

УДК 576.895.421 : 598 + 599

КОЭВОЛЮЦИЯ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ И НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Ю. С. Балашов

Палеонтологические и зоогеографические данные свидетельствуют в пользу мезозойского происхождения иксодовых клещей. Отсутствие жестких ограничений к питанию на необычных видах хозяев обусловило преобладание полифагии и олигофагии над монофагией среди иксодовых клещей. Эти же особенности экологии иксодид обусловили ограниченное значение или отсутствие филогенетического параллелизма с хозяевами в их эволюции. Первичные пищевые связи с рептилиями, по-видимому, сохранились только у рода *Aponomma* и многих видов *Amblyomma*, а прокормителями подавляющей массы видов остальных родов служат млекопитающие и в меньшей степени птицы. Число потенциальных прокормителей у этих клещей может быть много больше, чем реальных. Ограничения в распространении отдельных видов чаще связаны не с отсутствием подходящих прокормителей, а с прямым воздействием неблагоприятных факторов внешней среды на их непаразитические стадии жизненного цикла. При эволюции природных ландшафтов, а на более коротких этапах — под влиянием сукцессий или антропогенного фактора, иксодиды легко приспосабливаются к прокормлению на новых для них видах хозяев, так что разграничение первичных прокормителей этих паразитов затруднительно.

Общей особенностью паразитарных систем является их высокая стабильность как компонентов биоценозов при значительных вариациях количественных параметров популяций паразитов и их хозяев. Устойчивость паразитарных систем во времени и пространстве представляется следствием длительной коадаптации партнеров. Наиболее известными ее проявлениями являются коадаптация паразита и хозяина, а в некоторых случаях — феномен филогенетического параллелизма. Последним термином обозначают совпадения таксономических подразделений партнеров, когда определенные виды, роды, семейства, отряды и реже более высокие таксоны хозяйинной группы, отражающие ее филогенез, бывают заселены филогенетически родственными группами паразитов с соответствующей таксономической ранжировкой.

При исследованиях коэволюции паразитарных систем относительно легко установить морфофизиологические адаптации паразита к соответствующим характеристикам хозяина, но значительно труднее выявить соответствующие адаптации хозяина, возникшие вследствие эволюционного взаимодействия с паразитом. Ситуация усложняется многообразными взаимодействиями партнеров с окружающей средой, коэволюцией многих видов — сочленов единого паразитоценоза единственного вида хозяина, так что трудно доказать, что хозяин эволюционировал в ответ на воздействия именно данного вида паразита. Отсутствие палеонтологических данных и трудности экспериментального изучения коэволюции обусловили внимание паразитологов к более доступным исследованиям параллелизмов таксономических подразделений партнеров по паразитарной системе, анализу хозяйинной специфичности и географического распространения как критериев для филогенетических реконструкций.

Уже в конце XIX—начале XX веков было обнаружено совпадение филогенетических систем у нескольких групп паразитов и их хозяев. Среди

эктопаразитов филогенетический параллелизм был впервые выявлен у пухоедов птиц (Kellog, 1913; Harrison, 1914) и вшей млекопитающих (Fahrenholz, 1913) и с именами этих исследователей часто связывают этот феномен макроэволюции. В дальнейшем эти проблемы неоднократно рассматривались на примере пухоедов, вшей и в меньшей степени блох, мух-кровососок и разных групп клещей. Из последних и наиболее полных обзоров следует упомянуть коллективную монографию о коэволюции паразитических членистоногих и млекопитающих (Coevolution of parasitic Arthropods and Mammals. Ред. Kim, 1985). Несмотря на противоречивые и даже взаимоисключающие выводы многих авторов в отношении первичности или вторичности связей эктопаразитов с определенными группами хозяев, Эйхлером (Eichler, 1948) были сформулированы три так называемых паразитофилетических правила, справедливых, по его мнению, для постоянных эктопаразитов и основывающихся преимущественно на материалах по вшам и пухоедам. Согласно первому правилу, эволюция таксонов паразитов протекает параллельно эволюции их хозяев, так что филогенетические отношения паразитов являются отражением таковых у их хозяев. Второе правило гласит, что у филогенетически примитивных таксонов хозяев встречаются и наиболее примитивные формы паразитов, а на высокоспециализированных группах хозяев обитают более специализированные и эволюционно продвинутые группы паразитов. Третье правило утверждает, что отряды или семейства хозяев, отличающиеся большим видовым разнообразием и таксономической расчлененностью, обладают также более богатой и разнообразной паразитофауной. Все эти правила исходят из априорного предположения, что эволюция паразитов протекает обычно медленнее, чем их хозяев — позвоночных животных (Eichler, 1948; Мауг, 1957), и поэтому соответствующим отрядам, семействам или родам хозяев свойственны группы паразитов более низкого ранга, хотя, по мнению Прайса (Price, 1980), эволюция паразитов может идти быстрее, чем хозяев.

Филогенетический параллелизм вшей и в меньшей степени пухоедов и блох с их хозяевами обусловлен высокой степенью их хозяйинной специфичности и древностью их связей с млекопитающими. Первичность паразитизма вшей доказана для Enderleinellidae и беличьих, Echinophthiridae и ластоногих, Nyborphthigus и трубкозубых, *Microthoracius* и верблюдов, *Haemodispus* и зайцев и многих других групп. В этих случаях вши уже существовали у предков современных отрядов или семейств млекопитающих в палеоцене или позднее. Кладогенез таксонов хозяев сопровождался некоторым отставанием кладогенеза свойственных им вшей. Поэтому, если исключить вымирание или редкие случаи вторичных переходов паразитов на неродственные группы хозяев, таксономические подразделения вшей до некоторой степени являются зеркальными изображениями таковых их хозяев-млекопитающих (Kim, 1985).

Напротив, у свободноживущих кровососов (комары, мошки, слепни, мокрецы, москиты и некоторые группы высших двукрылых) филогенетический параллелизм с прокормителями не обнаружен, как у имеющих мезозойское происхождение комаров и москитов, так и у сравнительно молодых по происхождению слепней, мух це-це или Muscidae. Всем этим кровососам свойственна разная степень полифагии, а хозяйинная специфичность экологического типа и определяется разной степенью доступности разных видов прокормителей в соответствующей экосистеме (Балашов, 1982).

Временные эктопаразиты с длительным питанием, к числу которых принадлежат иксодовые клещи, обладают системой сложнейших коадаптаций с их прокормителями, несомненно выработавшимися в процессе длительной коэволюции партнеров по паразитарной системе. Многодневный паразитизм клещей стимулирует выработку в организме хозяина комплекса защитных иммунобиологических реакций, которые в разной степени нейтрализуются системой морфофизиологических и биохимических адаптаций паразита. Тонкий баланс

описанных взаимодействий в паразитарной системе определяет уровни численности клещей на хозяевах, вредность их для хозяев и другие параметры системы клещ—хозяин (Балашов, 1989а). К сожалению, эволюционные аспекты развития столь совершенных паразитарных систем не получили должного освещения в литературе. В настоящей статье нами сделана попытка критического анализа в значительной степени разрозненных материалов о возможных направлениях эволюции иксодид в связи с эволюционными изменениями их хозяев и их местообитаний.

Большинство исследователей подразделяют сем. Ixodidae на 2 подсемейства — Ixodinae (Prostriata) с единственным родом *Ixodes* и *Amblyomminae*, включающим все остальные роды, число которых у разных авторов варьирует (Померанцев, 1948а; Филиппова, 1984). В последнее время Хугстралом (Hoogstraal, Aeshlimann, 1982) предложено разделение семейства на 5 подсемейств (Ixodinae, Haemaphysalinae, Amblyomminae, Rhipicephalinae, Nyalomminae), но обоснование этой новой системы не опубликовано. В подсем. *Amblyomminae* обычно выделяют несколько триб, тогда как родовая структура семейства, за немногими спорными случаями, является общепринятой. В дальнейшем мы придерживаемся предложенным Филипповой (1984) разделением подсемейства на 4 трибы: *Amblyommini*, *Haemaphysalini*, *Rhipicephalini*, *Nyalommini*.

Свободноживущие клещи несомненно относятся к древнейшим наземным членистоногим, так что уже в девонских отложениях в США найдены 2 вида клещей-оригатид и 2 вида, близких к группе *Endeostigmata* (Shear e. a., 1984), а начиная с юры, уже встречаются остатки рецентных родов оригатид (Krivolutsky, Druk, 1986). Большая обособленность иксодид от других групп *Acarina* не исключает возможности возникновения предков этих клещей как паразитов мезозойских рептилий (Schulze, 1937; Hoogstraal, 1978). 3 находки ископаемых иксодид из кайнозоя представлены формами, принадлежность которых к современным родам не вызывает сомнений. В балтийских янтарях палеогенового возраста описан *Ixodes succineus* (Weidner, 1964), а в доминиканских янтарях из конца эоцена или олигоцена самец *Amblyomma*, похожий на *A. testudinus*, встречающегося и сейчас в этом регионе (Lane, Poinar, 1986). Таким образом, уже 30—50 млн. лет назад существовали 2 рецентных рода иксодид. Из более молодых находок следует отметить клеща из уха волосатого носорога, который по морфологическим особенностям был сходен с современным *Dermacentor reticulatus*. Эта находка датируется плиоценом, т. е. имеет возраст в несколько миллионов лет (Schille, 1916). Таким образом, даже ограниченные палеонтологические данные в общем не противоречат гипотезе мезозойского возраста иксодид, а также свидетельствуют о медленном темпе эволюции в 2 морфологически примитивных родах *Ixodes* и *Amblyomma*, сохранивших свои важнейшие признаки на протяжении всего кайнозоя и до настоящего времени.

Определенную корректировку времени и места формирования отдельных таксонов иксодид может дать зоогеография. При использовании зоогеографических данных следует допустить ограниченную способность этих клещей к преодолению морских и океанических пространств, разделяющих континенты и в меньшей степени гор и пустынь. Даже в случае межконтинентальных заносов иксодид с мигрирующими птицами, регулярно происходящих между Европой, Африкой и Азией, мигранты обычно не способны к закреплению в необычных для них геобиоценозах. Для ареалов иксодид характерно постепенное расширение или сужение границ в ответ на соответствующие многолетние изменения биотических и абиотических факторов, а не взрывная экспансия. Исторические факторы в расселении иксодид отражают сложные процессы развития отдельных таксонов в условиях изоляции континентов и обмена фаун при соединениях континентальных платформ. В то же время на обширных массивах суши, как например Евразия или Северная и Южная Америка,

распространение клещей определяется наряду с таковыми их прокормителей абиотическими факторами среды и в первую очередь температурой и влажностью.

Наиболее морфологически примитивными и древними по происхождению среди Ixodidae считают в подсем. Ixodinae единственный род *Ixodes*, а среди Amblyommini родов *Aponomma* и *Amblyomma*, объединенные в трибе (Amblyommini). Эти 3 рода имеют космополитические ареалы, причем виды *Ixodes* распространились во всех климатических поясах, а *Aponomma* и *Amblyomma* только в тропиках и субтропиках. По-видимому, предки этих родов существовали еще до распада единого массива суши — Пангеи на северную половину — Лавразию и южную — Гондвану. Это событие датируется серединой юры (Ушаков, Ясманов, 1984; Оуэн, 1988), так что роды *Ixodes*, *Aponomma* и *Amblyomma* должны были существовать с середины мезозоя.

Дальнейшая судьба этих групп иксодид оказалась неодинаковой.

Виды рода *Aponomma* (24) обитают преимущественно в разных типах тропических и субтропических лесов. Только в Новой Зеландии *A. sphenodonti* — паразит гаттерий живет в умеренном климате, а в Австралии *A. hydrosauri* приспособился к аридным условиям пустынь. Наиболее богата фауна Азии — 12 видов, в Австралии обитают 6 видов, в Африке — 4 и в Центральной и Южной Америке — 2 (Kaufman, 1972).

Род *Amblyomma*, включающий свыше 100 видов, оказался более пластичным как в выборе прокормителей (рептилии, млекопитающие, птицы), так и по отношению к абиотическим факторам. Местообитаниями значительной части видов служат влажные тропические и субтропические леса, но в Африке большая часть видов обитает в саваннах — *A. variegatum*, *A. hebraeum* и др. — (Borgh-Elbl, 1977; Petney e. a., 1987), а некоторые виды, как например, *A. americanum* в Северной Америке достиг 40° с. ш. и *A. parvitarsum* в Южной Америке — 50° ю. ш., т. е. умеренной климатической зоны (Jones e. a., 1972).

Несмотря на обитание обоих родов в сходных климатических условиях, прослеживается преимущественное распространение *Aponomma* в Восточном полушарии, тогда как большая часть видов *Amblyomma* (52) свойственна фауне Южной и Центральной Америки с прилежащими островами. Фауне Африки свойственны 19 видов этого рода, Индии и Юго-Восточной Азии — 17 и Австралии — 12 (Колонин, 1983).

Самый многочисленный в семействе род *Ixodes* (более 220 видов) встречается во всех климатических зонах вплоть до побережий полярных морей. Согласно Филипповой (1977) внутри рода, включающего 19 подродов, имеются как более примитивные, так и эволюционно продвинутое группы. К числу первых принадлежат подроды *Ceratixodes*, *Scaphixodes*, *Multidentatus*, паразитирующие на древнейших по происхождению морских птицах, остатки которых известны с палеогена. Однако всесветные ареалы хозяев обусловили подобное же распространение их паразитов, не помогающее филогенетическим реконструкциям.

Из паразитов наземных млекопитающих наиболее морфологически примитивны подроды *Sternalixodes*, *Exopalpiger*, *Endopalpiger*, большая часть видов которых встречается только в Австралии, но по 2 вида подрода *Exopalpiger* встречается в Южной Америке и в Евразии, и 1 — в Африке (Филиппова, 1977; Филиппова, Панова, 1989а). Судя по рецентным ареалам видов этого реликтового подрода он должен был возникнуть еще в юре до распада Пангеи и до настоящего времени эти клещи сохранили трофические связи с наиболее примитивными группами млекопитающих — однопроходными, сумчатыми и насекомоядными.

В пользу большой древности рода *Ixodes* свидетельствует и распространение наиболее богатого видами и эволюционно продвинутого подрода *Ixodes* s. str., отсутствующего только в Африке к югу от Сахары и в Австралии. По-види-

тому, этот подрод сформировался уже после распада Пангеи в ее северной половине — Лавразии до утраты наземного соединения Северной Америки и Европы, т. е. не позднее конца палеоцена. Дальнейшее расселение этих клещей шло в южном направлении на соединившийся с Азией в конце олигоцена — начале эоцена Индийский субконтинент, позднее в миоцене через Иберийский мост в Северную Африку, а из Северной Америки в Южную в плиоцене через образовавшийся тогда Панамский перешеек или же раньше через о-ва Карибского моря. Последний путь менее вероятен, так как виды этого подрода не смогли преодолеть морские проливы между Южной Азией и Австралией.

Несмотря на широкое распространение, виды рода *Ixodes* повсеместно приурочены к местообитаниям с достаточной влагообеспеченностью. Виды, подстерегающие прокормителей на поверхности почвы или растительности, приурочены к различным типам леса, где постоянно поддерживается высокая относительная влажность в приземном слое воздуха (Гейгер, 1960). В степях, саваннах и пустынях, где относительная влажность воздуха испытывает значительные сезонные и суточные колебания и может быть очень низкой, встречаются только виды с гнездово-норовым паразитизмом, который, по-видимому, возник независимо в нескольких под родах (*Ixodes* s. str., *Afrixodes* и др.). На вторичность гнездово-норового паразитизма в этом роде указывает «примитивный» тип пастбищного паразитизма у некоторых видов морфологически примитивных под родов и в их числе у *I. (Exopalpiger) trianguliceps* (Филиппова, 1977). В этих случаях активные перемещения клещей ограничены верхними слоями почвы и самыми нижними припочвенными слоями растительности.

Второй по численности в семействе род *Haemaphysalis* (157 видов) согласно взглядам Хугстрала и Кима (Hoogstraal, Kim, 1985) включает 16 под родов, из которых 4 с 17 видами считаются эволюционно примитивными, а 12 со 140 видами — эволюционно продвинутыми. Подавляющая масса видов (более 90) обитает в Индо-Малайской области. В Эфиопской области встречаются 19 видов и еще 12 эндемичных видов на Мадагаскаре, в Австралии — 12 видов, в Палеарктике — 19 и в Северной и Южной Америках — 4.

Большинство видов приурочено к разным типам зональных лесов тропической, субтропической и умеренно-теплой зон с достаточно высокой влагообеспеченностью. На связь этих клещей с мезофильными лесными ландшафтами было впервые указано Померанцевым (1948а), но вопрос о месте и времени происхождения и дальнейшей эволюции рода остается дискуссионным.

Хугстрал и Ким (Hoogstraal, Kim, 1985) предполагают, что род *Haemaphysalis* возник на Индостанском субконтиненте, откуда клещи в дальнейшем распространились в северо-западном и юго-восточном направлениях, достигнув побережий Атлантического и Тихого океанов, распространились по Африке, но лишь немногие смогли проникнуть в Северную и Южную Америки.

Исходя из современных мобилистических представлений, подобная трактовка происхождения ареалов представляется спорной. Первоначально Индия была частью Гондваны, в мелу отделилась от нее и на протяжении многих миллионов лет оставалась изолированным островом. Столкновение Индии с Евразией произошло в конце олигоцена или начале эоцена и привело к мощным процессам горообразования, завершившимся образованием Гималаев (Ушаков, Ясаманов, 1984). Гондванские корни рода представляются маловероятными, так как из других частей Гондваны Южная Америка, несмотря на обширную область тропических лесов, наиболее бедна представителями этого рода. Сравнительно небогаты фауны *Haemaphysalis* Австралии и Африки, причем на все 3 континента клещи несомненно проникли с севера. В связи со сказанным мы полагаем, что более вероятным было происхождение и ранние этапы эволюции рода в палеогене на территории Юго-Восточной Азии, где тропиче-

ский климат и влажные леса сохранялись на протяжении всего кайнозоя. В пользу этой гипотезы свидетельствует современное распространение наиболее примитивных 3 из 4 современных видов подрода *Allocerae* в горных субтропических лесах этого региона, и только 1 — *H. (A.) inermis* — в лесах Южной Европы и Передней Азии. Первоначально эти клещи могли проникнуть в умеренно-теплые части Евразии. Распространение клещей в Индостан и Африку произошло позднее, после их соединения с Евразией, а в Австралию они были занесены из юго-восточной Азии с птицами или, возможно, с грызунами сем. Muridae, сумевшими преодолеть морские проливы.

Из районов с тропическим и субтропическим климатом наиболее раннее вселение клещей произошло в Индию, и для нее поэтому характерно и наибольшее богатство видами этого рода по сравнению с другими осколками Гондваны. Крайняя бедность фауны Южной Америки может быть объяснена длительным отсутствием клещей в фауне Северной Америки, куда они могли проникнуть только через сравнительно холодную Берингийскую сушу и затем, двигаясь на юг через Панамский перешеек, в Южную Америку. Эти события могли произойти только в плиоцене всего несколько миллионов лет назад, так что времени на образование эндемичной фауны оказалось недостаточно.

В состав наиболее обширной и прогрессивной трибы Rhipicerphalini включают 8 родов (*Boophilus*, *Margaropus*, *Rhipicentor*, *Anomalohimalaya*, *Rhipicerphalus*, *Dermacentor*, *Nosomma*, *Cosmiomma*). Наряду с общими морфологическими признаками для всех изученных представителей этой группы характерны идентичные стабильные кариотипы ($20 + XX$, $20 + X$). За редкими исключениями на всех фазах развития эти клещи паразитируют на млекопитающих. Их распространение ограничено Евразией и Африкой и только представители рода *Dermacentor* встречаются также в Северной и в меньшем количестве — в Южной Америке. К сожалению, филогенетические связи между родами трибы неясны, а зоогеографические данные пригодны для филогенетических реконструкций только политипических родов с достаточно большим числом видов.

Среди рассматриваемой трибы наиболее широко распространен род *Dermacentor* (32 вида). В Палеарктике обитают 15 видов, в Северной и Центральной Америке вплоть до 10° ю. ш. — 11 видов, в тропической Азии — 4 вида и в Африке к югу от Сахары — 2 вида. Померанцев (19486) и Бердыев (1989) полагали, что этот род возник в горах или степях Центральной Азии и позднее по Берингийской суше проник в Северную и далее в Центральную Америку. Распространение этого вида в тропические области Старого Света происходило с востока сперва в Ориентальную обл., а из нее в Эфиопскую. Согласно другой точке зрения (Колонии, 1984; Белозеров, 1976) палеарктические представители рода имеют северо-американское происхождение, а евразийский центр видообразования этой группы вторичен.

Обе рассматриваемые гипотезы обходят стороной вопрос о хронологии описываемых процессов, но сходятся на единственном возможном пути расселения через Берингийскую сушу. Последняя возникла и исчезла неоднократно на протяжении кайнозоя, причем последние «мосты» датируются плиоценом-плейстоценом с возрастом в 3.5, 1.8 и 0.08 млн. лет назад, а наиболее ранние были возможны в конце мела или палеоцене около 60—70 млн. лет назад. Современные представления мобилистической геологии позволяют дать и третье возможное объяснение расселению рода *Dermacentor*, во многом сходному с таковым хвостатых амфибий (Милнер, 1988). Мы полагаем, что преимущественное распространение этого рода в умеренных и умеренно-теплых климатических зонах Северного полушария и отсутствие в таковых Южного допускает возникновение его в Лавразии уже после ее разделения с Гондваной, т. е. не ранее мела. В дальнейшем представители рода могли успеть расселиться по Евразии и Северной Америке еще до их расхождения и утраты

соединения через Гренландию в палеоцене 45—50 млн. лет назад, так что изоляция фаун этих континентов очень древняя. Широкому распространению этого рода в южном направлении скорее всего препятствовали экологические факторы, и немногие виды, приспособившиеся к существованию в тропиках Юго-Восточной Азии и Африки, выделены систематиками в подроды *Indocentor* и *Amblyocentor*. Крайняя бедность фауны Южной Америки легко объяснима ее островным положением до плиоцена, так что немногие виды смогли проникнуть в этот регион всего 3 млн. лет назад при массовом вселении в нее североамериканских млекопитающих через вновь образовавшийся Панамский перешеек. Возможно, что только *D. nitens*, иногда выделяемый в самостоятельный род *Anocentor* и широко распространенный в тропических и субтропических районах, мог проникнуть в Неотропическую область значительно раньше через острова Карибского моря вместе с ранними млекопитающими-вселенцами. Подобный путь распространения, в частности, допускается Траубом (Traub, 1980) для объяснения особенностей фаун блох и вшей этого региона.

Для палеарктических и большей части голарктических видов характерна приуроченность к различного рода степным или луговым ландшафтам, причем заметна связь многих из них с горными ландшафтами, а такие виды, как *D. pavlovskiy* или *D. montanus*, поднимаются в горах Средней Азии до верхних границ растительности на высотах в 3500—4000 м над ур. м. (Филиппова, Панова, 1989б). Встречающиеся в лесных ландшафтах *D. reticulatus*, *D. silvarum* и *D. variabilis* заселяют разного рода редколесья, вырубки, опушки и другие интразональные элементы. *D. niveus* заселил поймы рек с тугайной растительностью в аридной зоне. Можно предполагать, что связи этих клещей со степными и горно-степными ландшафтами, как предполагал Померанцев (1948), — первичны, а с тропическими лесами — вторичны.

Среди видов рода *Rhipicephalus* не менее 55 встречаются только в Африке, 8 — в Палеарктике и 4 — в тропической Азии. В Австралии, Южной и Северной Америке, за исключением недавно завезенного *R. sanguineus*, клещи этого рода отсутствуют. Подавляющая масса видов заселяет разные типы степей, саванн и реже пустынь. В этих стациях клещи могут заселять интразональные редколесья и кустарниковые заросли, как например обитающий в тугаях *R. pumilio*. Несколько видов обитают во влажных тропических лесах (*R. cliffordi*, *R. complanatus*, *R. ziemanni*). Гнездово-норовый паразитизм свойствен немногим видам, как например *R. schulzei* и *R. pusillus*.

Происхождение этого рода связывают с Африкой (Померанцев, 1948; Regam, 1984). Известно, что с олигоцена этот континент вместе с Аравией примерно 25 млн. лет оставался островом. Только 17 млн. лет назад северо-восточный угол континента соединился через Аравию с Турецкой и Иранской частями Евразии, а 12—14 млн. лет назад произошло соединение Африки с Иберийским п-вом. Можно предполагать, что род *Rhipicephalus* сформировался в период островного существования Африки, а позднее после соединения ее с Евразией вместе с копытными и другими аборигенами Африканской фауны клещи распространились в аридные области Палеарктики. Там в пустынях и степях Передней и Средней Азии согласно Померанцеву (1948б) возник более молодой вторичный очаг видообразования.

Род *Voophilus* включает всего 5 видов, которые до завоза с домашним скотом в последние 200 лет отсутствовали в Австралии и Северной и Южной Америке. Предполагают (Hoogstraal, 1978; Tatchell, 1986), что первоначально распространение *V. microplus* было ограничено тропическими и субтропическими районами Азии, *V. kohlsi* и *V. annulatus* — Средиземноморьем, а *V. geigy* и *V. decoloratus* — Африкой к югу от Сахары.

Главными прокормителями этих клещей повсеместно служат полорогие, и можно с достаточными основаниями считать это семейство парнокопытных

первичными хозяевами рода. Согласно палеонтологическим данным (Thenius, 1980; Timm, Clauson, 1985) полорогие появились в Европе в раннем миоцене, но адаптивная радиация и расселение этого семейства, включая проникновение в Африку и Южную Азию, происходило в плиоцене. По-видимому, возраст рода *Voophilus*, отличающегося высокой хозяйинной специфичностью, также не может быть старше, чем у его прокормителей.

Ограниченное число видов рода *Voophilus* по сравнению с несколькими десятками видов хозяев объясняется преимущественно групповой хозяйинной специфичностью, при которой клещи адаптировались не к одному или немногим родственным видам полорогих, но к питанию на широком круге копытных. Видообразование шло у этого рода преимущественно в направлении приспособлений к абиотическим факторам среды в различных географических регионах.

Триба *Hyalommini* с единственным родом *Hyalomma* включает около 30 видов, из которых примерно половина встречается в полосе пустынь Северной Африки, Передней и Средней Азии и аридной зоне Южной Европы. В пустыни Центральной Азии проникают только 3 вида. В саваннах и тропических редколесьях Африки к югу от Сахары обитают 5 видов и в сходных ландшафтах Индии — 5. Померанцев (19486) связывает происхождение этого рода с пустынями Передней Азии в эоцене, откуда эти клещи распространились в более мезофильные ландшафты Индии и Африки к югу от Сахары. Подобная точка зрения представляется более правдоподобной, чем взгляды Хугстрала и Кима (Hoogstraal, Kim, 1985), на возникновение этой группы в мелу. Независимо от мелового или более позднего происхождения их проникновение в Индию и Африку могло произойти не раньше неогена после соединения этих массивов суши с Евразией.

В филогенетических реконструкциях постоянных эктопаразитов большое значение придается сопряженности их эволюции с таковой хозяев, благодаря жесткости их паразито-хозяйинной специфичности. Однако в отношении иксодид мнения об их хозяйинной специфичности и ее месте в коэволюции расходятся. Согласно подсчетам Хугстрала и Шлимана (Hoogstraal, Aeschlimann, 1982), из известных 643 видов иксодовых клещей подавляющая масса паразитирует на млекопитающих, 124 вида на птицах, около 90 — на рептилиях и 2 вида — на амфибиях. Некоторые виды способны к питанию в природе на представителях 2 или даже 3 классов наземных позвоночных. Из рецентных иксодид, за исключением 3 видов с австралийских однопроходных и сумчатых, исключительно с рептилиями связаны виды рода *Aponomma*. В остальных родах паразитами рептилий являются немногие виды. На птицах паразитируют представители нескольких подродов рода *Ixodes*, специализировавшиеся к питанию на этих хозяевах, а также виды нескольких подродов рода *Haemaphysalis*. Эти же авторы считают, что на видовом уровне иксодидам свойственна преимущественно высокая или средняя степень хозяйинной специфичности, т. е. моноксенность или олигоксенность. С широким кругом хозяев, принадлежащих к разным семействам, отрядам или даже классам позвоночных, связано, по их мнению, не более 10 % видов этих клещей.

По нашему мнению (Балашов, 1989а), при более тщательном сопоставлении списков видов иксодид и их прокормителей очевидно, что число видов клещей в подавляющем большинстве случаев в несколько раз меньше, чем число видов естественных прокормителей в соответствующих родах и семействах. У многих иксодид наряду с несколькими видами главных хозяев может быть значительно большее число дополнительных, т. е. преобладают поликсенные виды. У некоторых видов, как например *Ixodes persulcatus*, *I. ricinus*, *I. holocyclus*, *Haemaphysalis leporispalustris*, *Amblyomma americanum*, списки хозяев включают по несколько десятков видов, и они способны к нормальному питанию на столь различных хозяевах, как млекопитающие, птицы и рептилии. Выбор прокормителей у них может быть случаен и основными хозяевами оказываются

многочисленные виды млекопитающих в местообитаниях клещей. Среди трех-хозяйных иксодид олигоксенность или реже моноксенность свойственна некоторым гнездово-норовым паразитам ласточек (*I. lividus*, *I. baergi*) или утконосов (*I. ornithorhynchi*), местообитания которых значительно чаще изолированы от контактов с другими видами хозяев. В то же время другим гнездово-норовым иксодидам, заселяющим общие для разных видов хозяев норы, напротив, свойственна поликсенность (*I. crenulatus*, *Rhipicephalus shulzei*, *Haemaphysalis erinacei* и др.). Олигофагами также являются немногочисленные однохозяйные клещи, специализировавшиеся к питанию на копытных животных (виды рода *Boophilus*, *Hyalomma scupense*, *Anocentor nitens*, *Dermacentor albipictus*). У этих клещей наряду с одним или немногими главными хозяевами могут быть и несколько дополнительных, но все они принадлежат к отрядам парнокопытных и непарнокопытных.

Благодаря исключительной лабильности пищевых связей иксодид, в разных частях ареала у вида могут быть разные главные прокормители, а при годовых и многолетних колебаниях численности млекопитающих главные хозяева могут становиться дополнительными, а дополнительные — главными, как показано для *I. persulcatus* (Таежный клещ, 1985) и некоторых других видов.

Не менее существенно, что главные хозяева у многих видов иксодид не являются их первичными хозяевами. В частности, массовое распространение домашнего скота сделало его главным прокормителем для многих паразитов антилоп и других диких копытных. Легкость смены хозяев под влиянием экологических факторов ограничивает применимость для иксодид положения Трауба (Traub, 1980) о том, что паразиты млекопитающих, в частности, вши и блохи, не способны переходить к паразитированию на группы хозяев, имеющих более древнее происхождение, чем сами паразиты, но могут переходить на более молодые группы хозяев. Для иксодид это положение является скорее исключением, чем правилом. На рептилиях могут паразитировать несколько видов из родов *Ixodes*, *Haemaphysalis*, *Hyalomma*, для которых они являются вторичными хозяевами. На австралийских сумчатых паразитирует несколько видов *Haemaphysalis*, а одна из древнейших групп плацентарных млекопитающих — насекомоядные, служат прокормителями для неполовозрелых стадий родов *Dermacentor*, *Rhipicephalus*, *Hyalomma*. Ежи, зайцы и кролики являются одними из главных прокормителей многочисленных неродственных видов иксодид. Отсутствие или редкость иксодид на рукокрылых и ограниченность видового разнообразия на сумчатых объяснимо экологической изоляцией первых и первичным отсутствием прогрессивных родов клещей трибы *Amblyommini* в Австралии. В то же время немногочисленные американские сумчатые и древняя группа неполнозубых — броненосцы, служат важными прокормителями значительной части *Dermacentor* местной фауны.

В эволюции паразитических членистоногих действуют факторы отбора, направленные на выработку строгой паразито-хозяйной специфичности или, напротив, биохимических, морфофизиологических и поведенческих адаптаций, обеспечивающих использование широкого спектра неродственных видов хозяев. Для иксодид свойствен преимущественно второй тип эволюционных преобразований. Для большинства иксодид, по-видимому, характерно отсутствие жестких морфологических или биохимических и физиологических препятствий к нормальному питанию на многих видах млекопитающих и птиц без последующих нарушений в развитии напитававшихся особей. Поэтому количество потенциальных прокормителей у этих клещей может быть значительно больше, чем реально выявленных в природе. В эволюции поликсенных иксодид кладогенез хозяев может стимулировать не адаптивную радиацию, но напротив, повышение экологической валентности, так что экологической нишей для паразита могут стать не только сестринские виды хозяев, но и неродственные им виды, обитающие в той же экосистеме.

По-видимому, отсутствие строгих ограничений к питанию иксодид на необычных хозяевах обусловило ограниченную роль филогенетического параллелизма в эволюции иксодид. Очевидная легкость смены хозяев в процессе эволюции иксодид затрудняет выявление первичных хозяев. Коэволюция клещей с определенными таксонами прокормителей, вероятно, охватывает лишь короткие этапы их исторического развития. Следы филогенетического параллелизма можно проследить в эволюции однохозяинных видов рода *Boophilus* и копытных или некоторых групп из родов *Ixodes* и *Haemaphysalis*, связанных с птицами.

Мы полагаем (Балашов, 1989б), что не меньшую, а может быть и большую роль, чем коэволюция с хозяевами, в развитии иксодид имели преобразования заселяемых ими ландшафтов, неоднократно происходившие за многомиллионный период существования этих клещей. У иксодовых клещей большая часть их жизни протекает вне связи с организмом хозяина. Время паразитического существования треххозяинных видов при одногодичных циклах развития занимает всего 6—7 % от общей продолжительности жизни одного поколения, а при многолетних циклах — от 1.5 до 3 %. Только у однохозяинных видов с несколькими поколениями за 1 год, как например у *B. microplus*, в тропическом климате этот показатель может достигать 25—38 % (Балашов, 1989б). Вследствие этой экологической особенности значительную часть своей жизни клещи являются свободноживущими организмами и должны быть адаптированы к условиям окружающей среды своей экосистемы. Видовые ареалы многих изученных в этом отношении видов могут совпадать с границами определенных биомов (хвойные и широколиственные леса, степи, разные типы саванн, субтропических и тропических лесов и т. п.), но не с видовыми ареалами их прокормителей. В процессе эволюции ландшафтов, а на более коротких этапах под влиянием сукцессий или антропогенных факторов иксодиды при сохранении пригодных для их существования условий внешней среды способны переходить к паразитированию на новых прокормителях, замещающих исчезнувшие виды.

Л и т е р а т у р а

- Балашов Ю. С. Паразито-хозяинные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л.: Наука, 1982. 318 с.
- Балашов Ю. С. Пищевые связи иксодовых клещей и их адаптации к обитанию на теле позвоночных животных // Паразитол. сб. 1989а. Вып. 35. С. 6—29.
- Балашов Ю. С. Экология непаразитических стадий жизненного цикла иксодовых клещей // Паразитол. сб. 1989б. Вып. 36. С. 56—82.
- Бердыев А. К истории ареалов и путей расселения клещей рода *Dermacentor* Koch, 1844 (*Ixodidae*) // Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 2. С. 166—172.
- Белозеров В. Н. Жизненные циклы и сезонные адаптации у иксодовых клещей (*Acarina*, *Ixodoidea*) // Докл. на 28-м ежегод. чтении памяти Н. А. Холодковского. Л.: Наука, 1976. С. 53—101.
- Гейгер Р. Климат приземного слоя воздуха. М., 1960. 486 с.
- Колонин Г. М. Мировое распространение иксодовых клещей. Роды *Hyalomma*, *Aponomma*, *Amblyomma*. М.: Наука, 1983. 121 с.
- Колони Г. М. Распространение иксодовых клещей. Роды *Dermacentor*, *Anocentor*, *Cosmiomma*, *Nosomma*, *Rhipicentor*, *Rhipicephalus*, *Boophilus*, *Margaropus*, *Anomalohimalaya*. М.: Наука, 1984. 96 с.
- Милнер А. Р. Биогеография хвостатых амфибий в мезозое и раннем кайнозое кладистически-викариантная модель // Биосфера. Эволюция, пространство, время. М.: Прогресс, 1988. С. 368—399.
- Оуэн Х. Некоторые принципы палеогеографии // Биосфера. Эволюция, пространство, время. М.: Прогресс, 1988. 82—108.
- Померанцев Б. И. Основные направления эволюции *Ixodoidea* (*Acarina*) // Паразитол. сб. 1948а. Вып. 10. С. 5—19.
- Померанцев Б. И. Географическое распространение клещей *Ixodoidea* и состав их фауны в Палеарктической области // Тр. ЗИН АН СССР. 1948б. Т. 7. С. 132—148.
- Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze. / Под. ред. Н. А. Филипповой. Л.: Наука, 1985. 416 с.

- Ушаков С. А., Ясаманов Н. А. Дрейф материков и климаты земли. М.: Мысль, 1984. 206 с.
- Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae: Паукообразные. М.; Л., 1977. 396 с. (Фауна СССР. Т. 4, вып. 4).
- Филиппова Н. А. Таксономический состав клещей семейства Ixodidae (Acarina, Parasitiformes) в фауне СССР и перспективы его изучения // Паразитол. сб. 1984. Вып. 32. С. 61—78.
- Филиппова Н. А., Панова И. В. Описание самки и личинки реликтового вида *Ixodes ghilgovi* (Ixodidae) // Паразитология. 1989а. Т. 23, вып. 5. С. 424—425.
- Филиппова Н. А., Панова И. В. Ревизия рода *Dermacentor* Koch фауны СССР и сопредельных территорий (Ixodoidea, Ixodidae) // Паразитол. сб. 1989б. Вып. 35. С. 49—95.
- Borghet-Elblvan A. Ixodid ticks of Central Africa. Vol. 5. The genus *Amblyomma* // Musee Royal L'Afrique Centrale Belgique Ann. Sciences Zool. 1977. N 222. 158 p.
- Coevolution of parasitic Arthropods and Mammals / Ed. Kim K. C. N.-Y. a. o., Wiley Publ, 1985. 800 p.
- Eichler W. Some rules in ectoparasitism // Ann. Mag. Nat. Hist. (Ser. 12). 1948. Vol. 1. P. 588—598.
- Fahrenholz H. Ektoparasiten und Abstammungslehre // Zool. Anz. 1913. Bd 41. S. 371—374.
- Harrison L. The Mallophaga as a possible clue to bird phylogeny // Austral. Zoologist. 1914. Vol. 1. P. 7—11.
- Hoogstraal H. Biology of ticks // The tickborne diseases and their vectors / Ed. Wilde J. Edinburgh. 1978. P. 3—14.
- Hoogstraal H., Aeschlimann A. Tick-host specificity // Bull. Soc. Entomol. Suisse. 1982. T. 55. P. 5—32.
- Hoogstraal H., Kim K. C. Tick and mammal coevolution, with emphasis on *Haemaphysalis* // Coevolution of parasitic Arthropods and Mammals. / Ed. Kim K. C. N. Y. et ctr., 1985. P. 505—569.
- Jones E. K., Clifford C. M., Keirans J. E., Kohls G. M. The ticks of Venezuela (Acarina: Ixodoidea) with a key to the species of *Amblyomma* in the Western Hemisphere // Brigham Young Univ. Sci. Bull. Biol. Ser. 1972. Vol. 17, N 4. P. 1—40.
- Kaufman T. S. A revision of the genus *Aponomma* Neumann. 1899 (Acarina: Ixodidae): Diss. Univ. Maryland. 1972. 389 p.
- Kellog V. L. Distribution and species—forming of ectoparasites // Amer. Naturalist. 1913. Vol. 47. P. 129—158.
- Kim K. C. Evolution and host associations of Anoplura // Coevolution of parasitic Arthropods and Mammals. Ed. Kim K. C. N. Y. et ctr., 1985. P. 197—255.
- Krivolutsky D. A., Druk A. Y. Fossil oribatid mites // Ann. Rev. Entomol. 1986. Vol. 31. P. 533—545.
- Lane R. S., Poinar J. O. Gr. First fossil tick (Acari: Ixodidae) New World Amber // Internat. J. Acarol. 1986. Vol. 12, N 2. P. 75—78.
- Mayr E. Evolutionary aspects of host specificity among parasites of Vertebrates // I Symp. on host specificity among parasites of vertebrates. Neuchatel, 1957. P. 7—14.
- Pegram G. Biosystematic studies on the genus *Rhipicephalus*: The *R. sanguineus* and *R. simus* groups (Ixodoidea, Ixodidae). Rome. 1984. 16 p.
- Petney T. N., Horak I. G., Rechav Y. The ecology of the African vectors of heartwater, with particular reference to *Amblyomma hebraeum* and *Amblyomma variegatum* // Onderstepoort J. vet. Res. 1987. Vol. 54. P. 381—395.
- Price P. W. Evolutionary biology of parasites. Princeton. 1980. 237 p.
- Schille F. Entomologie aus der Mammal und Rhinoceros — Zeit Galziens // Entomol. Zeitschr. 1916. Bd 30, N 1. P. 42—43.
- Schulze P. Trilobita, Xiphosura, Acarina Eine morphologische Untersuchungen über Plangleichheit Zwischen Trilobiten und Spinentieren // Z. Morphol. Ökol. Tiere. 1937. Bd 32, H. 2. S. 181—226.
- Shear W. A., Bonamo P. M., Grierson J. D. e. a. Early land animals in North America: Evidence from Devonian age Arthropods from Gilboa, New York // Science. 1984. Vol. 224, N 4648. P. 492—494.
- Tatchell R. J. Interactions between ticks and their hosts // Proc. VI Intern. Congr. Parasitology. Canberra, 1986. P. 597—606.
- Thenius E. Grundzüge der Faunen und Vorbereitungsgeschichte der Säugetiere. Jena, 1980. 375 p.
- Timm R. M., Clauson B. L. Mammals as evolutionary partners // Coevolution of parasitic Arthropods and Mammals. Ed. Kim K. C. N. Y. et ctr., 1985. P. 101—154.
- Traub R., Starske H. Fleas // Proceed. Internat Conference on fleas 21—25 June 1977. Rotterdam. 1980. P. 95—172.
- Weidner H. Eine Zecke *Ixodes succineus* sp. n. im baltischen Bernstein // Veröff überseemus. Bremen. 1964. Bd 3, H. 3. S. 143—151.

COEVOLUTION OF IXODID TICKS AND TERRESTRIAL VERTEBRATES

Ju. S. Balashov

S u m m a r y

Paleontological and zoogeographic data speak in favour of Mesozoic origin of ixodid ticks. The absence of strict restrictions for the feeding on unusual species of hosts has caused the domination of polyphagy and oligophagy over monophagy among ixodid ticks. The same peculiarities of ixodid ecology are responsible for a restricted part or absence of phylogenetic parallelism with hosts in their evolution. Primary food relations with reptiles are, apparently, preserved only in the genus *Aponomma* and in many species of *Amblyomma* while hosts for most species of other genera are mammals and, to a lesser extent, birds. The number of potential hosts in these species can be much greater than that of real ones. Restrictions in the distribution of some species are connected rather with direct effect of unfavourable environmental factors on their non-parasitic stages of the life cycle than with the absence of suitable hosts. During the evolution of natural landscapes and at a shorter stages under the influence of successions or antropogenic factors ixodids easily adapt themselves to feeding on new species of hosts. So the differentiation of primary and secondary hosts of these parasites is rather difficult.
