

Фауна акариформных клещей, постоянно паразитирующих на сумчатых, достаточно разнообразна и включает представителей 11 семейств (см. Табл. 4). Клещи сем. Dromiciocoptidae связаны исключительно с сумчатыми. Большинство представителей сем. Listropsoralgidae связаны с сумчатыми и только вторично перешли на грызунов (Bochkov et al. 2013). Наиболее архаичные представители семейств, широко распространенных на териевых млекопитающих – Atopomelidae, Chirodiscidae, Rhyncoptidae и Sarcoptidae (Astigmata), Ereyinetidae и Myobiidae (Prostigmata), также связаны с этими хозяевами. Филогения сем. Demodecidae слабо изучена, и трудно понять, являются ли демодециды, паразитирующие на сумчатых, обособленными от таковых с плацентарных млекопитающих (Bochkov 2009). Предки нескольких видов Listrophoridae, зарегистрированные на южноамериканских Marsupialia, явно перешли на них с грызунов. В сем. Myocoptidae только один вид – *Myocoptes musculus*, широко известный паразит домовых мышей, перешел на австралийскую сумчатую кошку *Dasyurus maculatus* (Dasyuridae), что связано с проникновением этих синантропных грызунов в Австралию (Bochkov 2010). Клещи рода *Acaroptes* (Psoroptidae), принадлежащие к кладе, связанной с неполнозубыми в Южной Америке, паразитируют на поссумах в Австралии. Вероятно, что эти клещи перешли на поссумов еще в Антарктиде, где эти группы некоторое время сосуществовали (Black et al. 2012).

Суммируя эти данные можно заключить, что акариформные клещи представлены на сумчатых как семействами, широко распространенными на этих хозяевах или даже целиком связанными с ними, так и семействами, в которых лишь некоторые представители перешли к паразитизму на Marsupialia с других хозяев. Причем на южноамериканских и австралийских сумчатых представлено примерно равное число семейств. Клещи семейств Atopomelidae, Demodecidae, Listropsoralgidae и Myobiidae известны как с южноамериканских, так и австралийских сумчатых, представители Dromiciocoptidae и Rhyncoptidae зарегистрированы пока только с Marsupialia Южной Америки, тогда как Chirodiscidae, Ereyinetidae и Sarcoptidae отмечены на сумчатых только в Австралии.

Табл. 4. Наиболее ранние находки представителей современных отрядов млекопитающих (палеонтологическая часть составлена А.О. Аверьяновым). * Древнейшие Metatheria известны из сеномана Северной Америки (90 млн лет).

Отряды	Древнейший представитель	Возраст находки	Местонахождение	Источник	Происхождение (млн. лет) по: Bininda-Emonds et al., 2007	Базальная радиация (млн. лет) по: Bininda-Emonds et al., 2007
DIDELPHIMORPHIA Американские опоссумы	<i>Pucadelphys</i>	Ранний палеоцен (62 млн. лет)*	Южная Америка	Rose (2006)	82.5±1.11	56.1±10.9
PAUCITUBERCULATA Ценоlestы	<i>Glasbius</i>	Поздний маастрихт (70 млн. лет)	Северная Америка	Rose (2006)	73.8±2.7	33.3±6.9
MICROBIOTHERIA Микробиотерии	<i>Khasia</i>	Ранний палеоцен (620 млн. лет)	Южная Америка	Rose (2006)	63.6±0.6	–
NOTORYSTEMORPHIA Сумчатые кроты	<i>Naraboryctes</i>	Ранний миоцен (15 млн. лет)	Австралия	Archer et al. (2010)	58.5±8	9.3±0.9
DASYUROMORPHIA Хищные сумчатые	<i>Vadjiacus</i>	Поздний олигоцен (25 млн. лет)	Австралия	Muirhead and Wroe (1998)	58.5±8	32.8±20
PERAMELEMORPHIA Бандикуты	<i>Yarala</i>	Поздний олигоцен (25 млн. лет)	Австралия	Schwartz (2006)	66.8±5.2	36.2±5.6
DIPROTODONTIA Двуразцовые сумчатые	<i>Marada, Litokoala</i> и др.	Поздний олигоцен (25 млн. лет)	Австралия	Black (2007), Pledge (2010)	63.6±0.6	54.5±1.7
CINGULATA Броненосцы	<i>Riostegotherium</i>	Поздний палеоцен (58 млн. лет)	Южная Америка	Rose (2006)	101.1±3.3	72.5±5.1
PILOSA Неполнозубые	<i>Pseudoglyptodon</i>	Граница эоцена и олигоцена (35 млн. лет)	Южная Америка	McKenna et al. (2006)	101.1±3.3	–
TUBULIDENTATA Трубкаозубы	<i>Myurosternopus</i>	Ранний миоцен (20 млн. лет)	Африка	Lehman (2009)	93.2±3	–
SIRENIA Сирены	<i>Proxotomus, Pezostiren</i>	Ранний-средний эоцен (50 млн. лет)	Карибский регион (Ямайка)	Rose (2006)	75.9±3.9	52.2±14.4
AFROSORICIDA Тенрекообразные	<i>Dilambdogale</i>	Поздний эоцен (37 млн. лет)	Африка	Seiffert (2010)	91.2±2.6	85.2±4.2
MACROSCELIDEA Слоновые прыгунчики	<i>Herodotius</i>	Поздний эоцен (37 млн. лет)	Африка	Rose (2006)	91.2±2.6	50.7±7.6
HYRACOIDEA Даманы	<i>Seggeurius</i>	Ранний эоцен (52 млн. лет)	Африка	Rose (2006)	75.9±3.9	19.1±0.8
PROBOSCIDEA Хоботные	<i>Phosphatherium</i>	Ранний эоцен (52 млн. лет)	Африка	Rose (2006)	77.8±3.6	19.5±12.1
SCANDENTIA Тулайи	<i>Eodendrogale</i>	Средний эоцен (42 млн. лет)	Азия	Rose (2006)	94.3±2.3	32.7±2.6

Табл. 4. Продолжение.

Отряды	Древнейший представитель	Возраст находки	Местонахождение	Источник	Происхождение (млн. лет) по: Bininda-Emonds et al., 2007	Базальная радиация (млн. лет) по: Bininda-Emonds et al., 2007
DERMOPTERA Шерстокрылы	<i>Dermothertium</i>	Средний эоцен (40 млн. лет)	Азия	Margivaux et al. (2006)	91.3±2.6	13±5.2
PRIMATES Приматы	<i>Purgatorius</i>	Ранний палеоцен (62 млн. лет)	Северная Америка	Bloch et al. (2007)	91.3±2.6	87.7±2.7
RODENTIA Грызуны	<i>Tribosphenomys</i> , <i>Alagomys</i> (Азия); <i>Acritoparamys</i> , <i>Paramys</i> (Северная Америка)	Поздний палеоцен (58 млн. лет)	Азия или Северная Америка	Rose (2006)	91.8±1.3	85.3±3
LAGOMORPHA Зайцеобразные	<i>Arnebolagus</i>	Базальный эоцен (57 млн. лет)	Азия	Аверьянов и Лопатин, (2011)	91.8±1.3	66.8±5.1
ERINACEOMORPHA Ежевидные	<i>Adunator</i>	Поздний палеоцен (58 млн. лет)	Европа и Северная Америка	Rose (2006)	91.8±2.6	84.2±2.1
SORICOMORPHA Землеройковые	Несколько родов <i>Geolabididae</i> и <i>Nyctitheriidae</i>	Поздний палеоцен (58 млн. лет)	Азия, Европа и Северная Америка	Rose (2006)	91.8±2.6	
CHIROPTERA Рукокрылые	Несколько родов, в том числе <i>Archaeonycteris</i> из Северной Америки, Европы и, возможно, Индии	Ранний эоцен (52 млн. лет)	Азия (Индия), Европа, Северная Америка и Австралия	Rose (2006)	88.7±2	74.9±3.3
PHOLIDOTA Панголины	<i>Sturpomanis</i>	Поздний эоцен (37 млн. лет)	Азия	Gaudin et al. (2006)	84.9±3.6	19.9±2.7
CARNIVORA Хищные	<i>Raveniclis</i>	Ранний палеоцен (62 млн. лет)	Северная Америка	Rose (2006)	84.9±3.6	67.1±3.8
PERISSODACTYLA Непарнокопытные	<i>Hyracotherium</i>	Ранний эоцен (52 млн. лет)	Европа и Северная Америка	Rose (2006)	87.3±1.5	58.2±4.9
ARTIODACTYLA Парнокопытные	<i>Diacodexis</i>	Ранний эоцен (56 млн. лет)	Азия, Европа и Северная Америка	Rose (2006)	87.3±1.5	74.1±3.1
SETACEA Китообразные	<i>Himalayacetus</i>	Ранний эоцен (54 млн. лет)	Азия	Rose (2006)	Объединены с Artiodactyla (Asher and Helgen 2010)	

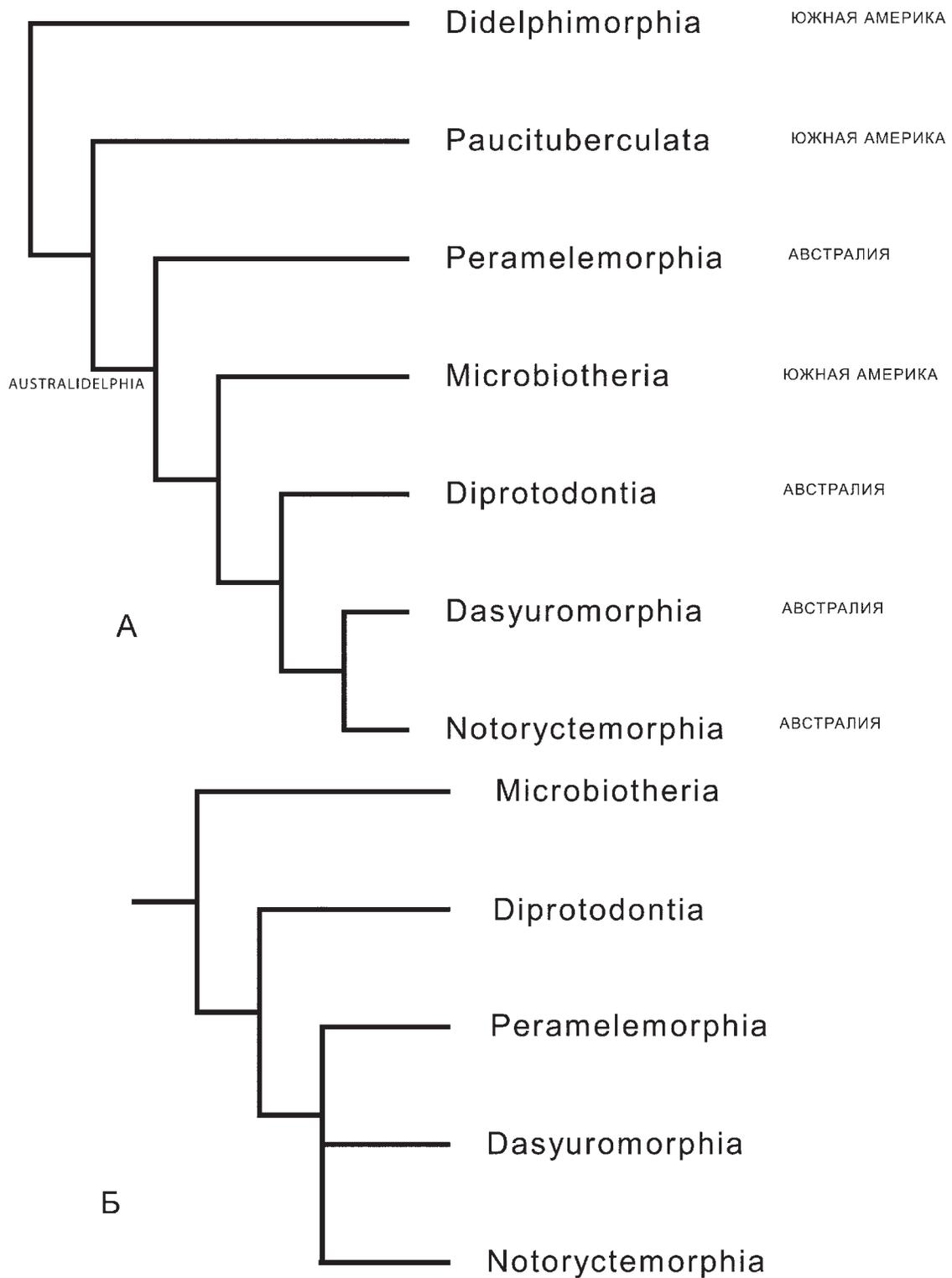


Рис. 8. Филогения Marsupialia: А – по: Asher et al. (2004); Б – по: Nilsson et al. (2010).

Табл. 5. Распределение семейств акариформных клещей по отрядам млекопитающих. **A:** Astigmata; **P:** Prostigmata. Курсивом выделены семейства клещей, представленные эндопаразитами. * – клещи, перешедшие с других отрядов млекопитающих. Клещи монотипичного подсемейства Chirodiscipinae (Chirodiscidae) паразитируют на мелком австралийском сумчатом, систематическое положение которого не было определено. Система млекопитающих дана по Wilson and Reader (2005).

Отряды	Семейства клещей
MARSUPIALIA	
DIDELPHIMORPHIA	A: Atopomelidae, Dromiicoptidae, *Listrophoridae, Listropsoralgidae; P: <i>Demodecidae</i> , Myobiidae
PAUCITUBERCULATA	A: Atopomelidae, Dromiicoptidae, *Listrophoridae, Listropsoralgidae, Rhyncoptidae; P: Myobiidae
MICROBIOTHERIA	A: Atopomelidae; P: Myobiidae
NOTORYCTEMORPHIA	A: Atopomelidae
DASYUROMORPHIA	A: Atopomelidae, <i>Sarcoptidae</i> ; P: <i>Demodecidae</i> ; Myobiidae
PERAMELEMORPHIA	A: Atopomelidae, *Myocoptidae; P: <i>Ereynetidae</i>
DIPROTODONTIA	A: Atopomelidae, Listropsoralgidae, *Psoroptidae, <i>Sarcoptidae</i> ; P: <i>Ereynetidae</i> , Myobiidae
PLACENTALIA	
CINGULATA	P: <i>Demodecidae</i>
PILOSA	A: *Listrophoridae, Lobalgidae, Psoroptidae
TUBULIDENTATA	–
SIRENIA	–
AFROSORICIDA	A: Atopomelidae, Chirodiscidae; P: Myobiidae
MACROSCHELIDEA	A: Atopomelidae, *Listrophoridae; P: Myobiidae, <i>Psorergatidae</i>
HYRACOIDEA	A: Psoroptidae; P: <i>Demodecidae</i>
PROBOSCIDEA	A: <i>Histiostomatidae</i>
SCANDENTIA	A: Listrophoridae; P: Cheyletidae, <i>Demodecidae</i> , * <i>Psorergatidae</i>
DERMOPTERA	–
PRIMATES	A: Atopomelidae, Chirodiscidae, <i>Lemurnyssidae</i> , *Listrophoridae, Psoroptidae, Rhyncoptidae, <i>Sarcoptidae</i> ; P: Cheyletidae, <i>Demodecidae</i> , <i>Ereynetidae</i> , <i>Psorergatidae</i>
RODENTIA	A: Atopomelidae, Chirodiscidae, <i>Gastronyssidae</i> , Listrophoridae, *Listropsoralgidae, Lobalgidae, Myocoptidae, <i>Pneumocoptidae</i> , Psoroptidae, *Rhyncoptidae, * <i>Sarcoptidae</i> ; P: Cheyletidae, <i>Demodecidae</i> , <i>Epimyodecidae</i> , <i>Ereynetidae</i> , Myobiidae, <i>Psorergatidae</i>
LAGOMORPHA	A: Listrophoridae, *Psoroptidae, * <i>Sarcoptidae</i> ; P: Cheyletidae, <i>Demodecidae</i> , <i>Psorergatidae</i>
ERINACEOMORPHA	A: Atopomelidae, Psoroptidae, * <i>Sarcoptidae</i> ; P: Myobiidae
SORICOMORPHA	A: Atopomelidae, Chirodiscidae, Listrophoridae, * <i>Sarcoptidae</i> ; P: <i>Demodecidae</i> , <i>Ereynetidae</i> , <i>Epimyodecidae</i> , Myobiidae, <i>Psorergatidae</i>
CHIROPTERA	A: <i>Gastronyssidae</i> , Chirodiscidae, Chiorhynchobiidae, Rosensteiniidae, <i>Sarcoptidae</i> ; P: <i>Ereynetidae</i> , <i>Demodecidae</i> , Myobiidae, <i>Psorergatidae</i>
PHOLIDOTA	–
CARNIVORA	A: *Atopomelidae, *Chirodiscidae, *Listrophoridae, *Myocoptidae, *Psoroptidae, *Rhyncoptidae, * <i>Sarcoptidae</i> ; P: *Cheyletidae, <i>Demodecidae</i> , <i>Psorergatidae</i>
PERISSODACTYLA	A: Psoroptidae, * <i>Sarcoptidae</i> ; P: <i>Demodecidae</i>
ARTIODACTYLA	A: <i>Histiostomatidae</i> , Psoroptidae, * <i>Sarcoptidae</i> ; P: <i>Demodecidae</i> , <i>Ereynetidae</i> , <i>Psorergatidae</i>
CETACEA	–

Эволюция эвтериевых млекопитающих. Расхождение Eutheria с Metatheria произошло в нижнем мелу, как минимум, 125 млн лет назад (Ji et al. 2002). Согласно оценкам палеонтологов, большинство современных отрядов плацентарных млекопитающих возникло в течение 10 млн лет после так называемого К/Т перехода или мел-третичного вымирания, случившегося примерно 65 млн лет назад в палеоцене (Archibald and Deutschman 2001). Однако по расчетам на основе молекулярных данных они возникли еще в мелу, 75–100 млн лет назад (Bininda-Emonds et al. 2007).

Современная общепринятая система плацентарных млекопитающих содержит 21 отряд (Wilson and Reeder 2005), однако молекулярные филогенетики сокращают их число до 18. Так, китообразные (Cetacea) включаются в отряд парнокопытных, ежеобразные (Erinaceomorpha) – в землеройководных (Soricomorpha), а отряды броненосцев (Cingulata) и неполнозубых (Pilosa) объединяются в отряд Xenarthra (Asher and Helgen 2010). В большинстве молекулярных филогений эвтерии подразделяются на три основные клады: Xenarthra (Cingulata и Pilosa), Afrotheria (Afrosoricida, Hyracoidea, Sirenia, Macroscelidea и Proboscidea) и Boreoeutheria (все остальные отряды). В настоящей работе принята гипотеза Эшера и Хелгена (Asher and Helgen 2010) (Рис. 9).

За исключением сем. Dromiciopsidae, на плацентарных представлены все семейства акариформных клещей, являющиеся постоянными паразитами млекопитающих (Табл. 4). Акариформные клещи не зарегистрированы на шерстокрылах, а также представителях отрядов китообразных и сиреновых, которые полностью, как китообразные, или почти полностью, как сирены, лишены шерсти и кожных желез и ведут водный образ жизни. Не найдены они и на панголинах, большая часть тела которых покрыта чешуями и лишена волосяного покрова. Возможное отсутствие акариформных клещей на трубкозубе *Orycteropus ater*, единственном современном представителе отряда Tubulidentata, может быть вызвано как их вымиранием в связи со слабым развитием волосяного покрова этого хозяина, так и изначальным отсутствием этих паразитов на непосредственных предках трубкозубов. В тоже время нельзя исключить обнаружение каких-

либо эндопаразитических акариформных клещей на представителях всех вышеперечисленных отрядов.

Большинство отрядов млекопитающих не имеет клещей семейств, приуроченных исключительно к ним. Такими исключениями являются клещи сем. Chirorhynchobiidae и отдельные виды сем. Rosensteiniidae с рукокрылых. Последнее семейство представлено в основном свободноживущими клещами. Исключительно с приматами связаны клещи сем. Lemurnyssidae, клещи сем. Pneumocoptidae зарегистрированы только у грызунов.

Отряд Cingulata. Отряд броненосцев, включающий около 20 рецентных видов одного семейства, по всей видимости, возник в Южной Америке, и его представители долгое время были изолированы там. Позднее некоторые броненосцы распространились в Северную Америку (Кэрролл 1993). Большая часть тела броненосцев покрыта щитками и лишена волосяного покрова.

Единственным семейством акариформных клещей, зарегистрированным на этих хозяевах, являются эндопаразитические клещи сем. Demodecidae. Однако находки эндопаразитических клещей других семейств также вероятны.

Отряд Pilosa. Ленивцы и муравьеды формируют, соответственно, два подотряда отряда неполнозубых – Folivora и Vermiculata. Этот отряд включает около десяти рецентных видов. Вероятное место происхождения отряда до сих пор не ясно, но распространение рецентных видов ограничено Новым Светом (Кэрролл 1993).

В настоящее время с неполнозубых зарегистрированы акариформные клещи только двух семейств (Lobalgidae и Psoroptidae), если не считать единственной находки *Alistrophorus bradypus* (Listrophoridae) с *Bradypus tridactylus* (Bradypodidae). Вероятно обнаружение эндопаразитических простигмат.

Отряд Afrosoricida (=Afroinsectiphilia). Тенрекообразные представлены примерно 40 рецентными видами, хотя видовое разнообразие тенреков Мадагаскара остается недостаточно изученным. Отряд состоит из двух рецентных надсемейств – Chrysochloridea и Tenrecoidea, каждое из которых представлено одним семейством африканского происхождения (Кэрролл 1993). Златокроты остались исключительно африканской группой, тогда как тенреки встречаются не только в Афри-

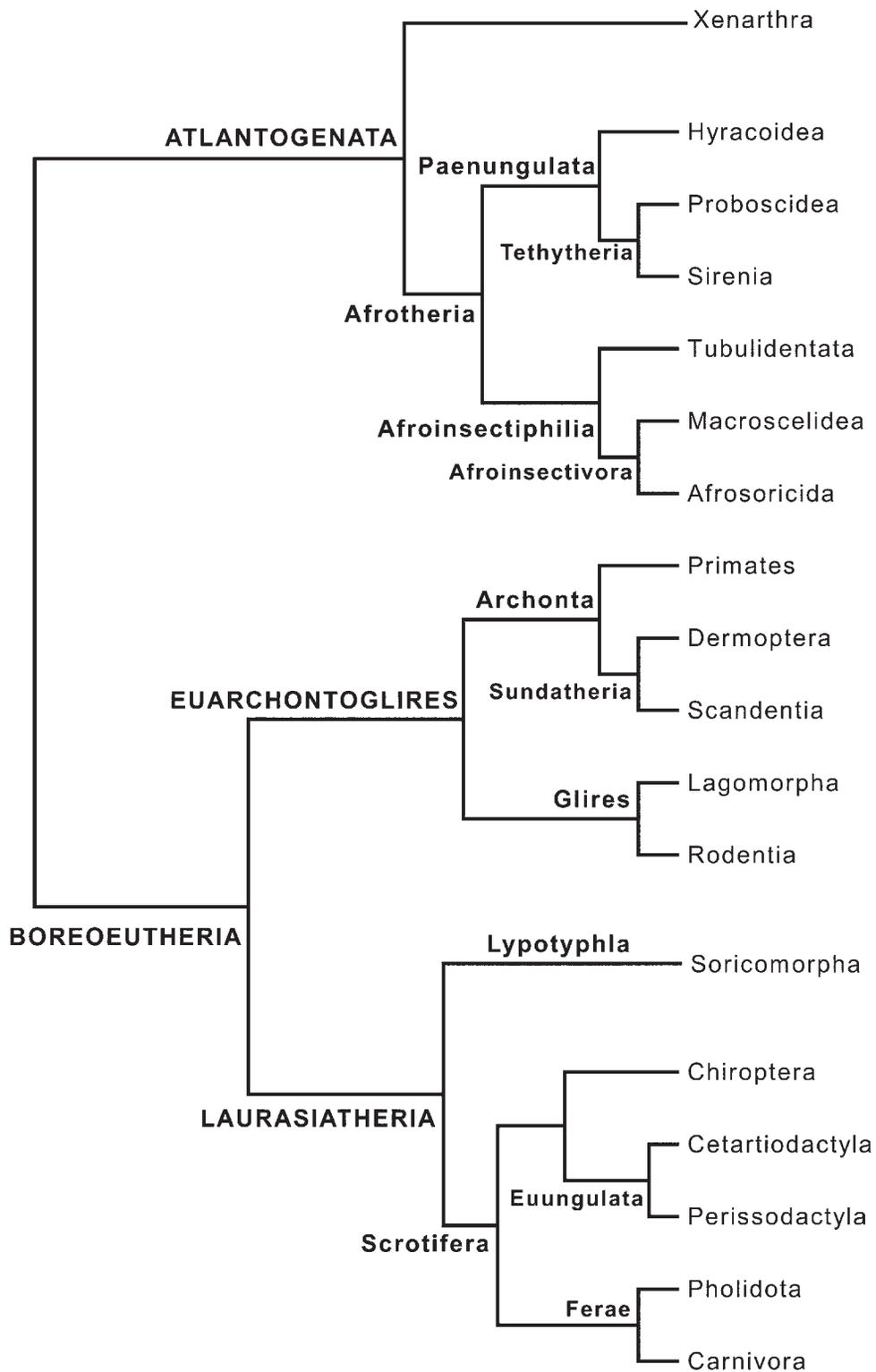


Рис. 9. Филогения плацентарных млекопитающих по: Asher and Helgen (2010).

ке (Potomogalinae), но и колонизировали Мадагаскар 25–45 млн лет назад.

Эктопаразитические акариформные клещи подсем. Schizocoptinae (Chirodiscidae) связаны только со златокротами, тогда как с тенреков известны клещи семейств Atopomelidae и Myobiidae, в целом широко представленные на териевых млекопитающих. Тенрекообразные остаются не исследованными на наличие эндопаразитических акариформных клещей, которые с высокой вероятностью должны иметься на этих хозяевах.

Отряд Macroscelidea. Прыгунчиковые – группа, произошедшая в Африке и ограниченная на протяжении всей их истории существования этим континентом (Кэрролл 1993). В настоящее время этот отряд включает около 15 рецентных видов.

Эктопаразитические акариформные клещи прыгунчиков представлены сем. Myobiidae, эндопаразиты – Psorergatidae. Вероятно обнаружение эндопаразитических клещей сем. Demodecidae. Волосяные клещи семейств Atopomelidae и Listrophoridae, широко представленные на грызунах и насекомоядных, вероятно, перешли на прыгунчиков вторично.

Отряд Hyracoidea. Даманы – отряд, включающий четыре рецентных вида, обитающих в Африке и на Ближнем Востоке. Даманы произошли в Африке, но в конце плиоцена расселились по Европе и Азии (Кэрролл 1993).

Два семейства акариформных клещей известны с этих хозяев – Psoroptidae и Demodecidae. Вероятно также обнаружение эндопаразитических клещей сем. Psorergatidae. Следует отметить, что клещи-псороптиды (*Hyracoptes emersoni*) известны с единственного африканского представителя даманов – *Dendrohyrax dorsalis* (Procaviidae), обитающего на деревьях. Не исключено, что предки этих клещей независимо от остальных псороптид перешли на *D. dorsalis* с птиц.

Отряд Proboscidea. Хоботные включают всего три рецентных вида, обитающих в Африке и Азии. Ранние этапы эволюции данной группы протекали в Африке, откуда слоны затем расселились по всей Евразии, Северной и Южной Америке, достигли значительного видового разнообразия, но большинство из них вымерло в плейстоцене (Кэрролл 1993).

Толстая грубая кожа, практически лишенная волос, – вероятная причина отсутствия на слонах акариформных клещей, за исключением двух

видов сем. Histiosomatidae, живущих в слуховом проходе этих хозяев. Данное семейство клещей представлено в основном свободноживущими формами, а клещи, населяющие слуховые проходы млекопитающих, скорее всего, являются безвредными комменсалами, поедающими ушную серу (O'Connor 2009).

Отряд Scandentia. Отряд тупай, вероятно, произошел в Восточной Азии (McKenna and Bell 1997) и включает около 20 рецентных видов, населяющих ориентальный регион.

На тупаях зарегистрированы представители четырех семейств акариформных клещей, два из них (Listrophoridae и Cheyletidae) – эктопаразиты и два (Demodecidae и Psorergatidae) – эндопаразиты.

Отряд Primates. Приматы насчитывают более 230 рецентных видов, в основном обитающих в местностях с субтропическим или тропическим климатом, если не считать голую обезьяну *Homo sapiens*, заселившую весь земной шар. Начальные этапы эволюции приматообразных протекали в Северной Америке, хотя собственно приматы, по-видимому, появились в Азии. В настоящей работе принята филогения приматов, предложенная Гривсом (Groves 2005b) (Рис. 10).

Рецентные приматы подразделяются на два подотряда мокроносовых (Strepsirrhini) и сухоносовых (Haplorrhini) обезьян. Среди мокроносовых обезьян представители инфраотряда Lorisiformes (галаго и лори) населяют тропическую Африку и Азию, а виды двух других инфраотрядов [Chiromyiformes (мадагаскарская руконожка) и Lemuriformes (лемуры)] формируют монофилетическую группу, ныне распространенную исключительно на Мадагаскаре. Сухоносные обезьяны принадлежат к двум инфраотрядам – Tarsiiformes (долгопяты), населяющие Юго-Восточную Азию, и Simiiformes (обезьянообразные). Инфраотряд обезьянообразных, в свою очередь, состоит из двух парвотрядов – Platyrrhini (узконосые обезьяны), обитающие в Южной Америке, и Catarrhini (широконосые обезьяны), населяющие Африку и Азию.

Акариформные клещи приматов – весьма разнообразная группа, вторая по числу представленных семейств (12) после грызунов (см. Табл. 4). Исключительно с приматами связаны клещи сем. Lemurnyssidae. Единственный представитель сем. Listrophoridae (*Alistrophorus medius*) перешел на приматов *Tarsius pumilus* (Tarsiidae) вторично.

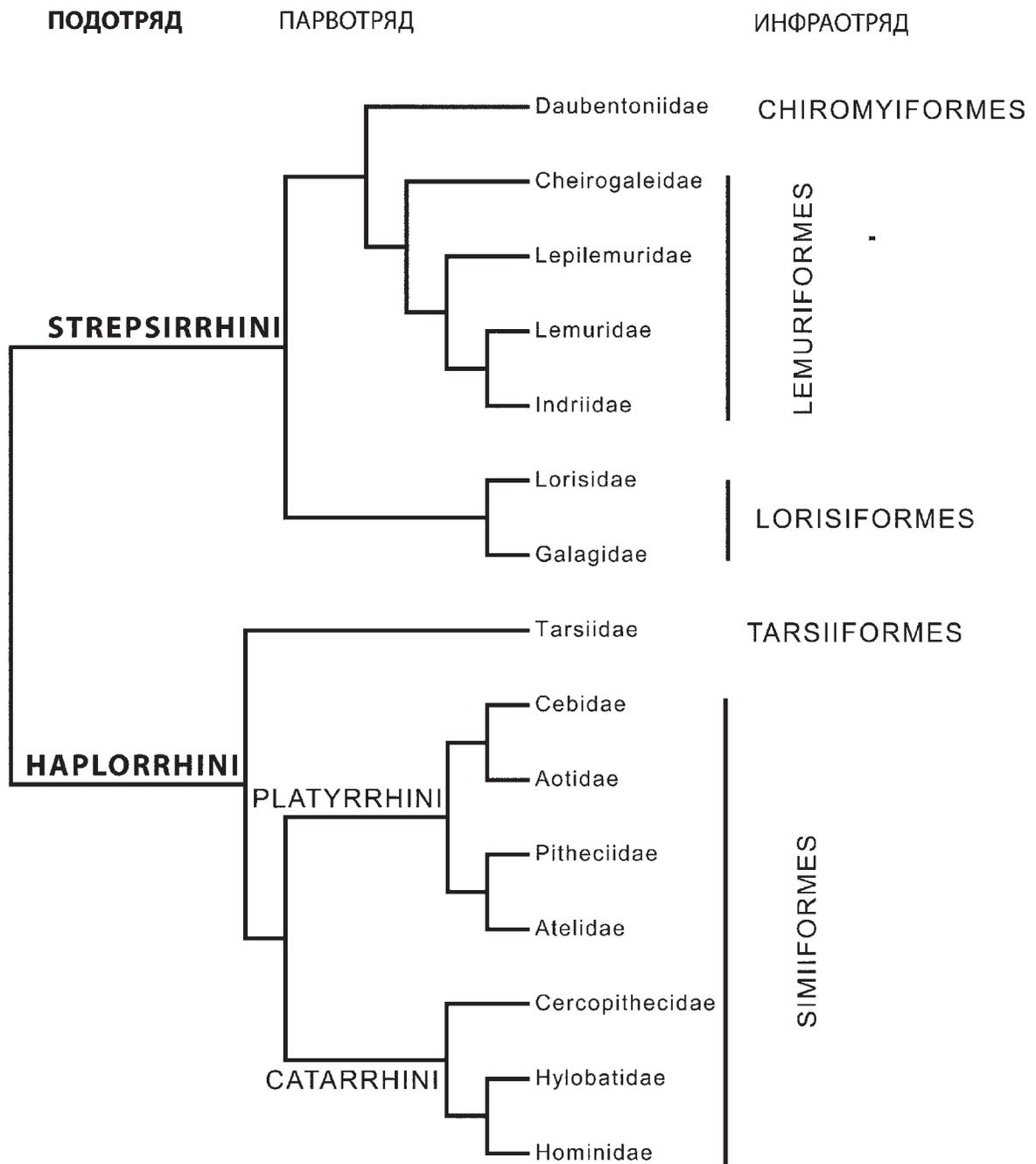


Рис. 10. Филогения Primates по: Groves (2001).

Отряд Rodentia. Грызуны – самый многочисленный отряд среди современных млекопитающих (более 2000 рецентных видов), чьи рецентные представители населяют все континенты, кроме Антарктиды. Среди рецентных млекопитающих на долю грызунов приходится примерно 42%. Грызуны, вероятно, произошли в Азии (Керролл 1993). Карлетон и Массер (Carleton and Musser 2005) выделяют пять подотрядов (или основных клад) грызунов: Anomaluroomorpha, Castoromorpha, Hystricomorpha, Myomorpha и Sciuromorpha. Филогения грызунов интенсивно разрабатывается с применением молекулярных данных. В настоящей работе принята недавно предложенная филогенетическая гипотеза Бланги-Канфи с соавторами (Blanga-Kanfi et al. 2009) (Рис. 11).

С грызунами связаны клещи 17 семейств акариформных клещей, представленных как экто-, так и эндопаразитами (Табл. 4). При этом исключительно на грызунах были зарегистрированы клещи сем. Pneumocoptidae. Распространение сем. Myosoptidae также практически ограничено грызунами, поскольку только один их вид, обычно паразитирующий на мышах, был зарегистрирован на хищном австралийском сумчатом (Domrow 1992). Связи клещей семейств Listropsoralgidae, Rhyncoptidae и Sarcoptidae с этими хозяевами имеют явно вторичное происхождение, хотя, по видимому, довольно древние.

Отряд Lagomorpha. Зайцеобразные включают около 80 рецентных видов и представлены двумя семействами – зайцевые (Leporidae) и пищухи (Ochotonidae). В настоящее время, благодаря активности человека, зайцевые распространены практически повсеместно, в то время как современные пищухи ограничены в своем распространении Азией и Северной Америкой. Как и грызуны, зайцеобразные произошли в Азии (Кэрролл 1993). Акариформные клещи представлены на зайцеобразных шестью семействами, двумя группами эктопаразитов – Listrophoridae и Cheyletidae и двумя эндопаразитами – Demodecidae и Psorergatidae. Клещи семейств Psoroptidae (*Psoroptes ovis*) и Sarcoptidae (*Sarcoptes scabiei*) вторично перешли на этих хозяев в процессе доместикиции.

Отряд Erinaceomorpha. Рецентные ежевидные представлены более чем 20 видами, относящимися к одному сем. Erinaceidae, распространенному в Евразии и Африке. Место происхождения отряда

не вполне ясно: это может быть Европа или Северная Америка (Rose 2006).

Акариформные клещи представлены на ежевидных тремя семействами эктопаразитических клещей – Atopomelidae, Psoroptidae (*Caparinia*) и Myobiidae. Среди эндопаразитов клещи сем. Sarcoptidae перешли на этих хозяев вторично. Вероятно также нахождение клещей семейств Demodecidae и Psorergatidae.

Отряд Soricomorpha. Землеройковидные – довольно крупный отряд млекопитающих, включающий около 350 рецентных видов трех семейств: землероек (Soricidae), чьи представители широко распространены и отсутствуют только в Австралии, включая Тасманию и Новую Гвинею, щелезубов (Solenodontidae), обитающих на островах Карибского моря, и кротовых (Talpidae), распространенных в Евразии и Северной Америке. Эта группа имеет, вероятно, азиатское происхождение. Недавние молекулярные исследования продемонстрировали близкие отношения между Soricidae и Erinaceidae и, тем самым, парафилию сорикоморф (Roca et al. 2004), поэтому в большинстве молекулярных филогенетических систем сорикоморф и ежей объединяют в отряд Lipotyphla, имеющий следующий филогенетический паттерн: Soledontidae (Talpidae (Erinaceidae–Soricidae)) (Asher and Helgen 2010).

Акариформные клещи насекомоядных представлены девятью семействами: четырьмя семействами эктопаразитов – Atopomelidae, Chirodiscidae, Listrophoridae и Myobiidae и пятью – эндопаразитов Sarcoptidae, Demodecidae, Ereyetidae, Epimyodecidae и Psorergatidae, причем саркоптиды явно вторичны на этих хозяевах.

Отряд Chiroptera. Рукокрылые являются вторым по численности после грызунов отрядом рецентных млекопитающих. Всего известно около 1000 рецентных видов рукокрылых, относящихся к 18 семействам. Рукокрылые имеют всеветное распространение, но место возникновения этого отряда до сих пор остается неясным (Rose 2006). Традиционно рукокрылые разделяются на подотряды Megachiroptera, который включает только семейство крыланов (Pteropodidae), распространенных исключительно в Старом Свете, и Microchiroptera, объединяющий все остальные семейства рукокрылых (Simmons and Geisler 1998). Филогения рукокрылых слабо разработана и на сегодняшний день представлена двумя ос-

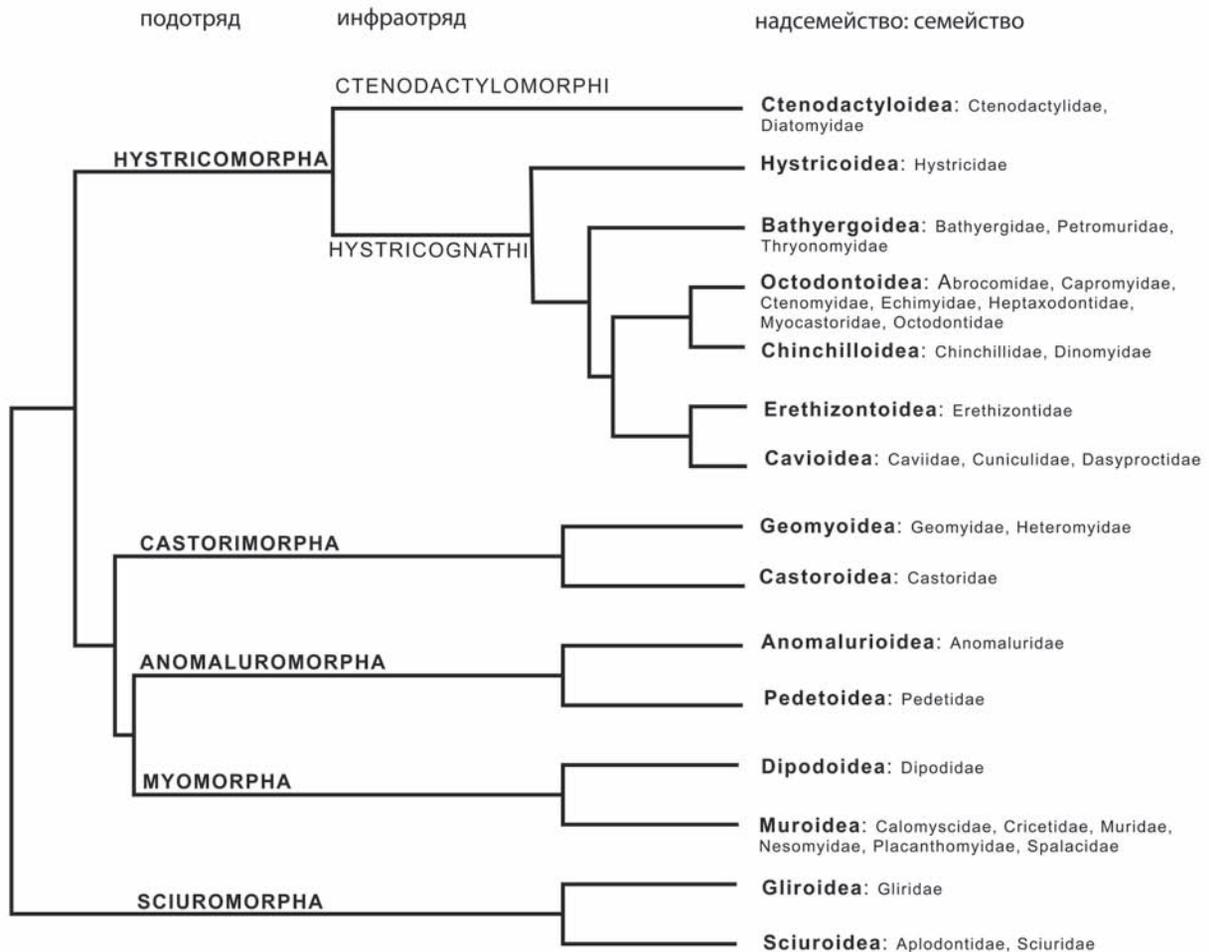


Рис. 11. Филогения Rodentia по: Blanda-Kanfi et al. (2009).

новными сильно отличающимися концепциями (Simmons and Geisler 1998; Jones et al. 2005; Eick et al. 2005) (Рис. 12).

Как и в случае сорикоморф, акариформные клещи рукокрылых представлены девятью семействами, среди которых четыре относятся к эктопаразитам – Chirodiscidae, Chirohynchobiidae, Rosensteiniidae, Myobiidae, а пять семейств (Gastronyssidae, Sarcoptidae; Ereyenetidae, Demodecidae и Psorergatidae) – к эндопаразитам. Два семейства (Chirohynchobiidae и Rosensteiniidae) известны только с рукокрылых. Строго говоря, клещи последнего семейства, в основном представленного свободноживущими видами, скорее всего, комменсалы.

Отряд Carnivora. Отряд хищных включает примерно 270 рецентных вида и, благодаря че-

ловеку, некоторые из них ныне имеют всесветное распространение. Происхождение этого отряда связывают с Северной Америкой (Кэрролл 1993). Рецентные хищные делятся на два подотряда – Feliformia и Caniformia. При этом взгляды исследователей на филогенетические связи семейств внутри этих подотрядов сильно различаются (Agnarsson et al. 2010).

На хищных были зарегистрированы представители десяти семейств акариформных клещей, причем предки практически всех групп клещей, представленных на этих хозяевах, вероятно, перешли на них с жертв, возможно, исключая эндопаразитических клещей семейств Demodecidae и Psorergatidae (Bochkov 2009, 2010).

Шесть семейств клещей относятся к эктопаразитам – Atopomelidae, Cheyletidae Chirodiscidae,

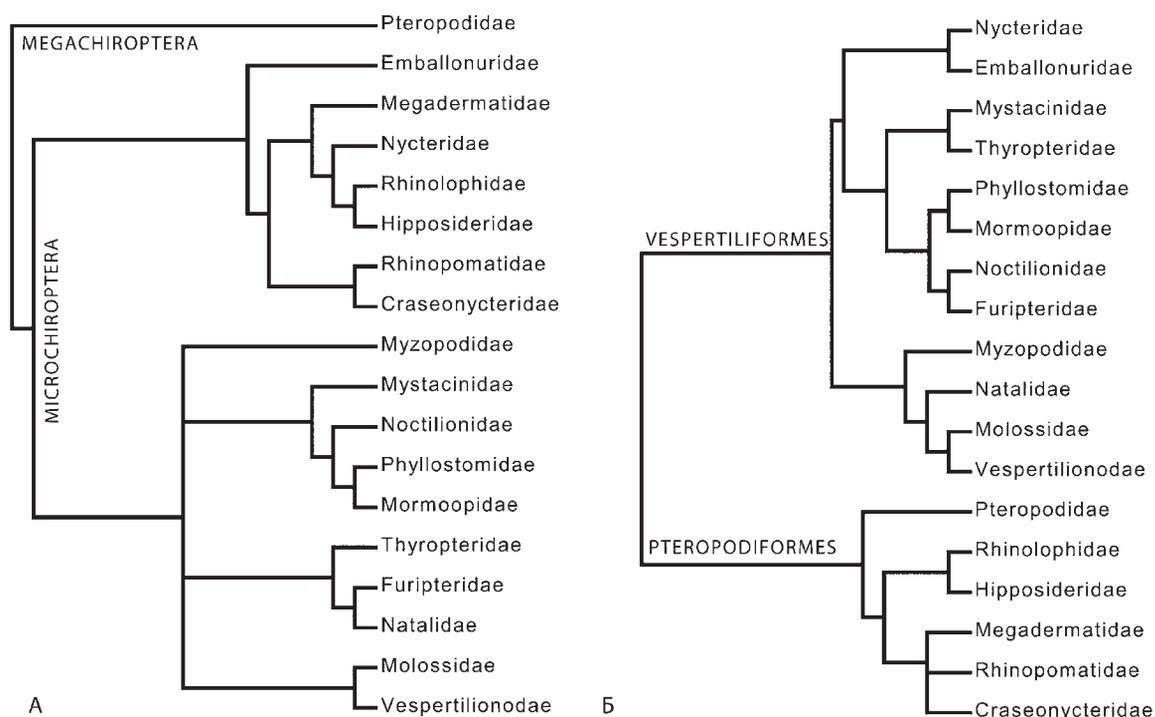


Рис. 12. Филогения Chiroptera: А – по: Simmons, Geisler (1998); Б – по: Eick et al. (2005).

Listrophoridae, Myocoptidae, Psoroptidae и Rhyncoptidae, еще три – к эндопаразитам: Sarcoptidae, Demodecidae и Psorergatidae.

Отряд Artiodactyla. Парнокопытные включают более 200 рецентных видов и распространены на большинстве материков, кроме Антарктиды, проникнув с человеком в Австралию. В настоящее время трудно понять, возникли ли Artiodactyla в Европе, Азии или Северной Америке. Древнейшие их ископаемые остатки известны со всех трех континентов (Кэрролл 1993). Большинство современных авторов включает китов в парнокопытных, таким образом отряд парнокопытных в понимании старых авторов является парафилетическим (Agnarsson and May-Collado 2008).

За исключением сем. Psoroptidae, клещи остальных семейств, связанных с парнокопытными, являются эндопаразитами: Demodecidae, Ereyinetidae, Histiostomatidae, Psorergatidae и Sarcoptidae (вторичные паразиты). Как и клещи со слонов, немногие виды гистиостоматид, известные из ушного прохода парнокопытных, скорее всего, являются комменсалами (OConnor 2009).

Отряд Perissodactyla. Отряд непарнокопытных включает около 17 рецентных видов, которые распространены в Старом Свете – в Евразии и Африке, а в Новом Свете – в Южной и Центральной Америке. Впрочем, благодаря человеку, некоторые представители этого отряда теперь распространены на всех материках. Как и в случае парнокопытных, трудно понять, возникли непарнокопытные в Европе или Северной Америке (Кэрролл 1993).

Среди акариформных клещей на непарнокопытных зарегистрированы только эктопаразитические клещи сем. Psoroptidae и эндопаразиты семейств Demodecidae и Sarcoptidae (вторичные паразиты).

4.2. Эволюция акариформных клещей на млекопитающих

В данном разделе практически не затрагиваются представители только трех семейств акариформных клещей, постоянно связанных с млекопитающими: Ereyinetidae – парвотряд Euprodina, Histiostomatidae и Rosensteiniidae – парвотряд

Acaridia. Так, клещи сем. Ereyinetidae большей частью являются хищниками, паразитами птиц, амфибий и беспозвоночных, и только около трех десятков видов этого семейства, вероятно, вторично перешли на млекопитающих (Krantz and Walter 2009). В двух оставшихся неохваченными семействах (Histiosomatidae и Rosensteiniidae) комменсалами млекопитающих являются только несколько видов, в то время как остальные клещи представлены свободноживущими или нидикольными формами (ОConnor 2009).

4.2.1. Паразито-хозяйинные связи клещей парвотряда Eleutherengona и млекопитающих

Свободноживущие представители парвотряда Eleutherengona представлены хищниками. Практически все паразитические элеутеренгоны имеют колюще-сосущий ротовой аппарат и питаются живыми тканями хозяина, являются «истинными» паразитами. Паразитизм на млекопитающих возник в этой группе явно многократно в разных филогенетических ветвях. Клещи сем. Myobiidae (единственное семейство надсем. Myobioidea) перешли к паразитизму на млекопитающих независимо от других элеутеренгон, а в надсем. Cheyletoidea такие переходы происходили, как минимум, пятикратно у клещей сем. Cheyletidae и, независимо от хейлетид, у общего предка семейств Demodecidae–Psorergatidae. Кроме того, паразитизм на млекопитающих независимо возник в надсем. Cloacaroidea (Epidemodocidae) (Bochkov 2009).

Надсемейство Myobioidea (Рис. 13–15). Это надсемейство включает единственное семейство, которое состоит более чем из 500 видов и подвидов, принадлежащих к 53 родам. Миобииды являются моно- или стеноксенными эктопаразитами, связанными с мелкими сумчатыми и плацентарными млекопитающими 11 отрядов (Рис. 16). Прямые родственные связи миобиид не ясны.

Роды этих клещей можно разделить (по форме тела их представителей) на «длиннотелые» и «широкотелые». Клещи, относящиеся к этим двум типам родов, зачастую попарно сообитают на одном хозяине (Uchikawa 1988). Необходимо подчеркнуть, что приведенное разделение родов миобиид является экологическим: такую пару могут образовывать как клещи явно близ-

кородственных родов (например, *Madamyobia* и *Microgalobia*), так и родов довольно далеких в филогенетическом отношении (например, *Amorphacarus* и *Protomyobia*). Такие различия в форме тела, по всей видимости, связаны с отличиями в локализации на хозяине. «Длиннотелые» клещи, как правило, населяют переднюю часть тела, а широкотелые – его заднюю часть (Dubinina et al. 1995; Балашов и др. 2007).

Согласно системе, предложенной Bochkov (2009), семейство миобиид подразделяется на пять подсемейств, три из которых (Archemyobiinae, Australomyobiinae и Xenomyobiinae) связаны с сумчатыми, а остальные два (Myobiinae и Protomyobiinae) – с плацентарными млекопитающими (Рис. 16).

Единственный представитель подсем. Xenomyobiinae, *Xenomyobia hirsuta* (широкотелый), описан с перуанского сумчатого *Lestoros inca* (Paucituberculata: Caenolestidae) (Fain and Lukoschus 1976). Эти клещи обладают наиболее архаичными признаками среди миобиид. Их передние ноги лишены органов прикрепления у взрослых клещей, а дорсальная сторона идиосомы несет следы гистеронотального щита.

Клещи подсем. Archemyobiinae, представленного «длиннотелыми» клещами, связаны с сумчатыми отрядов Didelphomorphia, Paucituberculata и Microbiotheria, населяющими Новый Свет.

Клещи подсем. Australomyobiinae паразитируют на австралийских и новогвинейских сумчатых отрядов Dasyuromorphia и Diprodontia.

Виды миобиид строго приурочены к определенным родам или видам сумчатых. К сожалению, сумчатые (особенно южноамериканские) представлены в современной фауне лишь «осколками» былого разнообразия, поэтому сведения о паразитирующих на них миобиидах весьма фрагментарны. Необходимо проведение более тщательного паразитологического исследования (в первую очередь – австралийских сумчатых) для получения более полной картины паразито-хозяйинных связей миобиид.

Остальные два подсемейства миобиид связаны с плацентарными млекопитающими, всех основных клад (Atlantogenata, Euarchontoglires и Laurasiatheria).

Подсем. Protomyobiinae включает в себя три трибы: Acanthophtiriini – паразиты рукокрылых, Elephantulobiini – африканских слоновых

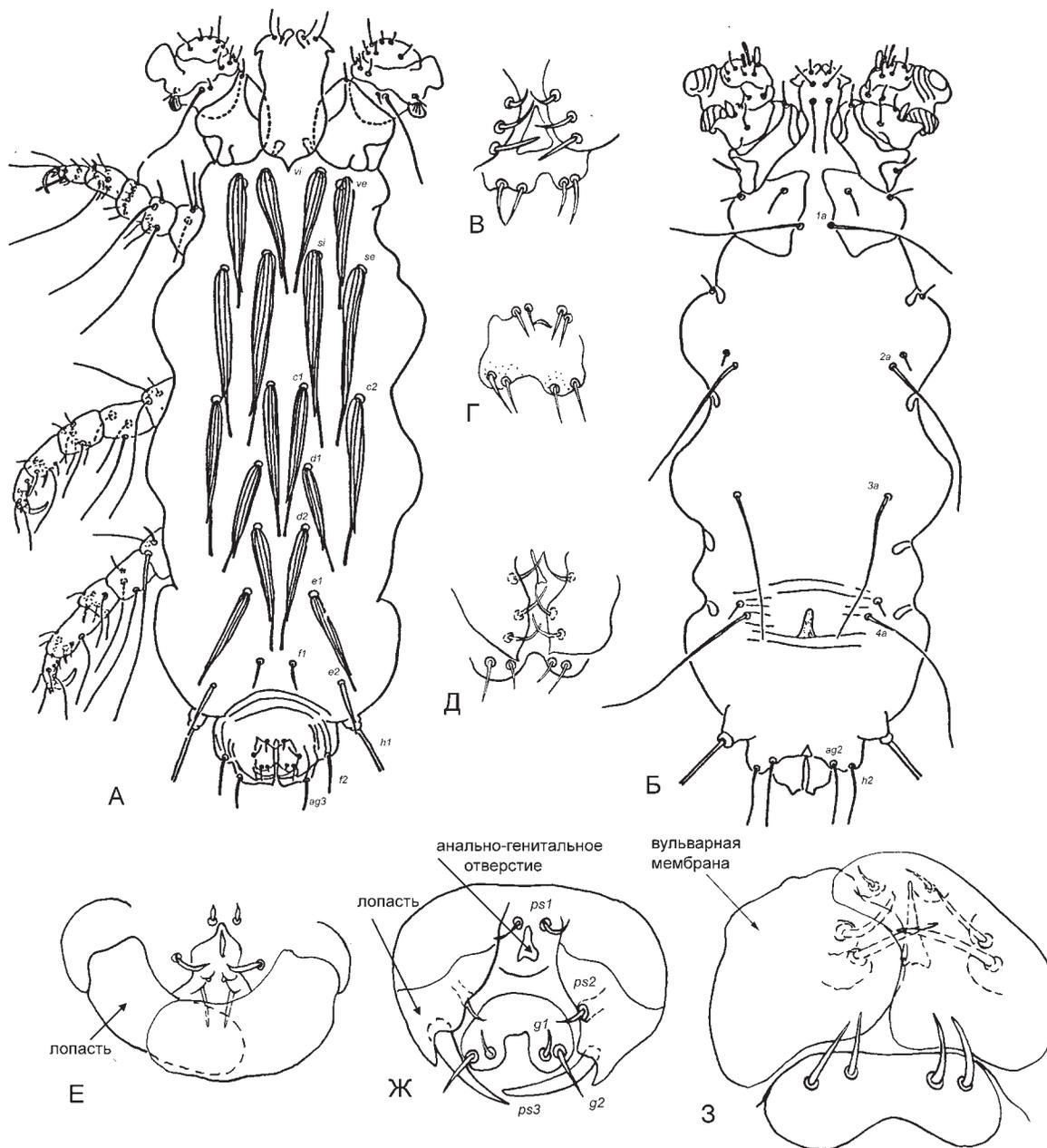


Рис. 13. Внешний вид клещей сем. Myobiidae. *Ewingana teniotis*: А – дорсально, Б – вентрально; вульва (В–З): В – *Pteracarus*, Г – *Hipposiderobia*, Д – *Nycterimyobia*, Е – *Acanthopthirius*, Ж – *Ewingana*, З – *Binuncus*.

прыгунков и Protomyobiini – Afrosoricida, Soricomorpha (Soricidae и Talpidae) и гимнур (Eriacaeomorpha: Galericinae).

Клещи трибы Protomyobiini в свою очередь разделяются на три подтрибы. Представители подтрибы Afromyobiina паразитируют на тенреко-

вых, причем эти клещи отсутствуют на хозяевах типового подсем. Tenrecinae, вероятно, из-за особенностей их шерстного покрова, который сильно модифицирован, подобно таковому у настоящих ежей (Eriacaeinae), на которых миобиид достоверно нет. Миобииды (длиннотелые и широкоотелые)

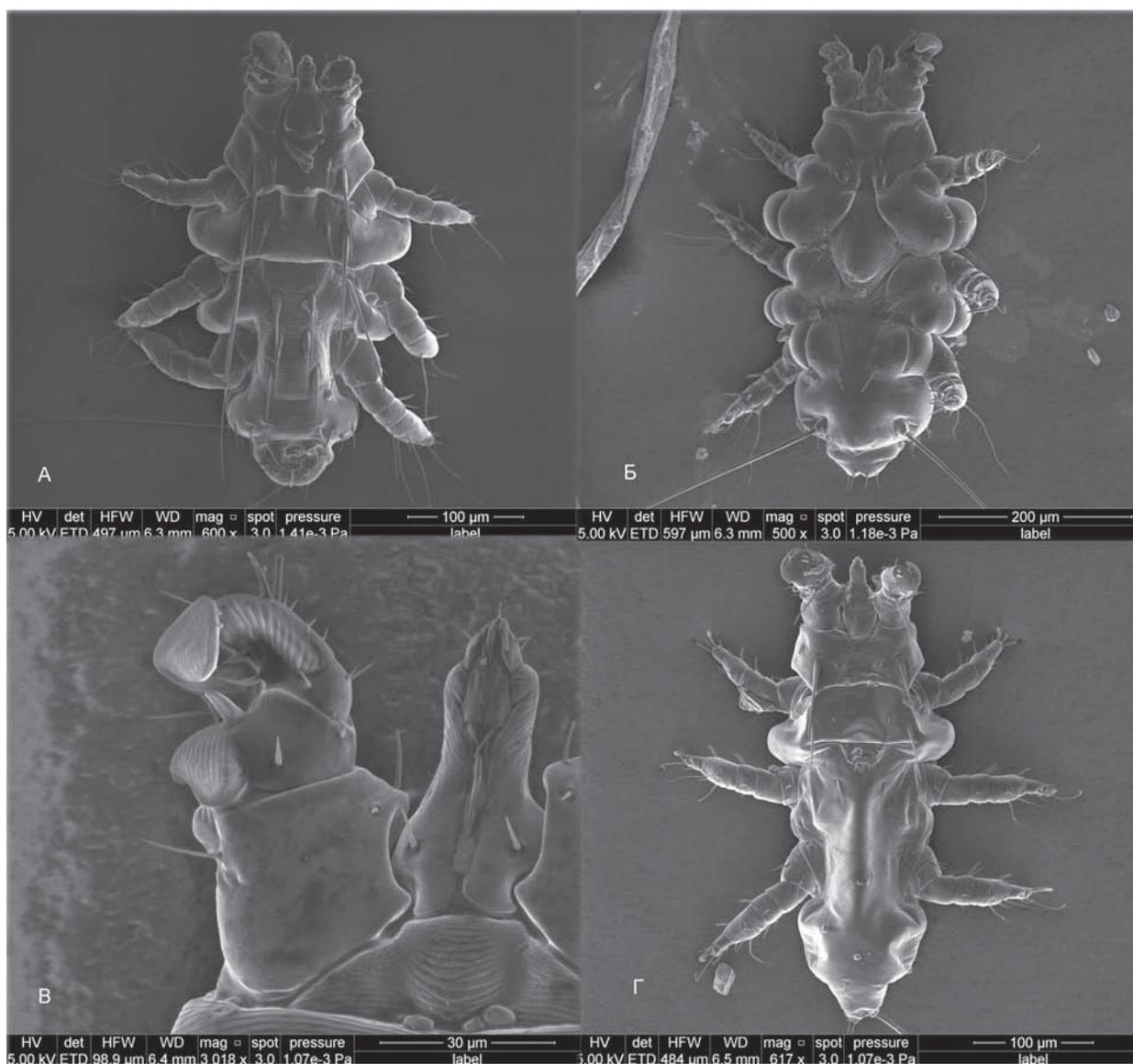


Рис. 14. Внешний вид клещей сем. Муобиidae (SEM фото). *Amorphacarus elongatus*: А – самка дорсально, Б – то же вентрально, В – нога I самки вентрально, Г – самец дорсально.

паразитируют на представителях всех родов мадагаскарских тенрековых подсем. *Oryzorictinae* и афротропических тенрековых подсем. *Potomogalinae*. Следует отметить, что клещи с мадагаскарских тенреков формируют отдельную кладу, сестринскую роду *Afromyobia*, чьи представители паразитируют на *Potomogalinae* (Bochkov 1997).

Клещи подтрибы *Amorphacarina* (длиннотелые и широкоотелые) широко представлены на современных сорикоморфах, отсутствуя только

на представителях сем. *Solenodontidae*. Они были зарегистрированы в Юго-Восточной Азии на гимнурах рода *Hylomys* (*Eripaceomorpha*) и отнесены к новому роду *Hylomysobia* (Bochkov and OConnor 2006). Морфологически эти клещи близки к длиннотелым миобиидам с *Soricidae* группы родов *Amorphacarus*, что хорошо укладывается в представления молекулярных филогенетиков о близости этих групп (Asher and Helgen 2010).



Рис. 15. Нога I Myobiidae: А – дорсально, Б – вентрально (*Xenomyobia*), В и Г (*Archemyobia*), Д и Е (*Eadiea*), Ж и З (*Hylomysobia*), И и К (*Calcarmyobia*), Л и М (*Radfordia*).

Миобииды подтрибы *Protomyobiina* (широко-телье) связаны исключительно с землеройками сем. *Soricidae*.

Как видно из всего вышеизложенного, клещи трибы *Protomyobiini* демонстрируют высокую степень филогенетического параллелизма, которая является в паразитологии, скорее, исключени-

ем, чем правилом. Отряд *Soricomorpha*, равно как и сем. *Tengesidae*, среди афротерий – одна из древнейших групп плацентарных млекопитающих. Его группировки четко обособлены друг от друга вследствие далеко зашедшего процесса дифференциации и вымирания промежуточных форм, поэтому клещи, обитающие на хозяевах данных

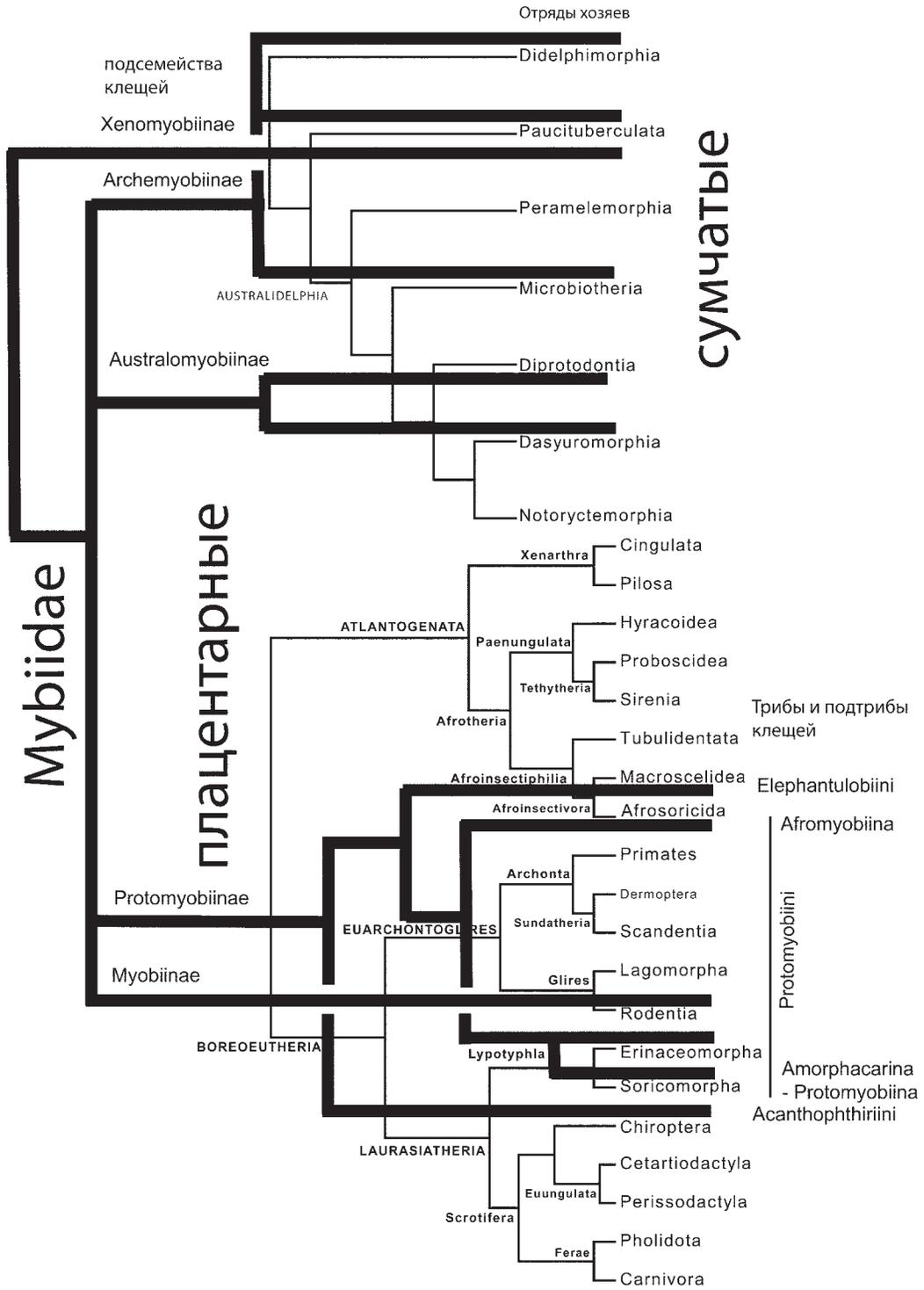


Рис. 16. Кофилогения Mybiidae и млекопитающих.

группировок, также достаточно четко обособлены и сильно специализированы, что затрудняет (или вообще исключает) возможность вторичных переходов с хозяев одной группы на другую.

Триба *Elephantulobiini* (длиннотелые) представлена всего тремя видами рода *Elephantulobia*, паразитирующими на прыгунчиках. Многие морфологические признаки этих клещей указывают на их родство с представителями подтрибы *Afromyobiina*. Возможно, что в дальнейшем афромиобиины будут исключены из состава трибы *Protomyobiini* и включены в *Elephantulobiini*. Такое решение хорошо бы согласовалось с паразито-хозяйными связями этих клещей, поскольку *Macroscelidea* близки к афротериям (Murphy et al. 2001).

Клещи трибы *Acanthophthiriini* (длиннотелые и широкоотелые) широко распространены на рукокрылых обоих подотрядов (*Megachiroptera* и *Microchiroptera*) и встречаются на представителях 15 из 18 семейств, принимаемых в современной системе рукокрылых (Jones et al. 2002). К настоящему времени миобииды неизвестны только с представителей малочисленных семейств *Craseonycteridae*, *Megadermatidae* и *Noctilionidae*.

Представители двух «длиннотелых» родов, *Vinuncus* и *Pteropimyobia*, паразитируют на наиболее архаичных летучих мышах – крыланах (*Pteropodidae*) и известны с хозяев, как минимум, 13 родов. Клещи остальных 20 родов связаны с представителями эволюционно продвинутого подотряда *Microchiroptera*. Учитывая большое морфологическое своеобразие клещей родов *Vinuncus* и *Pteropimyobia*, мы полагаем, что миобииды были унаследованы крыланами от общего с микрохироптерами предка, а не перешли на них вторично.

Среди миобиид, связанных с *Microchiroptera*, клещи каждого рода, если не считать нескольких явных и единичных переходов, связаны с хозяевами, принадлежащими к одному семейству. Исключение составляют только клещи родов *Eudusbabekia* и *Phyllostomyobia*. Виды рода *Eudusbabekia* (длиннотелые) и *Phyllostomyobia* (широкоотелые) связаны с хозяевами, относящимися к сестринским семействам *Phyllostomidae* и *Mormoopidae*. Тесные филогенетические связи этих хозяев объясняют распространение паразитирующих на них клещей. По всей видимости, миобииды данных родов совместно обитали еще на общем предке этих рукокрылых.

Микрохероптеры подразделяются на два инфраотряда – *Yinochiroptera* и *Yangochiroptera* (Jones et al. 2002). До сих пор в пределах трибы *Acanthophthiriini* не удалось выявить никаких надродовых группировок, соответствующих данным подотрядам. Возможное объяснение тому кроется в биологии рукокрылых, которые, не создавая себе искусственных убежищ, пользуются природными – пещеры, дупла и т.п., поэтому они зачастую образуют большие скопления, состоящие из представителей разных видов, родов и даже семейств (Кузьякин 1950). Вероятно, на ранних стадиях эволюции микрохироптер, особенно когда их дифференциация была еще не столь сильна, переходы миобиид на хозяев разных таксонов были довольно часты, и затрудняют теперь анализ их паразито-хозяйных связей на надродовом уровне.

Клещи последнего подсем. *Myobiinae* связаны с грызунами. Данное подсемейство включает только «длиннотелых» клещей и представлено девятью родами. В связи с широким использованием молекулярных данных в филогенетике млекопитающих, макрофилогения грызунов претерпевает в настоящее время серьезные изменения, и существующие концепции зачастую противоречат друг другу (см. обзор Carleton and Musser 2005). В настоящее время наиболее принятой является система Карлетона и Массера (Carleton and Musser 2005), вобравшая в себя результаты как морфологических, так и молекулярных исследований.

Миобииды зарегистрированы на представителях 12 из 34 семейств рецентных грызунов. Несмотря на отсутствие ясности в филогенетических отношениях как грызунов, так и паразитирующих на них миобиид, имеющиеся данные позволяют надеяться, что разработка филогении этих клещей позволит пролить свет на ряд ключевых моментов эволюции их хозяев.

Согласно системе Карлетона и Массера (Carleton and Musser 2005), грызуны подразделяются на пять подотрядов – *Anomaluroomorpha*, *Castoromorpha*, *Huysticomorpha*, *Myomorpha* и *Sciuromorpha*. На представителях архаичного сем. *Anomaluridae* (*Anomaluroomorpha*) паразитируют миобииды рода *Idiurobia*. Данные клещи имеют набор довольно примитивных для представителей подсем. *Myobiinae* черт и занимают обособленное положение в системе подсемейства (Bochkov and Fain 2003). Данных о паразитиро-

вании миобиид на грызунах второго семейства подотряда Pedetidae нет. С гистрикоморфными грызунами связаны три рода миобиид, не являющихся близкородственными (Бочков 1999). На грызунах сем. Stenodactylidae (инфраотряд Stenodactylomorphi) обитают клещи монотипичного рода *Gundimyobia*. На представителях близкородственных южноамериканских семейств Octodontidae и Echimyidae (Huchon and Douzery 2001), часто объединяемых в надсем. Octodontoidea (Wood 1985) и относящихся к инфраотряду Nystricognathi, паразитируют клещи рода *Proradfordia* (Fain and Lukoschus 1977). Кроме того, с грызунов африканского сем. Bathyergidae (Nystricognathi) описаны миобииды, относящиеся к монотипичному типовому подроду рода *Cryptomyobia* (Бочков 1999). Среди остальных семейств подотряда миобииды достоверно отсутствуют на грызунах семейств Caviidae, Nystricidae и Myocastoridae, а еще 11 семейств гистрикогнат нуждаются в детальном паразитологическом обследовании. Такой «разнородный» состав миобиид на гистрикоморфах легко объяснить. Грызуны сем. Stenodactylidae (хозяева *Gundimyobia*) относятся к отдельному инфраотряду и на основании молекулярных данных считаются сестринской группой для других гистрикоморф (Adkins et al. 2003). Внутри инфраотряда Nystricognathi выделяют монофилетическую кладу Caviomorpha, представленную гистрикогнатами Нового Света (хозяева *Proradfordia*) и резко отличную от гистрикогнат Старого Света (Huchon and Douzery 2001). Положение сем. Bathyergidae (хозяева *Cryptomyobia* s.str.) среди гистрикогнат Старого Света не определено, его выделяют в отдельный парвотряд (McKenna and Bell 1997) или сближают с семействами Thryonomyidae и Petromuridae (Huchon and Douzery 2001).

Грызуны подотряда Muomorpha, наиболее многочисленного среди грызунов, являются хозяевами миобиид пяти родов. На хозяевах надсем. Dipodoidea, включающего единственное сем. Dipodidae, паразитируют миобииды подрода *Dipodomys* рода *Cryptomyobia*. Наличие хорошо разработанной филогении этих хозяев и миобиид, паразитирующих на них, позволило провести сравнение кладогенезов и показать их почти полное совпадение (Бочков 2001). Монофилия рода *Cryptomyobia* слабо обоснована, и, возможно, подрод *Dipodomys* заслуживает родового

статуса (Бочков 1999). Из шести семейств надсем. Muroidea (второго надсемейства миоморфных грызунов) миобииды отсутствуют только на представителях двух семейств – Calomyscidae и Spalacidae. На хозяевах сем. Muridae миобииды представлены клещами подрода *Austromyobia* (s.str.) (паразиты подсем. Gerbillinae), рода *Myobia*, а также подродов *Radfordia* s. str., *R. (Rattimyobia)* и *R. (Syconycterobia)* – все паразиты подсем. Murinae, и подродов *Radfordia (Acomyobia)* и *R. (Lophurmyobia)* – паразиты подсем. Deomyiinae. Среди этих миобиид клещи песчанок (подрод *Austromyobia*) и виды с деомиин (подроды *Acomyobia* и *Lophurmyobia* рода *Radfordia*) резко отличаются по своей морфологии от клещей с муринов, которые формируют компактную группу (Бочков 1999). С грызунами сем. Cricetidae связаны миобииды трех групп (Бочков 1999). На сестринских подсемействах хомяков Старого Света Cricetinae и полевок Arvicolinae паразитируют клещи подрода *Micritimyobia* рода *Radfordia* (Bochkov 2011). С хомяками Нового Света подсемейств Sigmodontinae и Neotominae связаны, соответственно, клещи подродов *Hesperomyobia* и *Neotomyobia (Radfordia)*, родственные подроду *Microtomyobia* с полевок и хомяков Старого Света (Бочков 1999). На грызунах сем. Nesomyidae паразитируют клещи подродов *Dendromyobia (Austromyobia)* – паразиты подсем. Dendromurinae и *Petromyscobia (Radfordia)* – паразиты подсем. Petromyscinae. С хозяевами сем. Placanthomyidae связаны клещи рода *Anuncomyobia*. Клещи этого рода известны только по неполовозрелым стадиям и нуждаются в переописании.

Очевидно, что таксономический состав рода *Radfordia* и, возможно, *Austromyobia* гетерогенен, и часть подродов явно заслуживает родового статуса, и весь этот комплекс миобиид, таким образом, нуждается в ревизии. Несмотря на существующие трудности и слабо разработанную филогению миобиид с Muroidea, можно заключить, что большинство этих клещей являются близкородственными и, скорее всего, произошли от общих предков, паразитировавших на общих предках муroidей.

На большей части видов подотряда Sciuroomorpha миобииды отсутствуют. Среди представителей подотряда они известны только с грызунов сем. Gliridae (клещи подрода *Graphiurobia* рода *Radfordia*). Клещи данного подрода, несомненно,

филогенетически близки к клещам под родов *Microtomyobia* и *Hesperomyobia*, связанных с Cricetidae. Они широко представлены на соневых всех подсемейств, встречаясь как в Евразии, так и в Африке. Их паразитизм на данных хозяевах можно было бы объяснить вторичным переходом клещей с хомякообразных грызунов на соневых, однако соневые являются одним из древнейших семейств грызунов, чье происхождение датируется поздним палеоценом–ранним эоценом (Hartenberger 1998), в то время как хомякообразные, вероятно, возникли не ранее позднего плиоцена (McKenna and Bell 1997). Таким образом, не менее вероятным представляется переход миобиид, наоборот, с соневых на крицетид на ранней стадии их эволюции или даже еще на общих предков мурид и крицетид, тем более что ранние миоценовые глириды были, по всей видимости, близки к миоморфным грызунам по своей экологии (Hartenberger 1994). Однако эта гипотеза не объясняет отсутствия миобиид на других Sciuognatha, которые были должны получить этих клещей от общего с соневыми предка.

Из вышеприведенного обзора видно, что клещи сем. Myobiidae демонстрируют большей частью высокий уровень филогенетического параллелизма со своими хозяевами. В целом все подсемейства миобиид, связанные с сумчатыми, имеют более архаичные черты, тогда как клещи с плацентарных более специализированы. Исходя из широкого распространения миобиидных клещей на териевых млекопитающих и наличия специфических, не перекрывающихся фаун, свойственных этим группам хозяев, мы можем предположить, что становление этого семейства должно было произойти не позднее нижнего мела – времени предполагаемой дивергенции плацентарных и сумчатых.

Трибы и подсемейства миобиид распространены довольно мозаично и связаны с неблизкородственными отрядами млекопитающих. Как правило, хозяев Myobiidae характеризуют относительно небольшие размеры. Их нет на представителях близкородственного грызунам отряда зайцеобразных – животных в среднем более крупных, чем Rodentia. Среди хозяев, относимых ранее к отряду Insectivora, они зарегистрированы только на наиболее миниатюрных зверьках из отряда Soricomorpha, мелких тенрековых и гимнурах. Все эти данные говорят о приуроченности клещей сем. Myobiidae именно к мелким млекопитаю-

щим. Вероятно, что размеры хозяина определяют какие-то жизненно важные для миобиид факторы, налагающие ограничения на их распространение.

Надсемейство Cloacaroidea. Это немногочисленное надсемейство включает два семейства, представленных исключительно эндопаразитами позвоночных – черепах, птиц (Cloacaridae) и мелких млекопитающих (Epimyodidae).

Паразито-хозяинные связи клещей надсем. Cloacaroidea до сих пор являются интригующей проблемой. Клещи этого надсемейства демонстрируют высокий уровень специфичности к хозяевам. Семейства и подсемейства клоакарид связаны с такими филогенетически удаленными ветвями позвоночных, как черепахи (Cloacarinae), птицы (Pneumophaginae) и млекопитающие (Epimyodidae). Возможны две альтернативные гипотезы возникновения паразитических связей клещей этого надсемейства. В соответствии с первой гипотезой, предложенной Бочковым (2002), сестринские отношения между Cloacaridae и Epimyodidae являются следствием паразитизма их общего предка на архаичных амниотах до их дивергенции на синапсид (предки млекопитающих) и диапсид (предки черепах и птиц). В этом случае более архаичные по сравнению с клоакаридами черты Epimyodidae объяснимы более ранней дивергенцией их хозяев синапсид от общего с другими амниотами эволюционного ствола. Альтернативным объяснением является более поздний переход предков эпимиодецид, еще не утративших некоторые черты, свойственные свободноживущим клещам, с диапсид на синапсид, хищников или падальщиков. Наконец, имеется некоторая вероятность, что синапоморфии, связывающие Cloacaridae и Epimyodidae, выработались конвергентно, вследствие эндопаразитического образа жизни. В этом случае паразитизм клещей этих двух семейств возник независимо на черепахах и птицах (Cloacaridae) и на млекопитающих (Epimyodidae). Последняя гипотеза, однако, не имеет на сегодняшний день «морфологической поддержки» (Bochkov and OConnor 2008b).

Семейство Epimyodidae (Рис. 17). Все четыре ныне известных вида сем. Epimyodidae принадлежат к одному роду *Epimyodex* и являются эндопаразитами подкожной ткани полевок (Cricetidae), кротов (Talpidae) и землероек (Soricidae) (Bochkov 2009). Как и в случае с

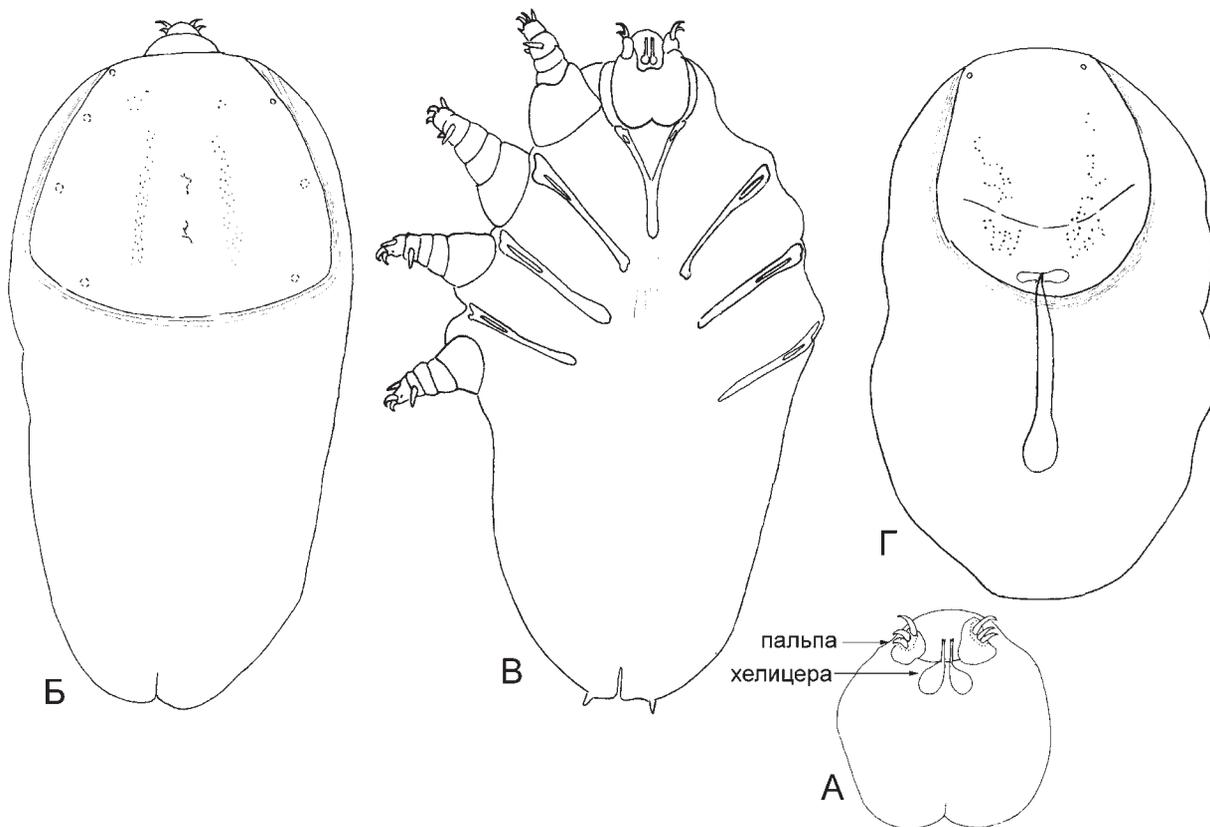


Рис. 17. Внешний вид клещей сем. Epimyoedecidae. *Epimyoedex soricis*: А – гнатосома вентрально, Б – самка дорсально, В – то же вентрально, Г – идиосома самца дорсально.

клоакаринами, эти клещи, видимо, распространяются через урогенитальную систему венерическим путем. Представляется вероятным, что эпимиодециды довольно широко распространены на различных мелких млекопитающих, однако небольшие размеры, слабая склеротизация и эндопаразитический образ жизни серьезно затрудняют обнаружение и сбор данных клещей.

Надсемейство Cheyletoidea. Среди клещей этого надсемейства только сем. Cheyletidae включает как свободноживущих хищников, так и постоянных паразитов, в то время как остальные семейства представлены исключительно постоянными паразитами млекопитающих и птиц. Согласно недавно предложенной гипотезе филогении данного надсемейства (Bochkov 2008), хейлетоидеи распадаются на две монофилетические линии: Cheyletidae (хищники и паразиты млекопитающих и птиц) – Syringophilidae (паразиты очин

перьев птиц) (I) и Harpirhynchidae (паразиты птиц и змей) (Demodecidae–Psorergatidae, внутрикожные паразиты млекопитающих) (II).

Линия I. Семейство Cheyletidae (Рис. 18). Данное семейство представлено как хищниками, так и постоянными эктопаразитами наземных позвоночных, млекопитающих и птиц (Волгин 1969). В настоящее время оно насчитывает более 380 видов 74 родов и является наиболее многочисленным в пределах надсем. Cheyletoidea (Bochkov 2009).

Хейлетиды имеют мировое распространение и известны из широчайшего спектра биотопов. Их можно встретить в почве, растительной подстилке и на живых растениях, в колониях насекомых, в гнездах млекопитающих и птиц. В семействе имеются все переходные формы от свободноживущих хищников до узкоспецифичных эктопаразитов теплокровных позвоночных.

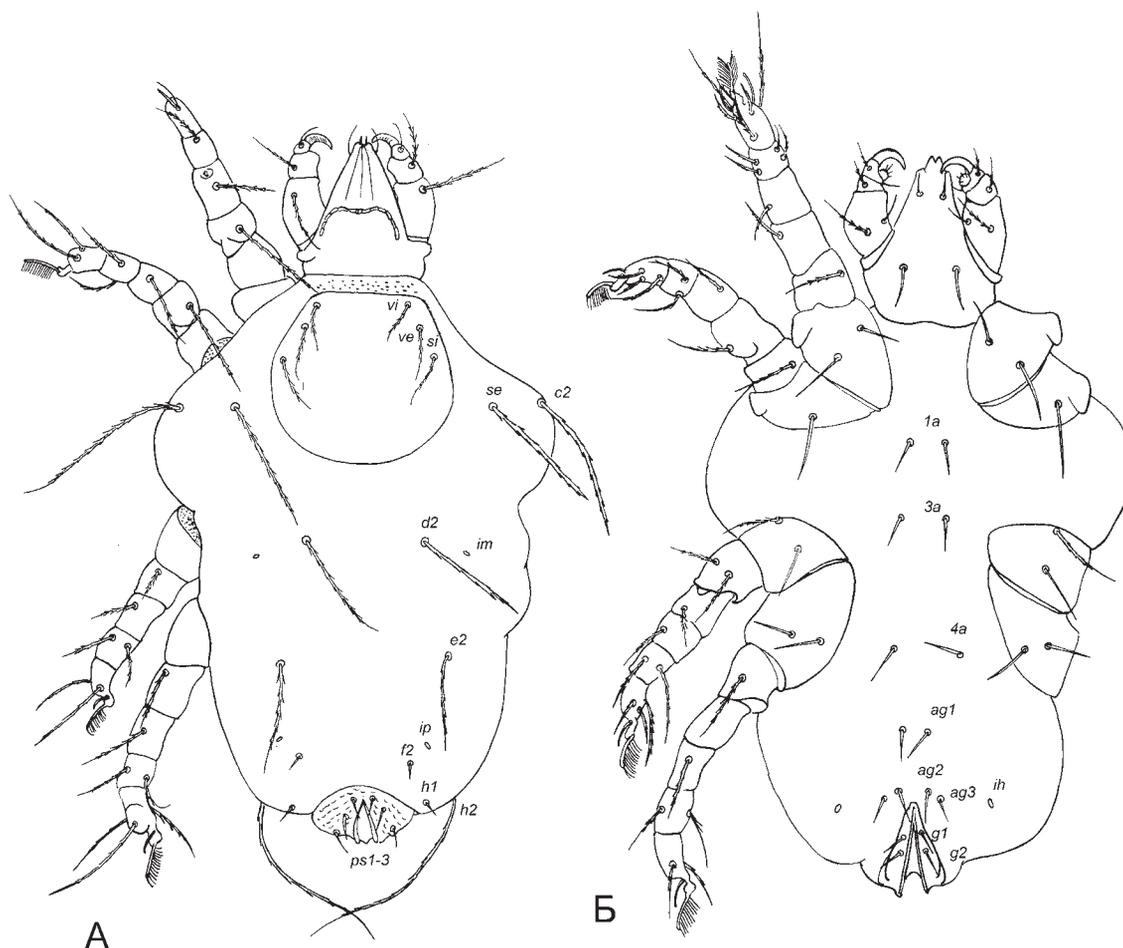


Рис. 18. Внешний вид паразитических клещей сем. Cheyletidae. Самка *Eucheyletiella* sp.: А – дорсально, Б – вентрально.

Большинство триб паразитических хейлетид не являются близкородственными, и, следовательно, паразитизм независимо возникал в разных ветвях семейства (Bochkov 2009).

Из примерно 380 видов хейлетид, описанных ныне, более 290 видов 56 родов (78%) представлены хищниками, и 85 видов 18 родов (22%) являются эктопаразитами птиц и млекопитающих. Вероятно, хищные предки хейлетид обитали в почвенной подстилке, из которой в дальнейшем шло их расселение, породившее специализированные фауны хейлетид растений, гнезд позвоночных животных, а затем уже и паразитов самих позвоночных. Переход хейлетид от гнездового хищничества к паразитизму и определил круг их хозяев. Хейлетиды отсутствуют на рептилиях, по-

скольку большинству этих хозяев не свойственно сооружать постоянные гнезда.

Паразиты млекопитающих насчитывают 8% от общего числа видов в семействе – 31 вид 12 родов 5 триб.

Хейлетиды млекопитающих – весьма разнообразная и сборная в таксономическом отношении группировка, представленная пятью трибами. Специализация хейлетид млекопитающих, по-видимому, развивалась в трех основных направлениях. Триба *Chelonotini* (4 рода) включает четыре вида, связанные с ориентальными белками (*Sciuridae*). Хелонотины – слабо специализированные в морфологическом отношении паразиты, сохранившие многие черты своих хищных предков. В тоже время они обладают и рядом весьма

продвинутых признаков, каковыми являются выросты на лапках и коксах, расширенные когти пальп и др. Самки клещей трибы *Chelonotini* населяют уши грызунов, тогда как самцы и неполовозрелые стадии этих клещей не известны и, вероятно, являются нидиколами беличьих гнезд. Случай, когда самки являются паразитами, а самцы и неполовозрелые стадии, вероятно, хищничают, уникален для элеутеренгон.

Клещи трибы *Niheliini* (11 видов 4 родов) характеризуются хорошо развитыми зажимами и выростами пальп, с помощью которых они закрепляются на коже (виды рода *Criokeron*) и в шерсти своих хозяев (все остальные клещи), и представляют второе направление паразитизма хейлетид млекопитающих. Эти клещи связаны с мелкими древолазающими хозяевами – виды рода *Sciurocheyla* с беличьими, *Criokeron* с тупайями и *Galagocheles* с галаго. С этих хозяев предки рода *Nihelia*, наверное, и перешли на мангустов (*Hesperidae*), которые время от времени охотятся на древолазающих животных (Taylor and Meester 1993). Таким образом, являясь видоспецифичными, нихелиины не демонстрируют филогенетического параллелизма со своими хозяевами на надродовом уровне, будучи связаны, скорее, с хозяевами определенной экологической группы древолазов (Bochkov et al. 2006).

Паразиты кожных покровов представляют собой третье направление эволюции хейлетид млекопитающих и принадлежат к двум филогенетически далеким трибам. Виды трибы *Cheyletiellini* (2 рода) связаны с зайцеобразными (*Lagomorpha*). Для хейлетиеллин также свойственно паутинопрядение. Они прикрепляют свои яйца к волосу с помощью липкого секрета и дополнительно обматывают клейкими нитями (Дубинина и Бочков 1989).

Род *Cheyletiella* включает шесть видов. Из них четыре вида паразитируют на зайцах и кроликах (*Leporidae*), один вид известен с собак, а один вид – с кошек. Паразитизм видов этого рода на хищных имеет явно вторичное происхождение. Клещи рода *Eucheyletiella* связаны с пищухами (*Ochotonidae*). Большинство представителей этого рода являются моноксенными паразитами.

Триба *Teinocheylini* включает только один род *Teinocheylus* (2 вида). Клещи данной трибы являются, по-видимому, наиболее специализированными среди хейлетид млекопитающих. Их хозя-

ева – африканские грызуны сем. *Stenodactylidae*, представители, вероятно, старейшей группы среди гистрикоморфных грызунов (Hartenberge 1985). Тело этих клещей сильно вытянуто, щетинки тела приобрели ланцетовидную форму, сходную с таковой у весьма специализированных эктопаразитов сем. *Myobiidae*. Когти последней пары ног исчезли. Стадия личинки протекает в яйце, из которого выходит протонимфа.

Интересно рассмотреть возможные причины крайне мозаичного распространения хейлетид по таксонам млекопитающих. Хейлетида так же, как и *Myobiidae*, связаны с относительно мелкими млекопитающими: среди приматов они паразитируют на галаго, а среди хищных – на мелких мангустах. Миобииды, без сомнения, являются более древними и глубоко специализированными паразитами, чем хейлетида. Их строение претерпело большие изменения вследствие паразитического образа жизни (Fain 1994).

Единственным отрядом, на представителях которого совместно обитают клещи этих двух семейств, являются грызуны, однако и в этом случае они, как правило, паразитируют на хозяевах, относящихся к разным таксонам. *Cheyletidae* связаны с грызунами свободного от миобиид семейства беличьих. На наиболее богатом представителями среди грызунов инфраотряде *Myomorpha*, на котором широко распространены *Myobiidae*, хейлетида достоверно не зарегистрированы. Известен только один случай обитания этих клещей на хозяевах, относящихся к одному таксону ниже ранга отряда – *Ctenodactylus gundii* (*Ctenodactylidae*). Питание лимфой, меж- и внутриклеточным содержимым живых клеток эпителия (Акимов и Горголь 1990) и образ жизни хейлетид млекопитающих близок к таковому *Myobiida*, поэтому мозаичное распространение *Cheyletidae* по таксонам млекопитающих может быть частично объяснено конкурентными отношениями между ними и миобиидами. Будучи, без сомнения, более молодыми паразитами, чем миобииды, хейлетида смогли распространиться в большинстве случаев только на тех группах этих хозяев, которые по каким-либо причинам свободны от миобиид. Другая причина мозаичного распространения этих клещей заключается в их многократном переходе к паразитизму на разных группах млекопитающих. Обитание в гнездах потенциальных хозяев и высокая эколо-

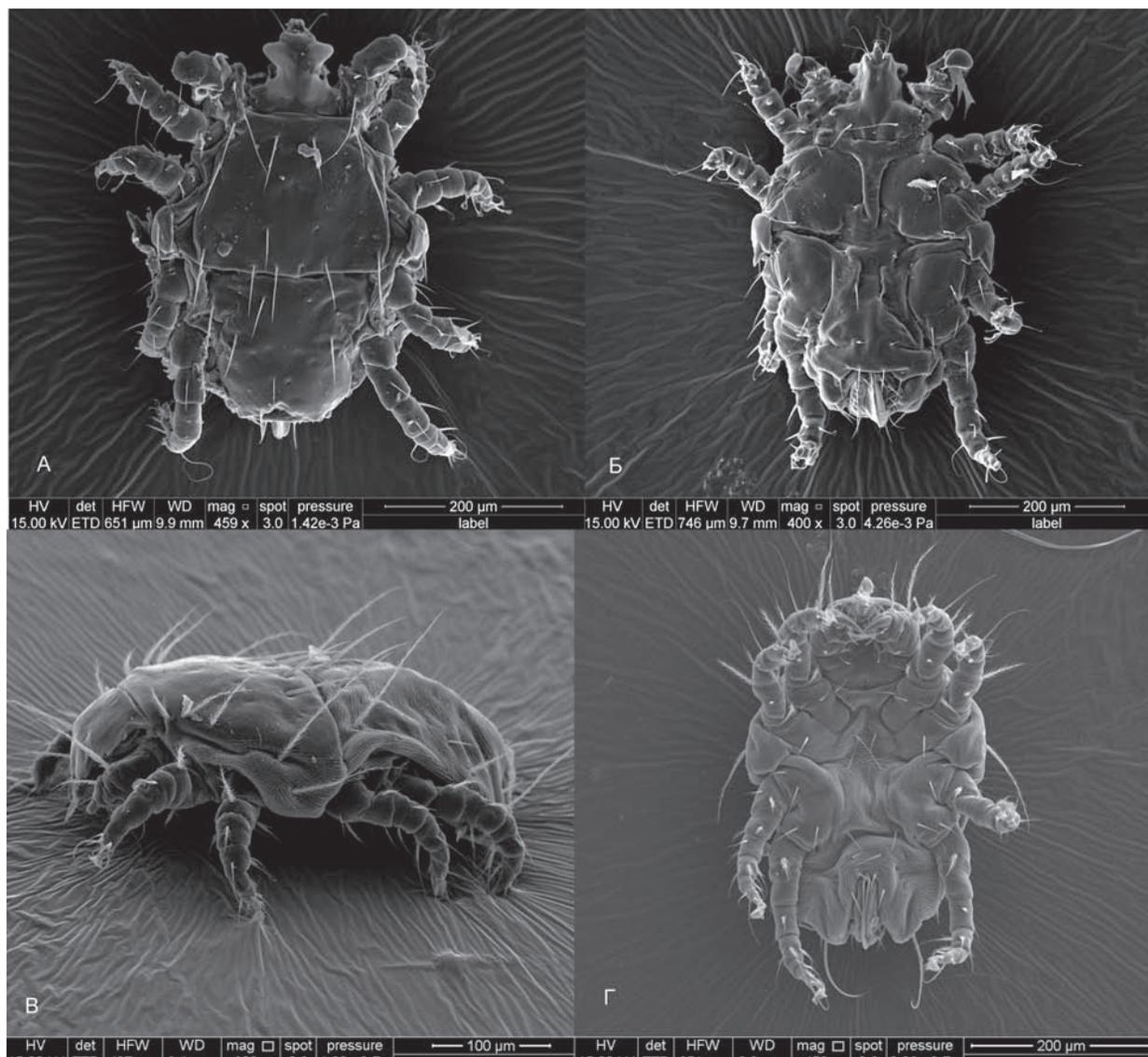


Рис. 19. Внешний вид паразитических клещей сем. Cheyletidae (SEM фото). *Galagocheles* sp.: А – самка дорсально, Б – то же вентрально; *Cheyletiella* sp.: В – самка сбоку, Г – то же вентрально.

гическая пластичность хейлетид сделали такой переход сравнительно легким. Именно поэтому паразитизм независимо и в разное время возник в нескольких линиях этих клещей.

Линия II. Хейлетоидные клещи, принадлежащие к филогенетической линии II, представлены двумя ветвями. Первая ветвь состоит из клещей сем. *Nargirhynchidae* – эндо- и эктопаразитов птиц и змей. Вторая ветвь включает в себя два семейства внутрикожных паразитов млекопитающих – *Demodocidae* и *Psorergatidae*. Исходя из

гипотезы филогенетических связей и широкого распространения этих клещей по таксонам птиц и млекопитающих, было выдвинуто предположение о том, что предок этой линии мог паразитировать еще на общем предке птиц и млекопитающих (Бочков 2002). Косвенным аргументом глубокой древности связей хейлетоидов и позвоночных служит находка яиц клещей на перьях из нижнего мела в северо-восточной Бразилии (Martill and Davis 1998). Авторы находки считают, что эти яйца были отложены перьевыми клещами

(Astigmata). Однако округлая форма яиц свидетельствует, скорее, об их сходстве с таковыми хейлетоидей, а не с вытянутыми яйцами перьевых клещей. Proctor (2003), правда, полагает, что, возможно, данное перо находилось в воде, и эти яйца были отложены рачками-остракодами (Ostracoda).

Другой путь – независимое происхождение харпиринхид и Demodecidae–Psorergatidae от близкородственных свободноживущих предков-нидиолов или вторичный переход с птиц на млекопитающих (или в обратном направлении). Причем клещи филогенетической ветви, представленной семействами Psorergatidae и Demodecidae, вероятно, сформировались на ранних териевых млекопитающих, до их разделение на сумчатых и плацентарных.

Семейство Psorergatidae (Рис. 20). Дисконидные клещи сем. Psorergatidae – весьма специфичные моно- или стеноксенные внутрикожные паразиты, зарегистрированные на плацентарных млекопитающих 25 семейств девяти отрядов всех трех основных клад. К настоящему времени известно около 70 видов псорергатид, относящихся к трем родам. Все они приурочены к одному или нескольким видам хозяев в пределах одного рода. В роде *Psorergates* известны случаи сингоспитальности двух видов клещей с различной локализацией. Например, на *Pitymys duodecimcostatus* (Rodentia: Cricetidae) описан случай одновременного паразитирования видов *Psorergates auricola* на ушах и *P. pitymidis* – на ногах (Lukoschus et al. 1967).

Виды рода *Psorergates*, центрального рода семейства, связаны с млекопитающими трех отрядов и разделены на несколько групп, монофилия которых подтверждена кладистическим анализом (Giesen 1990). На сорикоморфах паразитируют клещи группы *insectivora*. На грызунах подотряда Sciuromorpha обитают представители двух групп видов. С беличьими сем. Sciuridae связаны виды группы *sciuricola*. Паразитизм *Psorergates tupaiae* на *Tupaia dorsalis* (Tupaiaidae) – вида также входящего в данную группу, является следствием вторичного перехода клещей группы *sciuricola* с тропических белок на тупай. Эти хозяева ведут сходный образ жизни, обитая на деревьях. Виды второй группы *gliricola* приурочены к соневым (Gliridae). Остальные три группы видов рода *Psorergates* паразитируют на грызунах подотряда

Myomorpha. Клещи группы *dissimilis* связаны с хомякообразными (Cricetidae). Паразитизм *Psorergates micromydis*, относящегося к этой группе, на *Micromys minutus* (Muridae), по-видимому, есть следствие вторичного перехода с хомякообразных. Клещи группы *muricola* связаны с мышинными (Muridae), и единственный случай паразитизма на хомякообразных (*Psorergates agrestis* на *Microtus agrestis*) можно объяснить вторичным переходом с мышинных. Клещи последней группы *apodemi* связаны как с мышинными (3 вида клещей), так и с хомякообразными (6 видов клещей), и определить первичных хозяев для клещей этой группы в настоящее время не представляется возможным.

Клещи рода *Psorergatoidea* связаны исключительно с рукокрылыми подотряда Microchiroptera. Кладограмма, построенная Гиезенем (Giesen 1990) для видов этого рода, хорошо согласуется с их распределением по хозяевам. Практически все виды, входящие в тот или иной кластер, приурочены к одному семейству рукокрылых. Однако связи между видовыми группировками клещей не отражают кладистических отношений между семействами рукокрылых, причиной чего может являться крайняя скудость наших данных о биоразнообразии этих клещей.

Род *Psorobia* – парафилетический таксон, включающий наиболее примитивные виды семейства, паразитирующие на млекопитающих шести неродственных отрядов. В кладограмме Гиезена (Giesen 1990) виды этого рода образуют три группы. Первые две группы представлены отдельными ветвями, которые коренятся в основании кладограммы и содержат каждая один вид, соответственно, с прыгунчиков и парнокопытных. Последняя группа образует «хеннигову гребенку», включающую виды, обнаруженные на остальных хозяевах – хищных, грызунах, зайцеобразных и приматах.

Поскольку клещи рода *Psorobia* являются наиболее морфологически архаичными, сохранившими в своем строении ряд щетинок, исчезнувших у других представителей семейства (Giesen 1990), их настоящее мозаичное распространение по представителям плацентарных млекопитающих можно объяснить паразитизмом еще на предках этой группы. Интересно, что в пределах отряда грызунов виды рода *Psorobia* паразитируют, в отличие от клещей рода *Psorergates*, на представи-

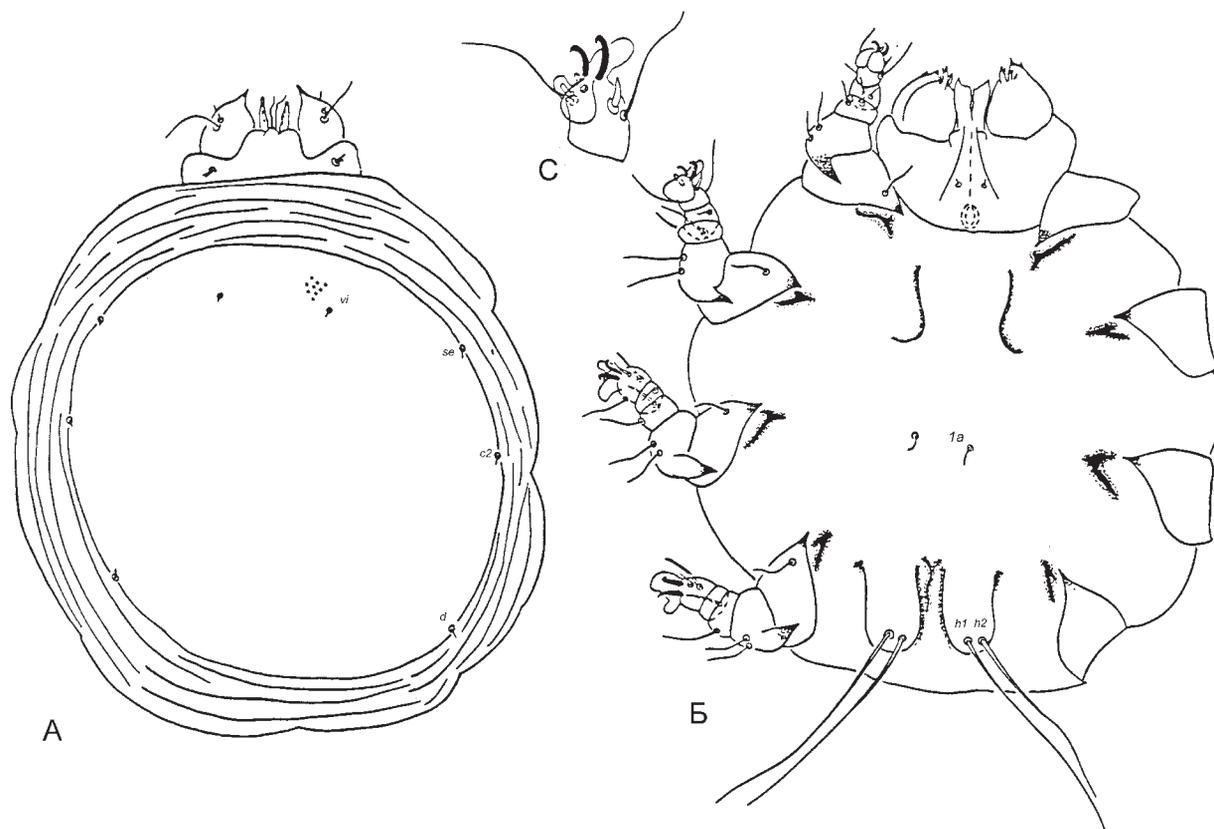


Рис. 20. Внешний вид клещей сем. Psorergatidae. Самка *Psorergates apodemi*: А – дорсально, Б – вентрально, лапка I вентрально.

телях сем. Castoridae (Castoromorpha) и на представителях инфраотряда Hystricognathi (семейства Bathyergidae и Hystricidae), но отсутствуют на наиболее продвинутых грызунах подотряда Muomorpha (missing of the boat).

Резюмируя все сказанное выше, можно заключить, что, судя по распространению псорергатид по хозяевам, реальное биоразнообразие этого семейства очень высоко, и, учитывая, что большинство видов плацентарных млекопитающих имеет хотя бы один вид этих клещей, число видов в этом семействе может превысить 4000. С другой стороны, несмотря на такое потенциальное видовое богатство, большинство родов этого семейства, вероятно, уже выявлено. Отсутствие псорергатид на сумчатых объясняется относительно слабой изученностью паразитофауны последних, и мы полагаем, что формирование этого семейства происходило еще на общих предках сумчатых и плацентарных млекопитающих, тогда как отсутствие

псорергатид на крыланах, хозяевах довольно хорошо исследованных в отношении паразитических акариформных клещей, пока трудно объяснить.

Семейство Demodecidae (Рис. 21). Червеобразные клещи сем. Demodecidae являются морфологически более специализированными, чем Psorergatidae, в особенности это касается их неполовозрелых стадий, идиосома которых зачастую несет пару мощных латеральных выростов. Эти паразиты населяют в основном волосные фолликулы и кожные железы, но встречаются и в верхних слоях эпидермиса (Nutting 1985; Bukva 1991). Известны также случаи их обнаружения в передней части эпителия кишечного тракта и клиторальных железах домашней мыши (Bukva 1991). В настоящее время демодециды известны как с сумчатых, так и с плацентарных млекопитающих, принадлежащих к 32 семействам 15 отрядов, и зарегистрированы на представителях большинства основных клад этих хозяев.

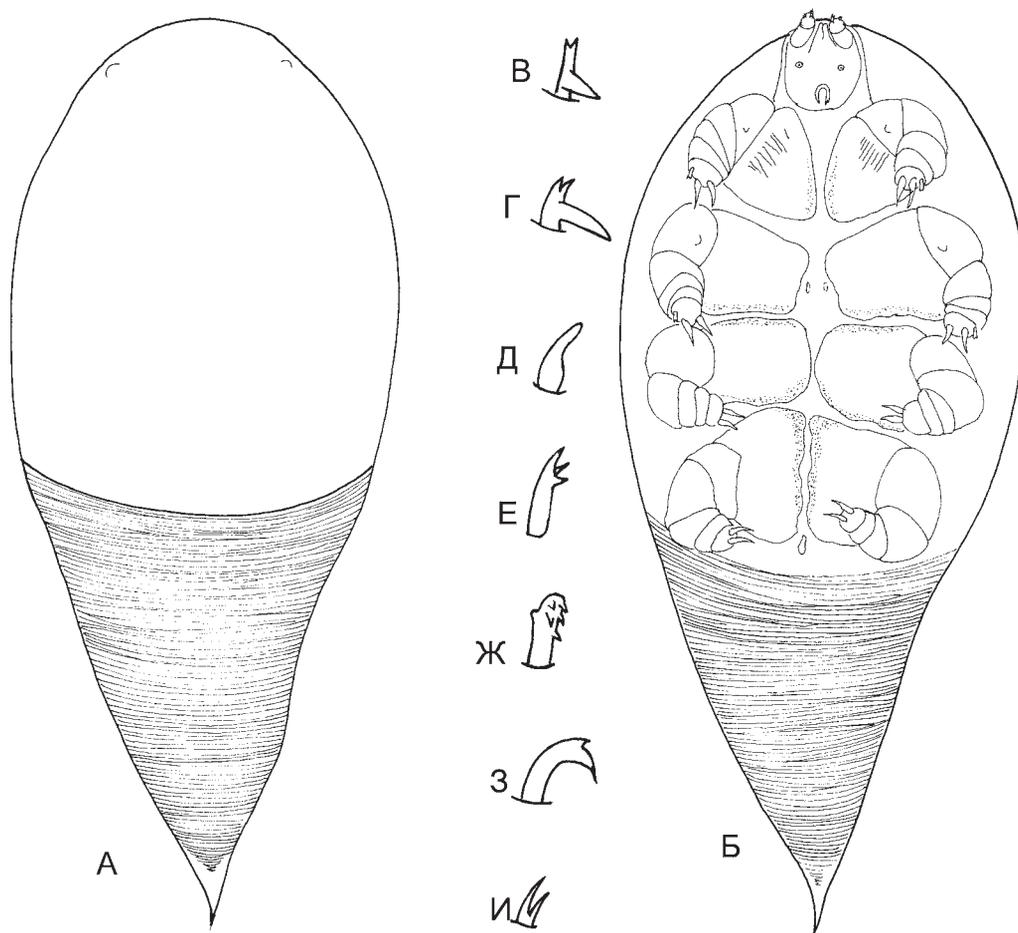


Рис. 21. Внешний вид клещей сем. Demodecidae. Самка *Rhinodex baeri*: А – дорсально, Б – вентрально; когти ног В–И: В – *Demodex*, Г – *Soricidex*, Д – *Rhinodex*, Е – *Pterodex*, Ж – *Ophthalmodex*, З – *Stomatodex*, И – *Apodemodex*.

Следует ожидать, что почти все виды териевых млекопитающих имеют, как минимум, один вид демодецид, и поэтому реальное число видов в этом семействе может составлять порядка 5000 (Bukva 1991). Как правило, каждый вид демодецид приурочен к одному виду хозяина (Nutting and Desch 1979). Известны, однако, случаи нахождения клещей одного вида с таксономически близких, но самостоятельных видов хозяев: *Demodex nanus* на крысах *Rattus norvegicus* и *R. rattus* (Muridae) (Desch 1987), *Demodex kutzeri* на оленях *Cervus elaphus* и *C. nippon* (Cervidae) (Bukva 1987) и *Demodex bovis* на быке и бизоне (Izdebska 2006). Сингоспительность широко распространена у демодецид, и на одном виде хозяина, как правило,

обитают от двух до трех видов клещей одного рода, локализация которых всегда отлична. Для 64% из описанных видов рода *Demodex* зарегистрировано совместное обитание на хозяине (Nutting and Desch 1979). Яркие примеры совместного обитания этих клещей – обнаружение на человеке двух самостоятельных видов: *Demodex folliculorum* (волосные фолликулы) и *D. brevis* (сальные железы) или трех видов рода *Demodex* на корове и двух на овце (Bukva 1991). Виды из различных типов местообитаний отличаются между собой характером морфологических адаптаций (Bukva 1991, 1996). Причем представители рода *Demodex*, обладающие наиболее генерализованными для этого семейства признаками, обитают в волосных

фолликулах, на основании чего этот тип местобитаний считается исходным для Demodecidae (Nutting 1985).

Виды рода *Demodex* (86 валидных видов) наиболее широко распространены по таксонам хозяев; они зарегистрированы на представителях 31 семейства 13 отрядов млекопитающих, населяя в основном различные кожные железы. В своей статье, посвященной распределению клещей рода *Demodex* по хозяевам, Наттинг и Деш (Nutting and Desch 1979) высказали мнение, что демодексы являются надежными индикаторами филогении хозяев на всех таксономических уровнях. Иллюстрацией к данному высказыванию послужило иерархическое упорядочивание ими признаков данных клещей, с помощью которого можно выделить видовые группировки, в свою очередь, соответствующие таксономическим подразделениям хозяев (Nutting and Desch 1979). Высокая специфичность демодексов не вызывает сомнений. Однако приведенное утверждение о соответствии надвидовых группировок демодексов таковым хозяев звучит, скорее, как декларация, поскольку формально такие группировки не были выделены, а виды, входящие в них, перечислены. Для иллюстрации соответствия групп клещей родам, семействам и более высоким таксономическим категориям млекопитающих этими авторами были использованы лишь отдельные примеры сходства видов клещей с филогенетически близких хозяев. Тогда как действительно убедительным примером наличия параллельной эволюции между клещами этого рода и их хозяевами была бы детальная система *Demodex* или схема их кладистических отношений для сопоставления с филогенией хозяев. Полученные в дальнейшем данные указывают на высокую вероятность параллельного возникновения признаков, обладающих, по мнению Наттинга и Деша (Nutting and Desch 1979), высоким филогенетическим значением (Bukva 1982). Кроме того, использование авторами в своих построениях большого числа неописанных «видов» делает анализ их данных весьма затруднительным.

Помимо *Demodex*, семейство включает еще шесть малочисленных родов: клещи рода *Ophthalmodex* паразитируют в эпителии век, роговице и слезных протоках рукокрылых и грызунов шести семейств; *Stomatodex* – в ротовой полости и пищевом тракте приматов и рукокрылых четырех семейств; *Rhinodex* – в носовой полости при-

матов сем. Galagidae; *Soricidex* и *Apodemodex* – в волосяных фолликулах землероек сем. Soricidae; а *Pterodex* в кожном эпителии крыланов (Pteropodidae). К сожалению, накопленные к настоящему времени данные не позволяют сделать каких-либо серьезных заключений о действительном распространении клещей этих родов (Bochkov 2009).

Широкое распространение демодецид по различным таксонам хозяев и их строгая специфичность позволяет заключить, что формирование семейства, а, возможно, и обособление некоторых родов (*Demodex*, *Stomatodex*), происходило еще на общих предках сумчатых и плацентарных млекопитающих. Клещи сем. Demodecidae, являясь в большинстве случаев строго моноксенными паразитами, могут выступать как видовые маркеры своих хозяев. Вполне возможно, что их надвидовые группировки отражают, хотя бы частично, филогенетические связи млекопитающих. Однако, как из-за слабой разработанности надвидовой систематики демодецид, так и недостаточности знаний по их реальному распространению на хозяевах, гипотеза о параллелизме филогений демодецид и их хозяев остается во многом умозрительной. Серьезным препятствием к созданию надвидовой системы остается относительно «бедный» набор морфологических признаков, многие из этих признаков (особенно редукции) имеют высокую вероятность гомеопластического происхождения (Bukva 1991). Вероятно, ведущую роль в филогенетике демодецид будут играть молекулярные методы.

4.2.2. Паразито-хозяйинные связи клещей парвотряда Psoroptidia и млекопитающих

Первые псороптидии, вероятно, были нидиколами-сапрофагами гнезд теплокровных позвоночных, причем, судя по молекулярным данным, эта группа возникла не позднее верхней юры (Dabert et al. 2010). Большинство этих клещей обладает грызущими клешневидными хелицерами и питается отмершими тканями хозяина или волосяной смазкой. Псороптидии подразделяются на четыре надсемейства – «низшие» псороптидии Pterolichoidea (паразиты птиц), «высшие» псороптидии – Analgoidea (паразиты птиц), Psoroptidea (паразиты птиц и два семейства, чьи представители вторично перешли на млекопитающих с птиц –

Psoroptidae и Lobalgidae) и Sarcoptoidea (паразиты млекопитающих) (Bochkov and Mironov 2011). Клещи парвотряда широко представлены как на сумчатых, так и на плацентарных млекопитающих, и первично или вторично отсутствуют на Monotremata.

Надсемейство Sarcoptoidea. Данное надсемейство представлено клещами 12 семейств, связанными исключительно с млекопитающими. Они широко распространены на териевых млекопитающих и первично или вторично отсутствуют на Monotremata. Принимая во внимание тот факт, что сумчатые и плацентарные имеют собственную богатую фауну саркоптоидов, можно предположить, что переход к паразитизму предков этого надсемейства произошел еще в гнездах териевых млекопитающих до их дивергенции на Eutheria и Metatheria (Кэрролл 1993; Ji et al. 2002; Luo et al. 2003). Остается не ясным, перешли ли предки саркоптоидов к паразитизму на млекопитающих из их гнезд независимо от остальных псороптидий (Bochkov and Mironov 2011), либо на ранних этапах эволюции териевых млекопитающих предок этого надсемейства перешел на этих хозяев с птиц (Klimov and OConnor 2008, 2013; Dabert et al. 2010).

Саркоптоиды распадаются на две основные клады (Bochkov and Mironov 2011). В обеих кладах наиболее рано дивергировавшие ветви представлены обитателями кожи. Это не удивительно, поскольку именно кожа была, по-видимому, первоначальным местообитанием псороптидий млекопитающих (Бочков 2007).

Клещи первой клады, включающей Sarcoptidae–Rhyncoptidae (оба семейства – паразиты териевых млекопитающих), Myocoptidae (паразиты грызунов) и Listropsoralgidae (в основном, паразиты сумчатых), перешли от кожного паразитизма, наблюдаемого у Myocoptidae и Listropsoralgidae, к обитанию в фолликулах (Rhyncoptidae) и коже (Sarcoptidae). Сем. Chirorhynchobiidae, вероятно, принадлежит той же кладе. Эти клещи прикрепляются с помощью гипертрофированной гнатосомы к краю крыловой мембраны рукокрылых.

Наиболее рано дивергировавшая ветвь второй клады саркоптоидов представлена кожными клещами сем. Dromiciocoptidae, являющимися паразитами южноамериканских сумчатых. Остальные семейства этой клады включают либо волосяных клещей семейств Atopomelidae,

Chirodiscidae и Listrophoridae, либо клещей, обитающих в респираторных проходах хозяев – Gastronyssidae, Lemurnyssidae и Pneumocoptidae. Во всех семействах волосяных клещей идиосома уплощена дорсовентрально или субцилиндрическая. Предположительно, первый тип является «промежуточным» между уплощенной идиосомой истинных кожных клещей и продвинутых обитателей шерсти, обладающих субцилиндрической идиосомой (Бочков 2007; OConnor 2009). Вероятно, переход от обитания на коже к обитанию на волосе произошел независимо в каждом из трех семейств волосяных клещей. Это объясняет принципиальную разницу в их аппаратах прикрепления: исчерченные поля кокс I–II у Atopomelidae, модифицированные ноги I и II, несущие прикрепительные мембраны у Chirodiscidae, и межкоккальные прикрепительные выросты у Listrophoridae.

История паразитических отношений с Mammalia в разных семействах Sarcoptoidea включала в себя как параллельную эволюцию с различными группами териевых млекопитающих, так и множество вторичных переходов с хозяев одних отрядов на других, сопровождавшихся длительной сопряженной эволюцией на новых хозяевах. Распространение семейств этих клещей определяется сложнейшим комплексом факторов, таких как филогенетические и экологические связи их хозяев, изменения в образе жизни или преобразования морфологии хозяев, а также факторами окружающей среды – температурой, влажностью и т.д. Практически не исследованными остаются случаи возможного конкурентного вытеснения клещами одних семейств другими, принадлежащими к одному морфоэкоотипу. Так, например, клещи архаичных семейств волосяных клещей Atopomelidae и Chirodiscidae почти не встречаются на хозяевах одной группы, тогда как клещи более продвинутого сем. Listrophoridae делят с Atopomelidae ряд групп хозяев, зачастую даже встречаясь на одной особи. Причем у листрофорид не зарегистрировано общих видов хозяев с представителями сем. Chirodiscidae.

Семейство Sarcoptidae (Рис. 22). Включает более 110 видов 16 родов, относящихся к трем подсемействам. Филогения семейства детально реконструирована (Klompfen 1992). Данное семейство представлено весьма специализированными клещами, принадлежащими к кожероющему

морфозотипу. Эти клещи обладают округлой идиосомой и короткими ногами. Лапки ног первой пары несут модифицированную шиповидную щетинку, служащую для рытья в коже хозяина. Самки и неполовозрелые стадии саркоптид проделывают ходы или просто частично внедряются в кожу своих хозяев. При расселении на хозяине или при переходе на других хозяев саркоптиды активно перемещаются по поверхности кожи. Клещи семейства зарегистрированы как на сумчатых (подсем. *Diabolipectinae*), так и на плацентарных млекопитающих (подсемейства *Sarcoptinae* и *Teinocoptinae*) (Рис. 23).

Весьма своеобразное подсем. *Diabolipectinae* представлено всего четырьмя видами, относящимися к родам *Diabolipectes*, *Macropodicoptes* и *Satanicoptes*. Они известны с хищных австралийских сумчатых сем. *Dasyuridae* (*Dasyuromorphia*) и растительноядных австралийских сумчатых семейств *Vombatidae* и *Macropodidae* (*Diprotodontia*). По своей морфологии эти клещи резко отличаются от представителей двух других подсемейств и явно изначально связаны с сумчатыми. Нахождение новых представителей подсем. *Diabolipectinae* на сумчатых вполне вероятно.

В подсем. *Sarcoptinae* три рода связаны с обезьянами инфраотряда *Simiiformes*. Виды рода *Prosarcoptes* паразитируют на обезьянах сем. *Cercopithecidae* в Африке и Азии. Клещи монотипичного рода *Kutzerocoptes* известны с южноамериканских *Cebidae*, в то время как клещи монотипичного рода *Sarcoptes* имеют более сложное распространение по хозяевам. Вероятно, данные клещи были изначально связаны с человекообразными обезьянами сем. *Hominidae*, включая человека (Fain 1968). В дальнейшем они перешли с человека на одомашненных млекопитающих, а уже с них – на диких животных. Подобная схема распространения чесоточных зудней хорошо видна на примере Австралии. Попав туда с человеком (и/или собакой) и, уже в сравнительно недавнем прошлом, с одомашненными плацентарными млекопитающими, эти клещи перешли на сумчатых хозяев, особенно распространившись на вомбатах сем. *Vombatidae* (Skerratt et al. 2002). Будучи весьма экологически пластичным видом, *S. scabiei* к настоящему времени обитает на представителях более чем 16 семейств девяти отрядов млекопитающих (Fain 1968; Klompen 1992), но в действительности круг хозяев этого вида, веро-

ятно, даже шире. Чесоточные клещи образуют на многих хозяевах морфологические формы, которые ранее описывались как варианты или даже самостоятельные виды. Эти формы, однако, оказались проявлением фенотипической изменчивости (Fain 1968). Молекулярные данные (Berrilli et al. 2002) подтверждают это заключение Фэна (Fain 1968). Клещи рода *Trixacarus* известны с грызунов семейств *Muridae*, *Cricetidae*, *Caviidae* и *Nesomyidae* из Европы, Южной Америки и Мадагаскара. Предок этого рода, вероятно, перешел на грызунов с приматов, поскольку все остальные виды подсемейства связаны с данными хозяевами. Этот переход должен был произойти, по крайней мере, до колонизации Мадагаскара грызунами сем. *Nesomyidae* приблизительно 20 млн лет назад (Poux et al. 2005).

Клещи подсем. *Teinocoptinae* большей частью связаны с рукокрылыми. На сегодняшний день клещи этого подсемейства описаны с восьми семейств рукокрылых, но в действительности они, вероятно, представлены на большинстве семейств данных хозяев. Клещи пяти родов связаны исключительно с крыланами (*Pteropodidae*). Клещи рода *Nycteridocoptes* также, вероятно, первоначально связаны с крыланами, поскольку 11 видов данного рода паразитируют на этих хозяевах; остальные два вида известны с *Vespertilionidae* и два – с *Rhinolophidae*. Среди тайнокоптин большинство вторичных переходов известно в обширном роде *Notoedres* (45 видов). Причем с рукокрылыми связаны 34 вида этого рода: 16 видов известны на хозяевах сем. *Vespertilionidae*, 11 видов – на *Molossidae* и семь видов – на *Emballonuridae*. Учитывая, что клещи остальных родов подсемейства известны исключительно с рукокрылых, и то, что большинство видов этого рода также связаны с этими хозяевами, паразитизм некоторых видов *Notoedres* на хозяевах, принадлежащих другим отрядам, следует считать вторичным (Klompen 1992). Так, *Notoedres catti* широко распространен на хищных семействах *Canidae*, *Felidae*, *Hesperidae* и *Procionidae*, но также известен на зайцах (*Leporidae*). Восемь видов этого рода описаны с грызунов семейств *Cricetidae*, *Muridae* и *Sciuridae*, один вид (*N. Galagoensis*) – с галаго *Galago demidoffi* (*Galagidae*) из Африки и один вид (*N. Indicus*) – с *Suncus murinus* (*Soricidae*) из Азии.

Таким образом, можно заключить, что саркоптиды плацентарных млекопитающих широко рас-

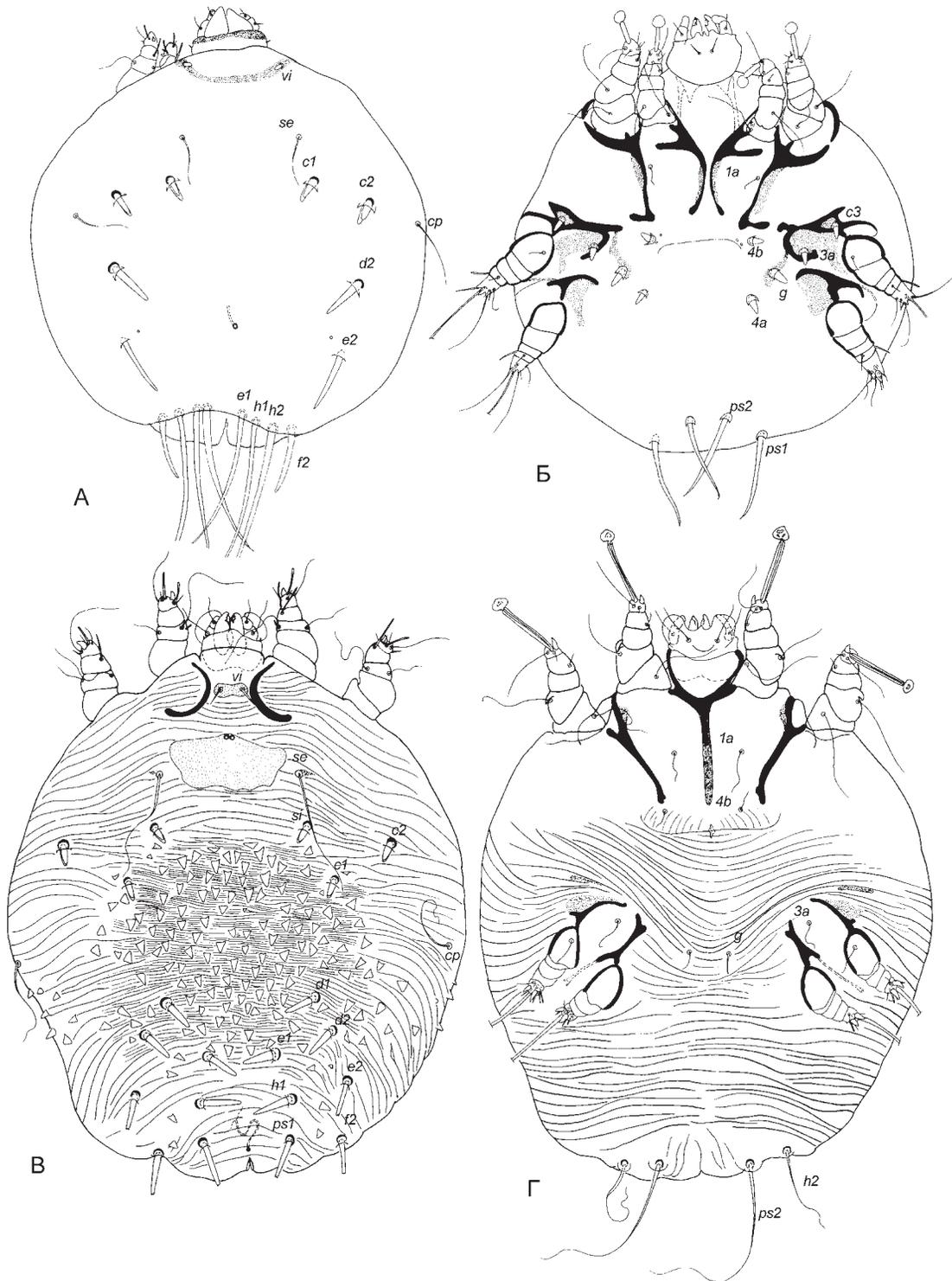


Рис. 22. Внешний вид клещей сем. Sarcoptidae, самки: А – *Diablocyrtus sarcophilus* дорсально, Б – вентрально, В – *Sarcoptes scabiei* дорсально, Г – вентрально.

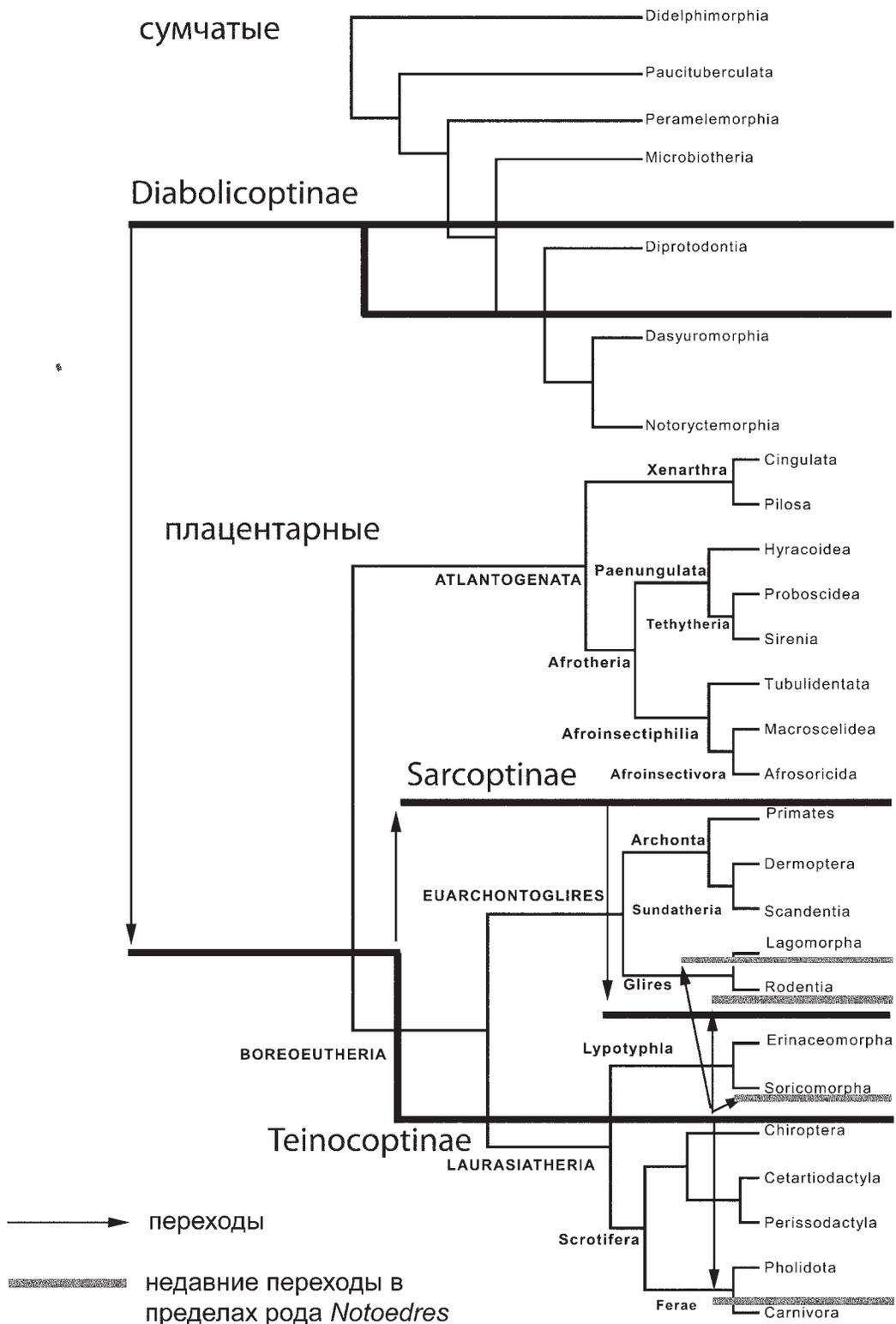


Рис. 23. Кофилогения Sarcoptidae и млекопитающих.

пространены на рукокрылых и, в меньшей степени, на приматах (3 рода клещей). Их паразитизм на хищных, грызунах и других хозяевах имеет явно вторичную природу. Судя по распространению этих клещей, можно предположить, что их первоначальными плацентарными хозяевами были отдаленные предки рукокрылых, по-видимому, получившие саркоптит от сумчатых. Прямые потомки этих клещей дали начало современному подсем. *Teinosoptinae*. Еще до возникновения тайнокоптин, по-видимому, часть саркоптит перешла с предков рукокрылых либо на общих предков *Euarchotheria*, сохранившись ныне только на сухоносых обезьянах инфраотряда *Simiiformes* и некоторых грызунах, либо, что более вероятно, непосредственно на предков сухоносых обезьян, а уже с них – на грызунов (Рис. 23). Гипотеза, постулирующая паразитизм саркоптит на общих предках плацентарных млекопитающих, маловероятна, поскольку требует независимого вымирания этих клещей на большинстве отрядов кледы *Voreoeutheria* и на предках кледы *Atlantogenata*. Учитывая экологию этих клещей, не зависящих от строения волосяного покрова, и примеры успешной колонизации этих хозяев человеческим чесоточным зуднем *Sarcoptes scabiei*, такие вымирания довольно трудно объяснить.

Семейство Rhyncoptidae (Рис. 24). Включает 12 видов четырех родов. Виды этого семейства внедряются в волосяные фолликулы териевых млекопитающих. Так же, как и у кожероющих клещей сем. *Sarcoptidae*, их лапки передних ног несут шиповидную щетинку, форма идиосомы варьирует от дисковидной до мешковидной. Филогения семейства реконструирована Кломпеном (Klompren 1993). Клещи монотипичного рода *Caenolesterocoptes* паразитируют на ценолестных сумчатых (*Paucituberculata*) в Южной Америке. В кладограмме Кломпена (Klompren 1993) первая дихотомия проходит между этими клещами и остальными родами, известными с плацентарных млекопитающих. Клещи рода *Ursicoptes* известны с хищных (*Carnivora*) семейств *Ursidae* и *Procyonidae* в Европе и Северной Америке. Клещи рода *Audyoectes* и монотипичного рода *Saimiriocptes* паразитируют на *Cebidae* в Южной Америке. Среди клещей рода *Rhyncoptes* два вида паразитируют на южноамериканских обезьянах сем. *Cebidae*, два вида – на обезьянах сем. *Cercopithecidae* в Африке и Азии и один вид, *R. recurvidens*, видимо, вторич-

но перешел на дикобразов (*Rodentia: Hystricidae*) в Африке.

Имеющиеся к настоящему времени данные о разнообразии сем. *Rhyncoptidae* далеко не полны. Учитывая морфологическую обособленность *Caenolesterocoptes*, можно предположить, что предки этого семейства либо перешли к паразитизму еще на общих предках териевых млекопитающих, либо уже на сумчатых, а затем с них и на плацентарных. Трудно решить, имела ли место в их коэволюционных отношениях с плацентарными млекопитающими серия вторичных переходов (с сумчатых на приматов и с приматов на хищных), либо клещи этого семейства изначально были связаны с предками териевых млекопитающих, и наши знания об их распространении просто весьма фрагментарны.

Семейство Chirorhynchobiidae (Рис. 25). Включает три вида, относящиеся к единственному роду *Chirorhynchobia*. Эти весьма своеобразные клещи принадлежат к накомному морфоэотипу. Все они обнаружены на рукокрылых сем. *Phyllostomidae* в Южной Америке. Гнатосома этих клещей сильно модифицирована и отдаленно напоминает по своему строению гнатосому иксодовых клещей. Такое сходство в строении гнатосомы вызвано особенностями образа жизни этих клещей, которые с помощью сильно склеротизованных ротовых частей прикрепляются к заднему краю перепонки крыла хозяина.

Семейство Myocoptidae (Рис. 26, 27). Включает более 60 видов шести родов. Филогения миокоптит не разработана. Эти клещи принадлежат к накомному морфоэотипу и обладают уплощенной дорсовентрально идиосомой, но представители рода *Trichoecius* перешли к обитанию на волосах хозяина, в связи с чем их идиосома приобрела субцилиндрическую форму. Миокоптит характеризуют модифицированные конечности задних ног III–IV у самок и неполовозрелых стадий или только ног III у самцов. Модифицированные задние конечности служат своеобразными зажимами, посредством которых клещи охватывают основание волоса, что помогает им более надежно фиксироваться на хозяине.

Самый крупный род *Myocoptes* включает 23 вида. Из них на грызунах сем. *Nesomyidae* в Африке зарегистрированы три вида, причем на мадагаскарских представителях этого семейства миокоптиты отсутствуют. Еще один вид рода

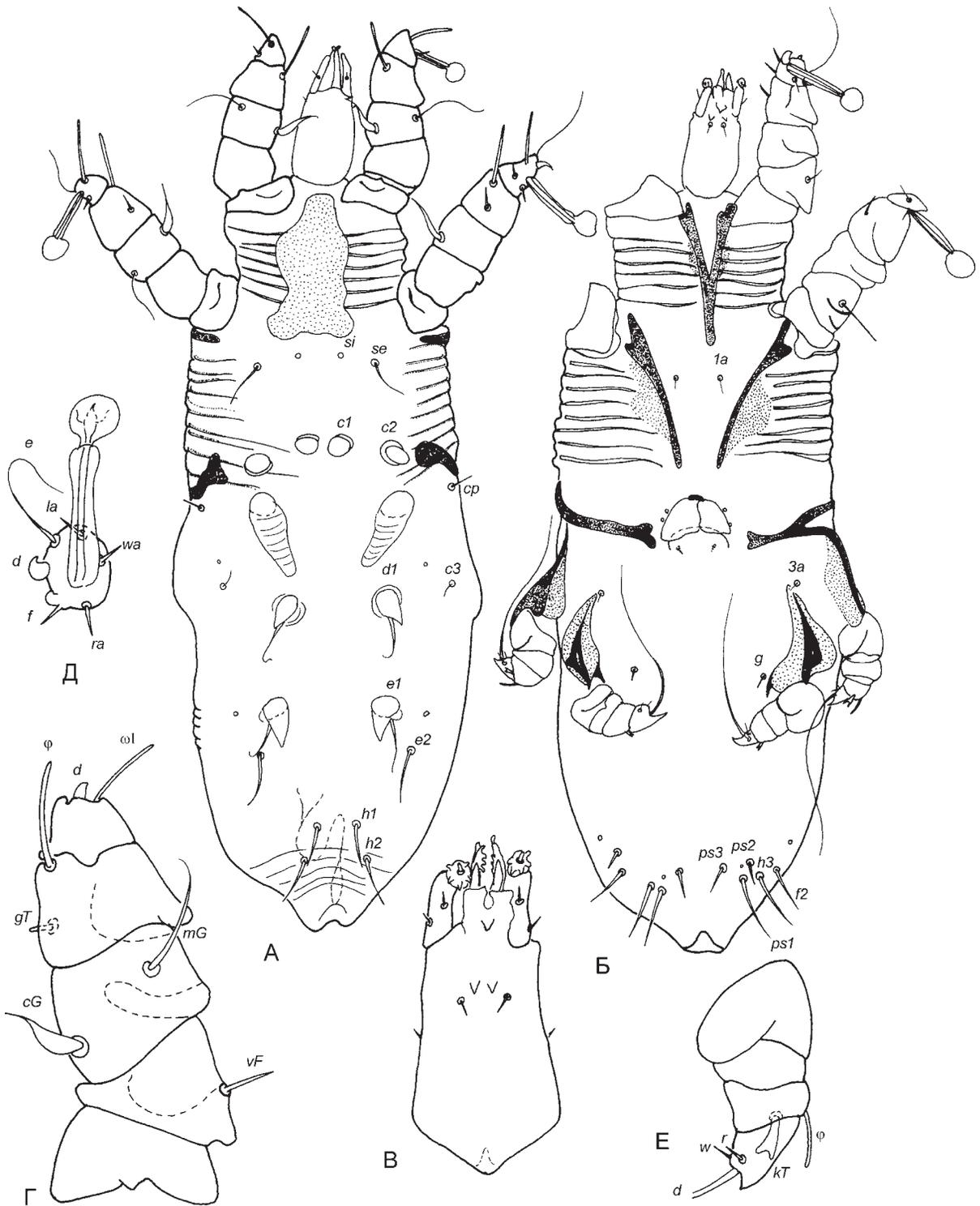


Рис. 24. Внешний вид клещей сем. Rhyncoptidae. *Saimiricoptes hershkovizi*: А – дорсально, Б – вентрально, В – гнатосома вентрально, Г – нога I дорсально, Д – лапка I вентрально, Е – лапка III дорсально.

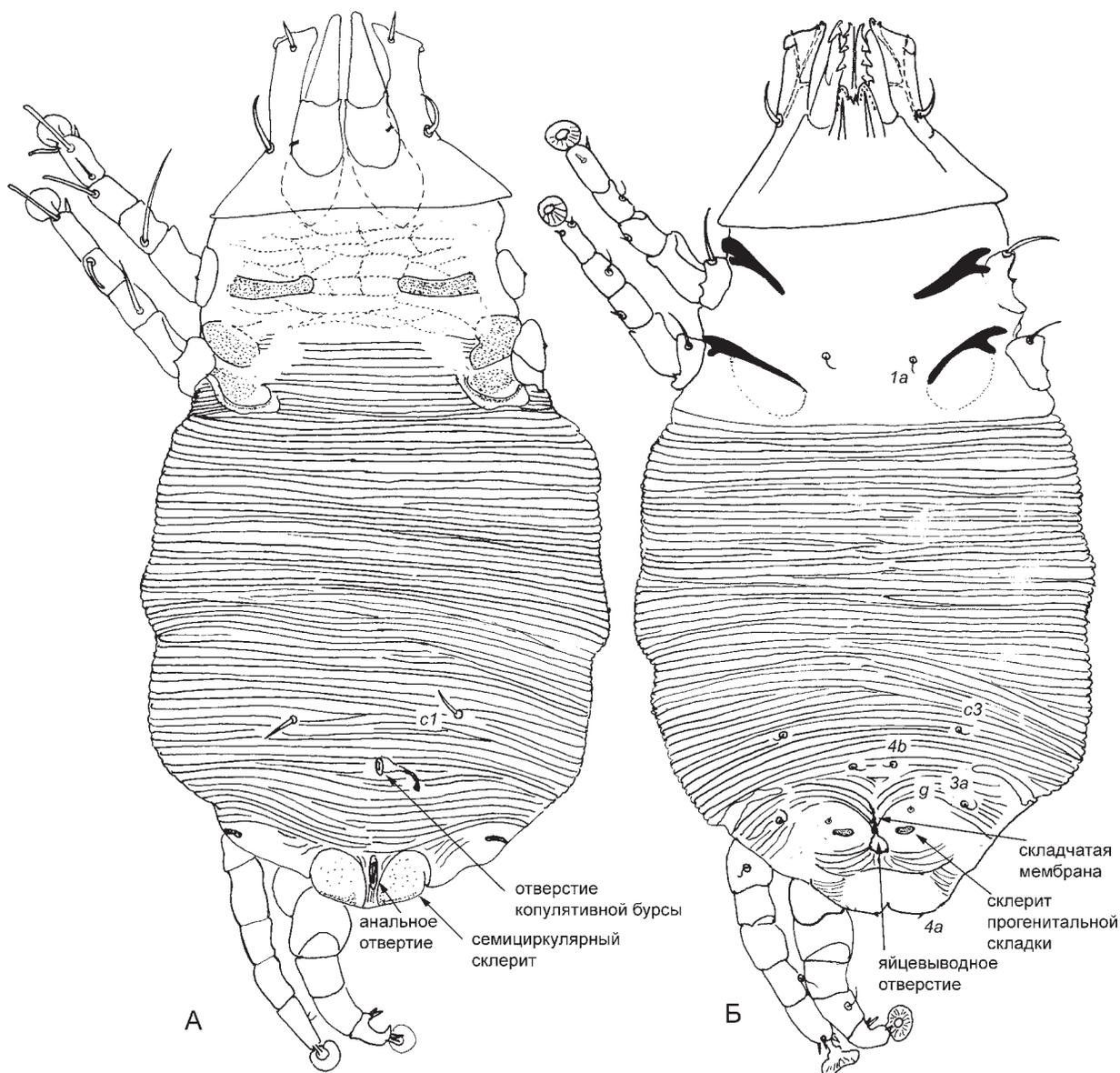


Рис. 25. Внешний вид клещей сем. Chirorhynchoiidae. Самка *Chirorhynchobia matsoni*: А – дорсально, Б – вентрально.

Myocoptes перешел на африканских куньих, остальные виды рода связаны с муroidеями семейств Muridae и Sricetidae в Голарктике, Африке и Австралии. Виды рода *Criniscantor* также описаны с Muridae и Sricetidae. Клещи рода *Trichoecius* в основном описаны с грызунов семейств Sricetidae и Muridae из Голарктики, Африки и Южной Америки. Три вида известны с грызунов

других семейств – *T. calomysci* описан с мышевидных хомячков сем. Calomyscidae (Muroidea), *T. hauwaertsii* – с Nesomyidae и *T. idiuri* известен с длинноухого шипохвоста *Idiurus macrotis* (Anomaluridae) из Африки, принадлежащего к подотряду Anomalurimorpha. Трудно сказать, унаследовали перечисленные хозяева виды рода *Trichoecius* от своих предков, либо наблюдаемое

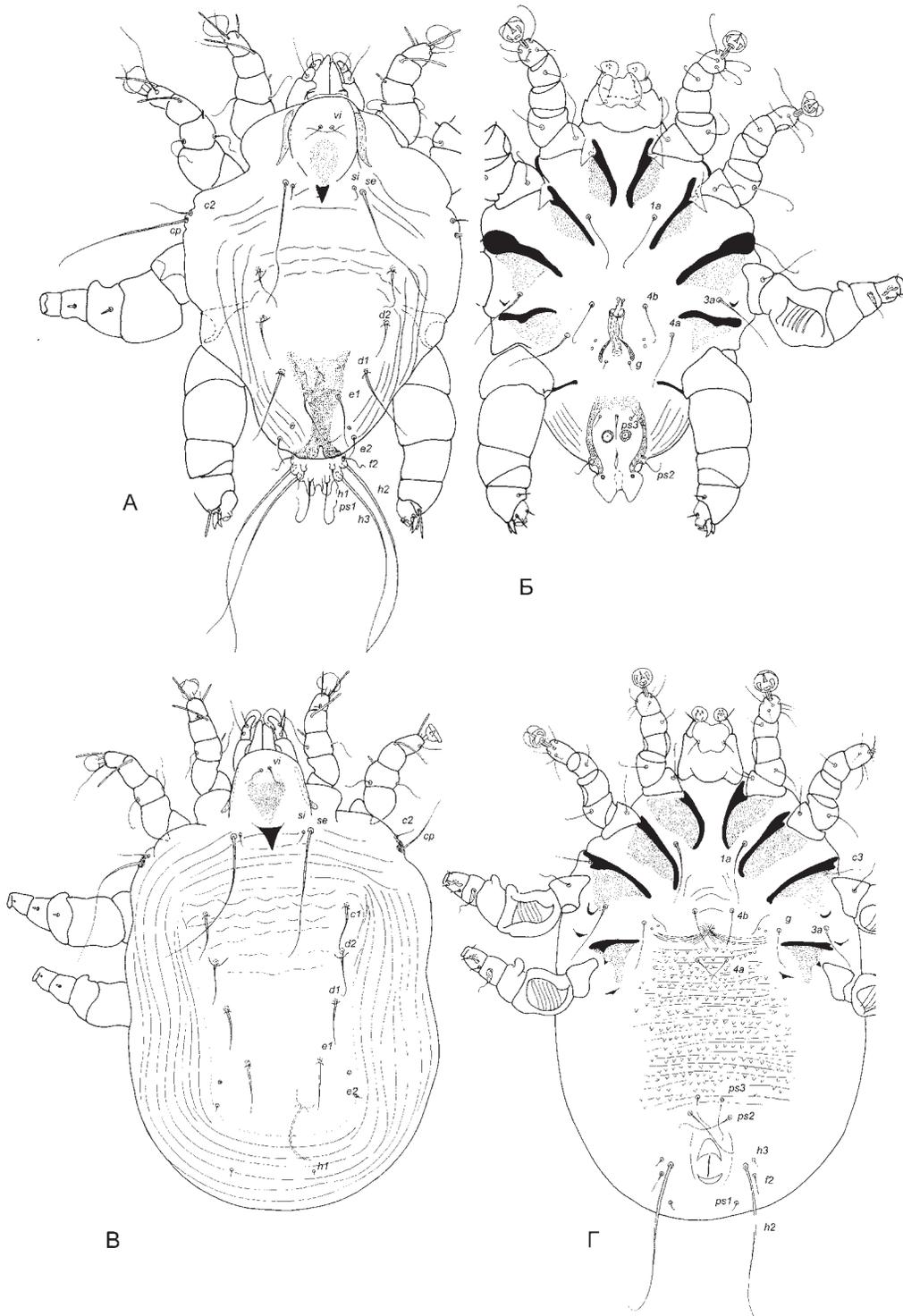


Рис. 26. Внешний вид клещей сем. Myocoptidae. *Myocoptes ondatrae*: А – самец дорсально, Б – то же вентрально, В – самка дорсально, Г – то же вентрально.

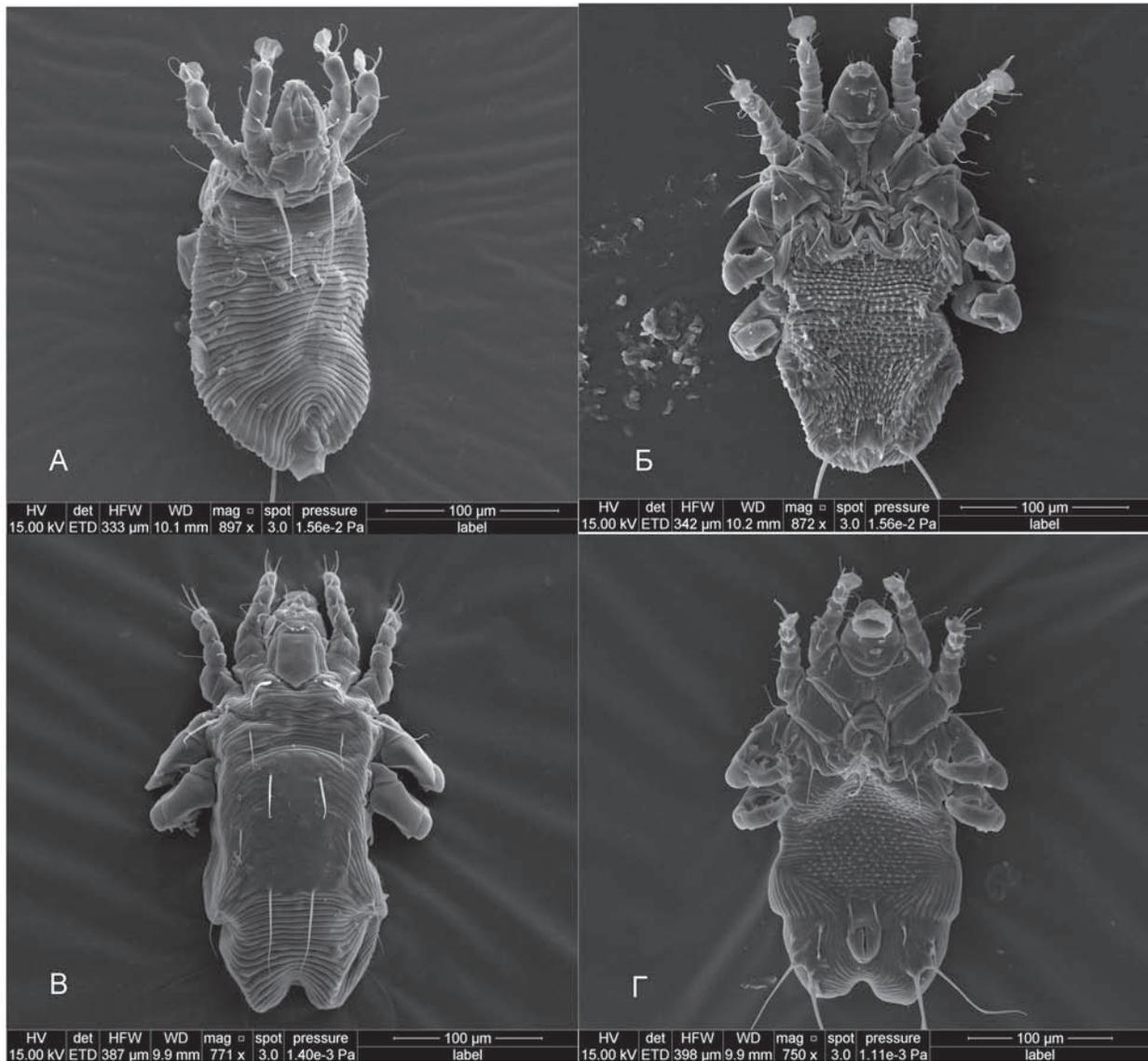


Рис. 27. Внешний вид клещей сем. Миокоптиды (SEM фото), самки. А – *Trichoecius* sp., дорсально, Б – *Myocoptes* sp., дорсально, В – *Sciurocoptes* sp., дорсально, Г – то же вентрально.

распространение этих клещей есть следствие их вторичных переходов с миоморфных грызунов. Клещи рода *Sciurocoptes* связаны с беличьими (Sciuridae) Европы и Северной Америки. Представители рода *Gliricoptes* паразитируют на соневых (Sciuromorpha: Gliridae) и миоморфных грызунах – Placanthomyidae и Dipodidae. Такой мозаичный паттерн распространения по хозяевам предполагает вторичные переходы, и сони, по-видимому, являлись первичными хозяевами для клещей данного рода. Недавно был описан еще

один монотипичный род миокоптид *Apocalypsis*, связанный с тушканчиковыми (Bochkov 2010).

Миокоптиды – космополитическое семейство, но подавляющая часть видов этих клещей в настоящее время описана из Голарктики и Африки. В Южной Америке и Австралии известны только единичные представители семейства.

Клещи семейства связаны с грызунами (Rodentia), и само оно, по всей видимости, сформировалось на этих хозяевах. Известны находки *Myocoptes musculus*, паразита мышевидных гры-

зунов сем. Muridae, на сумчатых (Domgou 1992). Еще один вид рода *Myocoptes* (*M. ictonyx*), перешел с грызунов на африканских куньих *Ictonyx striatus* (Mustelidae).

Миокопиды, обитающие на волосах (*Trichocius*) и на поверхности кожи (остальные роды), по всей видимости, эволюционировали на хозяевах параллельно, о чем свидетельствует и их распространение по таксонам грызунов. Учитывая характер распространения этих клещей на грызунах и их высокую специфичность, число видов в этом семействе должно быть больше в несколько раз.

Семейство Atopomelidae (Рис. 28). Включает около 430 видов 46 родов. Атопомелиды являются характерными представителями морфоэкотипа волосяных клещей. Их передние ноги модифицированы для прикрепления к волосу хозяина, и вентральная сторона идиосомы несет между коксами передних ног специальные прикрепительные мембраны. Многие атопомелиды сохранили дорсовентроально уплощенную идиосому, свойственную клещам, обладающим более «архаичным» кожным морфоэкотипом. Другие представители семейства тем не менее обладают типичной для волосяных клещей субцилиндрической идиосомой. Филогения семейства в настоящее время совершенно не разработана, и надродовые группировки до сих пор не выделены. Распространение этих клещей по отрядам млекопитающих приведено на Рис. 29.

Атопомелиды известны с представителей всех четырех рецентных отрядов австралийских сумчатых. Всего на австралийских сумчатых зарегистрированы клещи 20 родов. Из них клещи монотипического рода *Notoryctobia* связаны с хозяевами крайне малочисленного отряда *Notorycteromorpha*, тогда как представители других 19 родов паразитируют на хозяевах трех остальных отрядов. Девять родов этих клещей известны исключительно с представителей отряда *Diprotodontia*, однако *Campilochirus antechinus*, паразитирующий на *Petauroides volans* (Diprotodontidae: Pseudocheiridae), вероятно, вторично обитает на различных представителях *Dasyuromorpha* (Domgou 1992). Среди 38 видов рода *Cytostethum* только два вида не связаны с хозяевами отряда *Diprotodontia*: *C. nudum* найден на *Myrmecobius fasciatus* (*Dasyuromorpha*: Myrmecobiinae) и *C. longitarsus* – на *Echymiptera kalubu* (*Peramelemorpha*: Peramelidae). Исклю-

чительно с хозяевами отряда *Dasyuromorpha* связаны клещи родов *Austrobius*, *Atopomelopsis* и *Labidopygus*. Из 15 видов рода *Dasyurochirus* 14 найдены только на хозяевах этого отряда, и лишь один вид *D. Longissimus* перешел на сумчатых отряда *Diprotodontia*. Восемь из девяти видов рода *Austrochirus* также паразитируют на хозяевах этого отряда, и только *A. queenslandicus* известен с хозяев отрядов *Peramelemorpha* и *Diprotodontia*. Клещи рода *Sclerochiropsis* связаны с хозяевами отряда *Peramelemorpha*. Первичных хозяев клещей двух оставшихся родов достаточно сложно установить. Из четырех известных видов рода *Scolonoticus* два паразитируют на *Diprotodontia*, один – на *Dasyuromorpha*, и еще один вид известен с представителей обоих отрядов хозяев. Клещи монотипического рода *Sclerochiroides* также известны с представителей обоих отрядов (*Diprotodontia* и *Dasyuromorpha*).

В Новом Свете атопомелиды семи родов известны с сумчатых всех трех рецентных семейств – *Microbiotheriidae* (*Microbiotheria*), *Caenolestidae* (*Paucituberculata*) и *Didelphidae* (*Didelphimorpha*). Клещи монотипических родов *Dromicilichus* и *Caenolestolichus* паразитируют, соответственно, на единственном виде сем. *Microbiotheriidae* и на представителях сем. *Caenolestidae*. С хозяевами сем. *Didelphidae* связаны клещи пяти родов.

Из распространения атопомелид по таксонам сумчатых можно заключить, что подавляющее большинство родов этих клещей уже описаны с данных хозяев. В то же время атопомелиды зарегистрированы примерно на 1/3 видов рецентных сумчатых, и поэтому можно ожидать, что действительное видовое разнообразие этих клещей может в два-три раза превысить известное на сегодняшний день.

Атопомелиды 20 родов связаны с плацентарными млекопитающими семи отрядов: *Afrosoricida*, *Carnivora*, *Erinaceomorpha*, *Macroscelidea*, *Primates*, *Rodentia* и *Soricomorpha*.

С африканскими выдровыми землеройками подсем. *Potomogalinae* (*Afrosoricida*: *Tenrecidae*), обитающими в тропической Африке (3 вида), исходно связаны представители монотипического рода *Micropotomogalichus*. Следует отметить, что заселившие Мадагаскар тенреки подсем. *Tenrecinae* сохранили своих клещей, которые относятся к родам *Centetesia* и *Tenrecobia*. Тогда как представители двух других наиболее продвину-

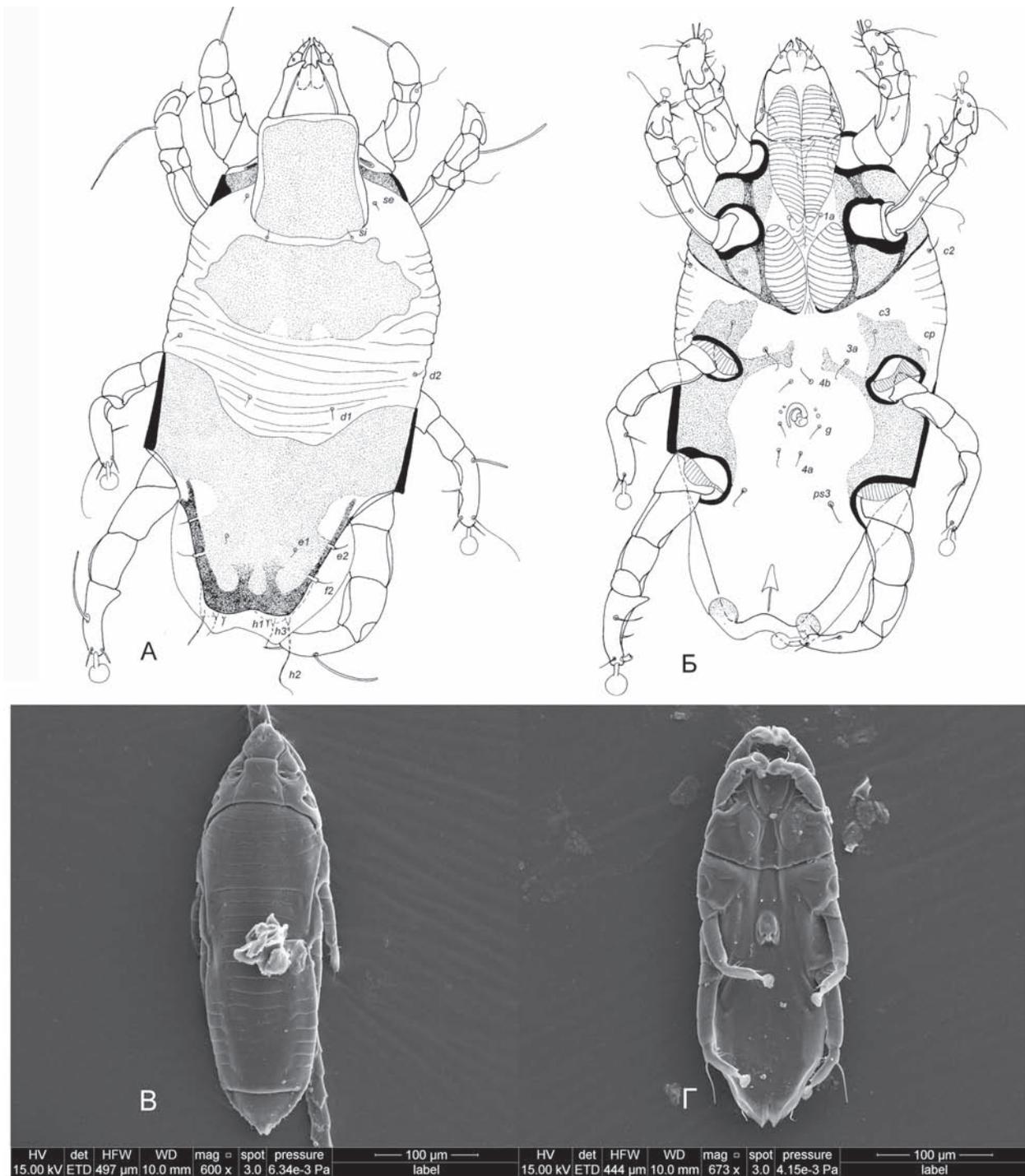


Рис. 28. Внешний вид клещей сем. Атромелиде, самцы: А – *Tenrecobia tenrec* дорсально, Б – то же вентрально; В – *Listrophoroides moi* (SEM фото) дорсально, Г – то же вентрально.

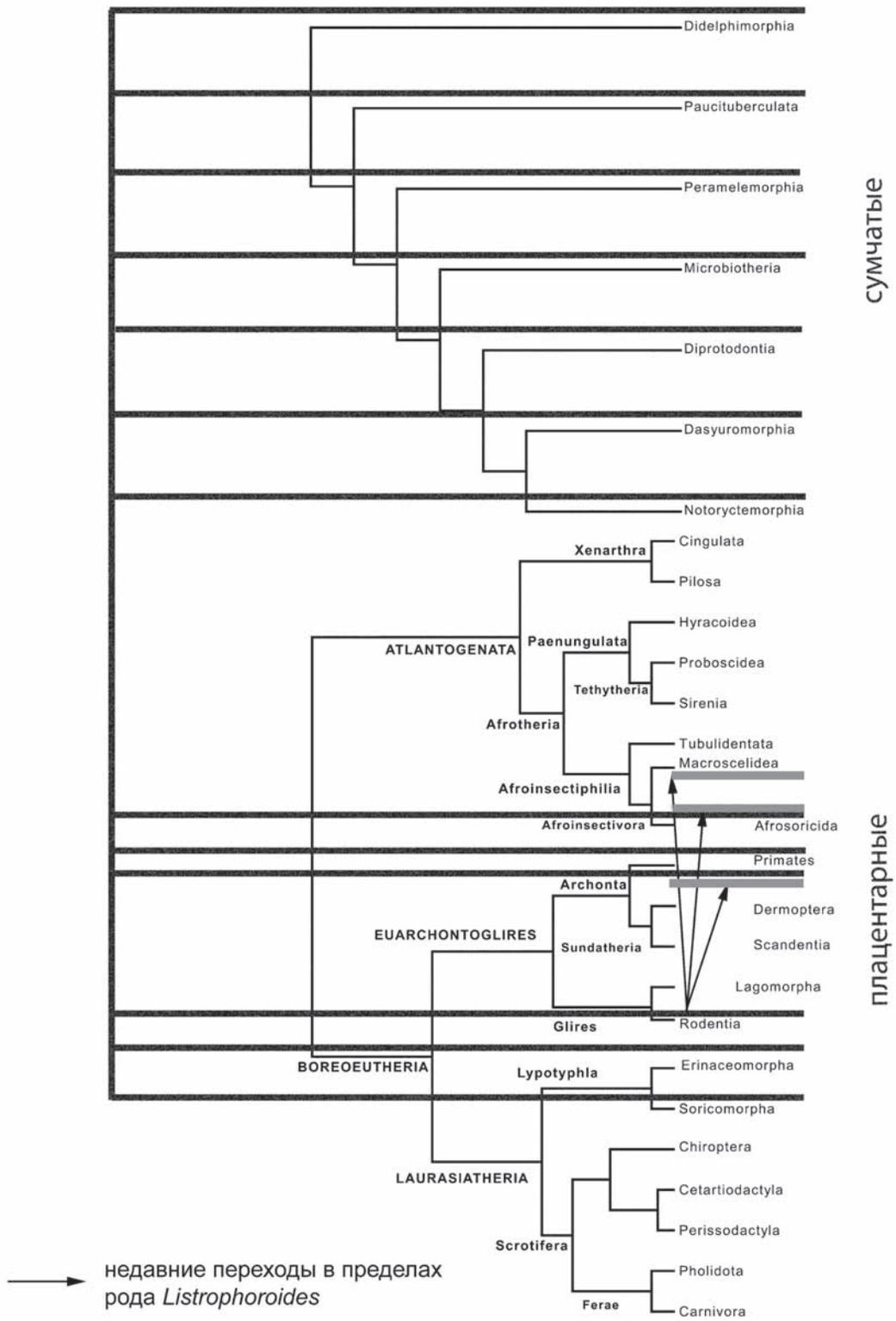


Рис. 29. Распространение Atromelidae по отрядам млекопитающих.

тых мадагаскарских подсемейств Oryzorictinae и Geogalinae (Poux et al. 2008) утеряли исходных атопомелид, которые вымерли или были вытеснены клещами рода *Listrophoroides*, перешедшими с малагазийских грызунов на этих хозяев. Атопомелиды также отсутствуют на златокротах.

С Eginaseomorpha связаны исключительно представители рода *Atopomelus*, паразитирующие на гимнурах (Galericinae). Один из видов этого рода, *A. crocidurae*, обитает на нескольких видах белозубок рода *Crocidura* (Soricomorpha: Soricidae) в Юго-Восточной Азии, и еще один вид, *A. talpae*, неожиданно был найден на кроте *Talpa romana* (Soricomorpha: Talpidae) в Италии. Остатки гимнур известны из олигоцена и плиоцена Европы вместе с ископаемыми Talpidae (McKenna and Bell 1997). Таким образом, атопомелиды, вероятно, перешли с гимнур на некоторых европейских кротов, переживших оледенение в теплых рефугиумах, и их находка на *T. romana* есть результат этого перехода (Bochkov et al. 2005). Белозубки являются по своему происхождению африканской группой, проникшей в Юго-Восточную Азию (Ruedi and Vogel 1995), где на них и перешли атопомелиды с гимнур (Bochkov et al. 2005). На остальных представителях сем. Eginaseidae атопомелиды отсутствуют, вероятно, в связи с модификациями их волосяного покрова и расположением современных центров разнообразия многих родов вне тропиков.

На Soricomorpha исходно обитают клещи монотипичного рода *Cubanochirus*, паразитирующие на щелезубах сем. Solenodontidae. В целом фауна атопомелид данного отряда очень обеднена. Из трех семейств сорикоморф атопомелиды, изначально связанные с этой группой, зарегистрированы только на представителях щелезубов. Это можно объяснить тем, что центры разнообразия ряда групп современных сорикоморф (например, многих родов семейств Soricidae или Talpidae) лежат вне зоны благоприятных для атопомелид климатических факторов. С другой стороны, отсутствие атопомелид на афротропических белозубках остается не вполне понятным.

С приматами исходно связаны атопомелиды двух родов. Представители одного из них (*Listrocarpus*) паразитируют на узконосых обезьянах Нового Света семейств Atelidae, Cebidae и Pitheciidae. Другой род (*Lemuroptes*) широко представлен на галаго (Galagidae) и известен с лори

(Lorisidae). Рецентные лемуры обитают только на Мадагаскаре и утеряли исходных атопомелид, или не имели их изначально. Современные атопомелиды лемунов относятся к роду *Listrophoroides*, чьи представители связаны в основном с грызунами и перешли на них с эндемичных грызунов сем. Nesomyidae. Интересно, что атопомелиды отсутствуют на высших обезьянах.

С грызунами связаны атопомелиды 12 родов. В подотряде Муоморфа эти клещи зарегистрированы на грызунах трех семейств из семи известных, Anomaluroomorpha – на представителях обеих семейств, известных в подотряде, Sciuroomorpha – на грызунах всех трех семейств, Nystricomorpha – на представителях четырех семейств из 19; наконец, на Castorimorpha атопомелиды не зарегистрированы. Таким образом, атопомелиды известны с девяти семейств грызунов из 34. Распределение родов атопомелид по таксонам хозяев носит довольно причудливый характер. Абсолютное большинство родов клещей (10) связано с грызунами инфраотряда Nystricognathi. Причем на представителях африканского сем. Bathyergidae паразитируют клещи рода *Bathyergolichus*, тогда как клещи других девяти родов паразитируют исключительно на гистрикогнатах Нового Света. Клещи были зарегистрированы на хозяевах четырех семейств – Capromyidae, Echimyidae, Myocastoridae и Caviidae. Виды рода *Oryzomyzia* также известны из Южной Америки, но связаны они не с гистрикогнатами, а с хомяками Нового Света (Муоморфа: Cricetidae). Клещи рода *Murichirus* в основном паразитируют на мышиных сем. Muridae (Муоморфа), населяющих Австралию и Новую Гвинею. Наибольшее распространение на грызунах получил гигантский род *Listrophoroides* (206 видов). Этот род представлен 17 подродами. Из них девять подродов связаны с тропическими миоморфными грызунами семейств Muridae и Nesomyidae, а виды еще одного подрода паразитируют как на Nesomyidae, так и на мадагаскарских Tenrecidae. Клещи подрода *Alistrophoroides* зарегистрированы на афротропических грызунах и мадагаскарских тенреках. Монотипичный подрод *Pedetochirus* связан с грызунами сем. Pedetidae (Anomaluroomorpha). Виды подрода *Arboricolichus* приурочены к неродственным древолазающим хозяевам семейств Sciuridae, Gliridae (Sciuroomorpha) и Anomaluridae (Anomaluroomorpha), обитающим в тропической

Африке, и в настоящий момент довольно трудно определить первичных хозяев этих клещей. Часть их видов даже перешла на галаго. Клещи монотипичного подрода *Macroscelistrophoroides* обитают на слоновых прыгунчиках (*Macroscelidea*). Вероятно, эти клещи перешли на данных хозяев вторично с грызунов. Предки клещей монотипичного подрода *Bilistrophoroides* перешли к паразитизму на тенрековых с мадагаскарских *Nesomyidae*, как и клещи двух других подродов, *Lemurlistrophoroides* и *Belistrophoroides*, связанных с лемурами. Поскольку клещи подрода *Lemurlistrophoroides* не только успели широко распространиться на новых хозяевах (лемурах) и образовать несколько видов, но и перейти на хищного эндемика Мадагаскара, *Eupleres goudotii* (Carnivora: Eupleridae). Этот переход должен был произойти относительно давно. Таким образом, клещи рода *Listrophoroides* вторично перешли с грызунов на приматов (лемуры), афросорицид, хищных и прыгунчиков. Два последних отряда не имеют специфичных им родов атопомелид.

Следует особо отметить, что атопомелиды являются группой, населяющей только тропические или субтропические области. В Северную Америку заходит один вид с опоссума; еще один вид известен из Южной Европы (Италия). Атопомелиды отсутствуют на большинстве группировок хозяев, чьи центры распространения связаны с недостаточно теплым и влажным климатом. Хорошим примером может служить полное отсутствие этих клещей на грызунах подотряда *Castorimorpha* или на представителях подсемейств полевок (*Arvicolinae*) и хомяков Старого Света (*Cricetinae*). Интересно, что такие широко распространенные хозяева как, например, крысы *Rattus rattus* и *R. norvegicus* (*Muridae*), сильно заражены в Юго-Восточной Азии клещами *Listrophoroides cucullatus*, однако в Центральной Азии атопомелиды на этих хозяевах отсутствуют.

Семейство атопомелид, по-видимому, сформировалось еще на общих предках териевых млекопитающих, поскольку его представители широко представлены как на плацентарных, так и на сумчатых. Причем каждая из этих двух групп хозяев имеет собственный и практически не перекрывающийся набор родов атопомелид. Лишь четыре из 26 видов рода *Murichirus*, связанного в целом с мышиновидными грызунами сем. *Muridae* Австралии и Новой Гвинеи, по-видимому, вторично

перешли с этих хозяев на австралийских сумчатых отряда *Diprotodonita*.

Среди плацентарных млекопитающих атопомелиды известны с хозяев всех трех основных клад – *Atlantogenata* (*Afrosoricida*), *Euarchontoglires* (*Primates* и *Rodentia*) и *Laurasiatheria* (*Soricomorpha* и *Erinaceomorpha*). Опираясь на схему филогенетических отношений плацентарных млекопитающих (Рис. 29), можно предположить, что в процессе эволюции атопомелид имело место их вымирание среди хозяев клад *Laurasiatheria* на предках *Scrotifera*, среди *Euarchontoglires* – на предках всех *Sundatheria* и отдельно – на зайцеобразных, а среди *Atlantogenata* – на предках *Cingulata* и *Pilosa* и на общих предках *Paengulata* (Рис. 29). Отсутствие этих клещей на большинстве *Scotifera* (китопарнокопытных и непарнокопытных), на предках броненосцев и на общих предках *Paengulata* (хоботные и сиреновые) можно объяснить резкими изменениями структуры волосяного покрова у этих животных – микробиотопа атопомелид. Отсутствие атопомелид на зайцеобразных, ближайших из ныне живущих родственниках грызунов, объясняется тем, что начальные этапы эволюции этой группы протекали в суровых климатических условиях (Аверьянов 1999). В тоже время более трудно понять отсутствие атопомелид на рукокрылых, шерстокрылах, тупайях, даманах и неполнозубых. Как и во многих других случаях, наиболее вероятной причиной представляется быстрое обособление, которому подверглись свободные от атопомелид предковые популяции этих групп хозяев. С другой стороны, такие объяснения являются весьма спекулятивными в отсутствие филогенетической системы семейства. Вполне возможно, что первичными хозяевами атопомелид были сумчатые, а их паразитизм на плацентарных есть следствие нескольких очень древних вторичных переходов.

Семейство Chirodiscidae (Рис. 30, 31). Включает более 230 видов и 27 родов, относящихся к четырем подсемействам. Все хиродисциды паразитируют в волосяном покрове млекопитающих. Подобно сем. *Atopomelidae*, хиродисциды включают как клещей с дорсовентрально уплощенной идиосомой – подсемейств *Chirodiscinae*, *Lemuroeciinae* и *Schizooptinae*, так и крайне специализированные формы с субцилиндрической идиосомой – подсем. *Labidocarpinae*. Две пары

передних ног хиродисцид лишены предлапок и несут апикально уплощенные исчерченные мембраны, с помощью которых они охватывают волос хозяина. В целом семейство имеет космополитическое распространение. Филогения хиродисцид остается не разработанной, но выделяемые подсемейства и трибы хорошо морфологически очерчены. Распространение подсемейств хиродисцид по хозяевам дано на Рис. 32.

Подавляющее большинство хиродисцид связано с плацентарными млекопитающими. Единственный вид подсем. *Chirodiscinae* (*Chirodiscus amplexans*) был описан с лягушкорота *Podargus strigoides* (Caprimulgiformes: Podargidae) из Австралии (Trouessart and Neumann 1889). Эта находка, однако, считается случайной (Domrow 1992). *P. strigoides* обычно питается насекомыми, но в ряде случаев охотится и на мелких позвоночных (Kaplan 2007). Мышевидные грызуны (Muridae), встречающиеся в Австралии, не имеют хиродисцид, а рукокрылые связаны с весьма специализированными клещами подсем. *Labidocarpinae*, чьи представители весьма морфологически далеки от *Ch. amplexans*. Поэтому очевидно, что истинный хозяин данного вида – мелкое сумчатое млекопитающее – жертва *P. strigoides*. Клещи *Ch. amplexans* имеют самое архаичное строение среди хиродисцид. Их идиосома уплощена дорсовентрально, а передние ноги имеют полное число сегментов.

Единственный вид подсем. *Lemuroeciinae* (*Lemuroecius cheirogalei*) паразитирует на лемурах Мадагаскара. Три вида монотипичного подсем. *Schizocoptinae* распространены на златокротах (*Chrysochloridae*) в тропической Африке.

Последнее подсем. *Labidocarpinae* делится на две трибы. Клещи трибы *Schizocarpini* распространены на филогенетически разнородных хозяевах. Представители рода *Soricilichus* паразитируют на сориноморфах сем. *Soricidae* в тропической Африке. Клещи рода *Lutrilichus* связаны с хищными семействами *Mustelidae* и *Viverridae* в Европе, Африке и Северной Америке, и, что совсем неожиданно, клещи рода *Schizocarpus* паразитируют на двух видах бобров (Rodentia: *Castoridae*), единственных представителях семейства, доживших до наших дней.

Клещи трибы *Labidocarpini* (21 род) широко представлены на рукокрылых (описаны с представителей 12 их семейств из 18 известных), и только представители монотипичного рода *Rynconyssus*

перешли с рукокрылых на низших приматов, галаго и лори (*Galagidae* и *Lorisidae*). На сегодняшний день *Labidocarpini* не обнаружены на хозяевах только шести малочисленных семейств – *Craseonycteridae*, *Mystacinidae*, *Myzopodidae*, *Natalidae*, *Rhinopomatidae* и *Thyropteridae*. Следует отметить, что круг хозяев многих видов клещей на рукокрылых довольно широк и, помимо основных хозяев, может включать также хозяев других, иногда крайне филогенетически далеких семейств. Это объясняется возможностью существования в одном и том же укрытии хозяев, принадлежащим не только к разным родам, но и семействам. Такие контаминации в ряде случаев позволяют клещам «закрепиться» на новом хозяине. Поэтому в большинстве крупных родов этих клещей ряд видов специфичен хозяевам, принадлежащим к разным, зачастую не близкородственным семействам. В некоторых случаях первичных хозяев клещей вообще практически невозможно определить, однако, справедливости ради, стоит заметить, что некоторые роды лабидокарпин, связанные с рукокрылыми, по-видимому, являются искусственными и нуждаются в ревизии. Соответственно, круг их хозяев может оказаться гораздо уже.

Говоря об изученности хиродисцид, можно ожидать значительное увеличение числа известных видов (не менее чем в два-три раза) за счет новых видов с рукокрылых.

Можно предположить, что клещи сем. *Chirodiscidae* изначально сформировались на общих предках сумчатых и плацентарных млекопитающих. На сумчатых это семейство ныне представлено крайне малочисленным или почти вымершим, весьма архаичным подсем. *Chirodiscinae*. Надо отметить, что виды некоторых родов хиродисцид весьма редко встречаются, и поэтому, вполне возможно, что другие представители хиродисцид еще будут обнаружены на сумчатых.

На плацентарных млекопитающих хиродисциды распространены весьма мозаично и известны с хозяев всех трех основных клад – *Atlantogenata*, *Euarchontoglires* и *Laurasiatheria*. Вероятно, клещи подсемейств *Lemuroeciinae* и *Schizocoptinae*, учитывая крайнюю морфологическую обособленность их представителей, являются начальными паразитами соответственно приматов и златокротов, тогда как распространение по хозяевам клещей подсем. *Labidocarpinae* выглядит

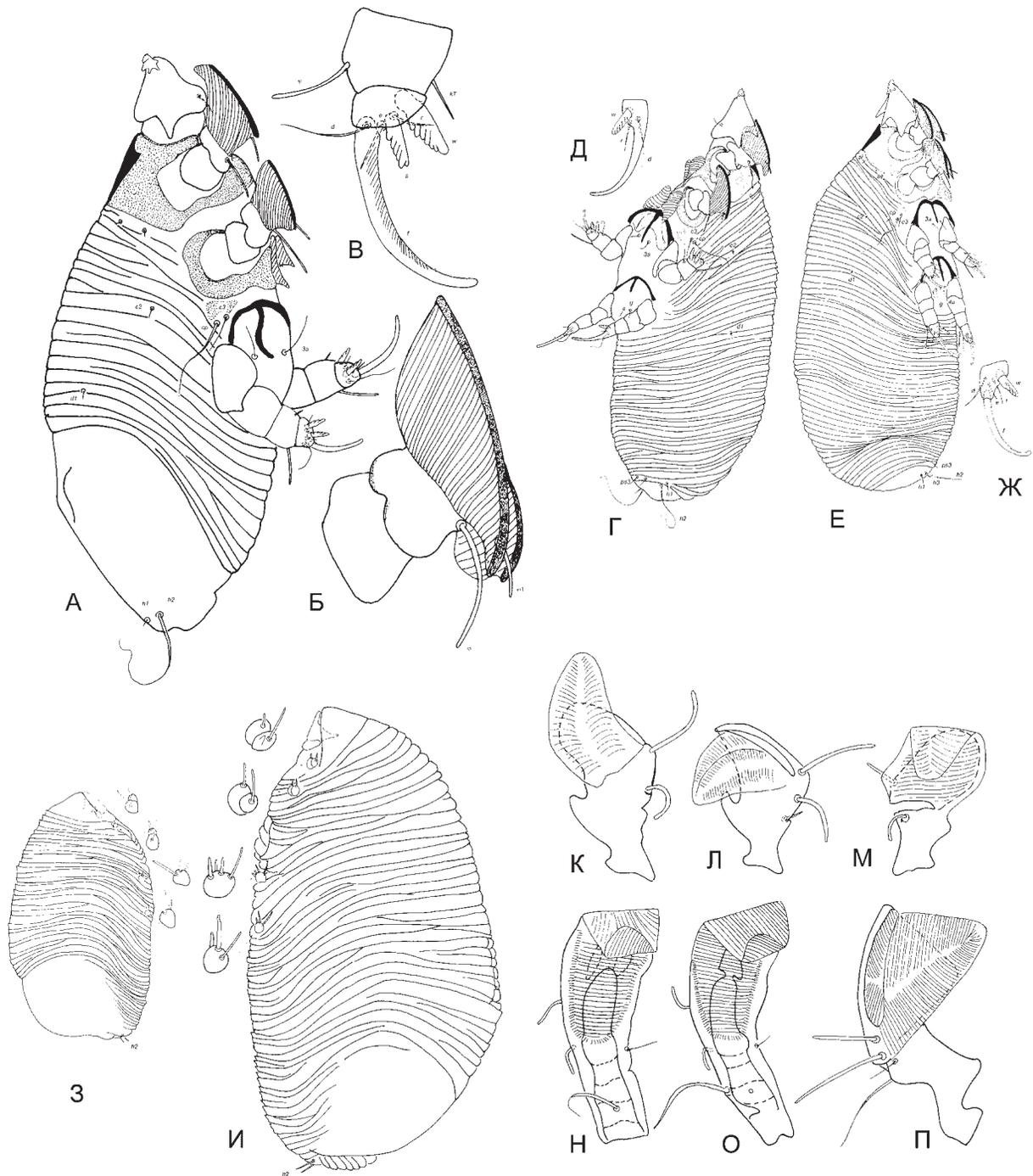


Рис. 30. Внешний вид клещей сем. Chirodiscidae. Неполовозрелые стадии *Alabidocarpus* sp. (Labidocarpinae): А – личинка латерально, Б – нога I личинки, В – нога III, Г – мужская протонимфа латерально, Д – лапка IV мужской протонимфы, Е – мужская тритонимфа латерально, лапка IV мужской тритонимфы латерально, З – женская протонимфа латерально, И – женская тритонимфа латерально; передние ноги: К – нога I *Alabidocarpus* sp. самки, Л – то же самца, М – нога II самца, Н – нога I самки *Chirodiscus* sp. (Chirodiscinae), О – то же нога II, П – нога I самки *Schizocarpus* sp. (Labidocarpinae) (Н и О по: Fain 1971).

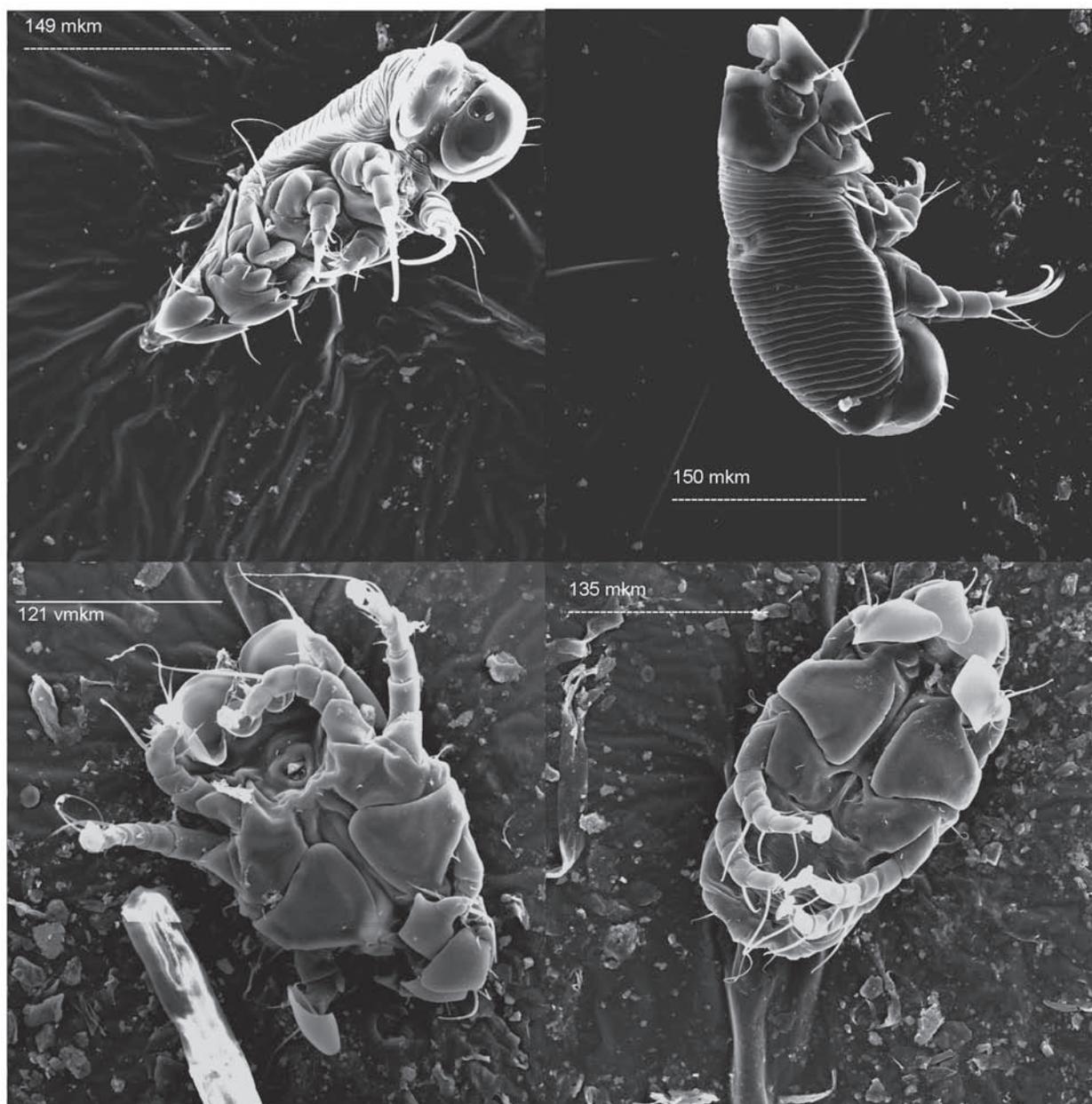


Рис. 31. Внешний вид клещей сем. Chirodiscidae (SEM фото). А – *Alabidocarpus* sp. (Labidocarpinae), самец вентрально, Б – то же, самка латерально; В – *Schizocoptes* sp. (Schizocoptinae), самец вентрально, Г – то же, самка вентрально.

более сложным. Эти клещи, по-видимому, были первоначально связаны с лавразитериевыми млекопитающими, но сохранились только на некоторых тропических сорицидах (где представлены трибой *Schizocarpini*) и на рукокрылых, на которых они ныне и «процветают», сформировав приуроченную к этим хозяевам трибу *Labidocarpini*. Хищные, несущие клещей трибы *Schizocarpini*,

либо сохранили исходных хиродисцид, либо, что более вероятно, получили их от предков *Soricidae*. Наличие клещей данной трибы на бобрах, вероятнее всего – следствие вторичного перехода этих клещей с каких-либо «землеройкообразных» хозяев, поскольку на всех остальных грызунах хиродисциды отсутствуют. Сем. *Castoridae* сформировалось в позднем эоцене Северной Америки и

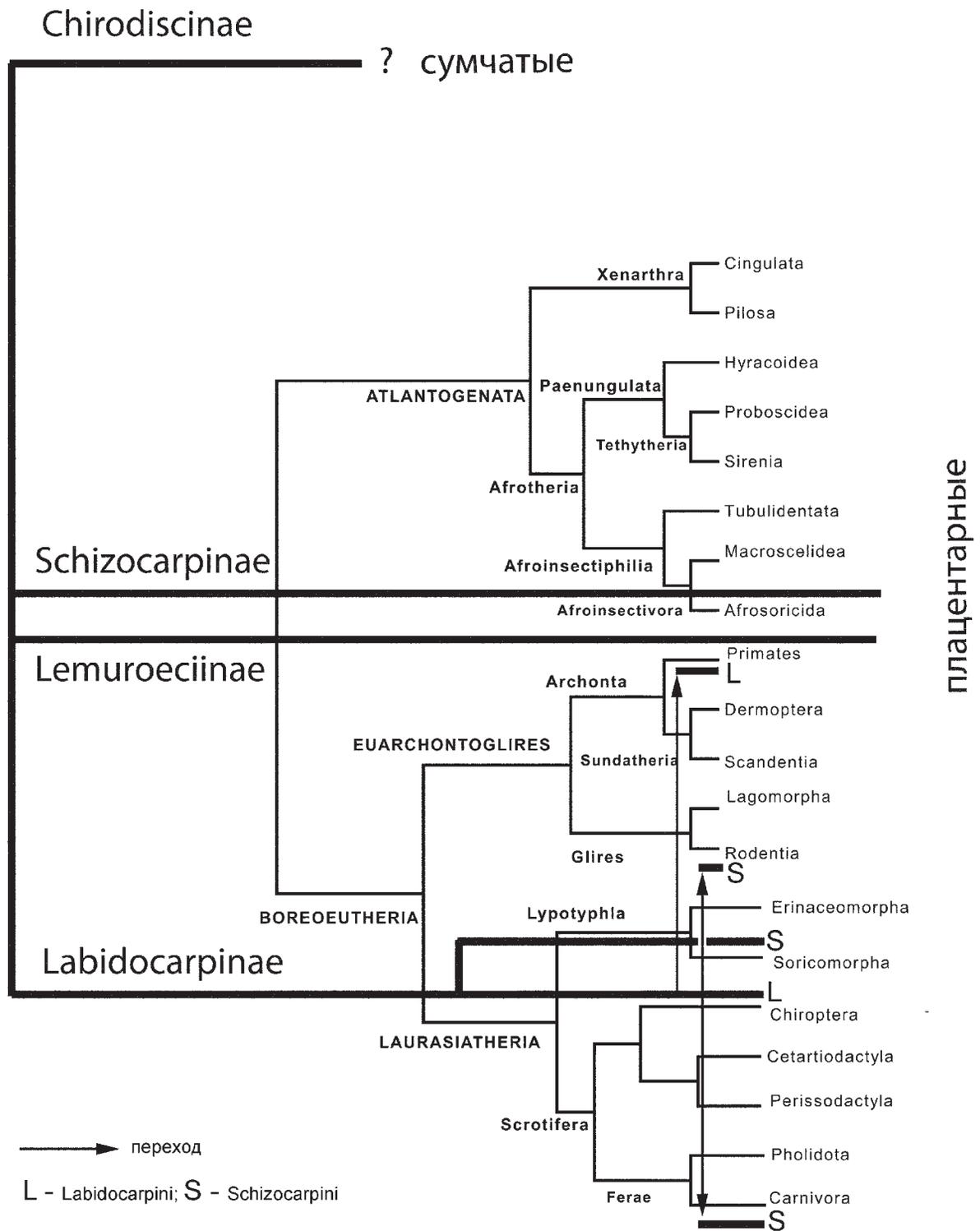


Рис. 32. Распространение Chirodiscidae по отрядам млекопитающих.

Азии (Rybczynski 2007), что делает такой переход вполне возможным.

Семейство Listrophoridae (Рис. 33, 34). Включает более 170 видов, относящихся к 20 родам, и подразделяется на два подсемейства – Aplodontochirinae с единственным видом *Aplodontochirus borealis* и Listrophorinae, объединяющее все остальные роды. Филогения листрофорид не разработана, хотя подразделение на два подсемейства получило твердые морфологические обоснования (Bochkov and OConnor 2005b). Листрофориды – типичные «волосяные клещи», обладающие субцилиндрическим телом. Дополнительным органом прикрепления этих клещей служит межкоккальная мембрана, образующая пару выростов, которые охватывают волос хозяина (Listrophorinae) или просто помогают клещу фиксироваться на волосе (Aplodontochirinae). Распределение листрофорид по хозяевам отображено на Рис. 35.

В своем распространении листрофориды практически не лимитированы климатическими факторами, будучи известны как из тропиков и субтропиков, так и из северных или умеренных областей. Некоторые виды связаны с хозяевами, населяющими полупустыни и пустыни. Интересно, что листрофориды отсутствуют на Мадагаскаре. Эти клещи изначально связаны с плацентарными млекопитающими. Паразитизм на сумчатых встречается очень редко и имеет явно вторичную природу. Так, в роде *Prolistrophorus* шесть видов связаны с одним видом ценолестидного сумчатого *Lestoros inca*, в то время как остальные виды паразитируют на различных неотропических грызунах. В неотропическом роде *Amlistrophorus* с грызунов один вид связан с *Lestoros inca* (Fain and Lukoschus 1983).

Среди плацентарных млекопитающих листрофориды зарегистрированы на представителях девяти отрядов – Erinaceomorpha, Soricomorpha, Scandentia, Lagomorpha, Rodentia, Carnivora, Primates, Pilosa и Macroscelidea, однако связи с представителями части из них являются, по видимому, вторичными.

Среди Soricomorpha листрофориды отсутствуют на щелезубах (Solenodontidae). На кротовых они представлены родом *Dubinetta*, виды которого связаны с хозяевами родов *Desmana*, *Galemys*, *Mogera* и *Euroscaptor*. На землеройковых (Soricidae) родов *Cryptotis*, *Bla-*

rina, *Sorex* из Нового Света и *Suncus* из Азии паразитируют клещи рода *Olistrophorus*. Еще один вид этого рода, *O. platacanthomys*, описан с колючей сони *Platacanthomys lasiurus* (Rodentia: Platacanthomyidae). Эта находка нуждается в уточнении. Представители рода *Asiochirus* паразитируют на азиатских сорицидах родов *Chimarrogale*, *Nectogale*, *Episoriculus* и *Suncus*.

С Erinaceidae известен только один монотипичный род листрофорид *Echinosorella*. Эти клещи паразитируют на единственном представителе рода *Echinosorex*, *E. gymnura* (Galericinae), и достоверно отсутствуют на других видах подсемейства. На хозяевах подсемейства ежиных (Erinaceinae) листрофориды, как и другие волосяные клещи, отсутствуют, вероятно, из-за модификации большей части их волосяного покрова.

На тупайях рода *Tupaia* листрофориды представлены тремя видами рода *Lynxacarus*, которые являются первоначальными хозяевами клещей этого рода, тогда как хищные, на которых также известны эти клещи, вероятно, получили их вторично.

С зайцеобразными сем. Leporidae исходно связаны клещи рода *Leporacarus*, которые паразитируют на зайцах и кроликах родов *Lepus*, *Sylvilagus* и *Oryctolagus* в Евразии, Африке и Северной Америке. Остается непонятным отсутствие этих клещей на пищевухах сем. Ochotonidae.

Листрофориды 12 родов связаны с грызунами. В подотряде Myomorpha клещи зарегистрированы на грызунах всех семейств, кроме Calomyscidae. Клещи рода *Afrolistrophorus* (33 вида) известны в основном с грызунов сем. Muridae (14 видов) и Spalacidae (11 видов) Старого Света. Наборы хозяев многих видов листрофорид достаточно широки и могут, помимо основных хозяев – мурид, включать грызунов других семейств. Некоторые виды перешли к паразитизму на Dipodidae (*A. sicista* и *A. stubbei*), один вид – на Cricetidae, два вида – на Nesomyidae (*A. steatumus* и *A. brevipes*) и еще два вида (*A. elongatus* и *A. Laonastes*) перешли на далеких в филогенетическом отношении грызунов соответственно семейств Ctenodactylidae и Dinomyidae (Hystricomorpha). В Новом Свете на грызунах известен один вид рода *Afrolistrophorus* (не считая паразитов синантропных крыс) – *A. neacomys* с *Neacomys* spp. (Cricetidae). С голарктическими представителями сем. Cricetidae связаны клещи рода *Listrophorus*, исключительно

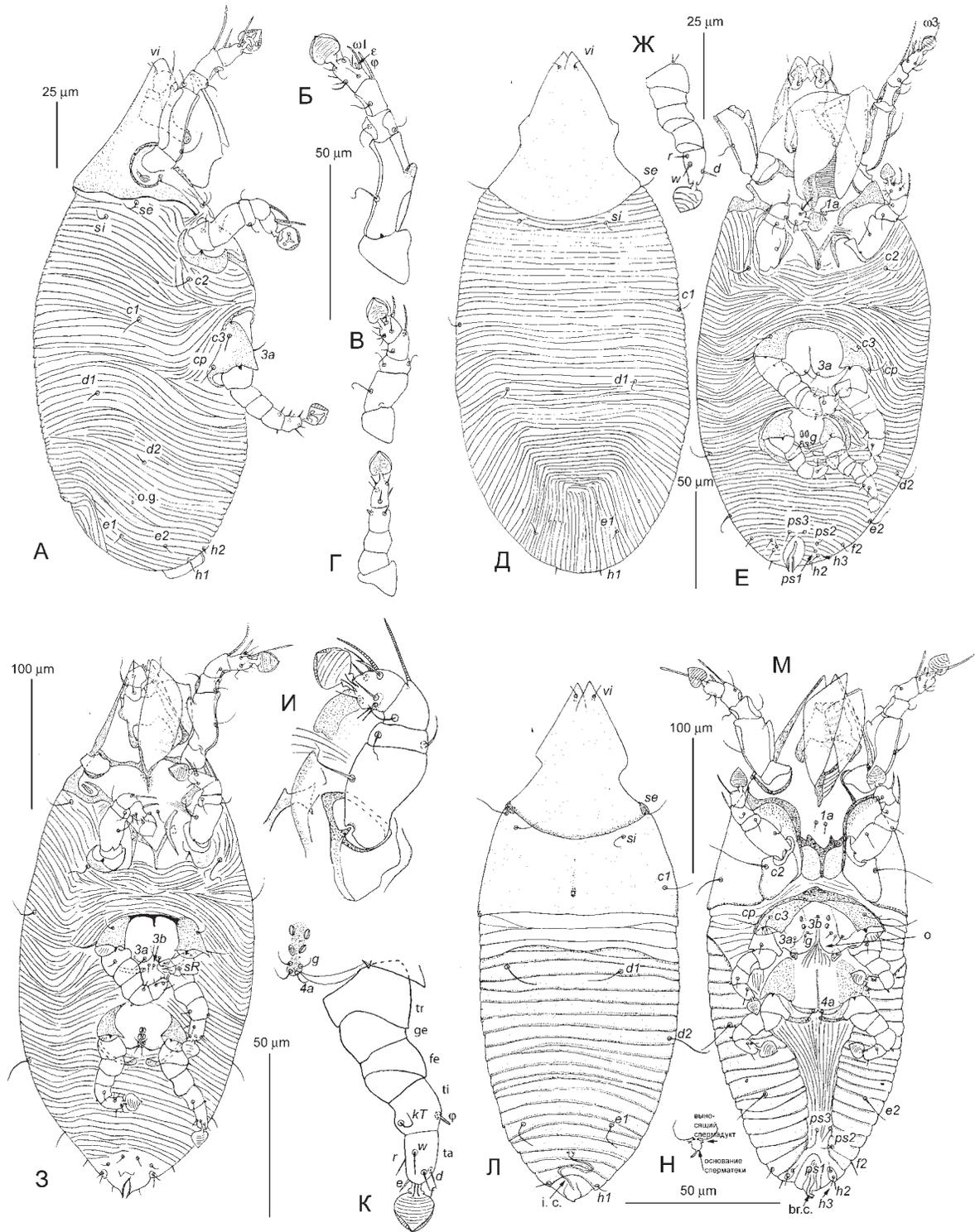


Рис. 33. Внешний вид клещей сем. Listrophoridae. *Hemigalichus chrotogale*: А – личинка латерально, Б–Г ноги I, III, Д – протонимфа дорсально, Е – то же вентрально, Ж – нога III, З – тритонимфа вентрально, И – нога II, К – нога IV; Л – самка дорсально, М – вентрально, Н – сперматека самки.



Рис. 34. Внешний вид клещей сем. Listrophoridae (SEM фото). *Afrolistrophorus* sp.: А – самка латерально, Б – то же вентрально; В – самец дорсально, Г – то же вентрально.

на крицетидах Северной Америки паразитируют клещи монотипичного рода *Quasilistrophorus*. Клещи рода *Prolistrophorus* в основном паразитируют на хомяках Нового Света сем. Сricetidae, но три вида перешли на гистрикогнатных грызунов сем. Echimyidae (*P. nectomys*, *P. cryptophallus*) и Stenomyidae (*P. ctenomys*), а еще шесть видов, как указывалось выше, перешли к паразитизму с грызунов на сумчатых. Кроме того, на крицетидах Южной Америки паразитируют клещи рода *Sclerolistrophorus* и два из четырех видов рода

Amlistrophorus. Среди трех семейств подотряда Castorimorpha листрофориды рода *Geomelichus* зарегистрированы на представителях двух семейств – Heteromyidae (большинство видов) и один вид (*G. Thomomys*), вероятно, перешел с гетеромиид на Geomyidae. Четыре вида этого рода также обнаружены на Сricetidae в Северной Америке. На бобрах (Castoridae) листрофориды отсутствуют. На грызунах подотряда Sciuroomorpha в Азии зарегистрированы два рода литрофорид – *Aeromichirus* и *Sciurochirus*. Один

вид *Sciurochirus tupaiae* перешел на тупай. Клещи рода *Metalistrophorus* зарегистрированы на белых в Евразии и Северной Америке. В Азии на летяге *Pteromys volans* (Sciuridae) обитают клещи монотипичного рода *Pteromichirus*. На грызунах подотряда Hystricomorpha встречаются только вторично перешедшие на них клещи родов *Afrolistrophoroides* и *Prolistrophoroides*. На грызунах подотряда Anomaluomorpha листрофориды не зарегистрированы. На единственном виде сем. Aplodontidae обитает *Aplodontochirus borealis*, представитель подсем. Aplodontochirinae. Сони (Gliridae) лишены специфичной им фауны листрофорид, и немногие находки этих клещей на глиридах носят случайный характер.

Со слоновыми прыгунчиками связан только один вид рода *Carnilistrophorus*. Другие три вида этого рода паразитируют на африканских хищных семейств Mustelidae и Viverridae, а один вид известен с грызунов сем. Spalacidae. Вероятно, род *Carnilistrophorus* сформировался на грызунах, а затем его представители перешли на слоновых прыгунчиков и хищных.

Два вида рода *Alistrophorus*, *A. medius* и *A. bradyus*, были зарегистрированы, соответственно, на *Tarsius pumilus* (Primates: Tarsiidae) и *Bradyus tridactylus* (Pilosa: Bradypodidae). Эти хозяева являются вторичными для клещей рода *Afrolistrophorus*, остальные 33 вида которых паразитируют исключительно на грызунах.

Хищные, вероятно, также получили листрофорид от своих жертв. Однако эти переходы не столь очевидны, и известен, как минимум, один род этих клещей – *Hemigalichus* (2 вида), связанный исключительно с азиатскими представителями сем. Viverridae. В другом роде *Carnilistrophorus*, три из пяти видов паразитируют на хищных, а два остальных – на грызунах и слоновых прыгунчиках. Наконец, в роде *Lynxacarus* семь из 11 видов паразитируют на различных Mustelidae, и один вид, *Lynxacarus morlani*, был зарегистрирован на рыси *Lynx rufus* (Felidae) в Северной Америке. Вероятно, в этих случаях клещи перешли с других хозяев еще на предков соответствующих семейств и в дальнейшем коэволюционировали с новыми хозяевами.

В отсутствие детальной филогении листрофорид, но с учетом их разделения на два основных ствола – Listrophorinae и Aplodontochirinae – возможны два альтернативных сценария их

эволюции (Рис. 35). Согласно первой гипотезе, листрофориды сформировались на общих предках грызунов и зайцеобразных (Glires), где и произошла их дивергенция на Aplodontochirinae и собственно листрофорин. В настоящее время аплодонтотирины сохранились только на грызунах сем. Aplodontodontidae, древнейших представителях отряда грызунов. Клещи подсем. Listrophorinae перешли затем на общих предков Lipotyphla, которые возникли примерно в одно время с грызунами в Азии, и чья базальная дивергенция протекала даже несколько позднее, чем таковая грызунов (Bininda-Emonds et al. 2007). Другие клещи подсемейства гораздо позднее заселили хозяев рода *Tupaia*. Альтернативная гипотеза предполагает формирование листрофорид на предках Boreoeutheria (Euarchontoglires + Laurasiatheria) и их последующую эволюцию среди Euarchontoglires на грызунах, зайцеобразных и тупайях, с вымиранием на приматах и шерстокрылах. Однако необходимо более тщательное обследование Dermoptera, чтобы убедиться в отсутствии на них листрофорид. Согласно этой гипотезе, листрофориды изначально были связаны с Lipotyphla (Laurasiatheria), а не перешли на них с Euarchontoglires. Листрофориды вымерли на Scrotifera, другой ветви лавразитерий, по видимому, из-за модификаций шерстного покрова этих хозяев, впрочем не вполне понятным остается их отсутствие на рукокрылых. Как легко увидеть, первая гипотеза является более экономной, поскольку допускает меньше случаев вымирания аплодонтотирин (4 против 6). Кроме того, отсутствие листрофорид на Archonta, Soledontidae и Chiroptera косвенно свидетельствует в пользу гипотезы, рассматривающей Glires как первичных хозяев листрофорид (Рис. 35).

Можно предположить, что число известных в настоящее время видов листрофорид может быть увеличено в два-три раза за счет находок с грызунов.

Семейство Lemurnyssidae (Рис. 36). Включает четыре вида двух родов. Все представители Lemurnyssidae паразитируют в носовых полостях приматов и принадлежат к морфоэкотипу респираторных клещей. Для этих клещей характерна удлинённая слабо склеротизованная идиосома. Неподвижный палец хелицер лемурниссид сильно редуцирован, тогда как подвижный палец преобразован в тонкий стилет, несущий зубчики. Мо-

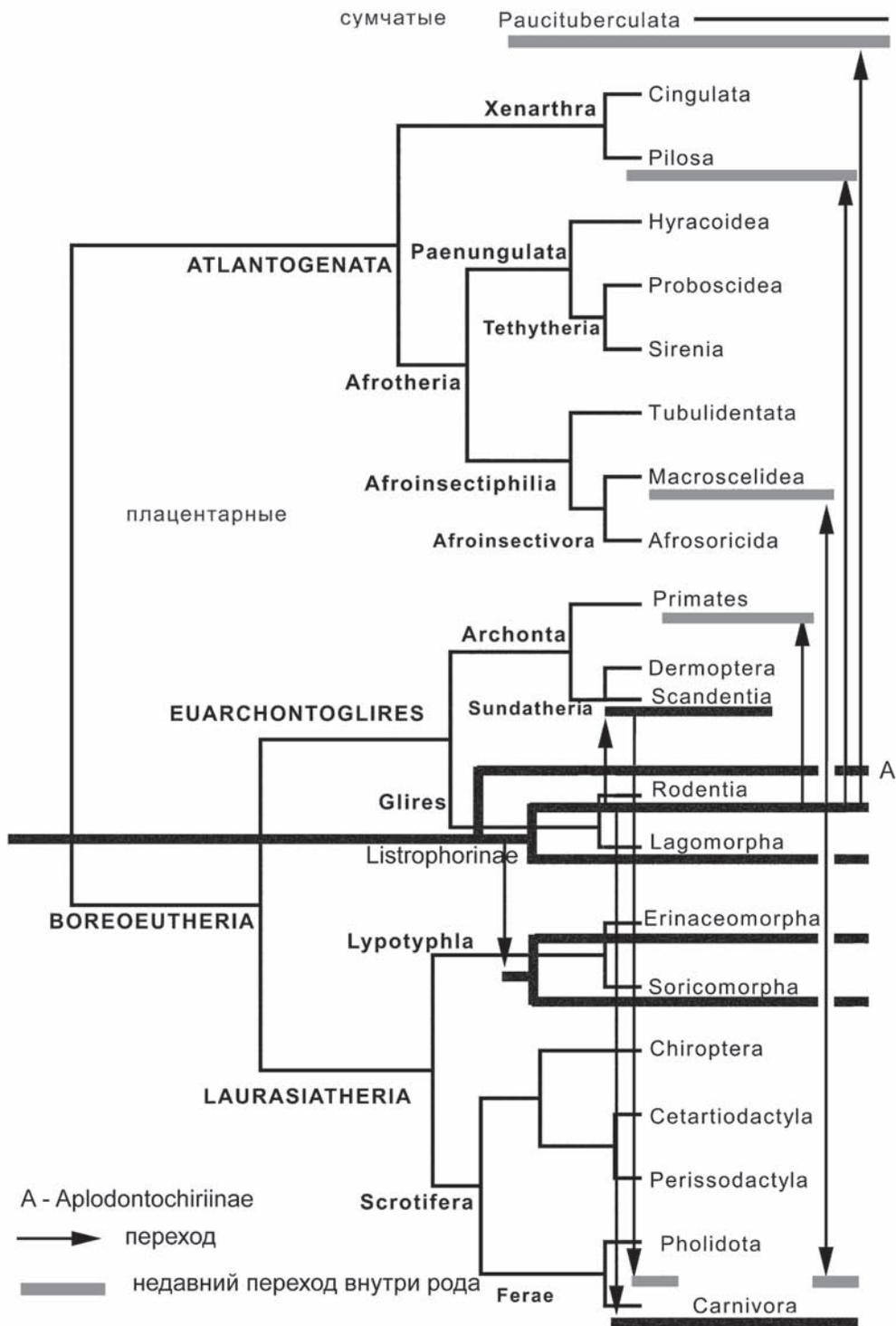


Рис. 35. Распространение Listerhoridae по отрядам млекопитающих.

нотипичный род *Lemurnyssus* описан с Galagidae (подотряд Strepsirrhini) из Африки. Клещи рода *Mortelmansia* связаны с южноамериканскими приматами сем. Cebidae (подотряд Plorhini). Принимая во внимание данные о распространении этих клещей, можно предположить, что семейство сформировалось еще на общих предках приматов обеих подотрядов. Лемурниссиды редко встречаются и их довольно трудно обнаружить, вероятно поэтому на сегодняшний день описана лишь незначительная часть видов данного семейства.

Семейство Pneumocoptidae (Рис. 37). Включает всего один род с четырьмя видами. Все они паразитируют в легких грызунов. Как и предыдущее семейство, Pneumocoptidae представлено клещами респираторного морфоэкотипа, но с идиосомой практически дисковидной формы. На сегодняшний день два вида пневмокоптид известны из легких беличьих сем. Sciuridae (подотряд Sciuromorpha) в Северной Америке, а два других вида – из легких грызунов сем. Cricetidae (подотряд Muomorpha) из Европы и Северной Америки. Судя по распространению этих клещей можно предположить, что они могут быть гораздо более широко распространены на грызунах, чем это известно ныне. Малое число описанных видов этих клещей можно объяснить трудоемкостью приемов их сбора.

Семейство Gastronyssidae (Рис. 38). Включает более 40 видов девяти родов, относящихся к двум подсемействам. Филогения гастрониссид была недавно реконструирована (Bochkov et al. 2008). Все представители семейства являются паразитами плацентарных млекопитающих и относятся к респираторному морфоэкотипу (Рис. 39). Распределение гастрониссид по таксонам хозяев представлено на Рис. 39. Идиосома большинства клещей напоминает таковую свободноживущих астигмат, но у некоторых клещей, вторично заселивших органы пищеварительной системы, она приобретает червеобразную форму.

Клещи подсем. Yunkeracarinae паразитируют в носовых полостях грызунов, принадлежащих к подотр. Muomorpha и Sciuromorpha. Клещи рода *Yunkeracarus* связаны с грызунами двух близкородственных семейств Muridae и Cricetidae (Muroidea) и известны с этих хозяев на всех континентах, исключая Австралию. Клещи монотипичного рода *Sciuracarus* зарегистрированы на африканской белке *Paraxerus cepapi* (Sciuridae).

Все представители подсем. Gastronyssinae связаны с рукокрылыми. Клещи трибы Gastronyssini (единственный род *Gastronyssus*) населяют желудок и двенадцатиперстную кишку крыланов (Pteropodidae). Типовой вид рода, *Gastronyssus bakeri*, связан с хозяевами двух относительно филогенетически близких родов *Eidolon* и *Rousettus* в тропической Африке, в то время как второй вид, *G. philippinensis*, зарегистрирован в Азии с хозяев трех родов, принадлежащих к двум разным кладом, *Cynopterus* и *Harpionycteris-Eonycteris* (Jones et al. 2002).

Единственный представитель трибы Phyllostomonysini (*Phyllostomonysus conradyunkeri*) паразитирует в носовых пазухах южноамериканских рукокрылых сем. Phyllostomidae, принадлежащих к трем родам – *Artibeus*, *Platyrrhinus* и *Uroderma*.

Триба Rodhainysini включает пять родов. Два из них, *Rodhainysus* и *Pseudoopsonysus*, паразитируют в носовых пазухах рукокрылых подотряда Microchiroptera, тогда как остальные три рода, *Eidolonysus*, *Mycteronyssus* и *Opsonysus*, известны только с крыланов, на которых они описаны из носовых пазух или, что встречается более редко, из глазных орбит. На эволюционном древе гастрониссид эти три рода формируют монофилетическую группу. *Opsonysus* является единственным родом, чьи представители были одновременно зарегистрированы как в носовых пазухах, так и в глазных орбитах крыланов в Азии и Африке. Роды *Eidolonysus* и *Mycteronyssus* паразитируют в носовых пазухах азиатских и африканских крыланов. Род *Pseudoopsonysus* связан с европейскими, азиатскими и африканскими рукокрылыми, принадлежащими к близкородственным семействам Rhinolophidae и Hipposideridae. Клещи рода *Rodhainysus* имеют всеветное распространение и паразитируют в носовых пазухах Microchiroptera, принадлежащих к семействам Emballonuridae, Megadermatidae, Molossidae, Nycteridae и Vespertilionidae.

На сегодняшний день довольно трудно анализировать паразито-хозяйинные связи или биогеографию гастрониссид, поскольку наши знания о разнообразии этой группы весьма далеки от полноты, однако некоторые предварительные заключения уже сейчас могут быть сделаны. Клещи данного семейства широко представлены на хозяевах двух неродственных отрядов – Chiroptera (Laurasiatheria) и Rodentia (Euarchontoglires).

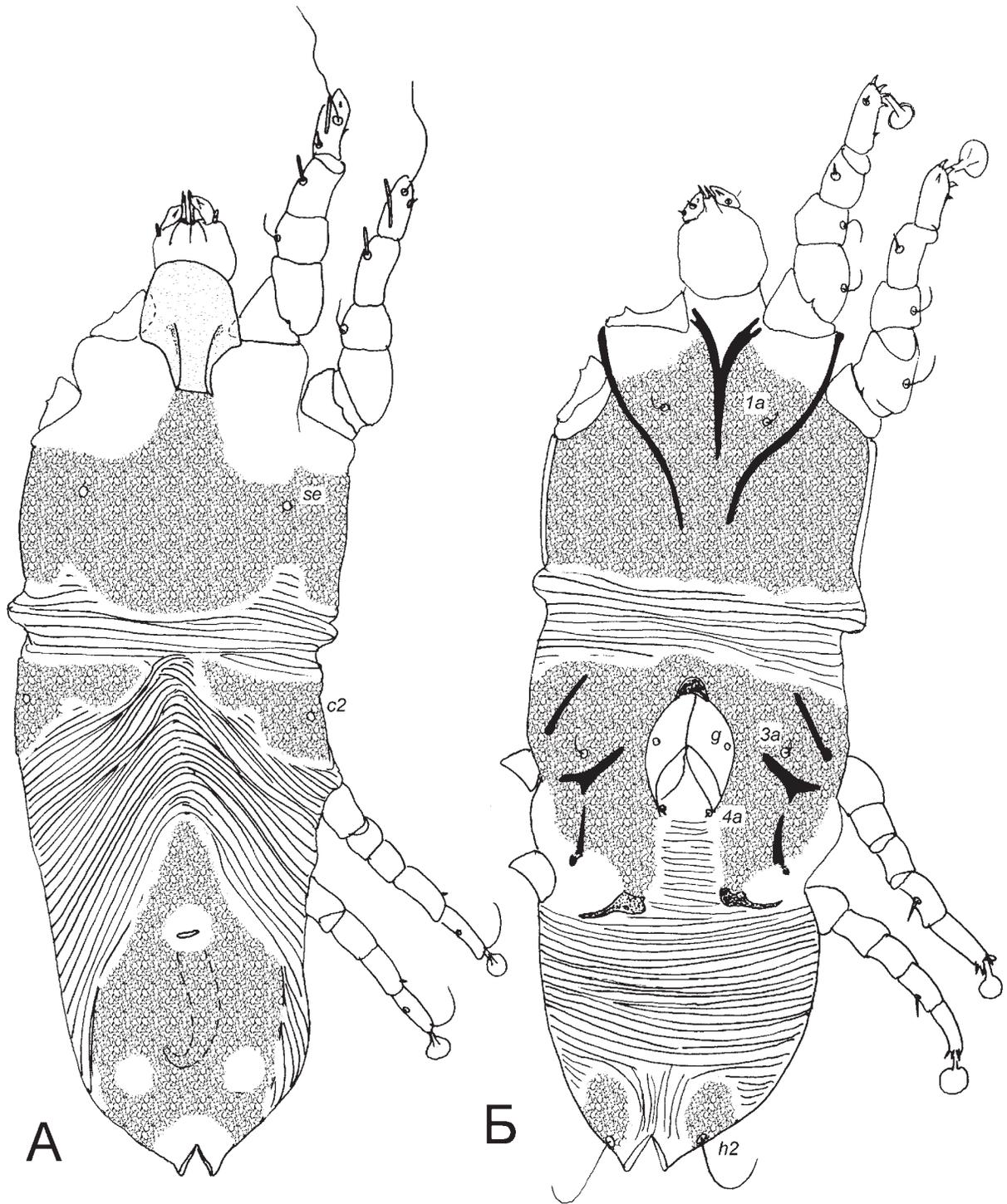


Рис. 36. Внешний вид клещей сем. Lemurnyssidae. *Lemurnyssus galagoensis*, самка: А – дорсально, Б – вентрально.

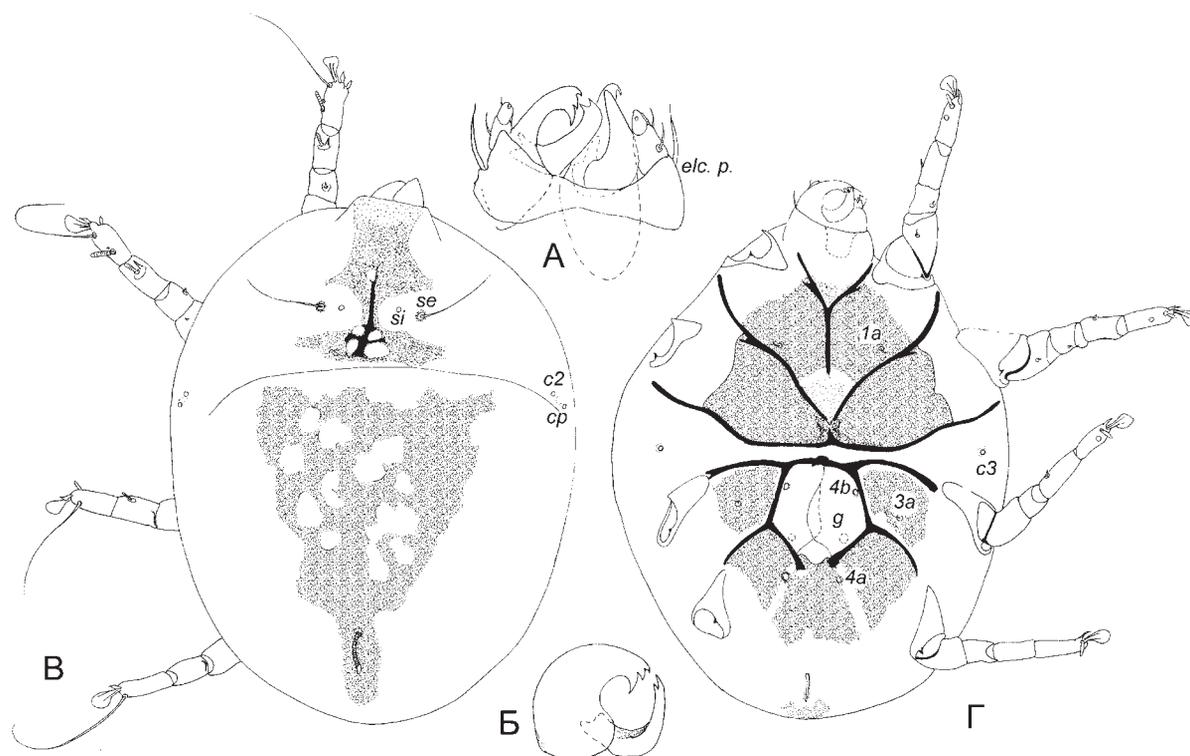


Рис. 37. Внешний вид клещей сем. *Pneumocoptidae*. *Pneumocoptes* sp., самка: А – гнатосома дорсально, Б – хелицера латерально, В – дорсально, Г – вентрально.

Если заключения о монофилии *Gastronyssidae* (Vochkov et al. 2008; Vochkov and Mironov 2011) верны, то такое распространение его представителей имеет два наиболее вероятных объяснения. Согласно первой гипотезе, предки гастрониссид перешли к паразитизму еще на общих предках рукокрылых и грызунов (*Vogaeotheria*). В этом случае они должны были вымереть на представителях всех ветвей этой огромной клады, кроме хозяев двух выше обозначенных отрядов. Согласно второй гипотезе, гастрониссиды перешли с предков одной группы хозяев на другую, что требует меньше допущений. Гастрониссиды, связанные с рукокрылыми, имеют более широкое географическое распространение и более многочисленны. Они широко представлены как на *Microchiroptera*, так и на *Megachiroptera*. Таким образом, можно предположить, что эти клещи перешли на грызунов с рукокрылых. Причем данный переход произошел, судя по распространению гастрониссид на грызунах, на предков подотряда *Myomorpha*, тогда как сциуроморфные грызуны (*Sciuromorpha*) полу-

чили этих клещей уже от миоморф. Однако возможен и обратный вариант, при котором именно сциуроморфные грызуны получили гастрониссид от рукокрылых, поскольку наши знания о паразитофауне грызунов этого подотряда далеко не полны. Дальнейшие исследования паразитофауны грызунов, относящихся к «не миоморфным подотрядам», позволят ответить на этот вопрос. В заключение стоит отметить еще один предполагаемый вторичный переход гастрониссид. Клещи рода *Opsonyssus*, как и клещи некоторых других родов, связанных с *Pteropodidae*, весьма морфологически близки к представителям рода *Pseudoopsonyssus*, паразитирующим на подковоносах сем. *Rhinolophidae*. Это сходство может быть объяснено либо вторичным переходом клещей с крыланов на подковоносов, либо даже быть следствием близких филогенетических отношений хозяев этих двух семейств, постулируемым некоторыми исследователями (см. Eick et al. 2005).

Семейство Dromiciocoptidae (Рис. 40). Включает три вида одного рода *Dromiciocoptes*. Все виды

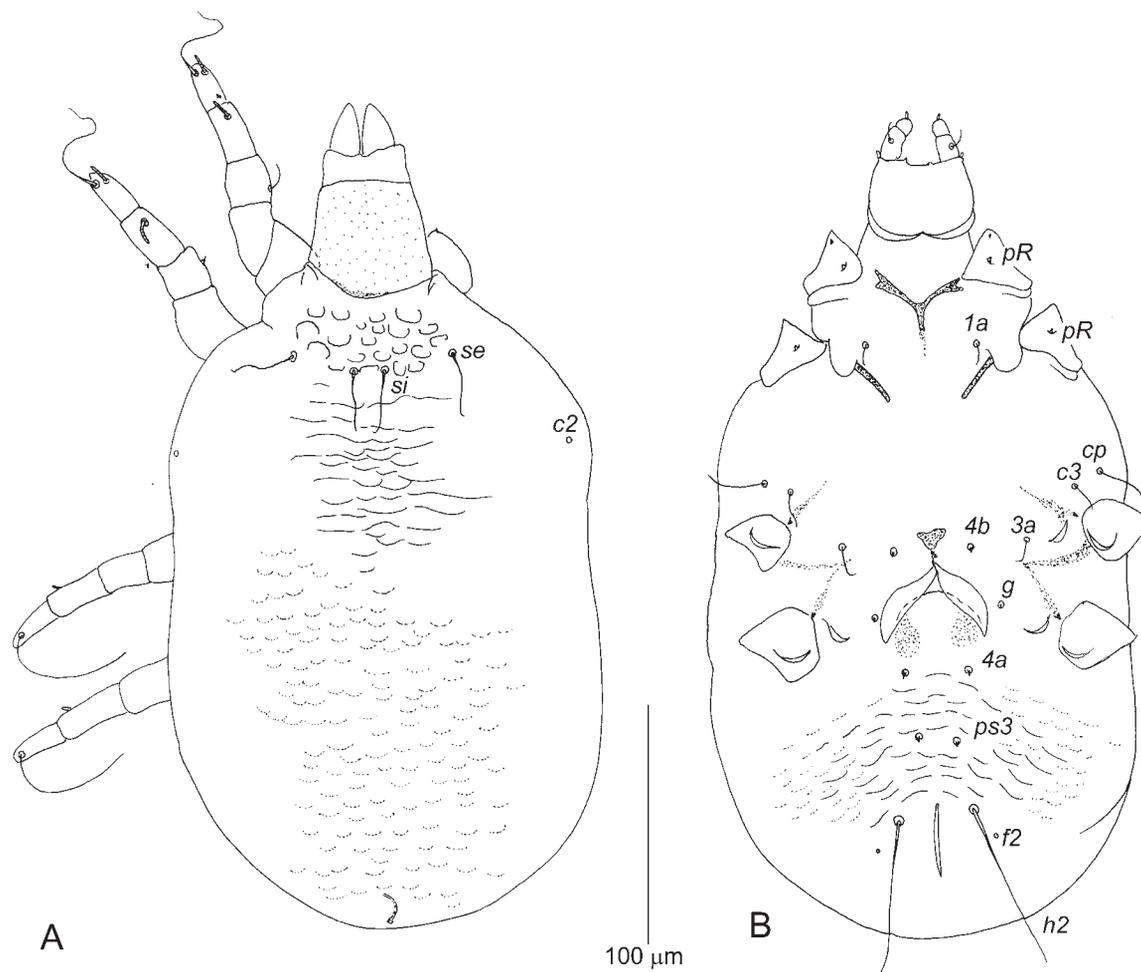


Рис. 38. Внешний вид клещей сем. Gastronyssidae. *Yunkeracarus* sp., самка: А – дорсально, Б – вентрально.

являются типичными накожными паразитами, обладающими уплощенной идиосомой. Задние конечности этих клещей модифицированы в органы прикрепления, которые помогают им фиксироваться в основании волос хозяина. Представители подсемейства связаны с южноамериканскими сумчатыми семейств Didelphidae (Didelphimorphia) и Caenolestidae (Paucituberculata).

Семейство Listrosoralgidae (Рис. 41). Включает 13 видов четырех родов, представленных накожными паразитами. Листропсоральгиды – типичные клещи-накожные. Филогения и паразито-хозяинные связи семейства были недавно реконструированы Vochkov et al. (2013) (Рис. 42).

Данная группа клещей изначально связана с сумчатыми. Первая дихотомия в полученной

клатограмме отражает разделение хозяев на предковых южноамериканских сумчатых (отряды Didelphimorphia и Paucituberculata) и более поздно ответвившихся австралодельфий (остальные современные отряды сумчатых) (Asher et al. 2004).

Клещи рода *Petauralges* паразитируют на хозяевах двух отрядов австралодельфий, Dasyuromorphia и Diprotodontia, которые являются наиболее многочисленными среди австралийских сумчатых. Эти клещи наиболее отличны морфологически от остальных представителей семейства.

Клещи рода *Didelphialges* связаны с сумчатыми рода *Metachirus*, единственного в трибе Metachirini (Voss and Jansa 2009).

Базальное разделение в роде *Listrosoralges* проходит между *L. caenolestes* и другими видами.

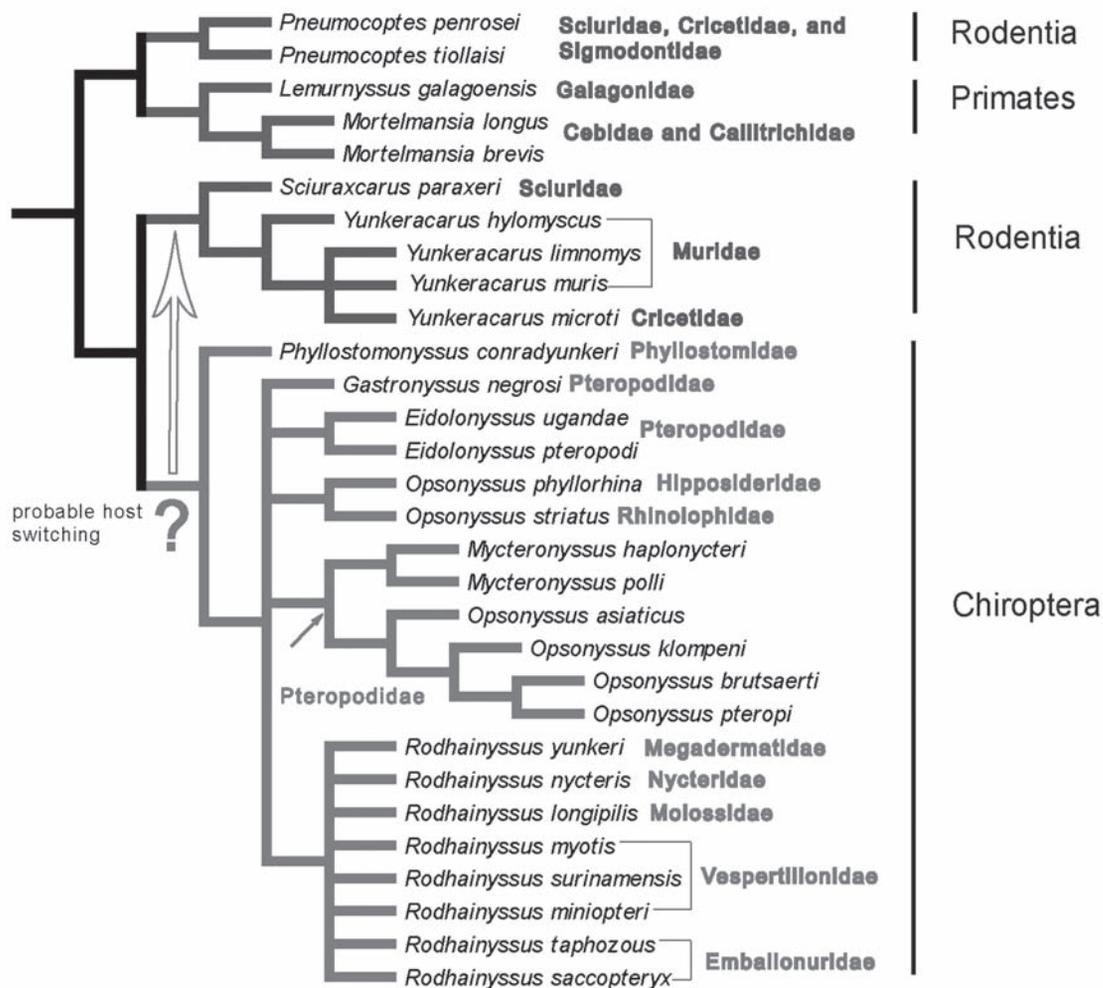


Рис. 39. Кофилогения Gastroonyssidae и млекопитающих.

По-видимому, оно отражает паразитизм этих клещей на представителях разных отрядов соответственно, Paucituberculata и Didelphimorphia. Виды, связанные с хозяевами рода *Monodelphis*, формируют кладу в сердцевине рода. Остальные группировки в пределах рода не соответствуют системе хозяев (Voss and Jansa 2009), вероятно, из-за недостатка имеющихся данных по разнообразию этих клещей.

Паразитизм *Listropsoralgoides surinamensis* на Echimyidae является очевидным результатом перехода с сумчатых Нового Света. Эти клещи пока известны исключительно с единственного вида грызунов в Суринаме (Fain and Lukoschus 1979).

Тем не менее листропсоральгиды должны были быть связаны с колючими крысами Нового Света довольно продолжительное время, поскольку успели выработать серьезные морфологические отличия от остальных южноамериканских представителей семейства.

Надсемейство Psoroptoidea. Данное надсемейство представлено в основном паразитами птиц. Представители двух семейств, Psoroptidae и Lobalgidae, однако, независимо перешли на млекопитающих.

Семейство Psoroptidae (Рис. 43, 44). Включает около 60 видов 30 родов, принадлежащих к семи подсемействам. Псороптиды являются типичны-

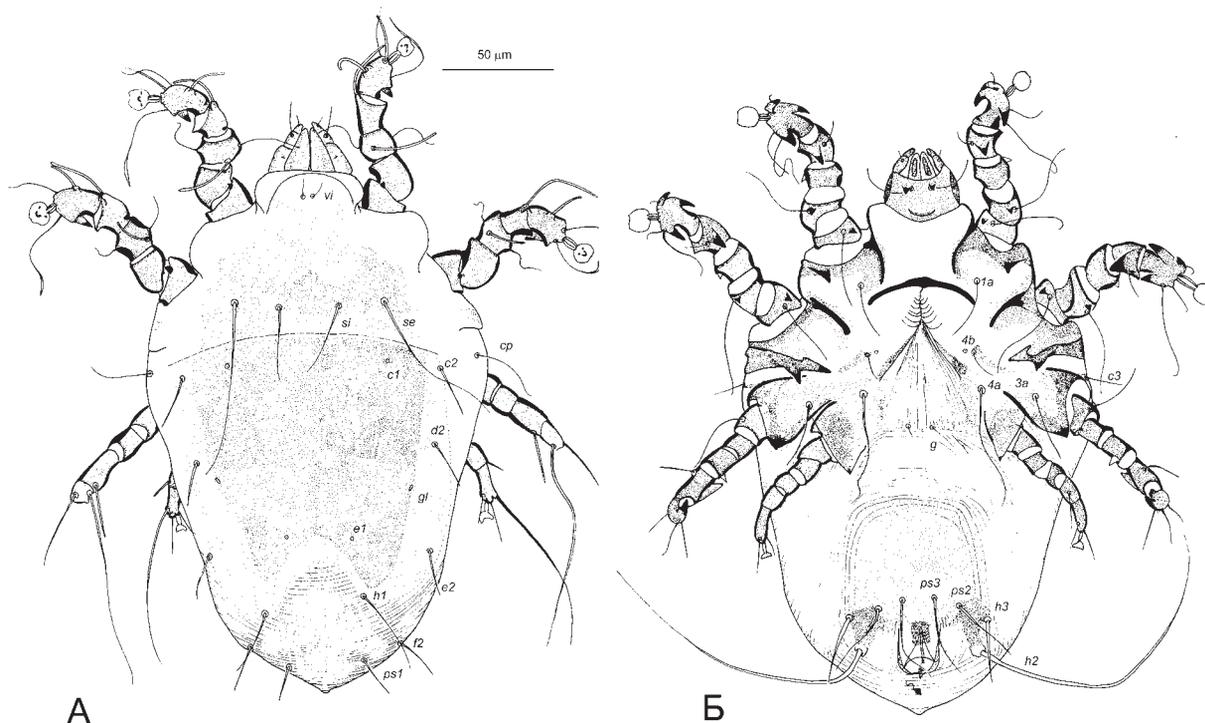


Рис. 41. Внешний вид клещей сем. Listropsoralgidae. Самка *Listropsoralges* sp.: А – дорсально, Б – вентрально.

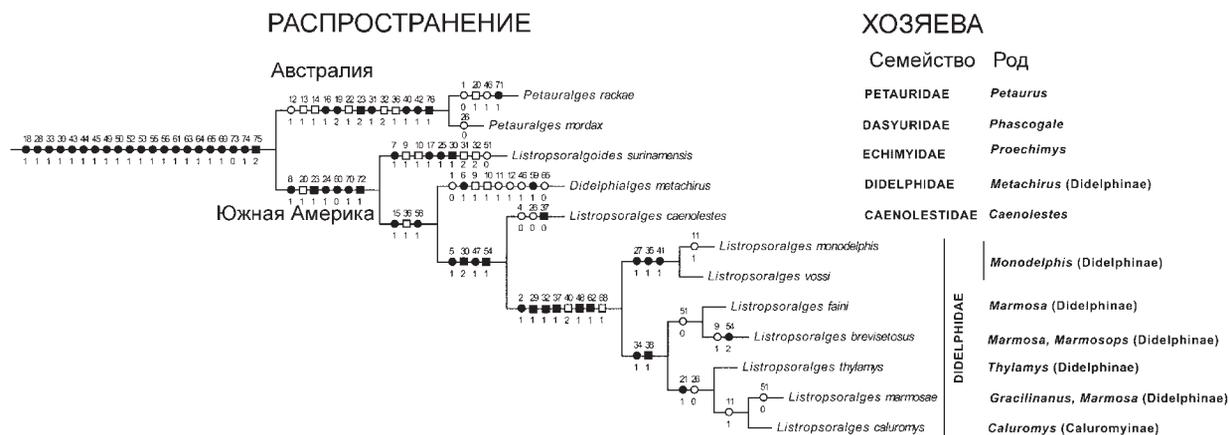


Рис. 42. Кофилогения Listropsoralgidae и млекопитающих.

филогенетически близок к перьевым клещам сем. Psoroptoididae.

Клещи линии, представленной монотипичным родом *Hyracoptes*, перешли к паразитизму на древолазающих даманах *Dendrohyrax dorsalis* (Hyracoidea: Procaviidae) в Африке. Этот вид со-

хранил многие архаичные черты, утраченные другими представителями семейства. По-видимому, он является потомком клещей независимо перешедших с птиц на млекопитающих.

Клещи подсем. Makialginae связаны с галаго и лемурами (парвотряд Strepsirrhini) и являются

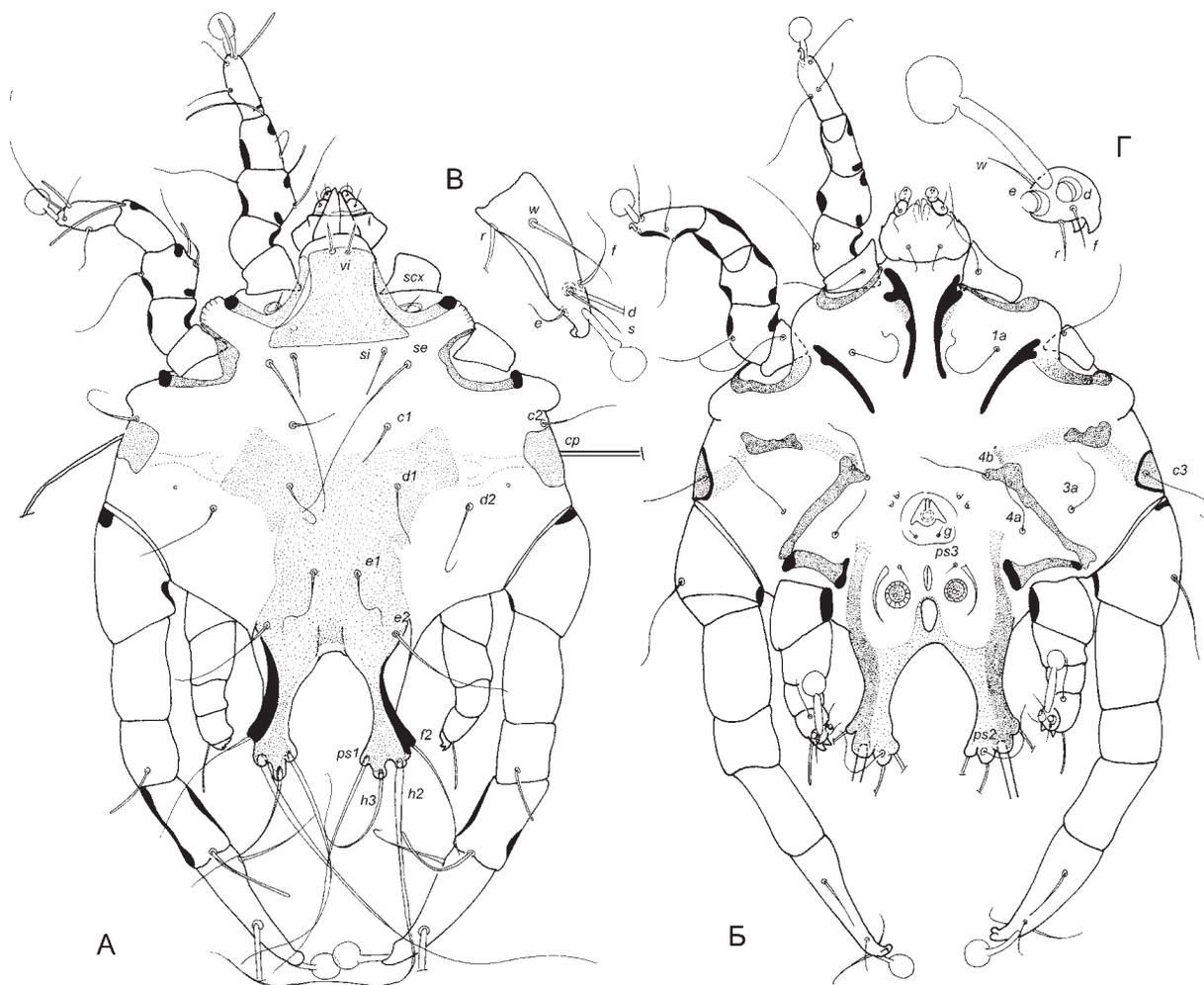


Рис. 43. Внешний вид клещей сем. Psoroptidae. *Paracoroptes allenopitheci*, самец: А – дорсально, Б – вентрально, В – лапка III, Г – лапка IV.

представителями второго независимого перехода с птиц. С галаго связаны клещи монотипического рода *Galagalges*. На мадагаскарских руконожках Daubentoniidae (инфраотряд Chiromyiformes) паразитируют клещи монотипического рода *Daubentoniages*. Остальные клещи подсемейства связаны с мадагаскарскими лемурами инфраотряда Lemuriformes. Клещи монотипического рода *Cheirogalagalges* связаны Cheirogaleidae (Cheirogeleoida). На Lepilemuridae обитают клещи рода *Makialges*. Клещи рода *Gaudalges* связаны с Lemuridae и Indriidae. Представители рода *Lemuralges* паразитируют на представителях всех трех семейств надсем. Lemuroidea – Lemuridae,

Lepilemuridae и Indriidae. Сформировавшись на материке (тропическая Африка), макиальгины проникли на Мадагаскар вместе со своими хозяевами-лемурами. Согласно молекулярным данным (Karanth et al. 2005), предки лемуров колонизировали Мадагаскар 50–80 млн лет назад, причем все наблюдаемое ныне разнообразие этих хозяев возникло в результате единственного акта колонизации. Монофилия макиальгин с лемуров косвенно подтверждает эти данные.

Клещи подсем. Psoralginae являются потомками третьей независимой колонизации млекопитающих с птиц, которая произошла в Южной Америке. Представители родов *Psoralges*



Рис. 44. Внешний вид клещей сем. Psoroptidae (SEM фото). *Psoroptes* sp.: А – самец дорсально, Б – то же вентрально; В – самка дорсально, Г – то же вентрально.

и *Edentalges* паразитируют на южноамериканских эндемиках – ленивцах и муравьедах (*Pilosa*). Единственный представитель рода *Trouessalges*, обитающий на пекари, вероятно, вторично перешел на них с неполнозубых. Обитание клещей рода *Acaroptes* на поссумах в Австралии выглядит неожиданным, поскольку данный род, без сомнения, принадлежит к этому южноамериканскому подсемейству. Мы предлагаем следующее объяснение данному необычному паттерну паразито-хозяйинных связей. Неполнозубые и некоторые

сумчатые, заселившие Австралию, сосуществовали еще в Антарктиде (Black et al. 2012), где и мог произойти переход псороптид с неполнозубых на сумчатых.

Клещи подсемейств Psoroptinae, Cebalginae, Paracosorptinae и группа родов *Coendalges*, вероятно, произошли вследствие перехода их общего предка с птиц на млекопитающих. Скорее всего, этот переход произошел первоначально на приматов, а затем данные клещи перешли и на хозяев других отрядов.

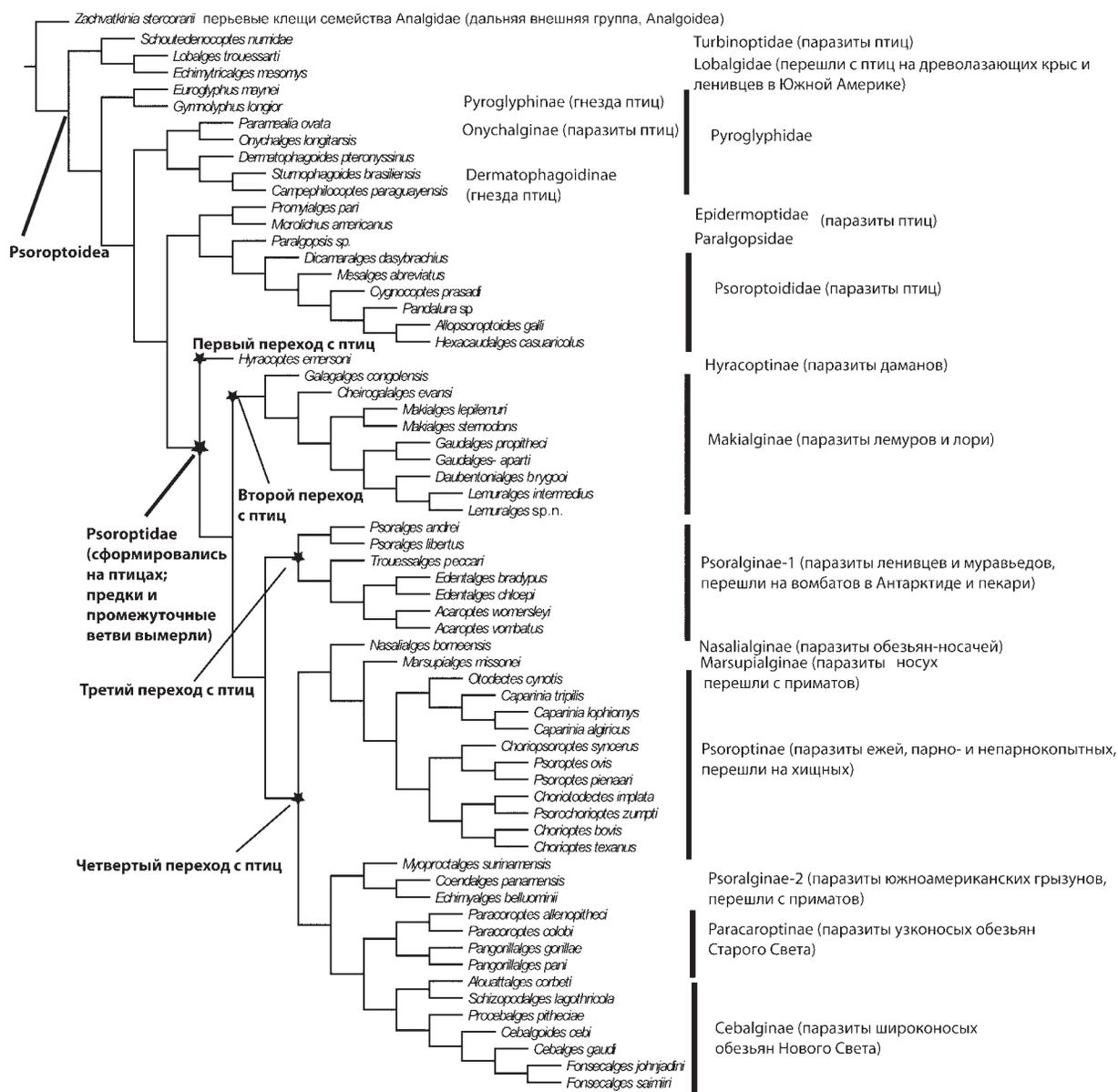


Рис. 45. Кофилогения Psoroptidae и млекопитающих. Объяснения в тексте.

Клещи подсем. Psoroptinae связаны с группами хозяев, далекими как в филогенетическом, так и экологическом отношениях, однако наиболее архаичные представители этого подсемейства обитают на древолазающих хозяевах. Подсемейство подразделяется на три основных эволюционных линии; первые две наиболее рано ответвившиеся линии представлены монотипичными родами *Nasalialges* и *Marsupialges*, тогда как последняя линия включает всех остальных псороптин.

Единственный представитель рода *Nasalialges* паразитирует на носаче *Nasalis larvatus* (Primates: Cercopithecidae) в Малайзии.

Клещи монотипичного рода *Marsupialges* связаны с южноамериканскими древолазающими хищниками-носухами рода *Nasua* (Carnivora: Procyonidae). Первоначально эти клещи были описаны с музейного экземпляра сумчатого *Caluromys philander* (Didelphidae) (Fain 1963), однако данная находка оказалась результатом механической

контаминации (Бочков неопубл.). Предки сем. Procyonidae (вымершие Simocyonidae) сформировались в Азии (Baskin 1998), где, по-видимому, и получили псороптид от образных обезьян сем. Cercopithecidae.

Оставшиеся роды псороптин формируют общую кладу, подразделяющуюся на две группы родов. Клещи группы родов *Otodectes* паразитируют на мелких млекопитающих (ежи, вторично грызуны) и хищных. В роде *Caparinia* три вида связаны с ежами подсем. Erinaceidae в Европе и Африке; один вид, *C. setifera*, перешел к паразитизму на гиене *Hyena hyaena* (Carnivora: Hyenidae), а один вид, *C. lophiomys*, описан с различных африканских Muroidea. Клещи монотипичного рода *Otodectes* паразитируют в слуховом проходе хищных. Принадлежность этих клещей к одному виду *O. cynotis* была недавно доказана с помощью морфологических и молекулярных методов (Lohse et al. 2002). Вероятно, род *Otodectes* сформировался в результате перехода клещей с жертв – мелких насекомоядных и грызунов.

Клещи группы родов *Psoroptes* изначально связаны с парно- и непарнокопытными, но перешли и на других одомашненных хозяев в неволе. Остается неясным, как предки данной группы перешли к паразитизму на жвачных с древолазающих хозяев (вероятно, приматов). Судя по распространению этой группы псороптин по хозяевам, данный переход мог произойти в Африке или Азии.

Клещи рода *Psoroptes* широко распространены на парно- и непарнокопытных. Причем *P. equi* зарегистрирован не только на многих хозяевах этих двух отрядов, но даже вторично перешел на зайцев и кроликов (Leporidae), с которых известен как *P. cuniculi*. Конспецифичность *P. equi*, *P. ovis*, *P. cuniculi* и *P. cervinus* была доказана на основании анализа как молекулярных, так и морфологических данных (Zahler et al. 2000). Род *Chorioptes* представлен четырьмя видами с широкого круга парно- и непарнокопытных, а также двумя видами с хищных семейств Mephitidae и Ursidae. Клещи еще трех родов (*Choriopsoroptes* с двумя видами и монотипичные *Choriotodectes* и *Psorochorioptes*) паразитируют на африканских непарнокопытных сем. Bovidae.

Три рода группы *Coendalges* образуют самостоятельную эволюционную линию чьи представители паразитируют на южноамериканских грызунах

филогенетически далеких семейств Dasyproctidae (Cavioidea), Echimyidae (Octodontoidea) и Erethizontidae (Erethizontoidea). Большинство их хозяев объединяет древесный образ жизни. Предположительно, эти клещи перешли на грызунов с древних приматов, колонизировавших Южную Америку (близких к общему предку Catarrhini и Platyrrhini).

Сестринские отношения между подсемействами Cebalginae и Paracoroptinae, вероятно, отражают филогенетические связи между их приматами-хозяевами, принадлежащими соответственно к парвотрядам Platyrrhini и Catarrhini.

Все виды подсем. Cebalginae паразитируют на южноамериканских приматах парвотряда Platyrrhini. Паттерн филогенетических отношений этих клещей хорошо соответствует представлениям о филогении хозяев.

Клещи монотипичных родов *Alouttalges* и *Schizopodalges* паразитируют на Atelidae. На Cebidae зарегистрированы клещи рода *Fonsecalges* и двух монотипичных родов, *Cebalges* и *Cebalgoides*. Клещи монотипичного рода *Procebalges* описаны с Pitheciidae. Таким образом, среди четырех семейств, выделяемых среди обезьян Нового Света, псороптиды остаются неизвестными только с хозяев сем. Aotidae.

Подсем. Paracoroptinae включает восемь видов и два рода. По своему строению это – типично кожные клещи, обитающие на африканских приматах семейств Cercopithecidae и Hominidae (парвотряд Catarrhini). Род *Paracoroptes* связан с Cercopithecidae. Находка *P. natalensis* на африканском грызуне *Thryonomys swinderianus* (Thryonomyidae) является механической контаминацией, как полагают и сами авторы (Fain and Segerman 1978). Род *Pangorillalges* представлен двумя видами с шимпанзе *Pan troglodytes* и гориллы *Gorilla gorilla* (Hominidae).

Семейство Lobalgidae (Рис. 46). Включает семь видов и два рода, относящихся к двум подсемействам. Как уже указывалось выше, предполагается, что клещи этого южно-американского семейства перешли к паразитизму на плацентарных млекопитающих с птиц. Подсем. Lobalginae представлено единственным видом *Lobalges trouessarti*, который паразитирует на ленивцах семейств Bradypodidae и Megalonychidae. Эти клещи обитают на коже хозяина. Подсем. Echimytricalginae включает семь видов рода *Echimytricalges*. Все они

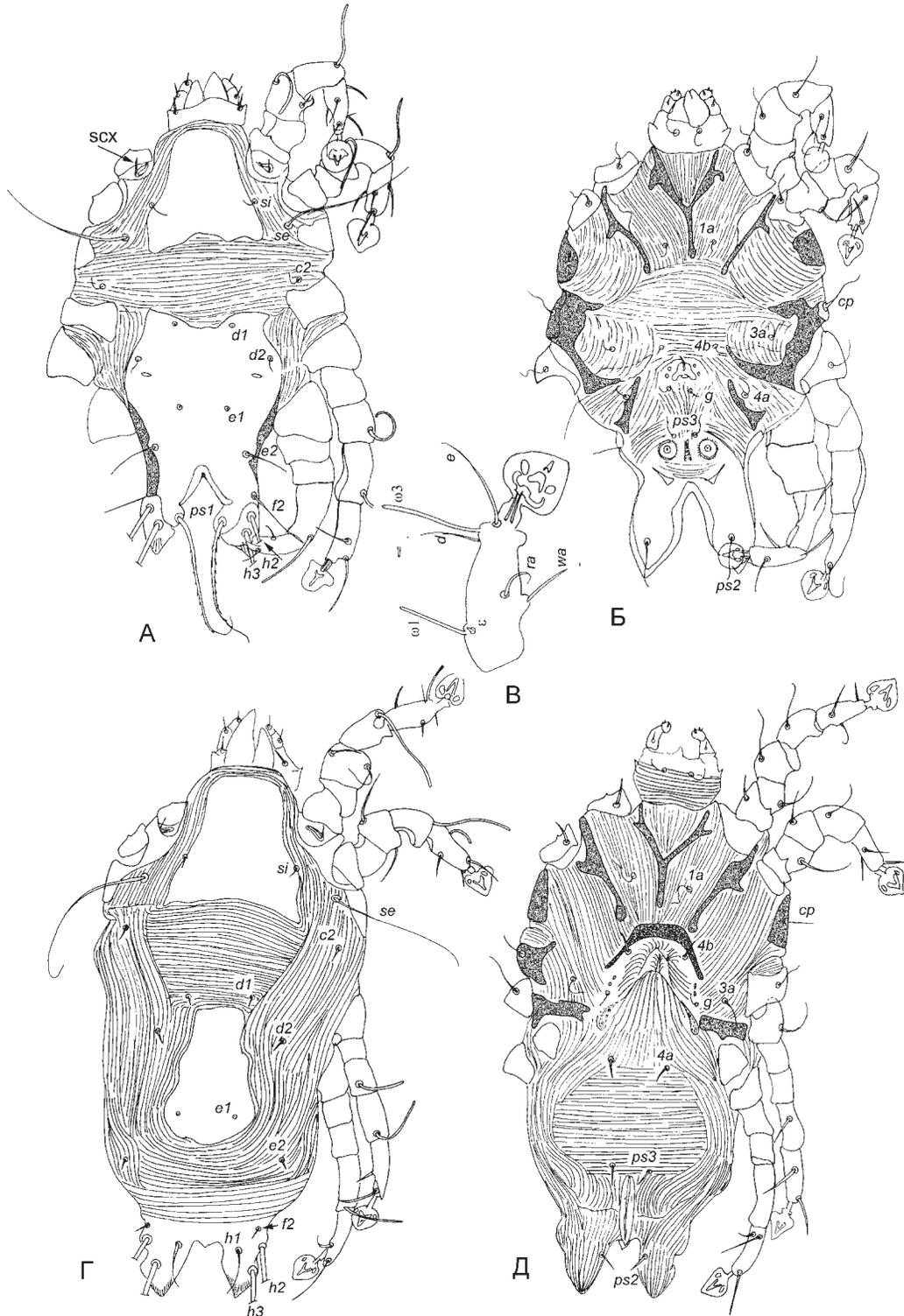


Рис. 46. Внешний вид клещей сем. Lobalgiidae. *Lobalges trouessarti*: А – самец дорсально, Б – то же вентрально, В – лапка I латерально, Г – самка дорсально, Д – то же вентрально.

паразитируют на грызунах сем. Echimyidae, часть из них ведет древолазающий образ жизни. Эти грызуны имеют своеобразный волосяной покров. Волосы на спинной стороне тела модифицированы в игловидные желобообразные структуры. Клещи подсем. Echimytricalginae приспособились к жизни в желобах этих волос, напоминая, таким образом, перьевых клещей проктофиллоидного морфозкотипа (Миронов 1987), обитающих в коридорах опахала пера, образованных бородками.

Паразитизм клещей одного семейства на столь разных хозяевах, как Pilosa и Rodentia, предполагает вторичный переход с одной группы хозяев на другую, но в настоящее время трудно понять, какая группа хозяев являлась для лобальгид исходной.

4. 3. Особенности постоянного паразитизма акариформных клещей на млекопитающих

4.3.1. Факторы, определяющие специфичность к хозяину

Для сравнительной оценки специфичности акариформных клещей млекопитающих, принадлежащих к астигматам и простигматам, все виды этих клещей, известные до 2012 г. были разбиты на четыре класса: виды, приуроченные к виду хозяев, роду, семейству и отряду (Табл. 6). Точный тест Фишера выявил статистически достоверные различия в степени специфичности между простигматическими и астигматическими клещами ($p < 2.2e-16$).

По сравнению с астигматами для простигматических клещей более вероятно приуроченность к одному хозяину; они с большей степенью вероятности являются приуроченными к хозяевам одного рода, чем одного семейства или отряда (Табл. 6), тогда как астигматические клещи с меньшей степенью вероятности становятся моноксенными, а вероятность их вторичных переходов (т.е. приуроченности к хозяевам одного рода или семейства) и паразитизм на хозяевах одного отряда более высоки по сравнению с Prostigmata.

Молекулярные исследования в целом подтвердили, что астигматические клещи млекопитающих в большей степени подвержены вторичным переходам, чем простигматы с этих хозяев. Так, генетические последовательности ряда видов астигматических клещей (*Sarcoptes scabiei*, *Psoroptes ovis*, *Otodectes cynotis*, *Chorioptes bovis* и *Chorioptes*

texanus) указывают на то, что популяции клещей данных видов с разных хозяев относятся к одному виду (Berrilli et al. 2002; Lohse et al. 2002; Pegler et al. 2005), хотя и не относятся зачастую к единой панмиктической популяции (Rasero et al. 2010). Сходные исследования на некоторых модельных видах Demodecidae, напротив, выявили их строгую приуроченность к хозяевам определенного вида (Zhao and Cheng 2009). В то же время эволюционные изменения у ряда групп паразитических астигматических клещей протекают, по-видимому, быстрее по сравнению с таковыми многих простигмат.

Учитывая высокую специфичность простигмат к хозяевам в сочетании с их более медленной эволюцией, многие случаи приуроченности видов этих клещей к хозяевам одного рода можно трактовать как запаздывание видообразования, а не переходы на близкородственных хозяев.

По-видимому, более высокая специфичность простигматических клещей объясняется их питанием живыми тканями хозяина (например, лимфой), что провоцирует иммунный ответ. Для большинства же паразитических астигмат характерно питание мертвыми тканями хозяина, не способными вызвать иммунный ответ, – волосяной смазкой, ороговевающим эпителием или слизью.

4.3.2. Феномен сингоспитальности

Прямым следствием высокой специфичности акариформных клещей к хозяевам является феномен сингоспитальности. Под термином «synhospitality» понимается одновременное присутствие 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 на хозяевах, принадлежащих к географически изолированным популяциям. Значительно реже встречаются случаи сингоспитальности, демонстрирующие совместное обитание на хозяине нескольких видов постоянных паразитов, образующих надвидовой комплекс, возникший в пределах данного вида хозяина. Для этого явления был предложен специальный термин – «филогенетическая син-

Табл. 6. Обобщенные данные по распределению клещей постоянных паразитов млекопитающих по уровню специфичности к хозяевам (данные 2012 г.). Клещи семейств *Histiostomatidae* и *Rosensteiniidae* не включены. Записи, содержащие заведомо сомнительных хозяев, не учитывались

Семейства клещей	Число видов клещей		Приуроченность к хозяевам				Хозяева	
	всего	включено	отряду	семейству	роду	виду	всего	включено
Cheyletidae (паразиты млекопитающих)	31	26	0	2	4	20	46	35
Psorergatidae	74	74	0	6	10	58	107	100
Demodecidae	107	107	0	2	2	103	114	113
Myobiidae	526	522	1	23	83	415	767	753
Ereynetidae (паразиты млекопитающих)	27	26	1	10	1	14	60	59
Erymiodecidae	4	4	0	0	0	4	4	4
Sarcoptidae	117	117	7	37	17	56	317	316
Atopomelidae	422	421	13	57	49	302	648	639
Chirodiscidae	229	229	10	18	30	171	382	375
Listrophoridae	181	179	8	22	16	133	316	304
Myocoptidae	61	61	1	6	7	47	98	97
Gastronyssidae (не <i>Gastronyssus</i>)	41	41	0	12	7	22	76	74
Gastronyssidae (<i>Gastronyssus</i>)	2	2	0	1	0	1	6	6
Psoroptidae	56	55	0	0	7	35	95	93
Rhyncoptidae	12	12	0	1	1	10	14	14
Chirohynchobiidae	3	3	0	0	0	3	3	3
Lemurnyssidae	4	4	0	0	0	4	4	4
Pneumocoptidae	4	4	0	1	0	3	5	5
Listropsoralgidae	7	7	0	1	1	5	9	9
Dromiciocoptidae	3	3	0	0	0	3	3	3
Lobalgidae (<i>Lobalges</i>)	1	1	1	0	0	0	3	3
Lobalgidae (<i>Echimytricalges</i>)	8	8	0	2	2	4	16	15
Prostigmata	769	759	2	43	100	614	1098	1064
Astigmata	1151	1147	48	163	137	799	1995	1960
Всего	1920	1906	50	206	237	1413	3093	3024

госпитальность» (Бочков и Миронов 2008). Предпосылка филогенетической сингоспитальности заключается в том, что вопреки классическому правилу Эйхлера (Eichler 1948), согласно которому темпы эволюции паразитов отстают от таковых у хозяев, видообразование у многих паразитических организмов может протекать быстрее эволюции самих хозяев в связи с более быстрой сменой генераций паразита.

Основная масса случаев филогенетической сингоспитальности у акариформных клещей

млекопитающих приходится на сообитание двух (редко трех) близкородственных видов. Таких примеров много как среди простигматических, так и астигматических клещей, приуроченных к разным микростациям на теле хозяина. Тем не менее все действительно яркие примеры филогенетической сингоспитальности касаются исключительно астигматических клещей, населяющих шерсть или оперение. У всех простигмат и астигмат, населяющих другие микробиотопы, таких примеров множественного видообразования не

наблюдается. Хотя точные причины отсутствия множественного видообразования у этих клещей неизвестны, но они, вероятно, кроются, как в их экологии, так и в более высокой скорости видообразования, наблюдаемой у некоторых паразитических псороптидий, связанных с шерстью. 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.

Паразиты бобров. С двух видов ныне живущих бобров (Castoridae) известны почти 60 видов клещей рода *Schizocarpus* (Chirodiscidae), которые населяют на теле этих хозяевах определенные участки шерсти. Места локализации клещей отдельных видов на теле бобра сильно отличаются. Например, *Schizocarpus numerosus* населяет большую часть дорсальной поверхности тела хозяина, тогда как *Schizocarpus insignis* обитает исключительно на ушах. Различные бобровые популяции несут разные, иногда практически не перекрывающиеся, наборы видов, что в определенной мере отражает 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 евроазиатского бобра *Castor fiber* на сегодняшний день описан 41 вид рода *Schizocarpus* (Bochkov and Saveljev 2012). Ареал евроазиатского бобра, несмотря на свою протяженность, сильно фрагментирован, поскольку эти грызуны связаны с бассейнами рек. За время существования этого вида изменения растительного ландшафта и водных бассейнов вызывали как устойчивые обособления, так и, наоборот, последующие смешения популяций бобра. В настоящее время этот вид включает в себя восемь подвидов (Лавров 1981). Временные изоляции бобровых популяций могли привести к видовой самостоятельности обитающих на них клещей рода *Schizocarpus* и, как результат последующего смешения этих клещей, формированию целых видовых комплексов (Fain and Lukoschus 1985; Fain and Whitaker 1988). По мнению ряда авторов, на евроазиатском бобре, помимо аллопатрического видообразования паразитов при распаде его ареала на изоляты, по-видимому, имело место и симпатрическое видо-

образование. 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 and Lukoschus 1985).

На канадском бобре *Castor canadensis* обитают 18 видов рода *Schizocarpus* (Whitaker 2006). Выделяются до 25 подвидов канадского бобра (Baker and 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 (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.

Было показано, что при совместном содержании в неволе речного и канадского бобров клещи способны переходить на новых для них хозяев. 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 (Bochkov 2014).

Паразиты ондатры. С ондатры *Ondathra zibethicus* (Cricetidae), как и с бобров, также известно несколько видов акариформных клещей одного надвидового комплекса, но относящихся к сем. Listrophoridae (Astigmata). С ондатры в Северной Америке известны шесть видов рода *Listrophorus* (Fain and Hyland 1974), все они могут одновременно встречаться на одной особи хозяина (Bauer and Whitaker 1981). Статистическими методами было показано, что, хотя большинство видов листрофорид встречается по всему телу ондатры, они распределены неравномерно и различаются в доминировании на разных участках тела (Bauer and Whitaker 1981). 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 перекрытию микроареалов листрофорид на теле этого хозяина (Bauer and Whitaker 1981). При интродукции ондатры в Старый Свет большинство видов листрофорид, связанных с этим хозяином (3 вида из 4), сохранилось.

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.

Четыре последующих случая феномена сингоспитальности касаются млекопитающих лесных ландшафтов и клещей семейств Atopomelidae и Listrophoridae (Astigmata). Хотя эти клещи 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.

Паразиты иглистых крыс. С восточноазиатской иглистой крысы *Maxomys surifer* (Rodentia: Muridae) известен целый комплекс клещей рода *Listrophoroides* (Atopomelidae), включающий 23 вида. Большинство этих видов (21 вид) относится к одной монофилетической подгруппе «*rajah*» и паразитирует в основном на *M. surifer*, тогда как два вида не принадлежат к данной подгруппе и явно получены от других представителей рода *Maxomys* (Bochkov and OConnor 2005a). На одной особи *M. surifer* может обитать одновременно до пяти видов клещей.

Maxomys surifer является обитателем тропических и субтропических лесов. Он заселяет большинство островов Сунда Шельфа. Как показали молекулярные исследования (Gorog et al. 2004), этот вид весьма четко филогенетически 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 соавторами (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 к перемешиванию как популяций *M. surifer*, так и обитающих на них клещей.

Приведенная выше гипотеза Горог с соавторами (Gorog et al. 2004) хорошо согласуется с паразитологическими данными, хотя и противоречит традиционным взглядам на формирование фауны Сунда Шельфа, согласно которым заселение этого региона мышевидными грызунами происходило в плейстоцене (Heaney 1986).

Было показано, что в целом комплексы популяций *M. surifer* совпадают с видовыми группировками атопомелид, маркирующими эти популяции (Bochkov and OConnor 2005a). Так, большинство видов, связанных с *M. surifer*, весьма ограничены в своем распространении. Клещи с островных популяций, населяющих Борнео и Суматру, формируют отдельную кладу и не встречаются на хозяевах, населяющих материковую часть ареала.

Видовые комплексы клещей, связанные с *M. surifer* в материковой части ареала и на Малайском полуострове, также сильно различаются между собой. Виды с крыс материковой части, расположенной ближе к Малайскому полуострову, 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 полуостров с материковой частью, служит для крыс разных популяций, а, соответственно, и связанных с ними атопомелид, своеобразной границей. 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 полуострова, по-видимому, в немалой степени сказались на большом своеобразии как фауны

Малайского полуострова, так и островов Сунда Шельфа.

Паразиты перуанского ценолеста. С мелким южноамериканским сумчатым – перуанским ценолестом *Lestoros inca* (Paucituberculata: Caenolestidae) – связаны шесть видов рода подрода *Aprolistrophorus* рода *Prolistrophorus* (Listrophorus) (Fain and Lukoschus 1984). Этот хозяин обитает в горных лесах Перу. Таким образом, причины возникновения сингоспитальности в данном случае могут быть близки к таковым в предыдущем примере.

Паразиты длинноносого потору. Следующий пример также касается волосяных клещей – атопомелид. На маленьком крысообразном сумчатом, длинноносом потору *Potorous tridactylus* (Diprodontia: Potoridae), живущем в Австралии, паразитируют клещи 21 вида, принадлежащие к монофилетической группе в пределах рода *Cytostethum* (Fain and 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 является типичным обладателем влажных тропических лесов. Ареал длинноносого потору тянется вдоль 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 становились заложниками лесных рефугиумов, которые затем опять сливались.

Видовые комплексы клещей, связанные с отдельными популяциями длинноносого потору, изучены довольно фрагментарно. Однако установлено, что многие виды атопомелид паразитируют на хозяевах, населяющих как побережье Австралии, так и Тасманию, тогда как другие виды, напротив, известны только со зверьков одной популяции.

Мы полагаем, что, как и в примере с клещами подрода *Listrophoroides*, паразитирующими на *M. surifer*, причины филогенетической сингоспитальности, по-видимому, заключаются здесь в географической изоляции отдельных популяций хозяина при временной фрагментации его ареала. В

тоже время Фэн и Домров (Fain and Domrow 1974) склонны рассматривать такое видовое обилие как результат симпатрического видообразования.

Паразиты большеухой болотной крысы. Последним примером, касающимся клещей млекопитающих, служит паразитизм пяти видов группы видов «*malacomys*» подрода *Afrolistrophoroides* (Atopomelidae: *Listrophoroides*) на большеухих болотных крысах *Malacomys longipes* (Muridae) в тропической Африке (Fain 1972). На *M. longipes* может одновременно обитать два вида клещей группы «*malacomys*», и мы полагаем, что дальнейшие исследования позволят увеличить число совместно обитающих видов. *M. longipes* является обитателем влажных тропических лесов. Исследований по филогеографии этого вида не проводилось, и остается только догадываться о причинах филогенетической сингоспитальности 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.

Согласно пионерской работе Дубининой (1964) по изучению эктопаразитов евроазиатского бобра, основной причиной феномена филогенетической сингоспитальности 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 филогенетической сингоспитальности играет аллопатрическое видообразование (Fain and Domrow 1974; Fain and Lukoschus 1985).

Уитэйкер (Whitaker 2006), сравнивая видовой состав паразитических клещей канадского бобра и ондатры из разных популяций, пришел к выводу, что основной причиной филогенетической сингоспитальности у акариформных клещей является аллопатрическое видообразование, возникающее вследствие дизъюнкций ареала хозяина. В качестве основного довода против симпатрического видообразования у этих клещей он привел следу-

ющее соображение. На нутрии *Myocastor coypus* (Myocastoridae), крупном грызуне, ведущем полуводный образ жизни, паразитирует единственный вид атопомелид *Myocastorobia myocastor*. Нутрия обладает обширным природным ареалом, занимающим большую часть Южной Америки, но не образует географических изолятов. Следуя Уитэйкеру, если симпатрическое видообразование у волосяных клещей имеет место, 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; 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 листрофориды.

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

авторов рассматривает синксенное видообразование как частный случай симпатрического видообразования (см. обзор McCoу 2003).

На наш взгляд, проблема заключается в том, что в ряде случаев симпатрическое (синксенное) видообразование трудно доказать без специальных молекулярно-генетических исследований. Расхождение видов клещей по разным микростанциям на теле хозяина могло быть вызвано их конкурентными отношениями, которые возникли при смешивании популяций хозяев. Таким образом, филогенетическая сингоспительность 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.

Подводя итог всему сказанному выше, можно заключить, что основными условиями возникновения феномена филогенетической сингоспительности могут выступать два 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 (синксенному) видообразованию. Такие микроареалы на теле хозяина, будучи, как правило, одного типа, тем не менее должны существенно различаться между собой по строению.

Преобладание того или иного фактора, приводящего к филогенетической сингоспительности, зависит от комплекса биологических особенностей группы как рассматриваемых клещей, так и их хозяев. По всей видимости, у клещей с менее специализированными органами прикрепления, например, атопомелид, превалирует аллопатрическое видообразование. Тогда 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 их хозяев. Для млекопитающих столь резкие различия в структуре шерстного покрова в основном не характерны. Наиболее сильно 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.

4.3.3. Феномен прекопуляционного охранного поведения самцов

Феномен прекопуляционного охранного поведения (precopulatory guarding behavior) широко распространен среди паразитических акариформных клещей, являющихся постоянными паразитами (Witalinski et al. 1992). Суть этого феномена состоит в том, что самец скрепляется с женской неполовозрелой стадией, как правило, тритонимфой, и они остаются скрепленными до момента линьки на самку, после чего происходит копуляция (Рис. 47).

Естественно, что скрепление самца с женской нимфой обеспечивает ему преимущества в условиях «соревнования сперм» (sperm competition) (Proctor 2003). Прекопуляционное охранное пове-

дение, как правило, наблюдается в случаях, когда самка спаривается только один раз, когда период возможного оплодотворения сильно ограничен или, наконец, когда возможности хранения спермы самкой строго лимитированы (Parker 1974).

Известно, что у многих свободноживущих акариформных клещей самцы находятся рядом с тритонимфой готовой к линьке или прикрепляются к ней непосредственно перед линькой (Walter and Proctor 1999). Настоящее же долговременное скрепление наблюдается лишь у нескольких специализированных гидрофильных видов сем. Histiostomatidae (Astigmata), населяющих влажные местообитания (Fashing 2008), а среди протистигмат – у почвенных клещей сем. Tarsonemidae (Lindquist 1986) и некоторых растительноядных клещей сем. Tetranychidae (Byers and Proctor 2014). У постоянных паразитов парвотряда Psoroptidia этот феномен весьма обычен (Witalinski et al. 1992), в то время как у паразитов инфраотряда Prostigmata выявлен только один случай такого охранного поведения среди клещей рода *Eucheyletiella* (Cheyletidae) (Дубинина и Бочков 1989).

У свободноживущих клещей препятствием для такого долговременного скрепления являются хищники, поскольку подвижность скрепленной пары снижается, ее легче обнаружить, и в случае обнаружения гибнут оба партнера (Oku 2009),

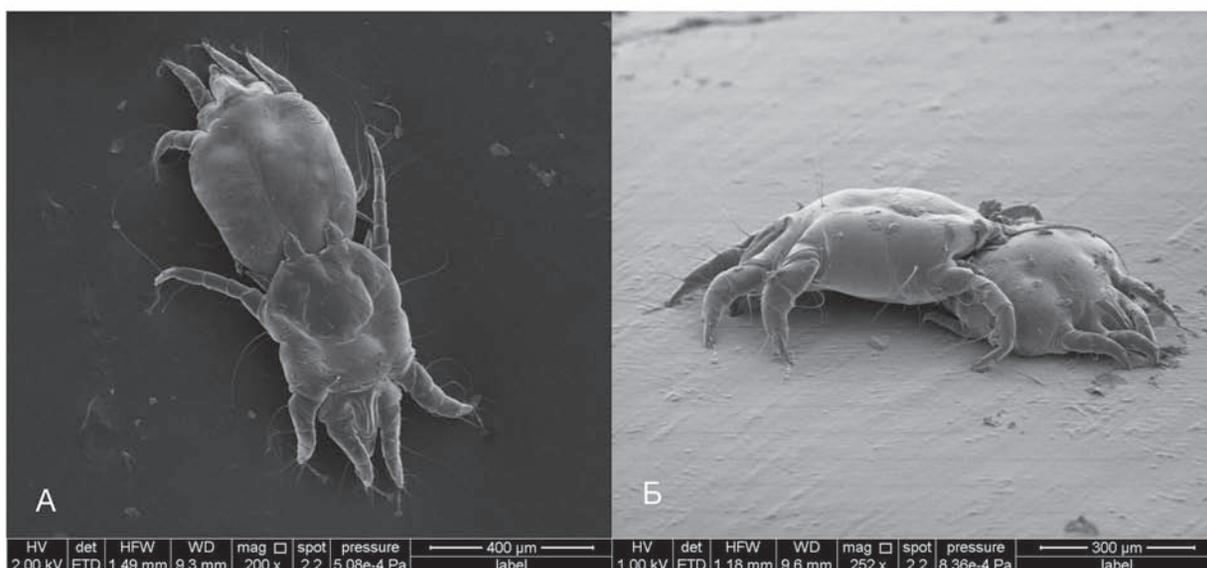


Рис. 47. Самец *Psoroptes* sp. (Psoroptidae) сцепленный с женской тритонимфой: А – дорсально, Б – латерально.

тогда как в случае постоянных паразитов эти препятствия практически исчезают.

У паразитических акариформных клещей можно выделить три основных типа скрепления самок и неполовозрелых стадий: 1) самец охватывает тритонимфу сверху задним концом тела, гнатосомы направлены в разные стороны; 2) самец охватывает тритонимфу сверху задним концом тела, гнатосомы направлены в одну сторону; 3) гнатосомы самца и тритонимфы направлены навстречу друг другу. В пределах двух первых выделенных типов имеется, однако, много различных вариантов. Первый тип широко представлен в пределах астигматических клещей надсемейств Pterolichoidea, Analgoidea, Psoroptoidea, связанных с птицами или вторично перешедших на млекопитающих (Psoroptidae и Lobaligidae). У клещей надсем. Sarcoptoidea, связанных с млекопитающими, феномен прекопуляционного охранного поведения самцов гораздо более редок и в основном характерен только для немногих представителей в пределах семейств Atopomelidae и Listrophoridae (первый тип прикрепления) и у всех Chirodiscidae (второй тип прикрепления). Интересно, что у хиродисцид самец скрепляется со всеми стадиями женской линии развития, начиная с личинки. Третий тип прикрепления характерен только для простигматических клещей рода *Eucheyletiella*.

Полученные данные свидетельствуют о том, что феномен прекопуляционного охранного поведения самцов возник в эволюции паразитических акариформных клещей неоднократно и независимо: два раза у общего предка перьевых клещей клад Pterolichoidea и Analgoidea-Psoroptoidea; среди клещей надсем. Sarcoptoidea с млекопитающих он многократно возник у волосяных клещей в пределах сем. Atopomelidae, однократно в пределах рода *Hemigalichus* (Listrophoridae) и у общего предка сем. Chirodiscidae. Наконец, этот феномен независимо возник у паразитических хейлетид (*Eucheyletiella*) в другом подотряде акариформных клещей (Trombidiformes).

Анализ распределения феномена прекопуляционного охранного поведения у постоянных паразитов из разных типов микростадий на теле хозяина привел к интересным результатам. Прекопуляционное охранное поведение отсутствует у эндопаразитических клещей и весьма редко – у обитателей кожи, тогда как у обитателей перьево-

го покрова и волосяных клещей этот феномен широко представлен. По-видимому, у акариформных паразитических клещей ведущей функцией прекопуляционного охранного поведения является гарантия возникновения новой микропопуляции при колонизации новых особей хозяина. Для этих клещей основным способом колонизации новых особей является переход при прямом контакте разных особей хозяина. У эндопаразитических или даже назожных клещей переход обычно довольно затруднителен, и необходимы специальные экологические приспособления, которые его обеспечивают, как, например, половой перенос у клещей сем. Epimyodidae (Bochkov and OConnor 2008), или переход оплодотворенных самок – основательниц колоний у Myobiidae (Бочков неопубл.), тогда как у перьевых и волосяных клещей такой переход облегчен и может носить даже случайный характер. У птиц они могут переходить на новых хозяев при принятии ими общих пылевых ванн или даже выживать некоторое время в гнездах хозяев. Эти клещи, как правило, весьма многочисленны и, несмотря на весьма специализированные органы прикрепления, могут легко отпадать с хозяев или практически мгновенно переходить на новых хозяев. В данном случае переселение скрепленных пар позволяет основать колонию, не тратя время на поиски полового партнера и является несомненным эволюционным приобретением.

5. АКАРИФОРМНЫЕ КЛЕЩИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ, ИМЕЮЩИЕ МЕДИКО-ВЕТЕРИНАРНОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Ряд акариформных клещей является паразитами человека и домашних животных и имеет важное медико-ветеринарное значение (Mullen and OConnor 2002). Следует отметить, что понятие «домашнее животное» имеет очень широкую трактовку. Поэтому данный обзор ограничен сельскохозяйственными и лабораторными животными (мыши, крысы, морские свинки), а также хозяевами, традиционно содержащимися человеком (собаки и кошки).

Prostigmata. Demodecidae. Железницы или угрицы рода *Demodex* принадлежат к условно патогенным организмам.

На человеке обитают два вида угриц – *Demodex folliculorum* (волосяные фолликулы) и *D. brevis*

(сальные и мейбиевые железы). Оба этих вида приурочены исключительно к человеку и не могут передаваться животным. Причем данные виды *Demodex* не являются сестринскими и, по-видимому, колонизировали человека независимо, будучи унаследованы нами от далеких предков (*D. folliculorum*) или даже вследствие вторичного перехода с других хозяев, например, волков при их domestikации (*D. brevis*) (Thoemmes et al. 2014). Интересно, что недавние исследования *D. folliculorum* выявили высокую степень совпадения филогеографического паттерна этих клещей и современных представлений о базальной дивергенции человеческих популяций (Palopoli et al. 2015).

Железницы имеются у подавляющего большинства людей (100% после 18 лет) (Thoemmes et al. 2014), и при резком росте популяции этих клещей, вызванном увеличением содержания в крови таких гормонов, как тестостерон и прогестерон, или изменением иммунного статуса хозяина, возникают хронические кожно-воспалительные заболевания – демодекозы (Nutting 1985). Из-за воспаления кожных желез при закупорке сосудов, проникновения вторичной бактериальной инфекции, а также аллергических реакций, вызванных этими клещами, на лице появляются угри, а в очень редких случаях поражается кожа груди и спины пациента (*D. folliculorum*). Железниц считают одной из причин некоторых других хронических кожных заболеваний, таких как педикулез, халязионы, гранулема век, блефорит, ринофима и др. Впрочем, остается не ясным, вызываются ли эти заболевания непосредственно железницами, либо рост популяции клещей, усугубляющий их течение, происходит в ответ на ослабление иммунитета или изменения в обмене веществ организма хозяина. Диагностика демодекозов, как правило, довольно проста, тогда как их лечение, подобно многим другим хроническим заболеваниям – длительный и трудный процесс. Связей между угрицами и наружными опухолями, а также случаев специфического переноса ими вирусов не обнаружено.

Другие виды железниц, имеющие хозяйственное значение, вызывают демодекозные чесотки собак (*Demodex canis*), кошек (*D. cati*), коров (*D. bovis* и *D. tauri*), коз (*D. caprae*), свиней (*D. phylloides*), лошадей (*Demodex equi*), кроликов (*D. cuniculi*) и различных видов лабораторных грызунов. В основном поражается передняя часть

тела животного. В большинстве случаев демодекозная чесотка проходит сама, но весьма вероятно и острое патологическое течение, в ряде случаев приводящее к смерти животного, несмотря на интенсивное лечение (*D. canis*). Принято различать два основных вида демодекозной чесотки животных – чешуйчатую и узелковую. Первый тип чесотки более обычен и выражается в появлении участков сухой чешуйчатой кожи с последующим выпадением волос. Вторичная бактериальная инфекция пораженных участков может приводить к более серьезным повреждениям, носящим локальный или даже генерализованный характер, и сопровождаться разрушением волосяных фолликулов, воспалениями и гнойными выделениями. Узелковая форма чесотки в основном характерна для крупного и мелкого рогатого скота и свиней. Узелки постепенно разрастаются, и их наружные разрывы приводят к возникновению очагов вторичной инфекции и абсцессам. При разрушении узелков внутри кожи клещи попадают в кровеносную и лимфатическую системы, вызывая поражение внутренних органов и тромбозы.

Psorergatidae. Данные клещи образуют цисты в коже хозяев. Установлено, что некоторые клещи сем. *Psorergatidae* вызывают гиперкератоз (Fain 1965; Giessen 1990; Григорьева 2007). Ветеринарное значение имеют псорергатида, обитающие на коровах, овцах и лабораторных грызунах.

Psorobia ovis вызывает псорергатоз овец, особенно этому заболеванию подвержены представители породы «Меринос». У инфицированных овец наблюдается сухость кожи в местах поражения (в основном – передняя часть тела), выпадение волос и эритемы, сопровождающиеся сильным зудом. Животные расчесывают и кусают пораженные места, заноса бактериальную инфекцию. *Psorobia bos* изредка вызывает сходные дерматиты у коров. *Psorergates simplex* возбудитель псорергатоза лабораторных мышей, который приводит к дерматитам и выпадению волос.

Cheyletidae. Широко распространены дерматиты-хейлетиеллезы, вызываемые клещами рода *Cheyletiella*, у собак (*Ch. yasguri*), кошек (*Ch. blakei*) и кроликов (*Ch. parasitivorax*). Часто заражение хозяина протекает бессимптомно, однако встречаются случаи дерматитов, сопровождающихся зудом и выпадением волос. Виды этого рода способны выживать вне хозяина до 10 дней. Таким образом, возможно заражение новых

хозяев не только при прямом контакте, но и через подстилку. Самки клещей также форезируют на собачьих и кошачьих блохах, заражая новых хозяев. Укусы *Ch. yasguri* и *Ch. blakei* вызывают неспецифические дерматиты у людей, контактирующих с зараженными животными. Причем самих клещей на теле человека обнаружить не удастся, что зачастую приводит к ошибкам в диагностике. *Cheyletiella parasitivorax* переносит вирус миксоматоза кроликов (Bronswijk and Kreek 1976).

Myobiidae. *Myobia murismusculi* и *Radfordia affinis* вызывают аллергические реакции и дерматиты у лабораторных мышей, а *Radfordia ensifera* – у лабораторных крыс. Дерматиты, вызываемые этими клещами, как правило, легкие, но у чувствительных к миобидам особей могут развиваться тяжелые, заканчивающиеся летально формы (Csiza and McMartin 1976; Weisborth et al. 1976).

Astigmata. *Sarcoptidae*. Среди саркоптид имеется несколько видов возбудителей чесотки человека и домашних животных.

Особенно широко известен чесоточный зудень *Sarcoptes scabiei*, вызывающий чесотку человека или саркоптоз. К настоящему времени этот паразит зарегистрирован с более чем 50 видов и 16 семейств плацентарных и сумчатых млекопитающих девяти отрядов (Klompren 1992; Vochkov 2010). Пути и причины широкого распространения чесоточного зудня по хозяевам обсуждались нами выше.

До середины XX века считалось, что чесоточные зудни, паразитирующие на различных млекопитающих, принадлежат к разным видам и подвидам, однако более поздние морфологические и молекулярные исследования показали, что все эти формы относятся к одному экологически пластичному виду *Sarcoptes scabiei* (Fain 1968; Berrilli et al. 2002). С другой стороны, в пределах этого вида явно существуют расы, приуроченные к разным хозяевам, причем перекрестное заражение клещами с разных хозяев зачастую безуспешно, либо клещи быстро вымирают на непривычном для них хозяине (Erster et al. 2015). Так, расы чесоточного зудня, возникшие в результате заселения разных видов животных, довольно трудно передаются человеку. Более того, при переходе с животного на человека, клещи хотя и повреждают кожу и даже частично внедряются в нее, вызывая сильный зуд, но не проделывают ходов и вскоре погибают. Поэтому случаи заражения от животных принято называть псевдочесоткой. Псевдо-

чесотка не передается от человека к человеку и, как правило, проходит сама после прерывания контактов с больным животным.

Чесоточные зудни являются промежуточным звеном между истинными эндопаразитами и эктопаразитами. Неоплодотворенные самки делают короткие временные ходы, где ожидают самцов для спаривания. Оплодотворенные самки этих клещей проделывают глубокие ходы в коже человека, питаясь клетками живого зернистого слоя эпидермиса, вызывая подчас нестерпимый зуд, особенно усиливающийся в вечернее и ночное время. В этих ходах они откладывают яйца, из которых выходят личинки, покидающие затем материнский ход. Локализация неполовозрелых клещей, личинок и нимф на коже разнообразна – они могут внедряться в волосяные фолликулы или прорывать короткие ходы в роговом слое эпидермиса. Самцы этих клещей, обладающие более плотной кутикулой, большей частью живут непосредственно на коже, где и происходит их копуляция с молодыми перелинявшими самками (Соколова и др. 1989).

Различают обычную и гораздо более редкую норвежскую формы чесотки человека. При норвежской чесотке происходит образование корковых наслоений на различных участках кожного покрова. Эта тяжелая форма возникает при различных дефектах иммунной системы больного.

Заражение чесоткой от человека к человеку происходит, как правило, посредством оплодотворенных самок и в меньшей степени личинок. Причем возможна как прямая передача чесотки от человека к человеку, так и опосредованная через различные предметы, например, постельное белье, одежду и пр. Прямой путь передачи чесотки, однако, является преобладающим, но и в этом случае чесотка передается чаще не через короткие контакты (как рукопожатие), а путем более долгих взаимодействий. Множество случаев передач чесотки происходит во время длительного соприкосновения обнаженных тел, при половых контактах, в бане, от матери к детям и т.д. Важным фактором в передаче чесотки служит степень заражения клещами человека – чем она выше, тем больше шансов передачи заболевания.

Диагностируется чесотка не так легко, как демодекоз, но зато лечение ее в большинстве случаев не вызывает особых проблем. Как и в случае угриц, связь между чесоточными клещами и кожными опухолями не зарегистрирована.

Практически все домашние животные, за исключением кошек и морских свинок, подвержены саркоптозу. В отличие от саркоптегов человека самки клещей, паразитирующих на животных, редко роют глубокие ходы.

Некоторые виды рода *Notoedres* являются возбудителями чесотки грызунов, кроликов или хищных. Широко известен вид *Notoedres cati*, вызывающий чесотку (нотоздроз) кошек и реже собак. Он способен также заражать лис и других представителей семейств Felidae и Canidae, циветт и лабораторных кроликов. Помимо рытья внутрикожных ходов, самки этого вида иногда заселяют волосяные фолликулы и вызывают гиперкератоз. Повреждения возникают на ушах, морде, шее и плечах, но могут также появляться на брюхе, ногах и гениталиях. Обычными симптомами нотоздрозной чесотки является перхоть, эритемы и выпадение волос. Хронические случаи нотоздрозной чесотки приводят к общему истощению организма и даже смерти.

Notoedres musculi – частая причина чесотки лабораторных крыс (Klompen 1992). Обычно поражаются морда (особенно уши), хвост и гениталии. Образующиеся кожные повреждения могут стать мишенью для вторичной бактериальной инфекции. Два других вида – *N. oudemansi* и *N. pseudomuris*, паразитирующие на грызунах, реже встречаются у лабораторных животных.

Еще одним родом саркоптид, представители которого имеют ветеринарное значение, является *Trixacarus*. Так, *Trixacarus caviae* вызывает чесотку у морских свинок. Повреждения кожи могут быть как в виде сухих эритем, так и мокнущих язвочек. Иногда в отсутствие лечения триксакарусная чесотка может привести к общему истощению животного и, в конечном итоге, к гибели. Известны случаи дерматитов и у людей, находящихся в прямом контакте с зараженными животными (Mullen and OConnor 2002). Второй вид рода, имеющий ветеринарное значение, – *Trixacarus diversus*, вызывающий чесотку лабораторных мышей, крыс и хомячков. Поражения, вызываемые этими клещами, сходны с таковыми *T. caviae*; обычно при отсутствии лечения смерть животного наступает в течение пяти-шести недель.

Psoroptidae. Возбудителями псороптидной чесотки животных, имеющих сельскохозяйственное значение, являются клещи-накожники подсем. Psoroptinae. В отличие от представителей сем.

Sarcoptidae эти клещи не роют ходов внутри кожи, обитая исключительно на ее поверхности.

Клещи рода *Psoroptes* вызывают чесотку (псороптоз) крупного и мелкого рогатого скота, лошадей и ослов, а также вторично перешли на кроликов. В настоящее время в роде насчитывается три вида. Из них практическое значение имеют два – *Psoroptes ovis* и *Psoroptes natalensis*. Самостоятельность обоих видов доказана с помощью морфологических и молекулярно-генетических методов (Fain and Segerman 1973; Wang et al. 2012; Amer et al. 2015).

В отечественных ветеринарных руководствах до сих пор зачастую фигурируют еще три вида *Psoroptes* с непарнокопытных (*P. equi*), оленей (*P. cervinus*) и кроликов (*P. cuniculi*). В действительности, как было показано в многочисленных морфолого-генетических исследованиях (см. обобщающую статью Pegler et al. (2005)), эти три вида являются младшими синонимами *Psoroptes ovis* (Viborg, 1813) – паразита крупного и мелкого рогатого скота, причем приоритет данного видового названия перед *P. equi* был доказан совсем недавно (OConnor and Klimov 2015).

Псороптесы обладают тонкими и длинными щипцевидными хелицерами. С помощью этих хелицер клещи повреждают поверхностные слои эпидермиса, оставляя там аллергены в виде слюны и фекалий. Ответная бурная аллергическая реакция хозяина является следствием комбинации таких факторов, как повреждение кожи клещами, попадание клещевых аллергенов на поврежденные участки и расчесывание этих участков самим хозяином. В результате поверхность пораженных участков покрывается экссудатом, состоящим из серозной жидкости, лимфы и кровяных телец. Клещи, питаясь этими выделениями, поддерживают аллергическую реакцию, что приводит к увеличению области поражения (Burgess et al. 2011).

Как и в случае с *Sarcoptes scabiei*, псороптесы, паразитирующие на разных видах или разных участках тела хозяев (уши или туловище), в ряде случаев не способны к перекрестному заражению (Strong and Halliday 1992).

По локализации клещей на хозяине различают две основные формы псороптозов – чесотку тела и внутриушную чесотку. Чесотке тела подвержен крупный и мелкий рогатый скот, а также лошади и ослы. Возникающие поражения кожи покрываются наслоениями (матами) подсохше-

го экссудата, волосы в данном месте выпадают. Клеши мигрируют к периферии очага поражения, вызывая его разрастание. Очаги поражения могут занимать значительную часть тела животного, вызывая серьезные изменения состава крови и общее истощение животного (до 30%). Нередки и летальные исходы в случае тяжелого поражения и отсутствия лечения.

Внутриушной чесотке подвержены в основном кролики и парнокопытные (овцы и козы), случайно могут заражаться и морские свинки. В некоторых случаях клещи распространяются на смежные участки тела хозяина. Возникающие кожные поражения открывают дорогу вторичным бактериальным инфекциям, что ведет к отиту и разрушению барабанной перепонки, гематомам и гнойным абсцессам. Хроническое протекание болезни сопровождается потерей веса и анемией.

Клеши рода *Chorioptes* вызывают хориоптозную чесотку парно- и непарнокопытных. Согласно последним морфологическим и молекулярным исследованиям данный род включает шесть видов, два из которых (*Ch. bovis* и *Ch. texanus*) имеют практическое значение (Bochkov et al. 2014).

Ch. bovis паразитирует как на парно-, так и непарнокопытных. Клеши чаще всего концентрируются на задних ногах, но могут присутствовать и на теле. *Ch. texanus* обитает в ушах и на теле непарнокопытных и не зарегистрирован на лошадях или ослах. Заражение хориоптесами зачастую протекает бессимптомно. Клинические проявления (хориоптозная чесотка) наблюдаются редко, когда численность клещей становится очень высокой. В этом случае возникают эритемы, сопровождающиеся выпадением волос. Хотя хориоптозы не столь патогенны, как псороптозы, у больных животных могут значительно снижаться надои, а при генитальной чесотке баранов снижается качество спермы или даже полностью блокируется сперматогенез из-за аллергических реакций и изменения температуры мошонки.

Единственный вид рода *Otodectes* (*O. cynotis*) обитает в слуховых проходах хищных млекопитающих многих видов, вызывая ушную чесотку (отодектоз) домашних собак и кошек, а также лис и песцов, содержащихся на пушных фермах (Dubinina 1997). Известны единичные случаи отодектоза у человека, возникающие при долгих прямых контактах с зараженным животным, причем в этих случаях клещи размножились в ушных

проходах человека, образуя устойчивые популяции (Kato et al. 2011). Исходно отодектесы всегда паразитируют в слуховом проходе своих хозяев, питаются выделениями ушных желез и разрушенным эпителием, но известны случаи вторичной инфекции других частей тела (голова, кончик хвоста, ноги и т.д.). Заражение часто протекает бессимптомно, однако не редки случаи аллергической реакции с последующим развитием отита и разрушением барабанной перепонки.

Myocoptidae. Известны случаи дерматитов и выпадения волос (аллопатии) у лабораторных мышей, особенно старых особей, обладающих пониженным иммунитетом, вызываемые *Myocoptes musculus* и *Trichoecius romboutsii*.

Listrophoridae. *Listrophorus gibbus*, питающийся волосистой смазкой, изредка является причиной возникновения аллопеций у домашних и лабораторных кроликов. Другой вид листрофорид (*Lynxacarus radovskyi*) является возможной причиной дерматитов домашних кошек.

Histiostomatidae. Известен единственный случай заражения клещами рода *Loxanoetus* (в норме обитающими в слуховом проходе слонов и питающимися ушной серой) человека при купании в одном из водоемов в Саудовской Аравии. Этот водоем регулярно посещался слонами, что и сделало такой переход возможным. У заразившегося человека развилась ушная чесотка, причем клещи были не только способны выжить в слуховых проходах человека, но и активно размножились (Al-Afraj et al. 2007).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую благодарность своему старшему коллеге и соавтору во многих статьях С.В. Миронову (ЗИН РАН) за ценные советы и замечания, высказанные при прочтении данной рукописи и большинства работ автора. Отдельно хочу поблагодарить заведующего лабораторией териологии ЗИН РАН А.О. Аверьянова за постоянные консультации и литературу по макрофилогении млекопитающих. Рисунки с палеореконструкциями были выполнены С.В. Крускопом (Зоологический музей МГУ).

ЛИТЕРАТУРА

Аверьянов А.О. 1999. Происхождение, эволюция и филогенетическая система зайцеобразных млекопитающих: Отряд Lagomorpha. Автореферат дис-

- сертации на соискание степени д.б.н. Зоологический институт, Санкт-Петербург, 50 с.
- Аверьянов А.О. и Лопатин А.В. 2011.** Филогения триконодентов и симметродонтов и происхождение современных млекопитающих. *Доклады Академии Наук*, **436**: 276–279.
- Акимов И.А. и Горголь В.Т. 1990.** Хищные и паразитические Cheyletidae. Киев, Наукова Думка, 120 с.
- Балашов Ю.С. 1982.** Паразито-хозяйинные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Труды Зоологического института АН СССР, Т. 97, Ленинград, 320 с.
- Балашов Ю.С. 2009.** Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. Наука, Санкт-Петербург, 358 с.
- Балашов Ю.С., Бочков А.В., Ващенко В.С., Григорьева Л.А., Станюкович М.К. и Третьяков К.А. 2007.** Структура популяций и экологические ниши эктопаразитов в паразитарных сообществах мелких лесных млекопитающих. *Паразитология*, **41**: 329–345.
- Беклемишев В.Н. 1970.** Биоценологические основы сравнительной паразитологии. Москва, Наука, 502 с.
- Бочков А.В. 1999.** Система и паразито-хозяйинные отношения клещей подсемейства Myobiinae (Acari: formae: Myobiidae). *Энтомологическое обозрение*, **78**: 764–776.
- Бочков А.В. 2001.** Параллельная эволюция клещей семейства Myobiidae (Acari: Prostigmata) и тушканчиковобразных (Rodentia: Dipodidae). *Паразитология*, **35**: 9–18.
- Бочков А.В. 2002.** Классификация и филогения клещей надсемейства Cheyletoidea (Acari: Prostigmata). *Энтомологическое обозрение*, **81**: 488–513.
- Бочков А.В. 2007.** Морфологические адаптации акариформных клещей (Acari: Acariformes) к постоянному паразитизму на млекопитающих. *Паразитология*, **41**: 428–458.
- Бочков А. В. и Миронов С.В. 2008.** Феномен «филогенетической сингоспитальности» у акариформных клещей (Acari: Acariformes) – перманентных паразитов позвоночных. *Паразитология*, **42**: 81–100.
- Бочков А.В. и Медведев С.Г. 2011.** Все оказалось не так страшно. *Природа*, **8**: 75–80.
- Волгин В.И. 1969.** Клещи семейства Cheyletidae мировой фауны. Наука, Ленинград, 432 с.
- Григорьева Л.А. 2007.** Особенности повреждений кожи у мелких млекопитающих при паразитировании *Psorergates apodemi* и *P. dissimilis* (Cheyletoidea: Psorergatidae). *Паразитология*, **41**: 235–239.
- Дубинин В.Б. 1956.** Перьевые клещи (Analgosidea). Ч. 3. Фауна СССР. Паукообразные. Т. 6, вып. 7, Москва, Ленинград, 812 с.
- Дубинина Е.В. 1964.** Клещи рода *Histiophorus* (Listrophoridae) – паразиты бобров. *Паразитологический сборник*, **22**: 111–152.
- Дубинина Е.В. 1972.** Волосяные клещи (Listrophoroidea, Listrophorinae и Chirodiscinae) грызунов СССР и их адаптации к паразитированию на хозяевах. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Зоологический институт АН СССР, Ленинград, 16 с.
- Дубинина Е.В. и Бочков А.В. 1989.** Новые данные об эктопаразитах большеухой пищухи в Киргизии. *Энтомологические исследования в Киргизии*, **20**: 107–116.
- Догель В.А. 1941.** Курс общей паразитологии. Государственное учебно-педагогическое издательство Наркомпроса РСФСР, Ленинград, 287 с.
- Догель В.А. 1954.** Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Ленинградский Государственный Университет, Ленинград, 368 с.
- Кеннеди К. 1978.** Экологическая паразитология. Наука, Москва, 225 с.
- Кузьякин А.П. 1950.** Летучие мыши (систематика, образ жизни и польза для сельского и лесного хозяйства). Советская наука, Москва, 444 с.
- Кэрролл Р. 1993.** Палеонтология и эволюция позвоночных. Мир, Т. 2, 283 с., Т. 3, Москва, 312 с.
- Лавров Л.С. 1981.** Бобры Палеарктики. Издательство Воронежского Университета, Воронеж, 270 с.
- Майр Э. 1971.** Принципы зоологической систематики. Мир, Москва, 454 с.
- Миронов С.В. 1987.** Морфологические адаптации перьевых клещей к различным типам оперения и кожи птиц. *Паразитологический сборник*, **34**: 114–132.
- Миронов С.В. и Бочков А.В. 2009.** Современные представления о макрофилогении акариформных клещей (Chelicerata, Acariformes). *Зоологический журнал*, **88**: 922–937.
- Соколова Т.В., Федоровская Р.Ф. и Ланге А.Б. 1989.** Чесотка. Москва, Медицина, 175 с.
- Татаринев Л.П. 1976.** Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. Наука, Москва, 258 с.
- Adkins R.M., Walton A.H. and Honeycutt R.L. 2003.** High-level systematics of rodents and divergence time estimates based on two congruent nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **26**: 409–420.
- Agnarsson I. and May-Collado L.J. 2008.** The phylogeny of Cetartiodactyla: The importance of dense taxon sampling, missing data, and the remarkable promise of cytochrome b to provide reliable species-level phylogenies. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **48**: 964–985.
- Al-Afraj A.M., Mullen G.R., Rashad R., Abdel-Hameed A., OConnor B.M., Alkhalife I.S. and Dute R.R. 2007.** A human case of otoacariasis involving a histiostomatid mite (Acari: Histiostomatidae). *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, **76**: 967–971.

- Amer S., El Wahab T.A., El Naby Metwaly A., Feng J. and Xiao L. 2015.** Morphologic and Genotypic Characterization of *Psoroptes* Mites from Water Buffaloes in Egypt. *PLoS ONE* **10**: e0141554. DOI:10.1371/journal.pone.0141554
- Archibald J.D. and Deutschnam D.H. 2001.** Quantitative analysis of the timing of the origin and diversification of extant placental orders. *Journal of Mammalian Evolution*, **8**: 107–124.
- Asher R.J. and Helgen K.M. 2010.** Nomenclature and placental mammal phylogeny. *BMC Evolutionary Biology*, **10**: 1–9.
- Asher R.J., Horowitz I. and Sarnchez-Villagra M.R. 2004.** First combined cladistic analysis of marsupial mammal interrelationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **33**: 240–250.
- Baker B.W. and Hill E.P. 2003.** Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation. Maryland, The Johns Hopkins University Press: 288–310.
- Baskin J.A. 1998.** Procyonidae. In: C.M. Janis, K.M. Scott and L.L. Jacobs (Eds.). *Evolution of Tertiary Mammals of North America*. Cambridge University Press, Cambridge: 144–151.
- Bauer C.A. and 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.
- Berrilli F., D'Amelio S. and Rossi L. 2002.** Ribosomal and mitochondrial DNA sequence variation in *Sarcoptes* mites from different hosts and geographical regions. *Parasitology Research*, **88**: 772–777.
- Black K. 2007.** Maradidae: a new family of vombatiform marsupial from the late Oligocene of Riversleigh, northwestern Queensland. *Alcheringa*, **31**: 17–32.
- Bininda-Emonds O.R.P., Cardillo M., Jones K.E., MacPhee R.D.E., Beck R.M.D., Grenyer R., Price S.A., Vos R.A., Gittleman J.L. and Purvis A. 2007.** The delayed rise of present-day mammals. *Nature*, **446**: 507–512.
- Black K.H., Archer M., Hand S.J. and Godthelp H. 2012.** The Rise of Australian Marsupials: A Synopsis of Biostratigraphic, Phylogenetic, Palaeoecologic and Palaeobiogeographic Understanding. In: J.A. Talent (Ed.). *Earth and Life, International Year of Planet Earth*. Springer Science+Business Media B.V.: 983–1078.
- Blanga-Kanfi S., Miranda H., Penn O., Pupko T., DeBry R.W. and Huchon D. 2009.** Rodent phylogeny revised: analysis of six nuclear genes from all major rodent clades. *BMC Evolutionary Biology*, **9**: 71.
- Bloch J.I., Silcox M.T., Boyer D.M. and Sargis E.J. 2007.** New Paleocene skeletons and the relationship of plesiadapiforms to crown-clade primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**: 1159–1164.
- Bochkov A.V. 1997.** Mites of the family Myobiidae (Acariformes: Prostigmata) parasitizing on Lipotyphla (Mammalia: Insectivora) of the fauna of former USSR. *Acarina*, **5**: 45–62.
- Bochkov A.V. 2008.** New observations on phylogeny of cheyletoid mites (Acari: Prostigmata: Cheyletoidea). *Proceeding of the Zoological Institute RAS*, **312**: 54–73.
- Bochkov A.V. 2009.** A review of mites of the parvorder Eleutherengona (Acariformes: Prostigmata) – permanent parasites of mammals. *Acarina*, Supplement **1**, 149 p.
- Bochkov A.V. 2010.** A review of mammal associated Psoroptidia (Acariformes: Astigmata). *Acarina*, **18**: 99–260.
- Bochkov A.V. 2011.** Mites of the subgenus *Microtomyobia* (Acariformes: Myobiidae: *Radfordia*) and their host-parasite relationships with cricetid rodents (Cricetidae). *Zootaxa*, (Suppl.), Magnolia Press, New Zealand, 86 p.
- Bochkov A.V. 2014.** Mites of the genus *Schizocarpus* Trouessart, 1896 (Acariformes: Chirodiscidae) from the North American beavers (*Castor canadensis*) in Russia. *Parazitologiya*, **48**: 430–436.
- Bochkov A.V., Abramov A.V., Durden L.A., Apanaskevich D.A., Stekolnikov A.A., Stanyukovich M.K., Gnophanxay S. and Tikhonov A.N. 2011.** Arthropod symbiotes of *Laonastes aenigmamus* (Rodentia: Diatomyidae). *Journal of Parasitology*, **97**: 352–353.
- Bochkov A.V. and Fain A. 2003.** New observations of mites of the family Myobiidae Megnin, 1778 (Acari: Prostigmata) with special reference to their host–parasite relationships. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, **73**: 5–50.
- Bochkov A.V., Klimov P.B., Hestvik G. and Saveljev A.P. 2014.** Integrated Bayesian species delimitation and morphological diagnostics of chorioptic mange mites (Acariformes: Psoroptidae: *Chorioptes*). *Parasitology research*, **113**: 2603–2627.
- Bochkov A.V., Klimov A.B. and OConnor B.M. 2005.** Fur-mites of the genus *Atopomelus* Trouessart, 1918 (Acari: Atopomelidae): life-cycle, phylogeny, and host parasite-associations. *Acarologia*, **45**: 207–241.
- Bochkov A.V. and Mironov S.V. 2011.** Phylogeny of mammal-associated psoroptidian mites (Acariformes: Astigmata: Psoroptidia): view of morphologists. *Invertebrate Systematics*, **25**: 22–59.
- Bochkov A.V., Mironov S.V. and OConnor B.M. 2006.** Revision of the genus *Galagocheles* Fain (Acari: Cheyletidae) parasites of galagos (Primates: Galagonidae). *Systematic Parasitology*, **63**: 181–200.
- Bochkov A.V. and OConnor B.M. 2005a.** Phylogeny and host associations of the fur-mite subgenus *Listrophoroides* Hirst (Acari: Atopomelidae), with an intriguing example of synhospitality on rats of the genus *Maxomys*. *Invertebrate Systematics*, **19**: 437–498.

- Bochkov A.V. and OConnor B.M. 2005b.** The life-cycle of *Hemigalichus chrotogale* sp. nov. (Acari: Listrophoridae), with comparative observations on listrophorid morphology. *Journal of Natural History*, **39**: 3811–3832.
- Bochkov A.V. and OConnor B.M. 2006.** *Hylomyobia* (Acari: Myobiidae), a new genus of mites parasitic on gymnures of the genus *Hylomys* (Eulipotyphla: Erinaceidae). *Folia Parasitologica*, **53**: 302–310.
- Bochkov A.V. and OConnor B.M. 2008.** A new mite superfamily Cloacaroidae and its position within the Prostigmata (Acariformes). *The Journal of Parasitology*, **94**: 335–344.
- Bochkov A.V., OConnor B.M. and Grootaert P. 2013.** Revision of the family Listropsoralgidae Fain, 1965 (Acariformes: Sarcoptoidea) —skin parasites of marsupials and rodents. *Zootaxa*, **3611**: 1–69.
- Bochkov A.V. and Saveljev A.P. 2012.** Fur mites of the genus *Schizocarpus* Trouessart (Acari: Chirodiscidae) from the Eurasian beaver *Castor fiber twincicus* Lavrov (Rodentia: Castoridae) in the Azas River (Tuva Republic, Russia). *Zootaxa*, **3410**: 1–18.
- Bochkov A.V., Zabudovskaya S.A. and OConnor B.M. 2008.** Phylogeny and systematics of the endoparasitic astigmatid mites (Acari: Sarcoptiformes) of mammals: families Gastronyssidae, Lemurnyssidae, and Pneumocoptidae. *Zootaxa* (Suppl.), Magnolia Press, New Zealand, 152 p.
- Bronswijk J.M. and Kreek, E.J. 1976.** *Cheyletiella* (Acari: Cheyletidae) of dog, cat and domestic rabbit, a review. *Journal of Medical Entomology*, **13**: 315–327.
- Brooks D.R. 1979.** Testing the context and extent of host-parasite coevolution. *Systematic Zoology*, **28**: 299–307.
- Brooks D.R. and McLennan D.A. 1993.** *Parascript: Parasites and the Language of Evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, 429 p.
- Bukva V. 1982.** *Soricidex dimorphus* g. n., sp. n. (Acari: Demodicidae) from the common shrew, *Sorex araneus*. *Folia Parasitologica*, **29**: 343–349.
- Bukva V. 1987.** *Demodex kutzeri* sp. n. (Acari: Demodicidae), an identical parasite of two species of deer, *Cervus elaphus* and *C. nippon pseudaxis*. *Folia Parasitologica*, **34**: 173–181.
- Bukva V. 1991.** Structural reduction and topological retrieval: problems in taxonomy of Demodicidae. In: F. Dusbabek and V. Bukva V. (Eds.). *Modern Acarology*. Vol. 1, SPB Academic Publishing, The Hague: 293–300.
- Bukva V. 1996.** *Apodemox cornutus* gen. n. et sp. n. (Acari: Demodicidae): new genus and new species of the hair follicle mite from the Mediterranean water shrew, *Neomys anomalus* (Insectivora: Soricidae). *Folia Parasitologica*, **43**: 312–316.
- Bukva V., Vitovec J. and Vlcek M. 1985.** *Demodex rosus* sp. n. and *D. buccalis* sp. n. (Acari: Demodicidae) parasitizing the upper digestive tract of rodents. *Folia Parasitologica*, **32**: 151–162.
- Bukva V., Vitovec J., Moucha P. and Vahala J. 1988.** Pathological process induced by *Demodex* sp. (Acari: Demodicidae) in the skin of the eland, *Taurotragus oryx* (Pallas). *Folia Parasitologica*, **35**: 87–91.
- Burgess S.T.G., McNeilly T.N., Watkins C.A., Nisbet A.J. and Huntley J.F. 2011.** Host Transcription Factors in the Immediate Pro-Inflammatory Response to the Parasitic Mite *Psoroptes ovis*. *PLoS ONE*, **6**: e24402. DOI:10.1371/journal.pone.0024402
- Byers K.A. and Proctor H.C. 2014.** Like a glove: do the dimensions of male adanal suckers and tritonymphal female docking papillae correlate in the Proctophylodiidae (Astigmata: Analgoidea)? *Acarologia*, **54**: 3–14.
- Carleton M.D. and Musser G.G. 2005.** Order Rodentia. In: D.E. Wilson and D.M. Reeder (Eds.). *Mammal species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. 3rd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore: 745–752.
- Czisa C.K. and McMartin D.N. 1976.** Apparent acaridial dermatitis in C57BL/6 Nya mouse colony. *Laboratory Animal Science*, **26**: 781–787.
- Dabert J. and Mironov S.V. 1999.** Origin and evolution of feather mites (Astigmata). *Experimental and Applied Acarology*, **23**: 437–454.
- Dabert M., Witalinski W., Kazmierski A., Olszanowski Z. and Dabert J. 2010.** Molecular phylogeny of acariform mites (Acari, Arachnida): strong conflict between phylogenetic signal and long-branch attraction artifacts. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, **56**: 222–241.
- Damiani R., Modesto S., Yates A. and Neveling J. 2003.** Earliest evidence of cynodont burrowing. *Proceedings of the Royal Society of London*, **270**: 1747–1751.
- Desch C.E. 1987.** Redescription of *Demodex nanus* (Acari: Demodicidae) from *Rattus norvegicus* and *R. rattus* (Rodentia). *Journal of Medical Entomology*, **24**: 19–23.
- Dawson M.R., L. Marivaux C.-k., Li K., Beard C. and Métais G. 2006.** *Laonastes* and the «Lazarus effect» in recent mammals. *Science*, **311**: 1456–1458.
- Domrow R. 1992.** Acari Astigmata (excluding feather mites) parasitic on Australian vertebrates: an annotated checklist, keys and bibliography. *Invertebrate Taxonomy*, **6**: 1459–1606.
- Dubinina E.V. 1997.** The external morphology and some aspects of evolution of the parasitic mite *Otodectes cynotis* (Hering, 1838) (Acariformes, Prostigmata, Psoroptidae) causing the otodectic mange in carnivore mammals (Carnivora). *Acarina*, **5**: 29–36.
- Dubinina H.V., Bochkov A.V. and Javrujan J.G. 1995.** Mites of the family Myobiidae (Acariformes) – ectoparasites of bats of Armenia. *Acarina*, **3**: 99–104.
- Eichler W. 1948.** Some rules in ectoparasitism. *Annals and Magazine of Natural History (Series 12)*, **1**: 588–598.
- Eichler W. 1969.** Two new evolutionary terms for speciation in parasitic animals. *Systematic Zoology*, **15**: 216–218.

- Eick G.N., Jacobs D.S. and Matthee C.A. 2005.** A nuclear DNA phylogenetic perspective on the evolution of echolocation and historical biogeography of extant bats (Chiroptera). *Molecular Biology and Evolution*, **22**: 1869–1886.
- Erster O., Roth A., Pozzi P.S., Bouznach A. and Shkap V. 2015.** First detection of *Sarcoptes scabiei* from domesticated pig (*Sus scrofa*) and genetic characterization of *S. scabiei* from pet, farm and wild hosts in Israel. *Experimental and Applied Acarology*, **66**: 605–612.
- Euzet L. and Combes C. 1980.** Les problemes de l'espece dans le regne animal. *Memoires Societe Zoologique de France*, **40**: 238–285.
- Evans G.O. 1992.** Principles of Acarology. C.A.B International, Wallingford, 563 p.
- Fahrenholz H. 1913.** Ektoparasiten und Abstammungslehre. *Zoologischer Anzeiger*, **41**: 371–374.
- Fain A. 1963.** Nouveaux acariens psoriques parasites de marsupiaux et de singes sud-americains (Psoralgidae: Sarcoptiformes). *Bulletin and Annales de la Société royale Belge d'Entomologie*, **99**: 322–332.
- Fain A. 1965.** Sur un cas de gale chez un rat-taupe (*Cryptomys hottentotus*) produite par un acarien du genre *Psorergates* (Psorergatidae: Trombidiformes). *Acarologia*, **7**: 295–300.
- Fain A. 1968.** Etude de la variability de *Sarcoptes scabiei* avec une revision des Sarcoptidae. *Acta Zoologica et Pathologica Antverpensia*, **47**: 1–196.
- Fain A. 1969.** Adaptation to parasitism in mites. *Acarologia*, **11**: 429–449.
- Fain A. 1971.** Les Listrophorides en Afrique au sud du Sahara (Acarina: Sarcoptiformes). II. Familles Listrophoridae et Chirodiscidae. *Acta Zoologica et Pathologica Antverpensia*, **54**: 1–231.
- Fain A. 1972.** Les listrophorides en Afrique au sud du Sahara (Acarina: Sarcoptiformes). III. Atopomelidae. *Musee Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, Belgique Annales, Serie IN-80, Sciences Zoologiques*, **197**: 1–200.
- Fain A. 1994.** Adaptation, specificity and host-parasite coevolution in mites (Acari). *International Journal of Parasitology*, **24**: 1273–1278.
- Fain A. and 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. and Hyland K.E. 1974.** The listrophoroid mites in North America. II – The family Listrophoridae Megnin and Trouessart (Acarina: Sarcoptiformes). *Bulletin de l'Institut royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **50**: 1–68.
- Fain A. and Lukoschus F.S. 1970.** Parasitic mites of Suriname II. Skin and fur mites of the families Psoroptidae and Lobalgidae. *Acta Zoologica et Pathologica Antverpensia*, **51**: 49–60.
- Fain A. and Lukoschus F.S. 1976.** A new genus and species of Myobiidae from the marsupial *Lestoros inca* (Acarina: Prostigmata). *Acarologia*, **18**: 489–495.
- Fain A. and Lukoschus F.S. 1977.** Nouvelles observations sur les myobiidae parasites de rongeurs (Acarina: Prostigmata). *Acta Zoologica et Pathologica Antverpensia*, **69**: 11–98.
- Fain A. and 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 fur Tierkunde, Dresden*, **49**: 35–68.
- Fain A. and Lukoschus F.S. 1979.** Two new parasitic mites (Acari, Astigmata) from the skin of Australian vertebrates. *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*, **76**: 387–393.
- Fain A. and Lukoschus F.S. 1983.** Notes sur des acariens pilicoles des genres *Afrolistrophorus* Fain, 1970 et *Spalacarus* Fain, 1980 (Astigmata, Listrophoridae). *Bulletin de l'Institut royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **55**: 1–18.
- Fain A. and Lukoschus F.S. 1984.** New observations on the genus *Prolistrophorus* Fain, 1970 (Acari: Astigmata: Listrophoridae). *Systematic Parasitology*, **6**: 161–185.
- Fain A. and Segerman J. 1978.** *Paracoroptes natalensis* n. sp. from South Africa (Acari: Psoroptidae). *Revue de Zoologie africaines*, **92**: 700–702.
- Fain A. and Whitaker J.O. Jr. 1988.** Mites of the genus *Schizocarpus* Trouessart, 1896 (Acari, Chirodiscidae) from Alaska and Indiana, USA. *Acarologia*, **29**: 395–409.
- Fashing N.J. 2008.** Mate-guarding in the genus *Creutzeria* (Astigmata: Histiostomatidae), a natatorial inhabitant of the fluid-filled pitchers of *Nepenthes* (Nepentheaceae). *Systematic and Applied Acarology*, **13**: 163–171.
- Fuhrman O. 1909.** Die Cestoden der Vogel. *Zoologische Jahrbücher, Supplement* **10**, 232 p.
- Gaudin T.J., Emry R.J. and Pogue B. 2006.** A new genus and species of pangolin (Mammalia, Pholidota) from the late Eocene of Inner Mongolia, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26**: 146–159.
- Gause G.F. 1934.** The struggle for existence. Williams and Wilkins, Baltimore, 163 p.
- Giesen K.M.T. 1990.** A review of the parasitic mite family Psorergatidae (Cheyletoidea: Prostigmata: Acari) with hypotheses on the phylogenetic relationships of species and species groups. *Zoologische Verhandlungen*, **259**: 1–69.
- Groves C.P. 2005a.** Order Monotremata. In: D.E. Wilson and D.M. Reeder (Eds.). *Mammal species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. 3rd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore: 1–2.
- Groves C.P. 2005b.** Order Primates. In: D.E. Wilson and D.M. Reeder (Eds.). *Mammal species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. 3rd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore: 111–184.

- Gorog A., Sinaga M.H. and Engstrom M.D. 2004.** Vicariance or dispersal? Historical biogeography of three Sunda Shelf murine rodents (*Maxomys surifer*, *Leopoldamys sabanus* and *Maxomys whiteheadi*). *Biological Journal of the Linnean Society*, **81**: 91–109.
- Grossnickle D.M. and Newham E. 2016.** Therian mammals experience an ecomorphological radiation during the Late Cretaceous and selective extinction at the K–Pg boundary. *Proceedings of the Royal Society, Biological Sciences*, 283 20160256. DOI: 10.1098/rspb.2016.0256
- Hartenberger J.-L. 1994.** The evolution of the Gliroidea. In: C.K. Li, Y. Tomida and T. Setoguchi (Eds.). Rodent and lagomorph families of Asian origins and diversification. National Science Museum Monographs, Tokyo: 19–33.
- Hartenberger J.-L. 1998.** Description de la radiation des Rodentia (Mammalia) du Paleocene superieur au Miocene; incidence phylogenetiques. *Comptes Rendus Academie des Sciences Paris, Sciences de la terre et des planetes*, **326**: 439–444.
- Heaney L.R. 1986.** Biogeography of mammals in SE Asia: estimates of rates of colonization, extinction, and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, **28**: 127–165.
- Huchon D. and Douzery J.P. 2001.** From the Old World to the new World: A molecular chronicle of the phylogeny and biogeography of hystricognath rodents. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, **20**: 238–251.
- Ji Q., Luo Z.-X., Yuan C.-X., Wible J.R., Zhang J.-P. and Georgi J.A. 2002.** The earliest known eutherian mammal. *Nature*, **416**: 816–822.
- Johnston P.G. 2002.** Long-nosed Potoroo. In: S. van Dyck and R. Strahan (Eds.). The Mammals of Australia. Australian Museum and Reed New Holland publishers, Sydney: 301–302.
- Jones K.E., Bininda-Emonds O.R.P. and Gittleman J.L. 2005.** Bats, clocks and rocks: diversification pattern in Chiroptera. *Evolution*, **59**: 2243–2255.
- Jones K., Purvis A., MacLarnon A., Bininda-Emonds O. and Simmons N.B. 2002.** A phylogenetic supertree of the bats (Mammalia: Chiroptera). *Biological Reviews*, **77**: 223–259.
- Izdebska J.N. 2006.** Skin mites (Acari: Demodecidae, Psoroptidae, and Sarcoptidae) of the European bison, *Bison bonasus*. *Biological Letters*, **43**: 169–174.
- Kaplan G. 2007.** Tawny Frogmouth. CSIRO Publishing, Collingwood, 168 p.
- Karanth K.P., Delefosse T., Rakotosamimanana B., Parsons T.J. and Yoder A.D. 2005.** Ancient DNA from giant extinct lemurs confirms single origin of Malagasy Primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**: 5090–5095.
- Kato T., Ito J. and Kadosaka T. 2011.** Tinnitis caused by tiny mites. Suspected cases of erratic migration of *Otodectes cynotis* and a case of *Aleuroglyphus ovatus* infestation. *Medical Entomology and Zoology*, **62**: 199–204.
- Kielan-Jaworowska Z., Richard C.L. and Luo Z.-X. 2004.** Mammals from the age of dinosaurs : origins, evolution, and structure. Columbia University Press, New York, 630 p.
- Kim K.C. (Ed.). 1985.** Coevolution of parasitic arthropods and mammals. John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore, 800 p.
- Klassen G.J. 1992.** Coevolution: A history of the macroevolutionary approach to studying host-parasite associations. *Journal of Parasitology*, **78**: 573–587.
- Klimov P.B. and OConnor B.M. 2008.** Origin and higher-level relationships of psoroptidian mites (Acari: Astigmata: Psoroptidia): evidence from three nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **47**: 1135–1156.
- Klimov P.B. and OConnor B.M. 2013.** Data from: Is permanent parasitism reversible? – Critical evidence from early evolution of house dust mites. *Systematic Biology*, **62**: 411–423.
- Klompen J.S.H. 1992.** Phylogenetic relationships in the mite family Sarcoptidae (Acari: Astigmata). *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, **180**: 1–154.
- Klompen J.S.H. 1993.** Phylogenetic relationships in the skin-inhabiting Sarcoptoidea (Acari: Astigmata). *Systematic Parasitology*, **24**: 17–33.
- Krantz G.W. and Walter D.E. (Eds.). 2009.** A manual of Acarology. 3th edition. Texas tech University Press, Texas, 807 p.
- Lehman T.M. 2009.** Phylogeny and systematics of the Orycteropodidae (Mammalia, Tubulidentata). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **155**: 649–702.
- Lindquist E.E. 1986.** The world genera of Tarsonemidae (Acari: Heterostigmata): a morphological, phylogenetic, and systematic revision, with a reclassification of the family group taxa in the Heterostigmata. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, **136**: 1–517.
- Lohse J., Rinder H., Gothe R. and Zahler M. 2002.** Validity of the species status of the parasitic mites *Otodectes cynotis*. *Medical and Veterinary Entomology*, **16**: 133–138.
- Loos-Frank B. and Abel M. 1983.** Lung mites (*Pneumocoptes* sp.) in bank voles (*Clethrionomys glareolus*) in Southwest Germany. *Parasitology Research*, **69**: 539–546.
- Lukoschus F., Fain A. and Beaujean M.M.J. 1967.** Beschreibung neuer *Psorergates*-Arten (Psorergatidae: Trombidiformes). *Tijdschrift voor Entomology*, **110**: 133–181.
- Luo Z.-Xi. 2007.** Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature*, **450**: 1011–1019.
- Luo Z.-X., Ji Q., Wible J.R. and Yuan C.-X. 2003.** An Early Cretaceous tribosphenic mammal and metatherian evolution. *Science*, **302**: 1934–1940.
- Martill D.M. and Davis P.G. 1998.** Did dinosaurs come up to scratch? *Nature*, **396**: 528–529.

- Marivaux L., Bocat L., Chaimanee Y, Jaeger J.-J., Marandat B., Srisuk P., Tafforeau P., Yamee C. and Welcomme J.-L. 2006.** Cynocephalid dermopterans from the Palaeogene of South Asia (Thailand, Myanmar and Pakistan): systematic, evolutionary and palaeobiogeographic implications. *Zoologica Scripta*, **35**: 395–420.
- Matthes H.F. 1996.** New aspects of pathogenesis in cattle demodicosis (Demodicidae). In: R. Mitchell, D.J. Horn, G.R. Needham and W. Calvin (Eds). *Acarology IX*, Vol. 1, Proceedings Ohio Biological Survey, Columbus: 93–96.
- McCoy K.D. 2003.** Sympatric speciation in parasites – what is sympathy? *Trends in Parasitology*, **19**: 400–404.
- McKenna M.C. and Bell S.K. 1997.** Classification of mammals above the species level. Columbia University Press, New York, 631 p.
- McKenna M.C., Wyss A.R. and Flynn J.J. 2006.** Paleogene pseudoglyptodont xenarthrans from central Chile and Argentine Patagonia. *American Museum Novitates*, **3536**: 1–18.
- Mullen G.R. and O'Connor B.M. 2002.** Mites (Acari). In: G.R. Mullen and L.A. Durden (Eds.). *Medical and veterinary entomology*. Academic Press, Elsevier Science, San Diego: 449–516.
- Muirhead J. and Wroe S. 1998.** A new genus and species, *Badjcinus turnbulli* (Thylacinidae: Marsupialia), from the late Oligocene of Riversleigh, northern Australia, and an investigation of thylacinid phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **18**: 612–626.
- Murphy W.J., Eizirik E., Johnston W.E., Zhang Y.P., Ryder O.A. and O'Brien S.J. 2001.** Molecular phylogeny and the origin of placental mammals. *Nature*, **409**: 614–618.
- Nilsson M.A., Churakov G., Sommer M., Tran N.V., Zemann A., Brosius J. and Schmitz J. 2010.** Tracking Marsupial Evolution Using Archaic Genomic Retroposon Insertions. *PLoS Biology*, **8**: e1000436.
- Nutting W.B. 1985.** Prostigmata-Mammalia. In: K.C. Kim (Ed.). *Validation of coevolutionary phylogenies*. In: *Coevolution of parasitic arthropods and mammals*. Wiley and Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore: 559–640.
- Nutting W.B. and Desch C.E. 1979.** Relationships between mammalian and demodicid phylogeny. In: G. Rodriguez (Ed.). *Recent advances in acarology*. Vol. 2. Academic Press, New York: 339–345.
- O'Connor B.M. 1982.** Astigmata. In: S.P. Parker (Ed.). *Synopsis and Classification of Living Organisms*. McGraw-Hill Book Company, New York: 146–169.
- O'Connor B.M. 2009.** Cohort Astigmatina. In: G.W. Krantz and D.E. Walter (Eds.). *A manual of acarology*. 3ed. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas: 565–657.
- O'Connor B.M. and Klimov P.B. 2015.** Review and resolution of some nomenclatural issues regarding the genus *Psoroptes* (Acari: Psoroptidae), scab-mites of domestic and wild mammals. *Experimental and Applied Acarology*, **66**: 337–345.
- Oku K. 2009.** Female mating strategy during precopulatory mate guarding in spider mites. *Animal Behaviour*, **77**: 207–211.
- Page R.D.M. 2003.** Introduction. In: R.D.M. Page (Ed.). *Tangled trees. Phylogeny, cospeciation and coevolution*. The University of Chicago Press, Chicago, London: 1–21.
- Palopoli M.F., Fergus D.J., Minot S., Pei D.T., Simison W.B., Fernandez-Silva I., Thoenes M.S., Dunn R.R. and Trautwein M. 2016.** Global divergence of the human follicle mite *Demodex folliculorum*: Persistent associations between host ancestry and mite lineages. *PNAS, Early Edition*: 1–6. DOI:10.1073/pnas.1512609112
- Parker G.A. 1974.** Courtship persistence and female guarding as male time investment strategies. *Behaviour*, **48**: 157–184.
- Pegler K.R., Evans L., Stevens J.R. and Wall R. 2005.** Morphological and molecular comparison of host-derived populations of parasitic *Psoroptes* mites. *Medical and Veterinary Entomology*, **19**: 392–403.
- Pence D.B. and Wright S.D. 1998.** *Chelonacarus elongatus* n. gen., n. sp. (Acari: Cloacaridae) from the cloaca of the green turtle *Chelonia mydas* (Cheloniidae). *Journal of Parasitology*, **84**: 835–883.
- Pledge N.S. 2010.** A new koala (Marsupialia: Phascolarctidae) from the late Oligocene Etadunna Formation, Lake Eyre Basin, South Australia. *Australian Mammalogy*, **32**: 79–86.
- Poux C., Madsen O., Glos J., Jong de W.W. and Vences M. 2008.** Molecular phylogeny and divergence times of Malagasy tenrecs: Influence of data partitioning and taxon sampling on dating analyses. *BMC Evolutionary Biology*, **8**: 102.
- Poux C., Madsen O., Marquard E., Vieites D.R., Jong de W.W. and Vences M. 2005.** Asynchronous colonization of Madagascar by the four endemic clades of primates, tenrecs, carnivores, and rodents as inferred from nuclear genes. *Systematic Biology*, **54**: 719–730.
- Proctor H.C. 2003.** Feather mites (Acari: Astigmata): Ecology, behavior and evolution. *Annual Review of Entomology*, **48**: 185–209.
- Rasero R., Rossi L., Soglia D., Maione S., Sacchi P., Rambozzi L., Sartore S., Soriguer R.C., Spalenza V. and Alasaad S. 2010.** Host taxon-derived *Sarcoptes* mite in European wild animals revealed by microsatellite markers. *Biological Conservation*, **143**: 1269–1277.
- Ridder-Numan J. 1998.** Historical biogeography of *Spatholobus* (Leguminosae–Papilionoideae) and allies in SE Asia. In: R. Hall and J.D. Holloway (Eds.). *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia*. Backhuys Publishers, Leiden: 259–277.
- Roca A.L., Bar-Gal B.K., Eizirik E., Helgen K.M., Marris R., Springer M.S., O'Brien S.J. and Murphy W.J.**

2004. Mesozoic origin for West Indian insectivores. *Nature*, **429**: 649–651.
- Rose K.D.** 2006. The Beginning of the Age of Mammals. John Hopkins University Press, Baltimore, 428 p.
- Rowe T., Rich T.H., Vickers-Rich P., Springer M. and Woodburne M.O.** 2008. The oldest platypus and its bearing on divergence timing of the platypus and echidna clades. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**: 1238–1242.
- Ruedi M. and Vogel P.** 1995. Chromosomal evolution and zoogeographic origin of southeast Asian shrews (genus *Crocidura*). *Experientia*, **51**: 174–178.
- Rybczynski N.** 2007. Castorid phylogenetics: implications for the evolution of swimming and tree-exploitation in beavers. *Journal of Mammalian Evolution*, **14**: 1–35.
- Schwartz L.R.S.** 2006. A new species of bandicoot from the Oligocene of northern Australia and implications of bandicoots for correlating Australian Tertiary mammal faunas. *Palaeontology*, **49**: 991–998.
- Seiffert E.R.** 2010. The oldest and youngest records of afrosericid placentals from the Fayum Depression of northern Egypt. *Acta Palaeontologica Polonica*, **55**: 599–616.
- Simmons N.B. and Geisler J.H.** 1988. Phylogenetic relationships of *Icaronycteris*, *Archaeonycteris*, *Hassianycteris*, and *Palaeonycteris* to extant bat lineages, with comments on the evolution of echolocation and foraging strategies in Microchiroptera. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **235**: 1–182.
- Skerratt L.F., Campbell N.J.H., Murrell A., Walton S., Kemp D. and Barker S.C.** 2002. The mitochondrial 12S gene is a suitable marker of populations of *Sarcoptes scabiei* from wombats, dogs and humans in Australia. *Parasitology Research*, **88**: 376–379.
- Strong K.L. and Halliday R.B.** 1992. Biology and host specificity of the genus *Psoroptes* Gervais (Acarina: Psoroptidae), with reference to its occurrence in Australia. *Experimental and Applied Acarology*, **15**: 153–169.
- Taylor P.J. and Meester J.** 1993. *Cynictis penicillata*. *Mammalian Species*, **432**: 1–7.
- Thoemmes M.S., Fergus D.J., Urban J., Trautwein M. and R. Dunn R.R.** 2014. Ubiquity and Diversity of Human-Associated *Demodex* Mites. *PLoS ONE*, **9**: e106265.
- Trouessart E.L. and Neumann L.G.** 1889. Un type nouveau de Sarcoptides (*Chirodiscus amplexans*). *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, **22**: 392.
- Uchikawa K.** 1988. Myobiidae (Acarina, Trombidiformes) associated with minor families of Chiroptera (Mammalia) and a discussion of phylogeny of chiropteran myobiid genera. *Journal of Parasitology*, **74**: 159–176.
- Vercammen-Grandjean P.H. and Rak H.** 1968. *Cheyletiella yaguri* Smiley, 1965, un parasite de canides aux Etats-Unis et hyperparasite d'Hipoboscidae en Iran (Acarina: Cheyletidae). *Annales de Parasitologie*, **43**: 405–412.
- Voss R.S. and Jansa S.A.** 2009. Phylogenetic relationships and classification of didelphid marsupials, an extant radiation of New World metatherian mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **322**: 1–177.
- Walter D.E. and Proctor H.C.** 1999. Mites: ecology, evolution and behaviour. University of New South Wales Press Ltd., CABI Publishing, Sydney, Wallingford, Australia, 322 p.
- Wang S., Gu X., Fu Y., Lai S., Wang S., Peng X. and Yang J.** 2012. Molecular taxonomic relationships of *Psoroptes* and *Chorioptes* mites from China based on COI and 18S rDNA gene sequences. *Veterinary Parasitology*, **184**: 392–397.
- Weisborth S.H., Friedman S. and Scher S.** 1976. The parasitic ecology of the rodent mite, *Myobia musculi*. I. Lesions in certain host strains. *Laboratory Animal Science*, **26**: 725–735.
- Whitaker J.O.Jr.** 2006. Ectoparasites of North American aquatic rodents and comparison to European forms. *Acarina*, **14**: 137–145.
- Whitaker J.O.Jr., Fain A. and Jones G.S.** 1989. Ectoparasites from beavers from Massachusetts and Maine. *International Journal of Acarology*, **15**: 153–162.
- Wilson D.E. and Reeder D.M. (Eds.)** 2005. Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference. 3th ed. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2142 p.
- Witalinski W., Dabert J. and Walzl M.G.** 1992. Morphological adaptation for precopulatory guarding in astigmatic mites (Acari: Acaridida). *International Journal of Acarology*, **18**: 49–54.
- Wood A.E.** 1985. The relationships, origin and dispersal of the hystricognathous rodents. In: W.P. Luckett and J-L. Hartenberger (Eds.). Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis. Plenum Press, New York: 475–513.
- Woodburne M.O. and Zinsmeister W.J.** 1982. Fossil land mammal from Antarctica. *Science*, **218**: 284–286.
- Zahler M., Hendriks W.M.L., Essing A., Ringer H. and Gothe R.** 2000. Species of the genus *Psoroptes* (Acari: Psoroptidae): a taxonomic consideration. *Experimental and Applied Acarology*, **24**: 213–225.
- Zhao Y.-E. and Cheng H.** 2009. RAPD analysis and sequence alignment of genomic DNA of hair follicle mites *Demodex folliculorum* and *D. brevis* (Acari: Demodicidae). *Acta Entomologica Sinica*, **52**: 1273–1279.