

УДК 576.895.42 : 598.8

© 1991

КОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ОТНОШЕНИЯ ПЕРЬЕВЫХ КЛЕЩЕЙ СЕМЕЙСТВА AVENZOARIIDAE (ACARIFORMES: ANALGOIDEA) С ПТИЦАМИ**С. В. Миронов**

На основе анализа распространения перьевых клещей сем. Avenzoariidae по таксономическим группам птиц и сопоставления филогенетической схемы этого семейства с филогенетическими схемами соответствующих таксонов хозяев предложена гипотетическая картина эволюции клещей рассматриваемого семейства на птицах. Все 3 подсемейства сем. Avenzoariidae в той или иной степени демонстрируют феномен филогенетического параллелизма, как следствие коэволюции с хозяевами, а также разнообразные варианты нарушения этого явления. Представители подсем. Bonnetellinae и Avenzoariinae, связанные с наиболее древними отрядами птиц, показывают наиболее четкую картину филогенетического параллелизма как с первичными, так и со вторичными хозяевами, и немногочисленные случаи освоения новых хозяев. У подсем. Pteronyssinae, связанного с филогенетически наиболее молодыми отрядами птиц, дятлообразными и воробьиными, четкий филогенетический параллелизм наблюдается лишь у отдельных филогенетических ветвей клещей, в общей картине распределения подсемейства обнаруживаются многочисленные случаи переселения клещей с одних групп хозяев на другие. Эти переселения происходили между отдельными родами, семействами и даже отрядами птиц-хозяев. Современное распространение клещей сем. Avenzoariidae по различным таксономическим группировкам птиц обусловлено комплексом различных эволюционных процессов: коэволюцией клещей с хозяевами (первичными и вторичными), проявляющейся в виде филогенетического параллелизма; самостоятельной адаптивной эволюцией; вымиранием клещей на отдельных филогенетических линиях хозяев; переселением представителей определенных таксонов клещей с одной таксономической группы хозяев на другую путем экологической контаминации.

У многих групп глубокоспециализированных постоянных экто- и эндопаразитов, сопряженно эволюционирующих с хозяевами, наблюдается феномен филогенетического параллелизма (Fahrenholz, 1913; Eichler, 1948; Mayr, 1957; Kim, 1985). Этот феномен проявляется в том, что таксономические подразделения хозяев, определенные роды, семейства, отряды, отражающие их филогенез, оказываются заселенными филогенетически родственными между собой таксономическими группировками паразитов, филогенетические отношения которых являются отражением филогенетических отношений хозяев по крайней мере в соответствии ветвлениям филогенетических линий. При этом, как правило, ранг таксонов паразитов оказывается ниже ранга соответствующего таксона хозяев. Кроме этого, может наблюдаться несходство в таксономическом ранге групп паразитов, свойственных родственным группам хозяев одного таксономического ранга, что может быть обусловлено различной скоростью эволюции паразитов на соседних группах хозяев. Подобное несоответствие, не нарушающее, однако, картину филогенетического параллелизма, может быть обусловлено и субъективными причинами — несовершенством существующих классификационных и филогенетических систем паразитов или хозяев.

Среди паразитических саркоптиформных клещей (надкогорта Psoroptides) коэволюционные отношения с хозяевами были выявлены в основном у таксонов клещей, паразитирующих на млекопитающих (Fain, 1982, 1984; Fain, Lukoschus, 1985; O'Connor, 1984, 1987). Для паразитических саркоптиформных клещей,

связанных с птицами, коэволюционные отношения в самом общем виде впервые были рассмотрены Дубининым (1951), но несовершенство принимаемой им в то время монофилетической системы перьевых клещей не позволило дать детальную картину сопряженной эволюции. Го и Эйтио (Gaud, Atyeo, 1980, 1982), используя современную классификационную систему перьевых клещей, признающую три независимых надсемейства (*Analgoidea*, *Freyanoidea*, *Pterolichoidea* — Gaud, Atyeo, 1978), на примере отдельных таксонов из сем. *Freyanidae*, *Gabuciniidae* и *Trouessartiidae* показали наличие сопряженной эволюции у перьевых клещей с птицами. Вместе с тем они указали на несовершенство картины филогенетического параллелизма, обусловленное переселениями клещей с исходных (первичных) хозяев на новых (вторичных), которые иногда вполне объяснимы с точки зрения их экологических предпосылок, а в ряде случаев совершенно необъяснимы. Помимо этого, несовершенство картины филогенетического параллелизма может быть обусловлено вымиранием в связи с изменением экологических особенностей хозяев, например при переходе их к водному образу жизни или в связи со своеобразием окружающих хозяина климатических условий (Дубинин, 1952). Однако более или менее детально коэволюционные отношения перьевых клещей с птицами к настоящему времени были продемонстрированы лишь на таксономических группировках клещей ранга рода: *Freyana* и *Michaelia* (*Freyanidae*), обитающих соответственно на утиных *Anatidae* и бакланах *Phalacrocoracidae* (Дубинин, 1950, 1953), *Anepigynia* (*Gabuciniidae*) и *Pseudalges* (*Trouessartiidae*) — со щурок рода *Merops* (*Meropidae*) (Го, Эйтио, 1987). Это обусловлено тем, что филогенетические системы для большинства семейств перьевых клещей, не говоря уже о надсемействах, практически не разработаны, а фауна многих таксонов клещей выявлена далеко не полностью.

В настоящей работе сделана попытка проанализировать коэволюционные отношения клещей сем. *Avenzoariidae*, выявить моменты филогенетического параллелизма и случаи нарушения этого феномена и дать, насколько это возможно, общую картину эволюции клещей этого семейства на птицах. Анализ проведен на основе впервые предложенной нами филогенетической кладограммы сем. *Avenzoariidae* (Мионов, 1991), существующих в настоящее время филогенетических систем хозяев и современного распространения таксонов клещей по таксонам птиц. Фактическими материалами для работы послужила коллекция Зоологического института АН СССР, Ленинград, а также материалы по этому семейству, предоставленные для изучения профессором Эйтио (W. T. Atyeo, США, Джорджия, Атэнс, Университет),¹ и достаточно достоверные, на наш взгляд, литературные данные о распространении клещей рассматриваемого семейства.

ОБСУЖДЕНИЕ

Предложенная ранее кладограмма филогенетических отношений в сем. *Avenzoariidae*, детализированная до родового таксономического уровня (Мионов, 1991), позволяет судить о филогенетической дистанции между таксонами только по числу апоморфий, характеризующих возникновение той или иной филетической линии. Поэтому с учетом конкретного проявления апоморфий, т. е., насколько они модифицируют морфологические структуры клещей, кладограмма преобразована нами в филогенетическую схему (рис. 1), которая и является основой для дальнейшего обсуждения. Так в данной схеме в отличие от формальной кладограммы более отчетливо подчеркнута, что подсем. *Pteronyssinae* и две филогенетические ветви подсем. *Avenzoariinae* представляют собой компактные филогенетические пучки близкородственных родов.

¹ Автор выражает глубокую признательность.

* |

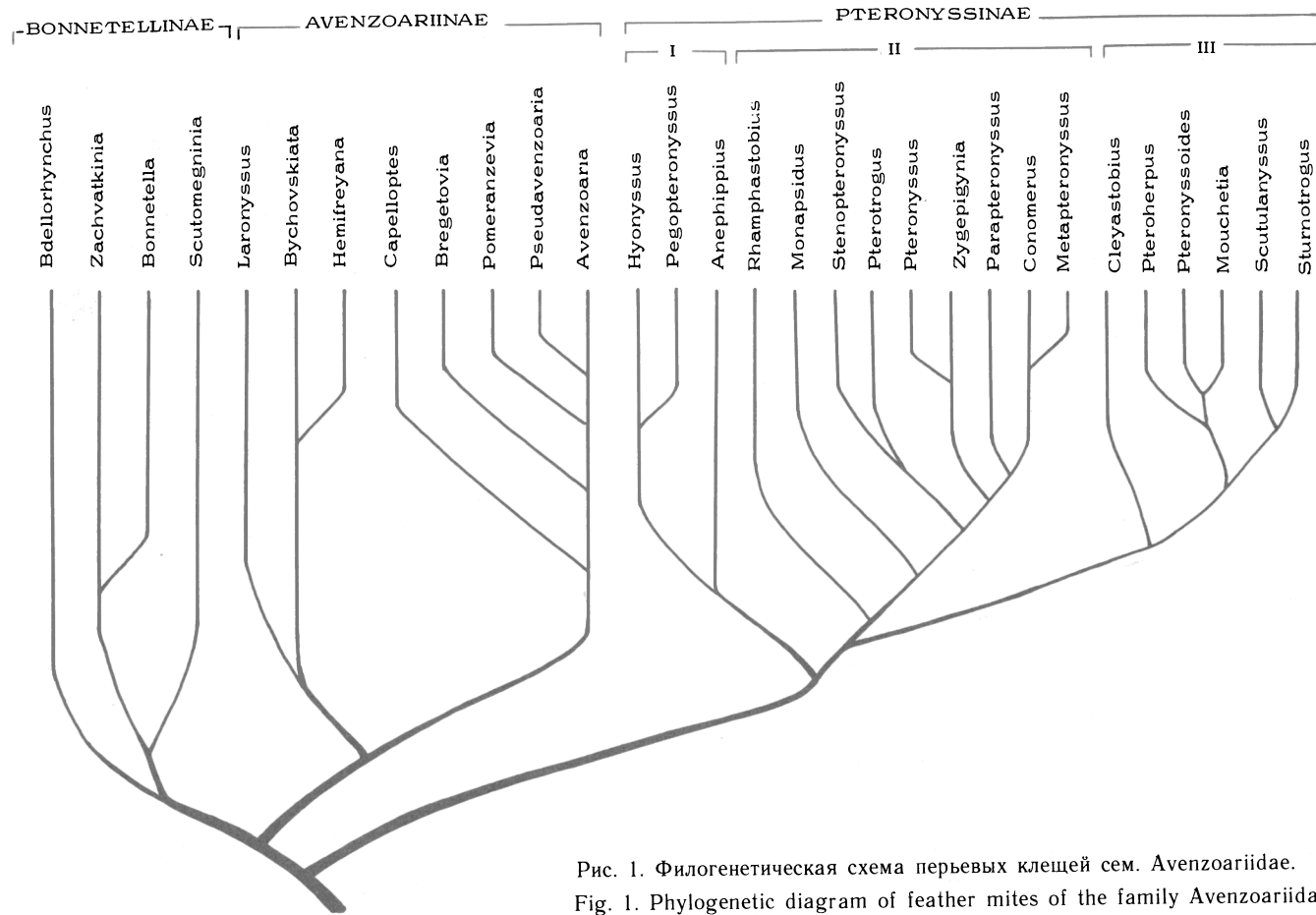


Рис. 1. Филогенетическая схема перьевых клещей сем. Avenzoariidae.
Fig. 1. Phylogenetic diagram of feather mites of the family Avenzoariidae.

Таблица 1

Распространение клещей подсем. Bonnetellinae по отрядам и семействам птиц
Distribution of mites of the subfamily Bonnetellinae on orders and families of birds

Отряд, семейство	Род (подрод) клещей							
	<i>Z. (Zachvatkinia)</i>	<i>Z. (Rhinozachvatkinia)</i>	<i>Z. (Promegnitia)</i>	<i>Bonnetella</i>	<i>S. (Scutomegnitia)</i>	<i>S. (Ibidomegnitia)</i>	<i>Bd. (Bdellorhynchus)</i>	<i>Bd. (Zygochelifer)</i>
Procellariiformes								
Diomedidae	1		1 (1)					
Procellariidae	3 (4)	1						
Hydrobatidae	2	1 (1)						
Pelecanoididae		1						
Falconiformes								
Pandionidae				1				
(<i>Pandion haliaetus</i>)								
Pelecaniformes								
Pelecanidae					1			
Sulidae					1 (1)			
Phalacrocoracidae					6 (4)			
Anhingidae					1			
Anseriformes								
Anatidae							3 (2)	8 (1)
Ciconiiformes								
Threskiornithidae							5 (7)	
Charadriiformes								
Stercorariidae	2							
Laridae	1							
Sternidae	4 (4)							
Dromadidae	(1)							

Примечание. Здесь и в табл. 3, 4: без скобок — число описанных видов клещей, в скобках — число выявленных, но не описанных видов.

При рассмотрении общего распространения всего сем. Avenzoariidae (табл. 1—4) прежде всего обнаруживается, что подсемейства различаются по таксономической принадлежности заселяемых ими отрядов птиц и что на соответствующих отрядах хозяев каждое из них далеко не всегда распределено равномерно по низшим таксономическим подразделениям отряда. И еще более сложная картина наблюдается в распределении родов перьевых клещей. Подобное неравномерное распределение, без сомнения, указывает на различное, с коэволюционной точки зрения, происхождение тех или иных таксонов клещей сем. Avenzoariidae на соответствующих таксонах птиц. В наших рассуждениях под первичным происхождением будет пониматься возникновение таксона паразита на его современных хозяевах в результате унаследования его путем непрерывной сопряженной эволюции от предковых форм хозяев с момента исходного возникновения перьевых клещей сем. Avenzoariidae на птицах. Под вторичным происхождением понимается появление таксона клещей на соответствующей группе хозяев или еще на ее предках в результате экологической контаминации от другой, первичной или также вторичной группы хозяев. Первичность или вторичность происхождения на уровне высших таксонов (подсемейств) не всегда может быть однозначно установлена в случае длительной сопряженной эволюции некоторых представителей таксона клещей

Т а б л и ц а 2
Распространение видов рода *Bdellorhynchus* по трибам утиных Anatidae
Distribution of *Bdellorhynchus* species on the tribes of Anatidae

Подсемейство, триба	<i>Bdellorhynchus</i>					<i>Zygochelifer</i>							
	<i>polymorphus</i>					<i>longior</i>			<i>flammeus</i>				
	<i>B. australis</i> ¹	<i>B. polymorphus</i>	<i>B. affinis</i> ¹	<i>B. mergi</i>	<i>B. oxyurae</i>	<i>B. psalidurus</i>	<i>B. longior</i>	<i>B. ogarinus</i>	<i>B. stenopyga</i> ¹	<i>B. beeri</i>	<i>B. plectopteri</i>	<i>B. unguiculatus</i>	<i>B. edentatus</i>
Anserinae													
Anserini													
Dendrocygnini												x?	
Anatinae													
Tadornini						x	x	x	x				x
Cairini	x									x	x	x	
Aythini									x				x
Anatini		x	x										
Somaterini													
Mergini				x									
Oxyurini					x								

¹ Виды поهن подум, выявленные, но не описанные Дубининым (1956). ? — данная видовая принадлежность клеща сомнительна.

Т а б л и ц а 3
Распространение клещей подсем. Avenzoariinae по семействам и подсемействам ржанкообразных Charadriiformes
Distribution of mites of the subfamily Avenzoariinae on families and subfamilies of Charadriiformes

Инфраотряд, семейство, подсемейство	Род клещей							
	<i>Avenzoaria</i>	<i>Pseudavenzoaria</i>	<i>Pomeranzevia</i>	<i>Bregelovia</i>	<i>Capelloptes</i>	<i>Bychouskiata</i>	<i>Hemifreyana</i>	<i>Laronyssus</i>
Scolopaci								
Scolopacidae								
Tringinae	3	2		3		1		
Limosinae	2		3	2				
Phalaropodinae	1							
Calidritinae	3 (3)							
Arenariinae	1							
Scolopacinae	1				2			
Jacanae								
Rostratulidae	1							
Charadrii								
Charadriidae								
Charadriinae						4 (3)		
Vanellinae						1	3	
Recurvirostridae								
Recurvirostrinae						1		
Lari								
Laridae								2
Rynchopidae							2	

Т а б л и ц а 4

Распространение родов клещей I и II филогенетических ветвей подсем. Pteronyssinae по отрядам и семействам птиц

Distribution of genera of the 1st and 2nd phylogenetic branches of the subfamily Pteronyssinae on hosts

Отряд, семейство птиц	I			II								
	<i>Huonyssus</i>	<i>Pegopteronyssus</i>	<i>Anehippius</i>	<i>Rhapphastobius</i>	<i>Monapsidus</i>	<i>Stenopteronyssus</i>	<i>Pterotrogus</i>	<i>Zygepigynia</i>	<i>Pteronyssus</i>	<i>Parapteronyssus</i>	<i>Conomerus</i>	<i>Metapteronyssus</i>
Piciformes												
Lybiidae	5	1	5								9	
Rhamphastidae				6								
Capitonidae				4								
Indicatoridae					8							
Picidae	5		3	1		1 (4)	1 (5)	4	5 (8)	5 (6)	4	
Passeriformes												
Ploceidae, Estrildidae												1 (9)
Estrildidae (<i>Pholidornis rufae</i>)	(1)										(1)	

со вторичными хозяевами или в результате других явлений, нарушающих картину филогенетического параллелизма. Дополнительную сложность в решении этого вопроса обуславливает то, что классификация класса птиц Aves разработана достаточно детально, а представления о филогенетической системе класса на уровне высших таксонов (отряд, надотряд) сформулированы в достаточно общих чертах, и у специалистов имеются противоречивые взгляды по составу и происхождению ряда отрядов (Fürbringer, 1888; Wethmore, 1960; Bernd, Meise, 1960; Cracraft, 1981; Sibley e. a., 1988, и др.). Поэтому анализ коэволюционных отношений клещей с птицами и картина эволюции даны нами отдельно по подсемействам, так как в пределах таксономических уровней вид—род—подсемейство филогенетический параллелизм и его нарушения отчетливо различимы, и лишь в заключение высказаны предположения об исходном первичном происхождении каждого подсемейства и всего сем. Avenzoariidae в целом.

Подсем. Bonnetellinae. В пределах этого подсемейства имеются 4 хорошо дифференцированных друг от друга рода (рис. 1), что свидетельствует несомненно об их раннем формировании и длительном самостоятельном пути эволюции. Три из них (*Zachvatkinia*, *Scutomegninia*, *Bdellorhynchus*) приурочены к отрядам птиц, экологически связанным с водными биотопами — Procellariiformes, Pelecaniformes, Anseriformes, Charadriiformes, Ciconiiformes, — род *Bonnetella* связан только с одним видом из отряда Falconiformes — со скопой *Pandion haliaetus* (табл. 1). Каждый род клещей связан с 1 или 2 отрядами. В случае распространения рода на двух отрядах хозяев распределение его представителей по таксономическим подразделениям соответствующих отрядов резко различно.

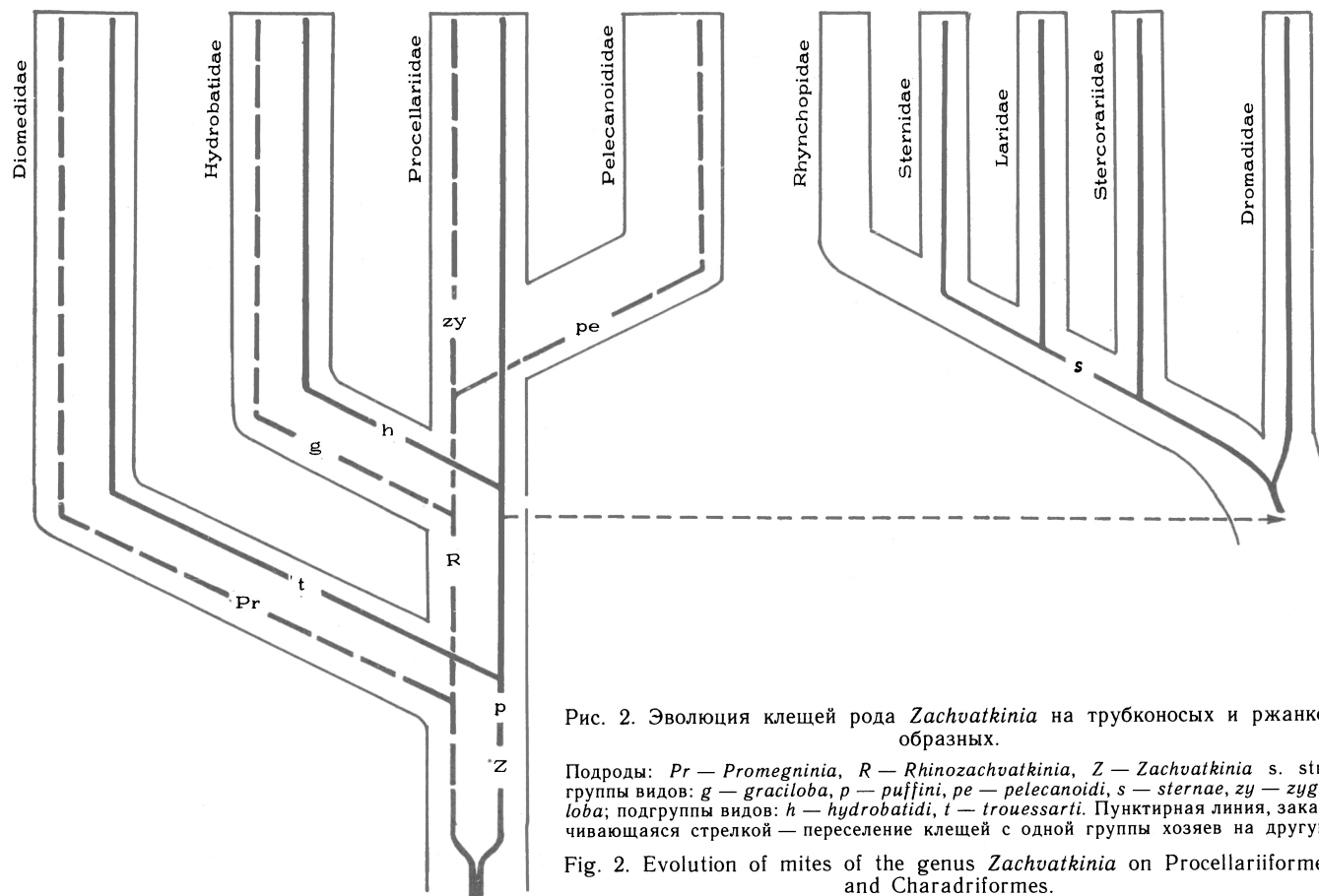
Род *Zachvatkinia*, насчитывающий 17 описанных и 11 еще не описанных видов,² распространен на трубконосых Procellariiformes и ржанкообразных Charadriiformes, причем у последних встречается только на 3 семействах

² Здесь и далее: реальные виды, обнаруженные нами в исследованных коллекционных материалах, но описания которых еще не опубликованы.

инфраотряда Lari (Stercorariidae, Laridae, Sternidae) и на рачьих ржанках Dromadidae (Dromae) (табл. 1). Виды рода *Zachvatkinia* обычно специфичны одному или нескольким близким родам хозяев. Род *Zachvatkinia* разделяется на 3 подрода, образующих две естественные группы. Подрод *Zachvatkinia* s. str. (1-я группа) представлен крупными, сильно склеротизованными, слабо специализированными формами, локализующимися на маховых перьях птиц. Подроды *Promegnina* и *Rhinozachvatkinia* (2-я группа) представлены относительно мелкими, слабо склеротизованными формами, обитающими в основании маховых перьев и на кроющих крыла. В тому же клещи последнего подрода имеют сильно специализированный ротовой аппарат. У трубконосых встречаются клещи обеих групп, причем виды из этих двух групп отмечены не только у одних и тех же семейств, но и на одних и тех же видах (например, *Diomedea chlororhynchus*, *Oceanites oceanicus*, *Oceanodroma leucorhoa*). Подрод *Zachvatkinia* s. str. на трех семействах трубконосых — Diomedidae, Procellariidae, Hydrobatidae — представлен видами хорошо очерченной группы *puffini* (Миронов, 1989а), а на ныряющих буревестниках Pelecanoididae клещи этого подрода отсутствуют. Вторая группа подродов на альбатросах Diomedidae, наиболее древнем семействе отряда, представлена наиболее примитивным подродом *Promegnina*, на остальных трех семействах трубконосых — продвинутым подродом *Rhinozachvatkinia*, у которого виды, специфичные каждому семейству птиц, чрезвычайно резко дифференцированы друг от друга, и наиболее специализированный вид *Z. (R.) pelecanoidi* обитает на самом специализированном семействе — ныряющих буревестниках Pelecanoididae (Миронов, 1989б). На ржанкообразных клещи рассматриваемого рода представлены только подродом *Zachvatkinia* s. str.: на поморниках Stercorariidae и рачьих ржанках Dromadidae — видами группы *puffini*, а на чайках Laridae и крачках Sternidae — специфичной им группой видов *sternae*.

Сопоставляя филогенетическую схему рода *Zachvatkinia* с филогенетическими отношениями семейств трубконосых Procellariiformes (Kuroda, 1954; Stascraft, 1985) и ржанкообразных подотряда Charadriomorpha (Юдин, 1965; Stascraft, 1981; Johnsgard, 1981; Sibley e. a., 1988), эволюцию этого рода на птицах можно представить следующим образом (рис. 2). Род *Zachvatkinia* сформировался на предках отряда трубконосых, причем очень рано дивергировал на две филогенетические линии, представители которых адаптировались к различным микростациям на крыловом оперении. Обе линии претерпели сопряженную эволюцию с трубконосыми параллельно, но с различными темпами. В подроде *Zachvatkinia* s. str. на каждом семействе трубконосых сформировались лишь специфичные им видовые подгруппы в пределах группы *puffini*. Другая линия эволюционировала быстрее, и на самом примитивном семействе трубконосых — альбатросах Diomedidae — сформировался подрод *Promegnina*, а на более продвинутых семействах — буревестниках Procellariidae, качурках Hydrobatidae и ныряющих буревестниках Pelecanoididae — подрод *Rhinozachvatkinia*, представленный на каждом хорошо дифференцированной группой видов. Отсутствие клещей подрода *Zachvatkinia* на ныряющих буревестниках, по-видимому, является результатом вымирания клещей этого подрода на хозяевах в связи с переходом их к водному образу жизни. Использование крыльев при движении в воде, видимо, привело к элиминации клещей, адаптированных к маховому оперению. Аналогичное обеднение фауны перьевых клещей на маховом оперении при переходе к водному образу жизни наблюдается, например, у чистиков Alcae (Charadriiformes) по сравнению с другими ржанкообразными, а также у отрядов гагар Gaviiformes и поганок Podicipediformes, что было отмечено еще Дубининым (1952).

С трубконосых, скорее всего с предковой линии, давшей начало буревестникам и качуркам, клещи подрода *Zachvatkinia* s. str. переселились на ржанкообразных, предков инфраотрядов чайковых Lari и рачьих ржанок Dromae.



На наиболее древних по происхождению семействах — Dromadidae и поморниках Stercorariidae — сохранились виды группы *puffini*. На более продвинутых семействах чаек Laridae и крачек Sternidae сформировалась самостоятельная группа видов *sternae*. Не находит удовлетворительного экологического объяснения отсутствие клещей рода *Zachvatkinia* на самом продвинутом семействе чайковых — водорезах Rhyacropidae.

Картина распределения клещей рода *Scutomegninia*, насчитывающего 14 описанных и 12 неописанных видов, по отрядам хозяев во многом напоминает таковую у рода *Zachvatkinia* (табл. 1). Его представители распространены на пеликанообразных Pelecaniformes, встречаются на птицах 4 семейств из 6, а у аистообразных Ciconiiformes обитают только на ибисах Threskiornithidae. На пеликанообразных данный род представлен подродом *Scutomegninia* s. str., причем каждому семейству птиц свойственна специфичная ему морфологически хорошо очерченная группа видов. На ибисах этот род представлен морфологически однообразным подродом *Ibidomegninia* (Миронов, 1990). Специфичность клещей на видовом уровне очень высока, каждый вид приурочен к одному или нескольким близким видам хозяев, причем, как правило, на каждом виде хозяев встречается только один вид клеща. Единственное исключение — нахождение у двух близких видов колпиц *Platelea alba* и *P. leucorodia* двух близких видов — *S. (I.) major* и *S. (I.) plateleae* (Gaud, 1982), что может быть как результатом взаимообмена между этими хозяевами, так и тем, что оба вида параллельно сформировались на предках рода колпиц *Platelea*, адаптировавшись к различным микроэкологиям в оперении.

Сопоставляя филогенетические отношения внутри рода *Scutomegninia* с филогенией семейств пеликанообразных (Crafft, 1985) и учитывая распределение видов рода по хозяевам, можно заключить, что этот род сформировался на предках этого отряда (рис. 3). В дальнейшем путем сопряженной эволюции на каждом из семейств сформировались специфичные им группы видов подрода *Scutomegninia* s. str. Переселились на предков семейства ибисов Threskiornithidae и, эволюционируя сопряженно уже с этой группой вторичных хозяев, сформировали многочисленный, но достаточно однородный подрод *Ibidomegninia*. Утверждение об исходном возникновении рода *Scutomegninia* на пеликанообразных требует объяснить отсутствие этих клещей на фрегатах Fregatidae и фаэтонах Phaethontidae, филогенетически очень обособленных семействах, выделяемых обычно в самостоятельные подотряды. Можно предположить, что на этих семействах произошло вымирание клещей этого рода в связи с особенностями экологии этих птиц, которые в отличие от 4 семейств типичных пеликанообразных практически не ведут водного образа жизни и длительное время проводят в активном полете.

Род *Bdellorhynchus*, насчитывающий 11 описанных и 3 неописанных вида, специфичен исключительно отряду гусеобразных Anseriformes. Два его подрода *Bdellorhynchus* s. str. и *Zygochelifes*, выделяемые на основании морфологических особенностей самцов (Атыев, 1984), равномерно распространены по трибам семейства утиных Anatidae (табл. 2). В своем распространении эти подроды пересекаются только на трибе мускусных уток Cairini (классификация гусеобразных по: Карташов, 1974; Howard, Moore, 1984), но при этом не встречаются на одних и тех же родах уток. Виды рода *Bdellorhynchus* приурочены к одному, реже к 2—3 близким родам птиц; несколько видов одного подрода клещей, как правило, не встречаются на одном виде хозяина. Картина равномерного распределения нарушена двумя исключениями. 1. Вид *B. (Z.) flammeus*, характерный для чернетей *Aythya* и нырков *Netta* (Aythyni), обнаружен и на пеганке *Tadorna tadorna* (Tadornini). Однако на этом же хозяине обитает и специфичный для пеганок *Tadorna* вид *B. (Z.) longior*. Резонно предположить, что на пеганку вид *B. (Z.) flammeus* переселился с нырковых уток Aythyni.

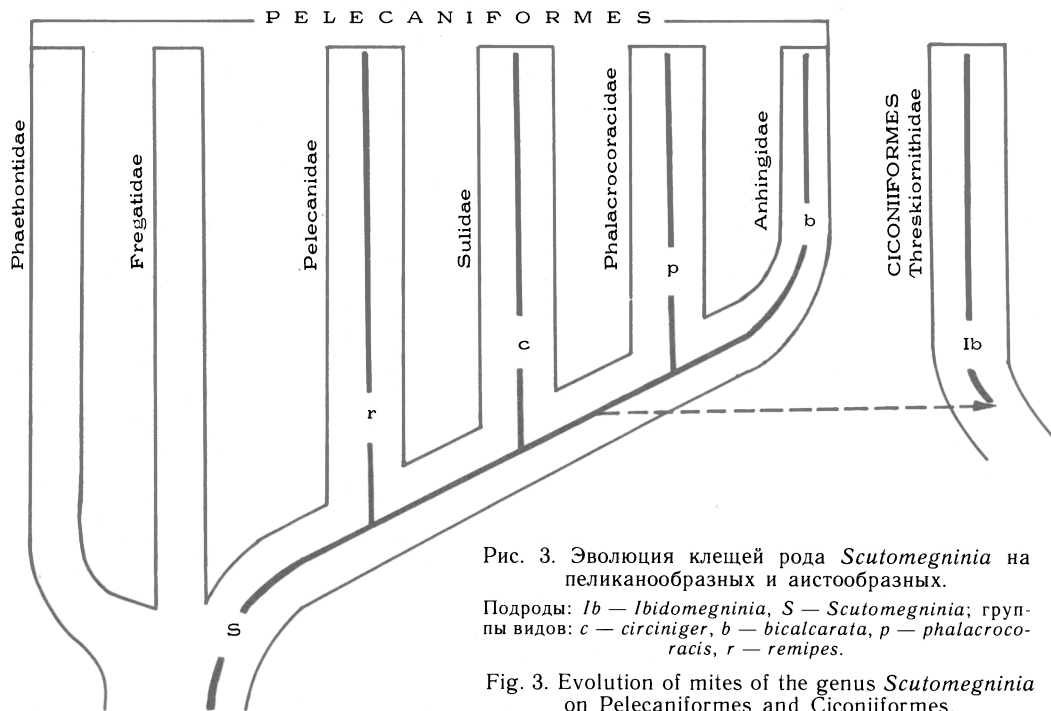


Рис. 3. Эволюция клещей рода *Scutomegninia* на пеликанообразных и аистообразных.

Подроды: *Ib* — *Ibidomegninia*, *S* — *Scutomegninia*; группы видов: *c* — *circiniger*, *b* — *bicalcarata*, *p* — *phalacrocoracis*, *r* — *remipes*.

Fig. 3. Evolution of mites of the genus *Scutomegninia* on Pelecaniformes and Ciconiiformes.

2. На ошейниковой чернети *Aythya collaris* совместно с типичным для чернетей видом *B. (Z.) flammeus* обитает *B. (Z.) beeri*, специфичный только этому виду чернети, и, вероятно, имеющий на этом хозяине вторичное происхождение. Возможность подобного совместного существования двух видов подрода *Zygocheliifer*, как полагает Эйтио (Atyeo, 1984), обусловлена тем, что они принадлежат к разным видовым группам (*flammeus* и *longior*) (табл. 2) и занимают соответственно различные экологические ниши.

Таким образом, общее распределение видов рода *Bdellorhynchus* по различным таксонам утиных явно свидетельствует о коэволюции с хозяевами, нарушаемой, однако, отдельными переселениями видов клещей в пределах семейства хозяев. Что касается возникновения рода *Bdellorhynchus*, то его широкое распространение на утиных Anatidae, центральном семействе отряда, указывает на его исходное формирование на птицах этого таксона. Остается, однако, неясным отсутствие клещей этого рода у подсемейства полулапчатых гусей Anseranatinae и у семейства пеламедей Anhingidae.

Обитание монотипичного рода *Bonnetella* на скопе *Pandion haliaetus* (Pandionidae, Falconiformes), единственном представителе отряда, являющемся хозяином клеща сем. Avenzoariidae, представляет собой наиболее очевидный случай перехода клещей с одного отряда хозяев на другой. Род *Bonnetella*, наиболее близкородственный к роду *Zachvatkinia*, по-видимому, сформировался в результате сопряженной эволюции со скопой предковой формы этого рода, переселившейся на данного хозяина с каких-то древних трубконосых. Поскольку этот вид хозяина за время существования на нем паразита не дивергировал на самостоятельные таксоны, род *Bonnetella* остался монотипичным, и его морфологические отличия от предковой формы являются результатом изолированного существования и адаптации к новому хозяину.

Три рассмотренных выше рода из подсем. Bonnetellinae демонстрируют достаточно отчетливую картину филогенетического параллелизма как с отря-

дами хозяев, на которых они исходно сформировались, так и с таксонами явно вторичных хозяев. Как было показано, род *Zachvatkinia* исходно сформировался на трубконосых, *Scutomegninia* — на пеликанообразных, *Bdellorhynchus* — на гусеобразных. Поскольку эти отряды птиц составляют один из наиболее древних филогенетических стволов класса птиц — Pelagornithes (Fürbringer, 1888), известный с эоцена, а два первых отряда наиболее близки между собой (Cracraft, 1985), можно предположить, что три названных рода и все подсем. Bonnetellinae в целом первично по происхождению именно на этом филогенетическом стволе птиц, т. е. коэволюционировало с ним непрерывно — с момента возникновения сем. Avenzoariidae на птицах, хотя и подверглось вымиранию на отдельных филогенетических ветвях.

Подсем. Avenzoariinae ограничено в своем распространении только отрядом ржанкообразных Charadriiformes, однако картина распределения его родов по семействам и подсемействам хозяев на первый взгляд очень запутанная. К тому же значительную проблему для выяснения коэволюционных отношений создает разногласие современных специалистов по поводу классификации и филогении отряда Charadriiformes, особенно на уровне надсемейств и подотрядов, а также в отношении положения некоторых семейств (Юдин, 1965; Jehl, 1968; Strauch, 1978; Johnsgard, 1981; Cracraft, 1981; Gochfeld e. a., 1984; Sibley e. a., 1988). В проведенном ниже анализе в качестве филогении ржанкообразных нами взята за основу система, предложенная Джейлем (Jehl, 1968), а ранги высших таксономических категорий (подотряды, инфраотряды, надсемейства) приняты по Кракرافту (Cracraft, 1981).

В пределах подсем. Avenzoariinae отчетливо выделяются две филогенетические ветви: *Laronyssus*—*Hemifreyana* и *Capelloptes*—*Avenzoaria* (рис. 1). Первая из них характерна для подотряда Charadriomorpha, причем ее представители распространены главным образом на семействах инфраотряда зуйковых Charadrii, вторая — свойственна исключительно подотряду бекасовых Scolopaci (табл. 3). Виды рода *Bychovskiata*, по-видимому, наиболее близкого к исходному типу всего подсем. Avenzoariinae, равномерно распространены на 2 семействах инфраотряда Charadrii, но у большинства родов чибисовых Vanellinae (Charadriidae) этот род замещен продвинутым родом *Hemifreyana*. Род *Laronyssus*, наиболее обособленный в данной филогенетической ветви, приурочен только к семейству чаек Laridae (инфраотряд Lari). Нарушение равномерной картины распределения видов рассматриваемой ветви проявляется в двух необычных паразито-хозяинных связях. Вид *B. charadrii*, характерный для многих видов зуйков рода *Charadrius*, обитает на перевозчике *Actitis hypoleucos* (Scolopacidae, Scolopaci). Два вида рода *Hemifreyana*, характерного для чибисовых, обитают на водорезах Rhynchopidae (Lari).

Представители другой филогенетической линии *Capelloptes*—*Avenzoaria* распространены на двух близких семействах: на бекасовых Scolopacidae и на цветных бекасах Rostratulidae. Наиболее широко распространен по подсемействам бекасовых род *Avenzoaria*, но на отдельных подсемействах или родах встречаются более узкоспециализированные роды. Так, на бекасах рода *Gallinago* род *Avenzoaria* замещен родом *Capelloptes*, на улитках *Tringa ochropus*, *T. solitaria* — *Pseudavenzoaria*, на кроншнепах *Numenius* — родом *Pomeranzevia*. На некоторых улитках (*T. erythropus*, *T. nebularia*), на веретенниках *Limosa* (Limosinae) клещи рода *Avenzoaria* обитают совместно с клещами рода *Bregetovia*.

Эволюция клещей подсем. Avenzoariinae на ржанкообразных происходила, по нашим представлениям, следующим образом (рис. 4). Предковые формы этого подсемейства сопряженно эволюционировали с двумя основными филогенетическими линиями отряда ржанкообразных, давшими подотряды Charadriomorpha и Scolopaci. На первой шло формирование филогенетической ветви *Laronyssus*—*Hemifreyana*. Род *Bychovskiata*, наиболее архаичный в подсемей-

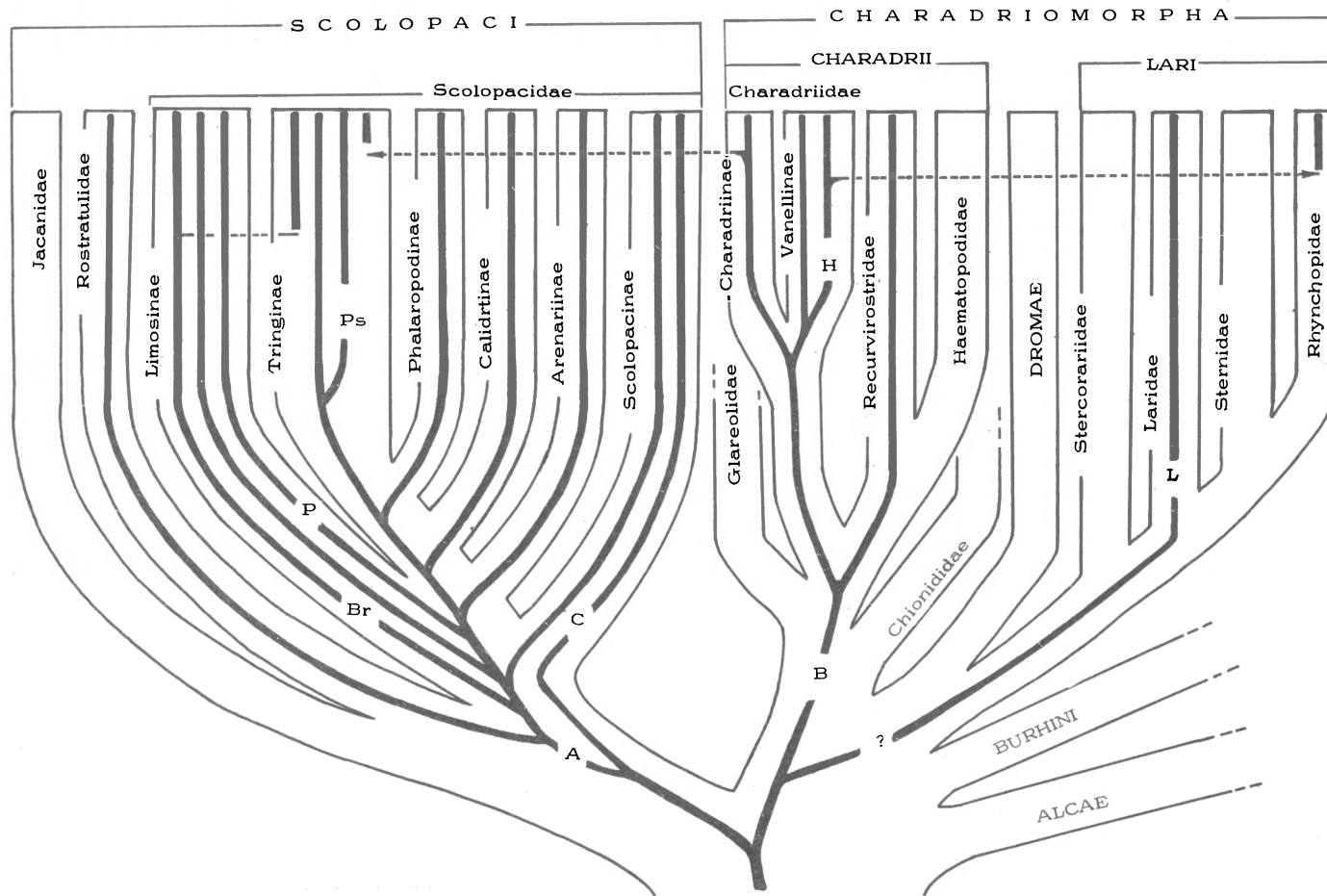


Рис. 4. Эволюция клещей подсем. Avenzoariinae на ржанкообразных.

Роды клещей: A — Avenzoaria, B — Vychovskiata, Br — Bregetovia, C — Capelloptes, H — Hemifreyana, P — Pomeranzevia, Ps — Pseudavenzoaria.

Fig. 4. Evolution of mites of the subfamily Avenzoariinae on Charadriiformes.

стве, сформировался на предках инфраотряда зуйковых Charadrii и распространился коэволюционным путем на 2 его семейства (Charadriidae, Recurvirostridae). На одной из линий подсемейства чибисовых Vanellinae (роды *Afribix*, *Vanellochettusia* и др.) сформировался самый продвинутый род рассматриваемой линии — *Hemifreyana*. Впоследствии его представители переселились на предков водорезов Rhynchopidae (Lari) — самое молодое семейство чайковых. Экологические предпосылки этого переселения на водорезов, вторичных хозяев совершенно иного образа жизни, остаются неясными. Кроме этого, относительно недавно вид *B. charadrii* переселился с зуйков на перевозчика *Actitis hypoleucos* несомненно вследствие обитания хозяев в одних и тех же биотопах, обуславливающего высокую вероятность контаминации.

Наиболее обособленный род *Laronyssus*, по-видимому, также возник путем сопряженной эволюции с чайками Laridae. Однако отсутствие близкородственных ему таксонов на ближайших семействах птиц (Stercorariidae, Sternidae), ведущих сходный образ жизни, не исключает возможности и его вторичного происхождения на чайках путем переселения с птиц инфраотряда Charadrii.

Вторая филогенетическая линия подсем. Avenzoariinae сформировалась в результате коэволюции с подотрядом Scolopaci. Один из наиболее рано сформировавшихся родов — *Avenzoaria* — распространился практически по всем подсемействам сем. Scolopacidae, а также по семейству цветных бекасов Rostratulidae. С цветным бекасом *Rostratula bengalensis* связан наиболее примитивный вид *A. setifera*, вероятно, близкий к исходным формам данной филогенетической линии. Морфологически сильно обособленный род *Capellotes*, несущий как плезиоморфные, так и апоморфные признаки, ранее других отделившись от общего ствола, сформировался на бекасах *Gallinago*, а остальные представители подсемейства бекасовых Scolopacinae либо имеют очень специализированные виды рода *Avenzoaria* (*A. rackae* — на гаршнепе *Lymnocryptes minimus*), либо вообще вторично лишены клещей сем. Avenzoariidae (калдришны рода *Scolopax*). Филогенетически молодые подсем. Arenariinae, Calidritinae, Phalaropodinae оказались заселены более продвинутыми видами рода *Avenzoaria*. На некоторых видах улиток рода *Tringa* (Tringinae) сформировался один из самых продвинутых родов — *Pseudavenzoaria*, на кроншнепах *Numenius* (Limosinae) — род *Pomeranzevia*. Эволюция клещей подсем. Avenzoariinae на веретенниках *Limosa* (Limosinae) шла более сложным путем. На предках этого рода, по-видимому, произошла дивергенция исходной эволюционной линии рода *Avenzoaria* на две экологически более узкоспециализированные, которые параллельно эволюционировали на веретенниках. Одну из этих линий представляет сильно специализированный вид *A. punctata*, свойственный двум видам веретенников, другую — род *Bregetovia*, виды которого моноксенны. Виды рода *Bregetovia*, сформировавшиеся на веретенниках, путем экологической контаминации, вероятно, дважды переселились на два вида улиток, щеголя *T. erythropus* и большого улита *T. nebularia*, на которых в результате коадаптации возникли специфичные им виды *B. mucronata* и *B. obtusolobata* соответственно.

Таким образом, клещи подсем. Avenzoariinae формировались на птицах отряда ржанкообразных Charadriiformes в основном путем сопряженной эволюции с его различными филогенетическими линиями. Переселения с одной филогенетической линии хозяев на другую немногочисленны. Кроме этого, на некоторых филогенетических направлениях ржанкообразных клещи рассматриваемого подсемейства подверглись вымиранию, как мы предполагаем, в связи с переходом таких групп хозяев в новые (нетипичные) биотопы. У чистиков (подотряд Alcae) это, по-видимому, произошло при переходе к преимущественному обитанию в водной среде, у тиркушек Glareolidae, бегунков Thipacoridae, авдоток Burhinidae, наоборот, в связи с ослаблением экологической связи этих птиц с водными биотопами, по сравнению с типичными

ржанкообразными. Предположение о первичном происхождении всего подсем. Avenzoariinae на ржанкообразных порождает некоторые сомнения, так как на близкородственных отрядах — журавлеобразных Gruiformes и голубеобразных Columbiformes — клещи сем. Avenzoariidae совершенно отсутствуют. Тем не менее, поскольку отряды ржанкообразных, журавлеобразных и голубеобразных относятся к одному филогенетическому стволу Charadriornithes (Fürbringer, 1888), Division-5 (Cracraft, 1981), также являющемуся одним из наиболее древних, известном с эоцена, а на ближайшем к нему стволе Pelagornithes клещи подсем. Bonnetellinae первичны по происхождению, мы предполагаем, что подсем. Avenzoariinae на ржанкообразных также первично по происхождению, унаследовано представителями отряда путем непрерывной коэволюции, хотя и сохранилось на отдельных филогенетических линиях этой группы птиц.

Подсем. Pteronyssinae, распространенное на филогенетически самых молодых отрядах птиц — дятлообразных Piciformes и воробьиных Passeriformes — наиболее сложно для анализа, поскольку познание фауны этого обширнейшего подсемейства, включающего в настоящее время 18 родов и около 70 описанных видов, еще далеко от завершения. Основываясь на имеющейся филогенетической схеме подсемейства и распространении родов и видов клещей по хозяевам, можно дать лишь в самом общем виде картину его эволюции, указав наиболее отчетливые случаи филогенетического параллелизма или переселения на новых хозяев.

В пределах подсемейства отчетливо выделяются 3 филогенетические ветви (рис. 1): I ветвь — высокоспециализированная группа родов *Hyonyssus*—*Pegopteronyssus* и примыкающий к ним род *Anehippius*, II — сильно разветвленная центральная ветвь *Rhamphastobius*—*Metapteronyssus*, III — группа родов *Pteroherpus*—*Sturnotrogus* и примыкающий к ней род *Cleyastobius*. Представители I и II филогенетических ветвей (табл. 4) связаны главным образом с дятлообразными Piciformes, за исключением рода *Metapteronyssus* и отдельных видов родов *Conomerus* и *Hyonyssus*, приуроченных к африканским амадинам и ткачиковым. Роды III филогенетической ветви обитают на воробьиных, за исключением рода *Cleyastobius*, специфичного для лесных удонов Phoeniculidae (Coraciiformes).

Большинство наиболее продвинутых родов II филогенетической линии, с которой целесообразно начать анализ этого подсемейства, связано с собственным семейством дятлов Picidae. Роды *Pteronyssus* и *Parapteronyssus* свойственны как голарктическим, так и палеарктическим родам дятлов (*Dendrocopus*, *Dryocopus*, *Picoides*, *Picus*), роды *Pterotrogus* и *Stenopteronyssus* — неарктическим родам *Melanerpes* и *Celeus* соответственно, род *Zygepigynia* — индомалайскому роду *Chrysocolaptes*. Род *Conomerus* связан как с африканскими родами дятлов (*Dendropicus*, *Geocolaptes*), так и с африканскими бородатками Lybiidae. Два наиболее обособленных рода рассматриваемой ветви связаны с другими семействами: *Monapsidus* — с медоуказчиками Indicatoridae, *Rhamphastobius* — с американскими бородатками Capitonidae и туканами Rhamphastidae. Большинство родов и вся II филогенетическая ветвь в целом демонстрируют следы филогенетического параллелизма с хозяевами, а также многочисленные случаи переселения с одних хозяев на других, причем установить первичных и вторичных хозяев не всегда возможно с высокой степенью достоверности.

Род *Zygepigynia* представляет наиболее интересный случай сосуществования нескольких близких видов одного рода клещей на одном виде хозяина (Gaud, Corpuz-Raros, 1984). Все 4 вида этого рода обитают на индомалайском красноспинном дятле *Chrysocolaptes lucidus*. Следует заметить, что сосуществование нескольких близких видов рода паразитов на одном виде и на одной особи хозяина известно во многих группах Psoroptides как паразитов млекопитающих, так и птиц, что возможно при узкой специализации видов, адаптированных к различным структурным микроразнообразиям покровов хозяев. Предположения о воз-

Таблица 5

Распространение видов родов *Pteronyssus* и *Parapteronyssus* по палеарктическим видам дятлов PicidaeDistribution of species of the genera *Pteronyssus* and *Parapteronyssus* on Palaearctic species of woodpeckers

Вид птицы	<i>Pteronyssus</i>			<i>Parapteronyssus</i>				
	группа видов							
	<i>elongatus</i>			<i>picinus</i>	<i>brevipes</i>		<i>robini</i>	
	<i>P. pici</i>	<i>P. elongatus</i>	<i>P. yungipicinus</i>	<i>P. picinus</i>	<i>Par. brevipes</i>	<i>Par. dubinini</i>	<i>Par. robini</i>	<i>Par. picoides</i>
<i>Picus viridis</i>	x					x	x	
<i>P. canus</i>	x					x	x	
<i>Dendrocopus major</i>	x				x		x	
<i>D. medius</i>	x				x		x	
<i>D. syriacus</i>	x				x		x	
<i>D. leucotos</i>	x				x		x	
<i>D. leucopterus</i>	x						x	
<i>Picooides tridactylis</i>	x				x			x
<i>Leuconotopicus minor</i>		x			x		x	
<i>Yungipicus kizuki</i>			x					
<i>Dryocopus martius</i>				x				

возможных экологических механизмах, обуславливающих дивергенцию исходного вида клеща на несколько узкоспециализированных у одного вида хозяина (множественное видообразование — multiple speciation), были высказаны Фэном с соавторами (Fain, Lukoschus, 1985; Fain, Whitaker, 1988), исследовавшими этот феномен на примере 33 видов рода *Schizocarpus* (Chirodiscidae), паразитирующих на бобрах. Данное явление не нарушает картину филогенетического параллелизма, поскольку происходит лишь увеличение числа филогенетических линий паразитов, коэволюционирующих с данным видом хозяина.

Клещи родов *Pteronyssus* и *Parapteronyssus*, связанные с голарктическими и палеарктическими родами дятлов, показывают наиболее отчетливую картину филогенетического параллелизма (табл. 5). Каждый вид рода *Pteronyssus* обитает на определенном роде или подроде дятлов, наиболее обособленный вид *P. picinus* (группа *picinus*) приурочен к наиболее обособленному роду *Dryocopus*. Род *Parapteronyssus* представлен на большинстве видов дятлов парой видов, принадлежащих двум различным группам: *brevipes* (самцы без медиального гребня) и *robini* (самцы с медиальным гребнем). Центральные виды этих групп — *Par. brevipes* и *Par. robini* — имеют широкое распространение по нескольким родам, но на отдельных родах или видах дятлов возникли узкоспециализированные виды этих групп: *Par. picoides* — на трехпалом дятле *Picooides tridactylis*; *Par. dubinini* — на зеленых дятлах *Picus*. По-видимому, обе группы видов сформировались параллельно на предках перечисленных в табл. 5 родов дятлов в ходе сопряженной эволюции.

Распространение видов рода *Monapsidus* на медоуказчиках Indicatoridae (Gaud, 1988), на наш взгляд, свидетельствуют о коэволюции этого рода с данными хозяевами (табл. 6). Следует отметить, что на определенных видах медоуказчиков отмечены клещи не только из двух разных видовых групп (*tetrophthalmus*, *eurysalidus*), но и два близких вида из одной и той же группы. Как указывалось выше, подобные случаи не нарушают феномен филогенети-

Т а б л и ц а 6
 Распространение видов рода *Monapsidus* на медоуказчиках Indicatoridae
 Distribution of species of the genus *Monapsidus* on honey-guides

Вид птицы	Группа видов							
	<i>tetrophthalmus</i>			<i>euryvalidus</i>				
	<i>M. cernyi</i>	<i>M. cyrtotoxus</i>	<i>M. tetropthalmus</i>	<i>M. isopsalidus</i>	<i>M. euryvalidus</i>	<i>M. eurythyrus</i>	<i>M. microthyrus</i>	<i>M. subcurvatus</i>
<i>Indicator variegatus</i>	x		x	x	x			
<i>I. maculatus</i>	x		x	x	x			
<i>I. conirostris</i>		x	x					
<i>I. minor</i>		x	x		x			
<i>I. indicator</i>					x			
<i>Melichneutes robustus</i>						x	x	
<i>Melignomon zenkeri</i>								x

ческого параллелизма. По нашим представлениям, род *Monapsidus* возник на предках медоуказчиков и путем сопряженной эволюции дал начало группе видов *euryvalidus*, свойственной большинству видов этого семейства птиц. Специализированная группа *tetrophthalmus* эволюционировала параллельно этой группе, но сформировалась позднее, уже в пределах медоуказчиков рода *Indicator*. В дальнейшем на отдельных видах рода *Indicator* произошла дивергенция видов обеих групп рода *Monapsidus* на пары узкоспециализированных видов, вследствие чего на одном виде медоуказчиков обитают 4 специфичных вида клещей, например у *Indicator variegatus*.

Род *Rhamphastobius*, насчитывающий 11 видов, связан с тремя семействами дятлообразных, распространенных в Новом Свете: туканами Rhamphastidae, американскими бородатками Capitonidae и с дятлами Picidae рода *Picumnus*. Данные о распространении видов этого рода по хозяевам (Эйтио и др., 1987) показывают, что каждый вид клеща связан только с одним определенным родом птиц. Каждому роду птиц-хозяев свойственны 1—2 вида клещей рода *Rhamphastobius*, не пересекающихся в распределении по видам дятлообразных. Исключение составляет лишь род бородаток *Capito*, на большинстве видов которого отмечены 4 близких вида рода *Rhamphastobius*. Исходя из данных о распространении по хозяевам и филогенетического положения рода *Rhamphastobius*, можно предположить, что он исходно сформировался на общих предках туканов и американских бородаток, двух чрезвычайно близких семействах, и эволюционировал с этими группами хозяев сопряженно. На предках бородаток рода *Capito* произошла, по-видимому, дивергенция исходного вида на несколько узкоспециализированных. Единственный вид рода — *R. triangularis*, — специфичный американским земляным дятлам рода *Picumnus*, несомненно имеет вторичное происхождение на этих хозяевах и происходит от видов, обитающих на туканах.

Род *Conomerus* и два рода I филогенетической ветви — *Anephippius* и *Hyonussus* — распространены на африканских бородатках Lybiidae и дятлах Picidae, причем все три рода заселяют одни и те же роды этих семейств птиц, за немногими исключениями. Исходя из подробнейших данных по распространению видов этих родов по хозяевам (Gaud, 1989; 1990a; 1990b) можно установить, что в большинстве случаев каждый вид рассматриваемых родов клещей

связан с 1, реже с 2—3 родами дятлов или бородаток, причем общих видов для дятлов и африканских бородаток нет. Кроме этого, имеются случаи, особенно у рода *Conomerus*, когда 2—3 вида одного рода сосуществуют на одном виде хозяина, что может быть обусловлено как дивергенцией исходного вида клеща на узкоспециализированные, так и получением новых видов паразитов путем контаминации от хозяев близких видов и родов. В пределах каждого семейства хозяев все три рода клещей — *Conomerus*, *Anehippius*, *Hyonyssus* — демонстрируют черты филогенетического параллелизма, но распространение каждого из родов на двух семействах птиц, причем только на представителях Афротропической зоогеографической области, нельзя объяснить сопряженной эволюцией. Исходя из филогенетического положения родов (рис. 1) и их распространения на дятлообразных, мы предполагаем, что роды *Anehippius*, *Hyonyssus*, а также близкий к последнему *Pegopteronyssus*, сформировались на африканских бородатках *Lybiidae*, род *Conomerus* — на дятлах рода *Dendropicos*. Представители родов *Anehippius* и *Hyonyssus* заселили предков дятлов родов *Dendropicos* и *Geocolaptes*, а представители рода *Conomerus* в свою очередь — предков *Lybiidae*, а также желтогорлую вертишейку *Jynx ruficollis* (*Jynginae*). Кроме этого, по одному виду родов *Conomerus* и *Hyonyssus* (Faccini, Atyeo, 1981) поселились на амадине *Pholidornis rufae* (*Estrildidae*, *Passeriformes*).

Род *Metapteronyssus*, единственный среди родов I и II филогенетических ветвей, приуроченный исключительно к воробьиным, к африканским видам ткачиков *Ploceidae* и амадин *Estrildidae*. По-видимому, этот род возник на ткачиковых и амадинах в результате переселения клещей, принадлежащих или близкородственных роду *Conomerus*, с дятлообразных на предков этих двух семейств и коэволюции с новыми хозяевами.

Обобщенная картина эволюции I и II филогенетических ветвей подсем. *Pteronyssinae* на дятлообразных может быть представлена следующей схемой (рис. 5). Следует подчеркнуть, что в качестве филогении дятлообразных нами взята схема Сибли и Алквиста (Sibley, Ahlquist, 1985; Sibley e. a., 1988), основанная на методе ДНК-гибридизации, главное отличие которой от других современных филогенетических систем дятлообразных, основанных на морфологических критериях (Simpson, Cracraft, 1981; Swierczewski, Raikow, 1981), состоит в том, что бородатки, рассматриваемые обычно в виде единого семейства «*Capitonidae*», разделены на 3 самостоятельных сем. *Capitonidae*, *Lybiidae*, *Megalaemidae*. Схема показывает, что I и II филогенетические ветви подсемейства эволюционировали в основном сопряженно с хозяевами. Ветвь *Hyonyssus*—*Anehippius* (наиболее обособленная в подсемействе) сформировалась на африканских бородатках, одном из наиболее обособленных семейств дятлообразных, род *Rhamphastobius* — на американских бородатках *Capitonidae* и туканах *Rhamphastidae*, род *Monapsidus* — на ближайшем дятлам семействе медоуказчиков *Indicatoridae*; остальные роды группы *Stenopteronyssus*—*Conomerus* возникли на различных филогенетических линиях дятлов *Picidae*. Сопряженная эволюция сопровождалась и многочисленными переселениями с одних групп хозяев на другие. Среди таких переселений наиболее существенные эволюционные последствия имели: взаимообмен представителями подсем. *Pteronyssinae* между африканскими бородатками и африканскими родами дятлов; переселение предков рода *Metapteronyssus* с дятлов на тех воробьиных, которые явились предками амадин и ткачиковых.

Третья филогенетическая ветвь подсем. *Pteronyssinae* связана главным образом с воробьиными, за исключением рода *Cleyastobius*. Отчетливая хозяинная специфичность, позволяющая сделать какие-либо заключения об их эволюции, прослеживается только у родов *Scutulanysus* и *Sturnotrogus*. Первый связан исключительно с ласточками *Hirundinidae* и, как следует из данных по его распространению на этих хозяевах (Gaud, Atyeo, 1985), проявляет черты филогенетического параллелизма, но общая картина нарушена широким

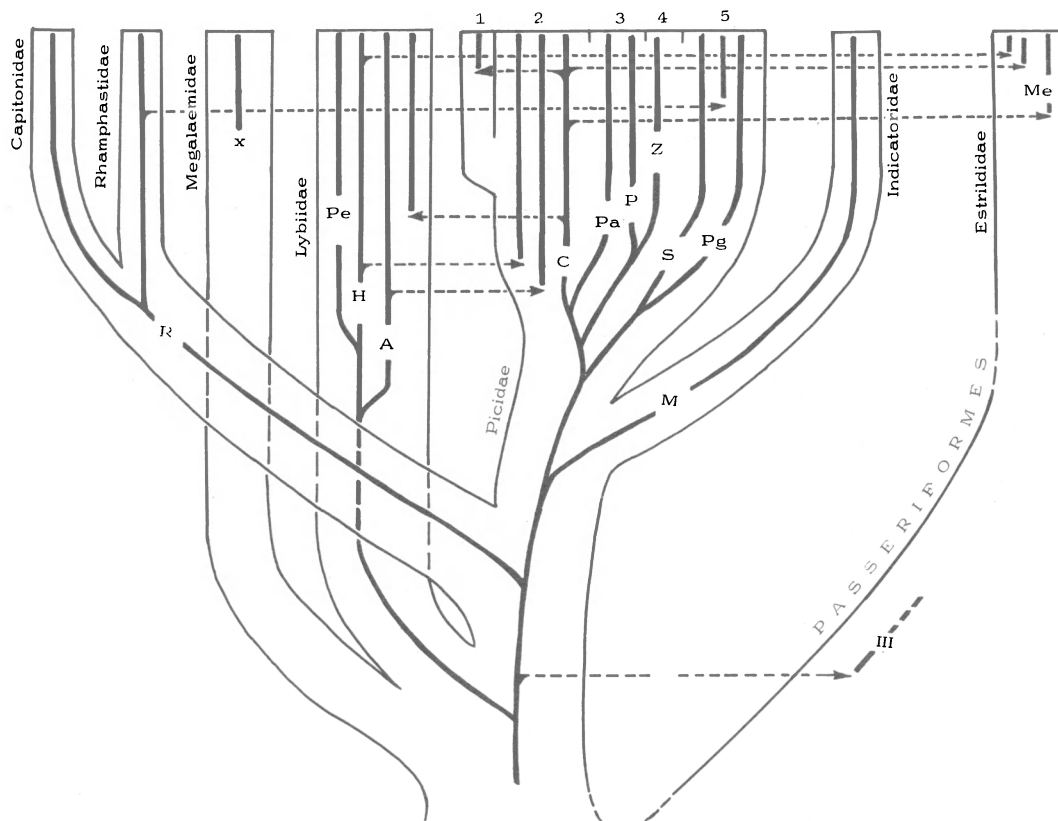


Рис. 5. Эволюция I и II филогенетических ветвей клещей подсем. Pteronyssinae на дятлообразных. Эволюционные линии дятлов Picidae: 1 — подсем. Junginae, 2 — афротропические роды Picinae, 3 — голарктические и палеарктические роды, 4 — индомалайские роды, 5 — неарктические и неотропические роды; роды клещей: A — *Anehippius*, C — *Conomerus*, H — *Hyonyssus*, M — *Monapsidus*, Me — *Metapteronyssus*, P — *Pteronyssus*, Pa — *Parapteronyssus*, Pe — *Pegopteronysus*, Pg — *Pterotrogus*, R — *Rhamphastobius*, S — *Stenopteronysus*, Z — *Zygepigynia*. X — родовая принадлежность неясна, таксон условно отнесен к роду *Pteronyssus* — McClure, Ratanavarabhan, 1973). III — начало третьей эволюционной ветви подсемейства.

Fig. 5. Evolution of the 1st and 2nd phylogenetic branches of mites of the subfamily Pteronyssinae on Piciformes.

распространением по многим родам ласточек (во многих случаях, видимо, в результате переселения) таких видов, как *S. obscurus* и *S. nuntiae* everis. Род *Sturnotrogus* распространен в основном на скворцах Sturnidae, на которых, вероятно, и сформировался, но, кроме этого, несомненно вторично, паразитирует на мухоловках подсем. Rhipidurinae (Muscicapidae), обитающих в Юго-Восточной Азии. Три остальных рода — *Pteroherpus*, *Pteronyssoides*, *Mouchetia* — широко распространены по самым разнообразным семействам высших воробьиных Oscines (Faccini, Atyeo, 1981), что, видимо, обусловлено как сопряженной эволюцией, так и многократными переселениями с одних хозяев на другие, чему способствует значительное сходство структуры маховых перьев воробьиных. Единственный вполне очевидный случай переселения в рассматриваемой ветви (III) представляет род *Cleyastobius*, три вида которого обитают на лесных удодах *Phoeniculus* (Phoeniculidae, Coraciiformes). Род *Cleyastobius* несомненно сформировался в процессе коэволюции с этими птицами, а так как это единственный род данной ветви и всего подсемейства, свойственный

ракшеобразным, следует полагать, что предок этого рода переселился на лесных удонов с каких-то воробьиных.

Что касается исходного происхождения клещей подсем. Pteronyssinae на дятлообразных и воробьиных, то, вероятнее всего, на тех и на других оно вторично. На филогенетически близких отрядах высших неворобьиных, трогонах Trogoniformes, птицах-мышьях Coliiformes, стрижеобразных Apodiformes, клещи сем. Avenzoariidae отсутствуют, а на самих дятлообразных клещи этого подсемейства связаны только с подотрядом Pici и отсутствуют у якамарообразных Galbulae, и на воробьиных встречаются только у подотряда Oscines. Поэтому можно предположить, что подсем. Pteronyssinae исходно сформировалось на дятлообразных подотряда Pici, возникнув из предковых форм, переселившихся с первичных хозяев, которых из-за сильной эволюционной продвинутости самого подсемейства указать определенно пока не представляется возможным. В дальнейшем по крайней мере 2 филогенетические линии подсем. Pteronyssinae переселились с дятлообразных на воробьиных (рис. 5).

Исходя из представленных гипотетических картин эволюции каждого подсемейства и учитывая, что само сем. Avenzoariidae является одним из наиболее рано обособившихся в надсем. Analgoidea (Миронов, 1987), можно дать следующее общее заключение об эволюции семейства в целом. Данное семейство исходно сформировалось у самых истоков класса птиц, видимо, на предках подкласса Neognathae, на которых возникло надсем. Analgoidea в результате перехода к постоянному паразитированию группы клещей надкогорты Psoroptides от нидикольного и форетического образа жизни. Представители сем. Avenzoariidae в основном путем коэволюции распространились по основным отрядам двух наиболее древних филогенетических стволов этого подкласса — Pelagornithes и Charadriornithes, дав начало подсем. Bonnetellinae и Avenzoariinae. Следует подчеркнуть, что все таксоны этих древних отрядов, являющиеся хозяевами двух данных подсемейств, экологически тесно связаны с водными биотопами. Впоследствии представители семейства переселились на предков филогенетически молодых отрядов птиц — Piciformes и, наконец, Passeriformes, на которых в результате вторичной сопряженной эволюции и множества переселений сформировалось чрезвычайно многообразное подсем. Pteronyssinae. Только клещи этого продвинутого подсемейства сумели приспособиться к существованию на хозяевах, экологически не связанных с водными биотопами. Таким образом, коэволюция сыграла важнейшую роль в формировании сем. Avenzoariidae и в распространении его представителей по хозяевам. В целом современное распространение клещей сем. Avenzoariidae на птицах обусловлено целым комплексом эволюционных процессов: коэволюцией клещей с хозяевами как первичными, так и вторичными; независимой адаптивной эволюцией клещей, выражающейся во множественном видообразовании при специализации и освоении новых микростадий в оперении; вымиранием клещей на отдельных филогенетических линиях хозяев, обычно при изменении образа жизни последних и освоении ими новых биотопов; переселением отдельных таксонов клещей с одной таксономической группы хозяев на другую путем экологической контаминации.

Список литературы

- Го Ж., Эйтис У. (Gaud J., Atyeo W.). Перьевые клещи шурок рода *Merops* как пример сопряженной эволюции паразитов и их хозяев // Паразитол. сб. Л. 1987. Т. 34. С. 133—149.
- Дубинин В. Б. Систематический анализ видов перьевых клещей Sarcoptiformes, Analgesoidea, паразитирующих на утиных птицах // Паразитол. сб. Л. 1950. Т. 12. С. 17—72.
- Дубинин В. Б. Перьевые клещи Analgesoidea. Ч. I. М.; Л., 1951. 364 с. (Фауна СССР. Паукообразные; Т. 6. Вып. 5).
- Дубинин В. Б. О причинах отсутствия перьевых клещей на некоторых современных птицах // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1952. Вып. 57 (4). С. 30—34.

- Дубинин В. Б. Перьевые клещи Analgoidea. Ч. 2. М.; Л., 1953. 412 с. (Фауна СССР. Паукообразные; Т. 6. Вып. 6).
- Дубинин В. Б. Перьевые клещи Analgoidea. Ч. 3. М.; Л., 1956. 814 с. (Фауна СССР. Паукообразные; Т. 6. Вып. 7).
- Карташов Н. Н. Систематика птиц. М., 1974. 367 с.
- Мионов С. В. Морфологические адаптации перьевых клещей к различным типам оперения и кожным покровам птиц // Паразитол. сб. Л. 1987. Т. 34. С. 114—132.
- Мионов С. В. Краткий обзор перьевых клещей рода *Zachvatkinia* фауны СССР (Analgoidea, Avenzoariidae) // Паразитол. сб. Л. 1989а. Т. 36. С. 91—115.
- Мионов С. В. Новый подрод и три новых вида перьевых клещей рода *Zachvatkinia* с трубконосых // Паразитология. 1989б. Т. 23, вып. 4. С. 309—319.
- Мионов С. В. Обзор перьевых клещей рода *Scutomegninia* (Analgoidea, Avenzoariidae), обитающих на бакланах // Паразитология. 1990. Т. 24, вып. 1. С. 43—55.
- Мионов С. В. Филогения перьевых клещей семейства Avenzoariidae (Acariformes, Analgoidea) // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 4. С. 281—296.
- Эйтио У., Фаччини Д., Го Ж. (Atyeo W., Faccini J., Gaud J.) Перьевые клещи рода *Rhamphastobius*, связанные с неотропическими дятлообразными // Паразитол. сб. Л. 1987. Т. 34. С. 150—168.
- Юдин К. А. Филогения и классификация ржанкообразных. М.; Л., 1965. 261 с. (Фауна СССР. Птицы; Т. 2. Вып. 1. Ч. 1).
- Atyeo W. A new genus of feather mites and a new expression of male polymorphism (Analgoidea, Avenzoariidae) // J. Kansas Entom. Soc. 1984. Vol. 57, N 3. P. 437—455.
- Bernard R., Meise W. Naturgeschichte der Vögel // Kosmos. Stuttgart. 1960. Bd 3. S. 668—673.
- Strauss J. Toward a phylogenetic classification of the recent birds of the world (Class Aves) // Auk. 1981. Vol. 98, N 4. P. 681—714.
- Strauss J. Monophyly and phylogenetic relationships of the Pelecaniformes: a numerical cladistic analysis // Auk. 1985. Vol. 102, N 4. P. 834—853.
- Eichler W. Some rules in ectoparasitism // Ann. Mag. Natur. Hist. (Ser. 12) 1948. Vol. 1. P. 588—598.
- Faccini J., Atyeo W. Generic revision of the Pteronyssinae and Hyonyssinae (Analgoidea, Avenzoariidae) // Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia. 1981. Vol. 133. P. 20—72.
- Fain A. Evolution hôte-parasite chez les Listrophoridae (Astigmata) parasites pilicoles principalment des Rongeurs. 2-e Sympos. Spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés (13—17 avril 1981) // Mem. Mus. Nat. Hist. Natur. 1982. Vol. 123. P. 232—234.
- Fain A. Parallel host-parasite evolution in the Sarcoptidae and in the Listrophoroidea (Acari, Astigmata) / Acarology VI. Vol. 1. Eds. Griffiths D., Bowman C. Chichester, 1984. P. 10—18.
- Fain A., Lukoschus F. The genus *Schizocarpus* Trouessart, 1896 (Acari, Chirodiscidae) from the beaver *Castor fiber*. An example of multiple speciation // Entomol. Abhandl. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. 1985. Vol. 49. S. 35—68.
- Fain A., Whitaker J. Mites of the genus *Schizocarpus* Trouessart, 1896 (Acari, Chirodiscidae) from Alaska and Indiana, U. S. A. // Acarologia. 1988. Vol. 29, fasc. 4. P. 395—409.
- Fahrenholz H. Ectoparasiten und Abstammungslehre // Zool. Anz. 1913. Bd 41. S. 371—374.
- Fürbringer M. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Teil 1, 2. Amsterdam, 1888. 835 S.
- Gaud J. Acariens Sarcoptiformes plumicoles des oiseaux Ciconiiformes d'Afrique. III. Parasites des Threskiornithidae // Rev. Zool. Afr. 1982. Vol. 96, N 2. P. 701—730.
- Gaud J. Acariens Sarcoptiformes plumicoles parasites des Piciformes d'Afrique. I. Parasites des Indicatoridae // Rev. Zool. Afr. 1988. Vol. 102, N 5. P. 411—428.
- Gaud J. Acariens Sarcoptiformes plumicoles parasites des Piciformes d'Afrique. II. Acariens de la sous-famille Hyonyssinae (Analgoidea, Avenzoariidae) // Rev. Zool. Afr. 1989. Vol. 103, N 3. P. 229—242.
- Gaud J. Acariens Sarcoptiformes plumicoles parasites des Piciformes d'Afrique. III. Parasites des Capitonidae et des Picidae — Acariens de la sous-famille Pteronyssinae — Genre *Anephippius* // Rev. Zool. Afr. 1990a. Vol. 104, N 3. P. 229—239.
- Gaud J. Acariens Sarcoptiformes plumicoles parasites des Piciformes d'Afrique. IV. Parasites des Capitonidae et des Picidae — Acariens de la sous-famille Pteronyssinae — Genre *Conomerus* // Rev. Zool. Afr. 1990b. Vol. 104, N 4. P. 313—333.
- Gaud J., Atyeo W. Nouvelles superfamilles pour les Acariens astigmatés parasites d'oiseaux // Acarologia. 1978. Vol. 19, fasc. 4. P. 678—685.
- Gaud J., Atyeo W. Co-evolution des Acariens sarcoptiformes plumicoles et de leurs hôtes // Acarologia. 1980. Vol. 21, fasc. 2. P. 291—306.
- Gaud J., Atyeo W. Spécificité parasitaire chez les Acariens sarcoptiformes plumicoles // Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. 1982. Vol. A-123. P. 247—254.
- Gaud J., Atyeo W. Les Acariens du genre *Pteronyssoides* (Avenzoariidae, Analgoidea) parasites des hirondelles eurafricaines // Acarologia. 1985. Vol. 26, fasc. 3. P. 295—306.
- Gaud J., Corpuz-Raros L. A new feather mite genus, *Zygepigynia* (Pteronyssinae, Avenzoariidae), associated with *Chrysocolaptes lucidus* from Philippines // Philipp. Entom. 1985. Vol. 6, N 4. P. 392—397.

- Gochfeld M., Burger J., Jehl J. The classification of the shorebirds of the world / Shorebirds: Breeding and population. Eds. Burger J., Olla B. N. Y., 1984. P. 1—15.
- Howard R., Moore A. A complete check-list of the birds of the world. London, 1984. 732 p.
- Jehl J. Relationships in the Charadrii (Shorebirds): a taxonomic study based on colour pattern of the dawning young // Mem. San Diego Natur. Hist. Mus. 1968. Vol. 3. P. 1—54.
- Johnsgard P. The plovers, sandpipers, and snipes of the world // Univ. Nebraska Press. 1981. P. 1—12.
- Kim K. C. Evolution and host association of Anoplura // Coevolution of parasitic Arthropods and Mammals. Ed. Kim K. C. N. Y.: Willey Publ., 1985. P. 197—255.
- Kuroda N. On the classification and phylogeny of the order Tubinareae, particularly the shearwaters (Puffinus) with special consideration on their osteology and habit differentiation. Tokyo, 1954. 179 p.
- Mayr E. Evolutionary aspects of host specificity among parasites of Vertebrates // 1st Symp. on host specificity among parasites of Vertebrates. Nuchatel, 1957. P. 7—14.
- McClure H. E., Ratanavarabhan N. Some ectoparasites of the birds of Asia. Bangkok, 1973. 219 p.
- O'Connor B. Coevolution pattern between Astigmatid mites and Primates / Acarology VI. Vol. 1. Eds. Griffiths D., Bowman C. Chichester, 1984. P. 186—195.
- O'Connor B. Host associations and coevolutionary relationships of Astigmatid mites parasites of new world Primates. 1. Families Psoroptidae and Audicoptidae // Fieldiana. Zoology. N. ser. 1987. N 39. P. 245—260.
- Sibley C., Ahlquist J. The relationships of some groups of african birds based on comparisons of the genetic material, DNA / Proc. Intern. Symp. African Vertebrates. Ed. K.-L. Schuchmann. Bonn, 1985. P. 115—161.
- Sibley C., Ahlquist J., Monroe B. A classification of the living birds of the world based on DNA-DNA hybridisation // Auk. 1988. Vol. 105, N 3. P. 409—423.
- Simpson S., Cracraft J. The phylogenetic relationships of the Piciformes (Class Aves) // Auk. 1981. Vol. 98, N 3. P. 481—494.
- Strauch J. G. The phylogeny of Charadriiformes (Aves): a new estimate using the method of character competibility analysis // Transact. Zool. Soc. London. 1978. Vol. 34. P. 263—345.
- Swierczewski E., Raikow R. Hind limb morphology, phylogeny and classification of Piciformes // Auk. 1981. Vol. 98, N 3. P. 466—480.
- Wetmore A. A classification of the birds of the world // Smithsonian Miscell. Coll. Washington. 1960. Vol. 139. P. 1—37.

ЗИН АН СССР, Ленинград

Поступила 15.04.1991

COEVOLUTIONARY RELATIONS BETWEEN FEATHER MITES OF THE FAMILY
AVENZOARIIDAE (ACARIFORMES, ANALGOIDEA) AND BIRDS

S. V. Mironov

Key words: feather mites, Avenzoariidae, phylogeny, coevolution, Aves

S U M M A R Y

On the basis of analysis of the present-day distribution of feather mites of the family Avenzoariidae on taxonomic groups of birds and the comparison of the phylogenetic system of this family with those of corresponding taxa of their hosts a hypothetical picture of the evolution of the family in question on birds has been suggested. The three subfamilies of the family Avenzoariidae manifest to this or that degree a phenomenon of phylogenetic parallelism as well as a great variety of violations of this phenomenon. Members of the subfamilies Bonnetellinae and Avenzoariinae, associated with the most ancient orders of birds, demonstrate the most distinct picture of phylogenetic parallelism both with primary and secondary hosts and rare cases of their passage on to new groups of hosts. In the subfamily Pteronyssinae, connected with phylogenetically younger orders of birds, Piciformes and Passeriformes, distinct traces of phylogenetic parallelism are observed only in some phylogenetic branches of mites; the general picture of the distribution of this subfamily on hosts displays numerous cases of the transition of mites from one taxonomic groups of hosts on the others. The present-day distribution of mites of the family Avenzoariidae on taxonomic groups of host-birds is due to a complex of evolutionary processes: coevolution of mites with their hosts that manifests itself in the form of phylogenetic parallelism; independent adaptive evolution of mites; dying out of mites on individual phylogenetic lines of hosts; passage of the representatives of certain taxa of mites from one taxonomic group of hosts to another by way of ecological contamination.