

УДК 595.42

**ОБЗОР ВНЕШНЕЙ МОРФОЛОГИИ КЛЕЩЕЙ
СЕМЕЙСТВА PTERYGOSOMATIDAE И ИХ ПОЛОЖЕНИЕ
В СИСТЕМЕ PROSTIGMATA (ACARI: ACARIFORMES)**

© А. В. Бочков, Б. М. Оконнор

Проведен анализ внешнего строения клещей сем. Pterygosomatidae, традиционно включаемых в когорту Anystina (Krantz, 1978). Показано, что представители этого семейства ближе по своему строению клещам когорты Eleutherengona.

Сем. Pterygosomatidae включает более 240 видов 10 родов и широко представлено как в Новом, так и в Старом Свете (Jack, 1961, 1964; Bertrand et al., 1999; Bochkov, Mironov, 2000). Представители этого семейства, за исключением одного рода, паразитируют на ящерицах (Squamata: Lacertia) (табл. 1), прикрепляясь между чешуями или в затылочных кармановидных структурах — акаринариумах (Bertrand, Modry, 2004). Паразито-хозяйинные связи клещей рода *Pimeliaphilus* Trägårdh, 1905 (9 видов) резко отличны от таковых у остальных представителей семейства, так как все виды этого рода являются паразитами различных членистоногих, ведущих скрытый образ жизни, скорпионов, многоножек, тараканов и т. д.

Несмотря на относительно большое число описанных видов, современные таксономические ревизии как всего семейства птеригосоматид, так и отдельных его родов отсутствуют. Между тем такие роды птеригосоматид, как *Pterygosoma* или *Geckobia* включают соответственно более 70 и 40 видов (Bertrand et al., 1999; Bochkov, Mironov, 2000), причем многие из входящих в них видов были описаны в начале прошлого века и нуждаются в переописании.

Положение этого семейства в системе Prostigmata в настоящее время недостаточно ясно. Большинство иностранных авторов включало птеригосоматид в когорту Anystina (см.: Krantz, 1978), тогда как Вайнштейн (1965, 1978) выделял их в особую когорту Pterygosomata. Китли (Kethley, 1982) указал на наличие у сем Pterygosomatidae морфологических черт, сближающих их с продвинутыми клещами когорты Eleutherengona: у птеригосоматид отсутствуют трихоботрии и генитальные папиллы, бедра всех ног не подразделены на бази- и телофемур, у самцов имеется эдеагус. В кладистической гипотезе Prostigmata, предложенной позднее этим автором (Kethley in: Norton et al., 1993), птеригосоматиды отнесены к когорте Eleutherengona. К сожалению, данная кладограмма носила предварительный характер, и признаки, использованные в ее построении, нигде не были приведены.

Филогения сем. Pterygosomatidae практически не разработана. Единственную попытку в этом отношении представляет схема филогенетических отношений между родами семейства, предложенная Крузом (Cruz, 1984).

Таблица 1

Клещи сем. Pterygosomatidae, паразитирующие на ящерицах
Table 1. Mites of the family Pterygosomatidae parasitizing lizards

Род клещей	Число видов	Семейство хозяев	Распространение	Источник
<i>Cyclurobia</i> Cruz, 1984	1	Iguanidae	Новый Свет (Куба)	Cruz, 1984
<i>Geckobia</i> Mégnin, 1878	71	Eublepharidae, Gekkonidae, Pygopodidae	Новый и Старый Свет	Bochkov, Mironov, 2000
<i>Geckobiella</i> Hirst, 1917	2	Iguanidae	Новый Свет	Davidson, 1958
<i>Hirstiella</i> Berlese, 1920	11	Eublepharidae, Gekkonidae, Iguanidae	Новый и Старый Свет	Baker, 1998
<i>Ixodiderma</i> Lawrence, 1935	3	Cordylidae, Lacertidae	Старый Свет (Африка)	Lawrence, 1961
<i>Pterygosoma</i> Peters, 1949	48	Agamidae, Gerrhosauridae	Старый Свет	Bertand et al., 1999
<i>Scaphothrix</i> Lawrence, 1935	1	Cordylidae	Старый Свет (Африка)	Lawrence, 1961
<i>Tequisistlana</i> Hoffmann et Sanchez, 1980	1	Xantusiidae	Новый Свет (Мексика)	Hoffmann, Sanchez, 1980
<i>Zonurobia</i> Lawrence, 1935	9	Cordylidae	Старый Свет (Африка)	Lawrence, 1961

Однако данная работа является весьма поверхностной, поскольку автор включил в кладистический анализ всего 7 (!) признаков без какого-либо обоснования их выбора и не использовал даже критерий внешней группы для их поляризации. Несмотря на отчетливое морфологическое своеобразие птеригосоматид, монофилия этого семейства оспаривалась некоторыми авторами. Так, Вайнштейн (1978) выделял род *Pimeliaphilus* в отдельное семейство, а Джек (Jack, 1961) относил этот род к сем. Raphignathidae.

Признаки, основанные на хетоме, являются ключевыми в систематике и филогенетике акариформных клещей, однако, какие-либо специальные исследования, посвященные гомологизации хетомы птеригосоматид с другими протигматическими клещами, не проводились. Между тем именно отсутствие таких работ является, по нашему мнению, основным препятствием для построения филогении птеригосоматид и установления их положения в системе. Поэтому основной целью нашей работы стал сравнительно-морфологический анализ внешнего строения птеригосоматид и установление гомологий их хетомы с таковым у других протигматических клещей. На основе полученных данных дан критический анализ положения этих клещей в системе Prostigmata.

МАТЕРИАЛ

Исследованные представители сем. Pterygosomatidae хранятся в фондовых коллекциях Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, Россия) и Музея зоологии Мичиганского университета (Анн Арбор, США). Всего были изучены представители 6 родов: *Geckobia* (5 видов), *Geckobiella* (1),

Hirstiella (3), *Pimeliaphilus* (2), *Pterygosoma* (2) и *Tequisistlana* (1). У представителей первых четырех родов исследованы все активные стадии жизненного цикла. *Cyclurobia javieri* Gruz, 1984, единственный представитель рода, был весьма поверхностно описан Крузом (Cruz, 1984) с *Cyclura nubila* (Gray, 1831) (Iguanidae) на Кубе. Типовые материалы этого вида не были доступны для нас, но оригинальное описание позволяет почти наверняка заключить о его принадлежности к роду *Hirstiella*, широко представленному на ящерицах рода *Cyclura* в Новом Свете. Сходного мнения придерживается и Бэкер (Baker, 1998) в своем обзоре клещей рода *Hirstiella*. Строение Южно-Африканских родов *Ixodiderma* (монотипический), *Scaphothrix* (монотипический) и *Zonurobia* (9 видов) сравнивалось по оригинальным описаниям. Были проанализированы широко опубликованные описания клещей этого семейства. Для сравнения широко привлекались материалы по семействам простигматических клещей когорт *Anystina* и *Eleutherengona*, которые хранятся в коллекциях ЗИН РАН, Мичиганского университета, Музея Натуральной Истории Филда (Чикаго, США — Field Museum of Natural History, Chicago) и Национального Музея Естественной Истории США (Вашингтон, США — US National Museum of Natural History). Морфология большинства свободноживущих представителей этих когорт, включая гомологии щетинок, подробно рассмотрена в работах Гранжана (Grandjean, 1943), Китли (Kethley, 1982, 1990) и Линквиста (Lindquist, 1985, 1986). В данной статье мы принимаем за основу схему филогенетических отношений Prostigmata, предложенную Китли (Kethley in Norton et al., 1993). В понимании этого автора, когорты *Anystina* включает надсем. *Anystoidea*, *Caeculoidea* и всех представителей когорты *Parasitengona*. В то время как когорты *Eleutherengona* включает клещей подкогорты *Raphignathae* и *Heterostigmata* (высшие элеутеренгоны) и семейства *Paratydeidae*, *Pomeranrziidae*, *Pseudocheylidae* и *Stigmacheylidae*, которые расположены в основании клады *Eleutherengona* и условно названы нами «низшие элеутеренгоны». В статье была принята за основу номенклатура хетома гнатосомы, идиосомы и ног, разработанная Гранжаном (Grandjean, 1939, 1944, 1946, 1947).

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ КЛЕЩЕЙ СЕМ. PTERYGOSOMATIDAE

Гнатосома (рис. 1, 1, 2; 3, 3, 4; 4, 9—11).

Хелицеры не слиты друг с другом и сильно вытянуты (рис. 1, 1). Неподвижный палец хелицер отсутствует. Среди *Anystina* неподвижный палец хелицер развит у представителей архаичного сем. *Adamystidae*, тогда как у более продвинутых анистоидных клещей семейств *Teneriffiidae*, *Anystidae* и, вероятно, всех *Parasitengona* неподвижный палец отсутствует. Отсутствует он и у всех *Eleutherengona* (Grandjean, 1947). Подвижный палец хелицер прямой и зазубренный на вершине у *Pimeliaphilus* (рис. 1, 1) напоминает таковой у *Raphignathae*, у остальных представителей семейства он сохраняет крюкоподобную форму, часто встречающуюся среди примитивных простигмат (рис. 4, 11). Хетотаксия гнатосомы сильно редуцирована по сравнению с другими простигматическими клещами и представлена только вентральными щетинками гнатобазы *n* по терминологии Гранжана (Grandjean, 1947), которые появляются у дейтонимфы, и субкоксальными щетинками пальп *ep*, присутствующими уже у личинки. Стигмы и перитремы хорошо развиты в основании гнатосомы, ветви перитрем выдаются за латеральные края гнатосомы у большинства представителей семейства. Сходное строение пери-

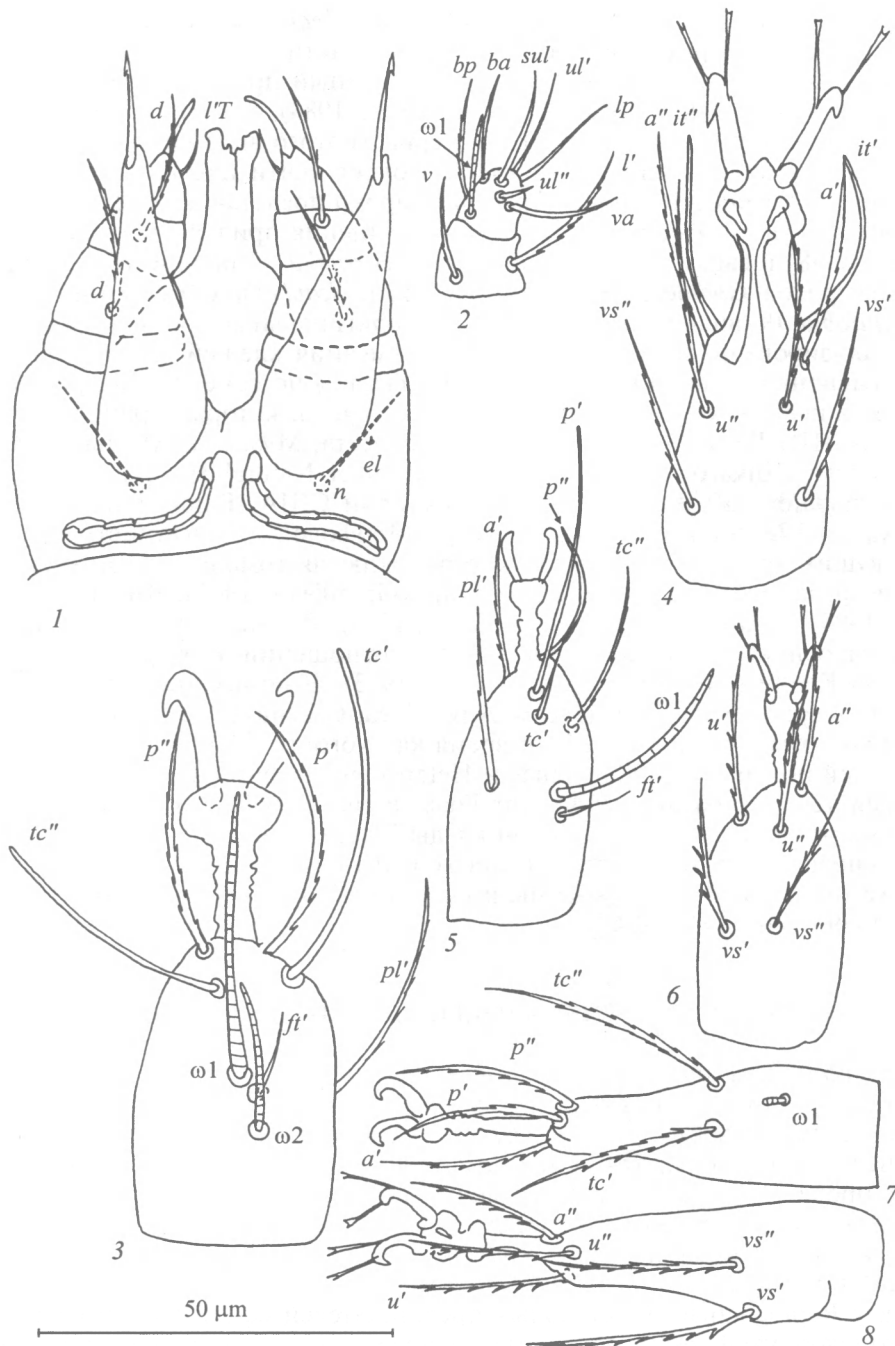


Рис. 1. Схема строения рода *Pimeliaphilus*.

1 — гнатосома дейтонимфы дорсально; 2 — лапка и голень пальпы дейтонимфы вентрально; 3, 4 — лапка I самки соответственно дорсально и вентрально; 5—8 — лапки I и III личинок соответственно дорсально и вентрально.

Fig. 1. Scheme of structure of g. *Pimeliaphilus*.

1 — deutonymph gmanosoma, dorsally; 2 — palpal tarsus and genu of deutonymph, ventrally; 3, 4 — female tarsus I dorsally and ventrally, respectively; 5—8 — larval tarsus I and III dorsally and ventrally, respectively.

трем наблюдается и у некоторых анистоидных клещей, например, сем. Anystidae. Пальпы Pterygosomatidae состоят из 5 сегментов (рис. 1, 2; 4, 9, 10). Хорошо развитый коготь голеней и сильно редуцированная лапка пальп образуют так называемый «thumb-claw» комплекс. Среди анистоидных клещей «thumb-claw» комплекс имеется у клещей сем. Teneriffidae и паразитенгон. Среди элеутеренгон этот комплекс встречается очень часто, характеризуя целые семейства, например Stigmaeidae или Cheyletidae. Хетотаксия пальп птеригосоматид, за исключением хетома лапок пальп, довольно однообразна, и полное число щетинок, характерное для данного вида, имеется уже у личинок. Бедро и колена несут по одной дорсальной щетинке (*d*). Голень с 3 щетинками *v*, *lT* и *l'*. Лапка максимально несет 7 щетинок, следуя номенклатуре Гранжана (Grandjean, 1946), *ba*, *bp*, *lp*, *va*, *sul*, *ul'*, *ul''* и соленидий ω . Эупатидий *act*, по-видимому, отсутствует. У анистоидных клещей и большинства элеутеренгон этот эупатидий имеется. Наиболее полный вариант хетотаксии наблюдается у клещей рода *Pimeliaphilus* (рис. 1, 1, 2). У клещей других исследованных нами родов число щетинок на лапке пальп подвержено редукции. Как правило, трудно заключить, какая именно щетинка редуцирована в каждом конкретном случае. Так, лапка пальп у клещей рода *Geckobia* лишена соленидия и несет 4 щетинки (рис. 4, 9, 10); *Geckobiella* и *Hirstiella* (рис. 3, 3, 4) — соленидий и 6 щетинок; *Tequisistlana* — соленидий и 5 щетинок.

Идиосома (рис. 2).

Форма идиосомы варьирует в широких пределах. Наименее она изменена по сравнению со «свободноживущим» типом у клещей родов *Hirstiella*, *Pimeliaphilus* и *Tequisistlana*. У части видов рода *Geckobia* и у всех *Ixodiderma*, *Pterygosoma*, *Scaphothrix* и *Zonurobia* ширина идиосомы превосходит ее длину или равна ей. Виды рода *Geckobiella*, напротив, обладают сильно вытянутой идиосомой. У видов рода *Ixodiderma* гнатосома прикрыта латерально плечевидными выступами идиосомы. Назо или передний вырост проподосомы, характерный для многих анистоидных клещей и некоторых низших элеутеренгон (сем. Paratydeidae), отсутствует. Отсутствует и непарный медиальный глаз. Парные глаза имеются или отсутствуют. Коксы ног сгруппированы попарно и сближены. Сеюгальная борозда, хорошо выраженная у многих анистоидных клещей и некоторых элеутеренгон, отсутствует. Проподонотальный щит имеется у большинства представителей семейства. Этот щит отсутствует у *Ixodiderma*, *Pterygosoma*, *Scaphothrix* и *Zonurobia*. У самцов рода *Hirstiella* идиосома с 3 продольными щитками позади проподонотального щита. Предположительно, эти щитки несут щетинки гистеросомальных сегментов D, E и F. Вентральные щитки и генитальные папиллы отсутствуют. Эти папиллы отсутствуют у всех высших элеутеренгон, но имеются у всех анистоидных клещей, за исключением представителей надсем. Erythraoidea, которые, вероятно, вторично их утратили (Kethley, 1982). Органы Клапареда отсутствуют у личинок птеригосоматид и высших элеутеренгон. У личинок анистоидных клещей эти органы, напротив, имеются. Яйцеклад у самок птеригосоматид отсутствует, анальное и генитальное отверстия прикрыты общей складкой. Эти отверстия широко разнесены у анистоидных клещей и у низших элеутеренгон. У высших элеутеренгон они сближены и прикрыты общей складкой, как у птеригосоматид. У самцов птеригосоматид имеется эдеагус, анальное и генитальное отверстия слиты. Эдеагус отсутствует у всех анистоидных клещей и низших элеутеренгон, но имеется у высших представителей когорты. Универсальная номенклатура щетинок

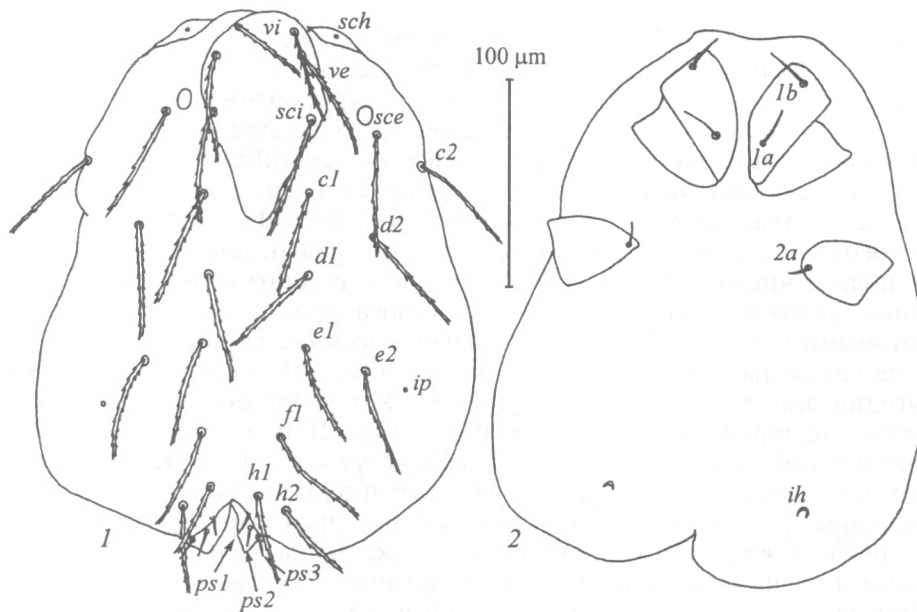


Рис. 2. Схема строения рода *Pimeliaphilus*.

1 — идиосома личинки дорсально, 2 — вентрально.

Fig. 2. Scheme of structure of larval idiosoma of g. *Pimeliaphilus*.

1 — dorsally; 2 — ventrally.

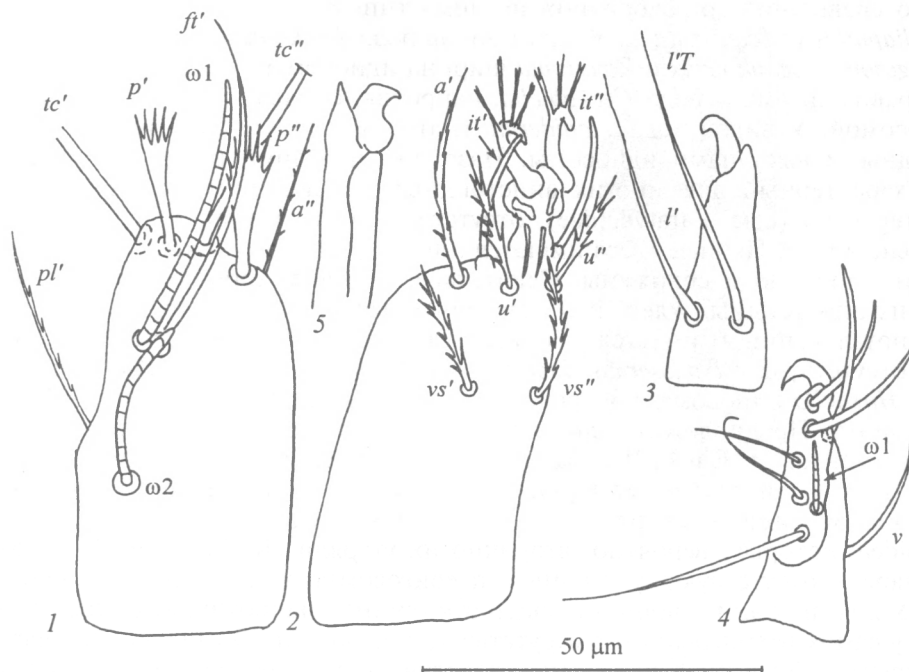


Рис. 3. Схема строения самки рода *Hirstiella*.

1, 2 — лапка I соответственно дорсально и вентрально; 3, 4 — лапка и голень пальп соответственно дорсально и вентрально.

Fig. 3. Scheme of structure of female of g. *Hirstiella*.

1, 2 — tarsus I dorsally and ventrally, respectively; 3, 4 — palpal tarsus and tibia dorsally and ventrally, respectively.

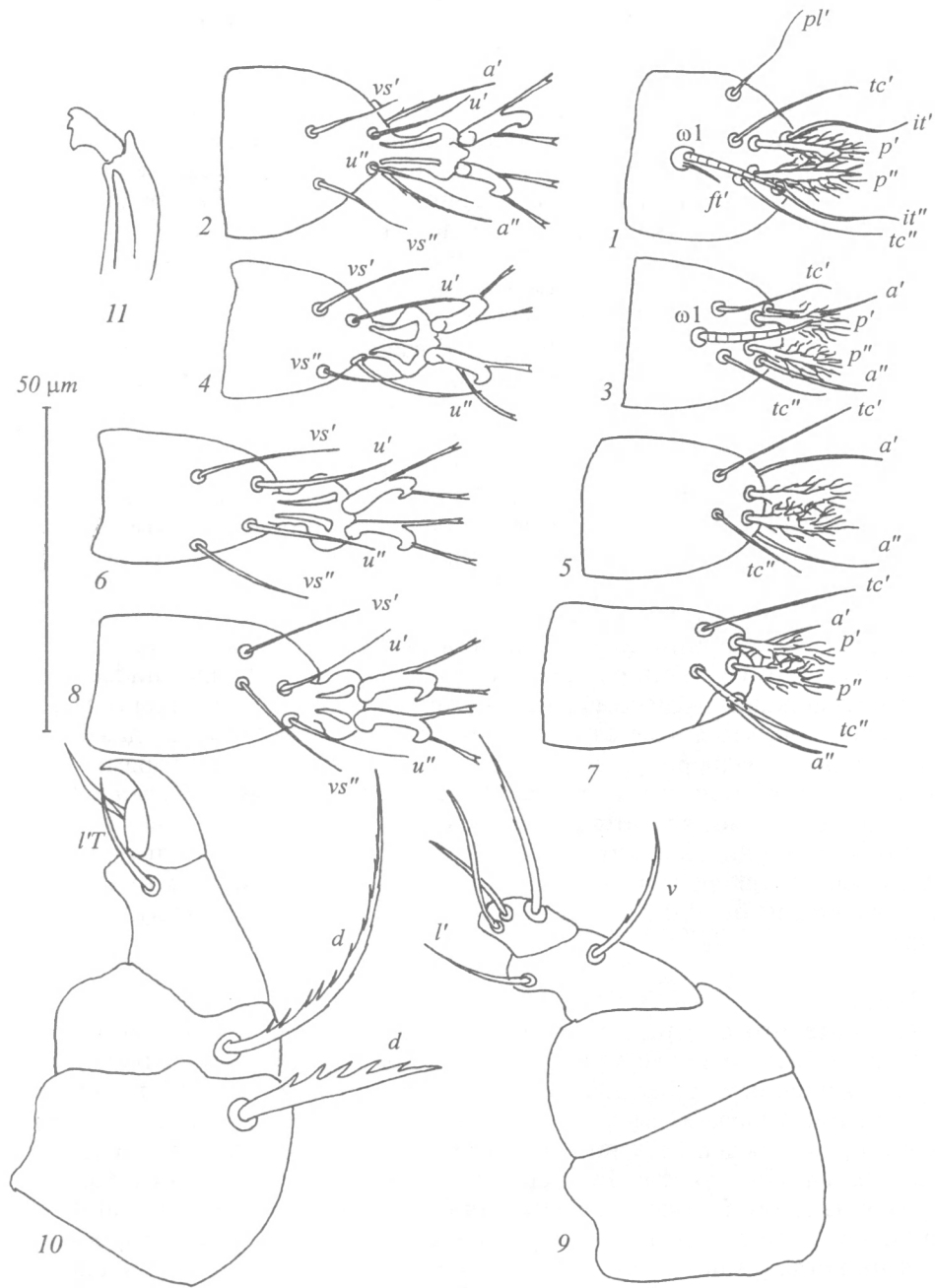


Рис. 4. Схема строения самки рода *Geckobia*.

1-8 — лапки I-IV соответственно дорсально и вентрально; 9, 10 — пальпа соответственно дорсально и вентрально; 11 — подвижный палец хелицер.

Fig. 4. Scheme of structure of female of g. *Geckobia*.

1-8 — tarsi I-IV dorsally and ventrally, respectively; 9, 10 — palp dorsally and ventrally, respectively; 11 — movable digit of chelicerae.

идиосомы, предложенная Гранжаном (Grandjean, 1939), была адаптирована для свободноживущих простигмат Китли (Kethley, 1999). Бекер (Baker, 1998) применила эту номенклатуру при описании нового вида рода *Hirstiella*. Проведенный анализ хетотаксии идиосомы у всех активных стадий жизненного цикла показал, что добавление аданальных щетинок, свойственных анистоидным клещам и некоторым низшим элеутеренгонам (сем. Paratydeidae), не происходит в онтогенезе птеригосоматид. Личинки родов *Hirstiella* и *Pimeliaphilus* несут щетинки *sxc* (расположены дорсально), *vi*, *ve*, *sci*, *sce*, *c1–3*, *d1*, *d2*, *e1*, *e2*, *f1*, *h1–2* и *ps1–3* (рис. 2). Трихоботрии отсутствуют. Гомологии опистосомальных щетинок надежно маркированы соответствующими купулами *ip* и *ih*. Щетинки *f2* и две пары агенитальных щетинок (*ag*) добавляются на стадии дейтонимфы. У взрослых самок появляется третья пара агенитальных и пара генитальных щетинок (*g*). У самцов щетинки *f2* отсутствуют, агенитальных щетинок одна пара, генитальные щетинки отсутствуют. У *Tequisistlana oaxacensis* Hoffmann et Sanchez, 1980, известного только по самкам, щетинки *f2* отсутствуют, в остальном их идиосомальный хетом сходен с таковым клещей вышеупомянутых родов. У видов родов *Ixodiderma* и *Scaphothrix* хетом сильно редуцирован, и гомологии щетинок сложно провести, опираясь только на оригинальные описания, без изучения всех активных стадий жизненного цикла. У видов родов *Geckobia*, *Geckobiella*, *Pterygosoma* и *Zonurobia* наблюдается неотрихия, щетинки часто расширены или, принимая листовидную форму, образуют пластрон, подобный таковому у личинок краснотелковых клещей (Trombiculidae), поэтому идентификация идиосомальных щетинок в этих родах сильно затруднена. Интересно, что в ряде случаев неотрихия распространяется даже на коксальные поля. Набор купул ограничен у птеригосоматид парами *ip* и *ih*. Купулы *ia* и *im*, описанные Бэкер (Baker, 1998), у самки *Hirstiella diolii* Baker, 1998, вероятно, являются артефактом, поскольку ни у одного из обследованных нами видов этого рода, ни в детальных описаниях других авторов эти купулы не наблюдались. У анистоидных клещей и многих низших и высших элеутеренгон купулы *ia* и *im* имеются, и общее число купул составляет 4 пары.

Ноги (рис. 1, 3–8; 3, 1, 2; 4, 1–8).

Ноги птеригосоматид состоят из 5 свободных члеников, бедра не подразделены на бази- и телофемур. У анистоидных клещей, за исключением водяных клещей сем. Libertiidae и Oxidae (Kethley, 1982), наблюдается четкое расчленение бедра. У высших элеутеренгон бедра цельные, хотя у многих Heterostigmata бедра всех ног (Tarsocheylidae и Heterocheylidae) или только 2 задних пар (Pyemotidae, Pygmephoridae и некоторые Podapolipidae) имеют борозду на месте бывшего сочленения бази- и телофемур (Lindquist, 1986). Когти ног у птеригосоматид несут перистые выросты. Такие выросты имеются на ногах у многих анистоидных клещей (Anystidae, Adamystidae) и некоторых элеутеренгон (Tuckerellidae, Tetranychidae и Barbutiidae). Эмподиум отсутствует у птеригосоматид, у анистоидных клещей он имеется, хотя и сильно редуцирован (рис. 1, 3–8; 3, 1, 2; 4, 1–8). Полностью отсутствует эмподиум у клещей сем. Pomerantziidae, которые в кладограмме Китли (Norton et al., 1993) принадлежат к низшим элеутеренгонам, и у паразитических клещей сем. Myobiidae, занимающих неясное таксономическое положение в пределах когорты Eleutherengona (Бочков, 2002). Амбулакры птеригосоматид хорошо развиты. Оригинальная номенклатура щетинок лапок ног была разработана для птеригосоматид Джеком (Jack, 1964). Однако у про-

стигматических клещей большее распространение получила номенклатура Гранжана (Grandjean, 1944), первоначально разработанная им для сем. Stigmaeidae. Эта номенклатура была применена к гетеростигматическим клещам (Lindquist, 1986), Raphignathoidea (Atyeo, 1963; Swift, 2001; Fan et al., 2003), Cheyletoidea (Kethley, 1970; Бочков, 2002) и Tetranychosidea (Quiros-Gonzalez, Baker, 1984; Lindquist, 1985). К птеригосоматидам эта номенклатура применяется нами впервые. Следует отметить, что в использовании этой номенклатуры разными авторами имеются некоторые расхождения. Так, щетинки лапок *a* и *pl*, в понимании Линквиста (Lindquist, 1986; см. также Norton, 1977), соответствуют щетинкам *pl* и *bl*, в понимании Этио (Atyeo, 1963) (щетинки *bl* у птеригосоматид отсутствуют). В настоящей работе мы следуем варианту, предложенному Этио (Atyeo, 1963). Хетом ног у птеригосоматид весьма консервативен, и его вариации, касающиеся в основном наличия/отсутствия соленидия $\omega 2$ и некоторых других щетинок, исследованы в работе Джека (Jack, 1964). Птеригосоматиды рода *Pimeliaphilus* демонстрируют наиболее полный или архаичный вариант хетотаксии (табл. 2; рис. 1, 3–8). Интересно отметить наличие итеральных щетинок *it*, свойственных всем без исключения птеригосоматидам (рис. 1, 4; 3, 2; 4, 1). Эти щетинки, появляющиеся в онтогенезе птеригосоматид на стадии дейтонимфы (табл. 2), известны среди элеутеренгон у некоторых Caligonellidae (Swift, 2001) и недавно обнаружены у представителей рода *Picobia* (Syringophilidae) (Bochkov et al., 2005). В настоящее время трудно понять, унаследовали птеригосоматиды эти щетинки от общего предка простигмат или их наличие есть результат реверсии и, следовательно, этот признак является синапоморфией данного семейства. Другим интересным моментом хетотаксии ног птеригосоматид, отмеченным только у видов рода *Pimeliaphilus*, является наличие у личинок соленидия ϕ на голених первых ног, который исчезает у последующих стадий развития. Подобный феномен у видов данного рода отмечался и ранее (Newell, 1971a; Vargas, Vargas, 1993). Ньювилл (Newell, 1971a) считал гомологичным соленидии ϕ голени I личинки соленидиям $\omega 2$ лапок I, появляющимся на стадии дейтонимфы, видя в этом пример уникальной «онтогенетической транспозиции». Причиной отсутствия соленидиев $\omega 2$ I («онтогенетических приемников» личиночных соленидиев ϕ I) у дейтонимф и взрослых клещей, относящихся к родам *Geckobia*, *Ixodiderma*,

Таблица 2

Хетотаксия ног I–IV у взрослых клещей рода *Pimeliaphilus*
Table 2. Setation of legs I–IV in adults of the genus *Pimeliaphilus*

Нога	I	II	III	IV
Лапка	<i>ff'</i> [md], (<i>tc</i>) [td], (<i>p</i>) [tdf], (<i>ii</i>) ^D [tld], (<i>a</i>) [tlm], (<i>u</i>) [tlv], <i>pl'</i> [alm], (<i>vs</i>) [blw], $\omega 1$, $\omega 2^D$	(<i>tc</i>), (<i>p</i>), (<i>a</i>), (<i>u</i>), (<i>vs</i>), $\omega 1$	(<i>tc</i>), (<i>p</i>), (<i>a</i>), (<i>u</i>), (<i>vs</i>), $\omega 1$	(<i>tc</i>) ^D , (<i>p</i>) ^D , (<i>a</i>) ^D , (<i>u</i>) ^D , (<i>vs</i>) ^D
Голень	<i>d</i> , (<i>l</i>), (<i>v</i>), ϕ^{D-}	<i>d</i> , (<i>l</i>), (<i>v</i>)	<i>d</i> , (<i>l</i>), (<i>v</i>)	<i>d</i> ^D , (<i>l</i>) ^D , (<i>v</i>) ^D
Колено	<i>d</i> , <i>l'</i> , <i>l''</i> ^D , (<i>v</i>) ^D , σ	<i>d</i> , <i>l'</i> , <i>l''</i> ^D , (<i>v</i>) ^D	<i>d</i> , (<i>l</i>) ^D	<i>d</i> ^D , (<i>l</i>) ^D
Бедро	<i>d</i> , (<i>l</i>), (<i>v</i>)	<i>d</i> , (<i>l</i>), (<i>v</i>)	<i>d</i> , <i>l'</i> , <i>v</i>	<i>d</i> ^D , <i>v</i> ^D
Вертлуг	<i>v</i>	<i>v</i> ^D	<i>v</i> ^D	<i>v</i> [♀]
Кокса	<i>1a</i> , <i>1b</i>	<i>2a</i> , <i>2b</i> ^D	<i>3a</i> ^D , <i>3b</i> ^D , <i>3c</i> ^D	<i>4c</i> [♀]

Примечание. В круглых скобках — парные щетинки; в квадратных скобках — название щетинок по: Jack, 1964; ^D — появляется у дейтонимфы; ^{D-} — исчезает у дейтонимфы; [♀] — появляется у самки, отсутствует у σ .

Pterygosoma, *Scalophothrix* и *Zonurobia*, Ньювелл считал отсутствие соленидиев ϕ I у их личинок. Однако личинки родов *Geckobiella* и *Hirstiella*, дейтонимфы и имаго которых подобно пимелиафилусам имеют соленидии ω 2, не были исследованы Ньювиллом (Newell, 1971a: p. 31). Согласно работе Бэкер (Baker, 1998) и нашим данным, в отличие от видов рода *Pimeliaphilus*, у клещей этих двух родов соленидии ϕ на всех стадиях жизненного цикла отсутствуют. Таким образом, наличие соленидиев ϕ I, вероятно, является уникальной чертой личинок рода *Pimeliaphilus*, и нет веских оснований считать эти соленидии гомологичными ω 2 I последующих стадий.

Характеризуя хетом ног птеригосоматид, можно заключить, что он в значительной мере редуцирован по сравнению не только с анистоидными клещами, включая паразитенгон (Grandjean, 1943; Кудряшова, 1998), но даже и многими высшими клещами когорты *Eleutherengona* (Atyeo, 1963; Lindquist, 1985, 1986).

РАЗВИТИЕ

Предличинка птеригосоматид представлена калиптостазой. Жизненный цикл напоминает таковой паразитенгон, личинки которых паразитируют на различных позвоночных и беспозвоночных хозяевах, протонимфа и тритонимфа являются калиптостазами, а дейтонимфа и взрослые клещи ведут хищный образ жизни и резко отличаются по своей морфологии от личинки (Шатров, 2000). Однако в отличие от этих клещей у птеригосоматид все активные стадии, личинка, дейтонимфа и имаго являются паразитами и имеют сходную морфологию. Развитие хетом ног птеригосоматид в онтогенезе представлено в табл. 2 на примере видов рода *Pimeliaphilus*. Личинка птеригосоматид, как и большинства других акариформных клещей, имеет 3 пары ног. Дейтонимфа отличается от личинки наличием 4 пар ног, гнатобазальных щетинок *n*, идиосомальных щетинок *f*2, *ag*1–2 (идентифицируются только у клещей с олиготрихичным хетомом). У личинок некоторых родов (*Hirstiella*) псевдоанальные щетинки *ps*1–3 отсутствуют и появляются на стадии дейтонимфы. У самки появляются щетинки *ag*3 и пара генитальных щетинок *g*. У самцов только 1 пара щетинок *ag*, щетинки *f*2 и *g* отсутствуют. Появляющиеся на четвертой паре ног самки щетинки *v* и *4c* отсутствуют у самца. Такой «ювенильный» хетом самцов косвенно подтверждает имеющиеся в работах по птеригосоматидам данные о линьке на самцов личинок и протонимф. Так, для некоторых видов родов *Geckobiella* и *Hirstiella* было показано, что линька на самца происходит на стадии личинки (Goodwin, 1954; Baker, 1998), а у клещей рода *Geckobia* — на стадии протонимфы (Kethley, 1982). Вероятно, линька на самцов на более ранних стадиях жизненного цикла является общей чертой представителей семейства.

Калиптостазы клещей рода *Pimeliaphilus* отличаются по своему строению от таковых у других известных птеригосоматид. Калиптостазы пимелиафилусов имеют развитые, но не расчлененные конечности, несущие щетинки и выраженную гнатосому (Newell, 1971b; Vargas, Vargas, 1993; наши данные). Тогда как у калиптостаз остальных птеригосоматид ноги и гнатосома представлены лишь короткими выростами, и хетотаксия полностью отсутствует (Baker, 1998; наши данные).

У большинства высших элеутеренгон жизненный цикл включает только 2 нимфальные стадии, но наличие 3 нимфальных стадий доказано для *Myobiidae* (Bochkov, Labrzycka, 2003) и *Tuckerellidae* (Quiros-Gonzales, Baker, 1984).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение Pterygosomatidae с представителями когорт Anystina и Eleutherengona показывает, что по своей морфологии эти клещи, несомненно, принадлежат к элеутеренгонам. Хетотаксия идиосомы и ног птеригосоматид напоминает таковую высших элеутеренгон подкогорты Raphignathae отсутствием трихоботрий и аданальных щетинок и сильно редуцированным хетомом ног. Наличие эдеагуса у самцов птеригосоматид, структуры, отсутствующей у анистоидных клещей, генитальное и анальное отверстия, сближенные у самок и слитые у самцов, отсутствие назо- и сеюгальной борозд, редукция купул и генитальных папилл, цельные бедра ног — все это говорит о несомненной близости птеригосоматид к высшим элеутеренгонам. Сходства этих клещей с Anystina, заключающиеся в строении хелицер и перитрем, скорее всего имеют конвергентный характер или являются симплезиоморфиями, унаследованными от общего простигматического предка. Следует отметить также сильно редуцированный состав хетома гнатосомы, которая по сравнению с большинством анистоидных клещей лишена щетинок хелицер и адоральных щетинок. Скорее всего, Pterygosomatidae представляет собой самостоятельную, рано обособившуюся эволюционную ветвь когорты Eleutherengona, точное родство которой с другими представителями когорты пока не удастся установить.

Птеригосоматиды являются морфологически четко очерченной группой, что явно свидетельствует об их монофилетическом происхождении. Монофилия птеригосоматид базируется прежде всего на особенностях их жизненного цикла и хетоме гнатосомы и ног (Jack, 1964); особенно яркими апоморфиями этого семейства по отношению к высшим элеутеренгонам являются редукция эупатидиев *act* на лапках пальп, адоральных и гнатоабазальных щетинок *n*, а также соленидиев *φ* на голеньях всех ног (за исключением личинок рода *Pimeliaphilus*). Попытки вывести род *Pimeliaphilus* из состава птеригосоматид не имеют, на наш взгляд, оснований. Так, Вайнштейн (1978) не привел никаких аргументов для выделения рода *Pimeliaphilus* в отдельное семейство, но можно предположить, что он руководствовался отличиями в экологии этих клещей, поскольку это единственный род в семействе, связанный с членистоногими. Джек (Jack, 1961) относил *Pimeliaphilus* к сем. Raphignathidae. Согласно этому автору, признаком, объединяющим данных клещей, является наличие колющих подвижных пальцев хелицер. На самом деле, виды рода *Pimeliaphilus* и рафигнатиды резко отличаются друг от друга хетотаксией ног и гнатосомы, строением базальных члеников хелицер, которые у рафигнатид сближены и демонстрируют явную тенденцию к сращению друг с другом, строением пальп (у рафигнатид отсутствует «thumb-claw» комплекс) и многими другими признаками. Кроме того, пимелиафилусы обладают типичным птеригосоматидным жизненным циклом. Наконец, прямые и зазубренные на концах подвижные пальцы хелицер этих клещей (рис. 1, I) легко выводятся из зазубренных и укороченных пальцев остальных птеригосоматид (рис. 4, II). Различие в строении подвижных пальцев хелицер вызвано, по нашему мнению, различиями в условиях паразитирования этих клещей, связанных с такими разными хозяевами, как членистоногие и ящерицы.

Виды рода *Pimeliaphilus* обладают наиболее полным хетомом и близки к «свободноживущему» облику. Они паразитируют в различных частях света в основном на скрытноживущих артроподах, таких как скорпионы, многоножки, тараканы, клопы сем. Reduviidae и некоторые другие насекомые.

Единичные находки этих клещей были сделаны непосредственно из почвы (Oliver, 1977). Наиболее вероятно, что предки семейства перешли от свободного образа жизни первоначально к паразитизму на артроподах и уже с этих хозяев на предков современных ящериц.

Мы признательны доктору биологических наук С. В. Миронову (ЗИН РАН) за ценные советы при подготовке рукописи.

Данное исследование поддержано грантом Российского фонда фундаментальных исследований (№ 03-04-49072) и грантом U. S. National Science Foundation DEB-0118766 (PEET — Partnerships for Enhancing Expertise in Taxonomy).

Список литературы

- Бочков А. В. Классификация и филогения клещей надсемейства Cheyletoidea (Acari, Prostigmata). Энтотомол. обозр. 2002. Т. 81. С. 488—513.
- Вайнштейн В. А. О системе водяных клещей и их месте в подотряде Trombidiformes. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 1965. Т. 8. С. 66—83.
- Вайнштейн В. А. Система, эволюция и филогения тромбидиформных клещей / В кн.: М. С. Гильяров (ред.). Определитель обитающих в почве клещей. М.: Наука, 1978. С. 228—245.
- Кудряшова Н. И. Клещи краснотелки (Acariformes, Trombiculidae) Восточной Палеарктики. КМК Scientific Press Ltd. 1998. 342 с.
- Шатров А. Б. Краснотелковые клещи и их паразитизм на позвоночных животных. Тр. Зоол. ин-та. СПб., 2000. 330 с.
- Atyeo W. New and redescribed species of Raphignathidae (Acarina) and a discussion of the chaetotaxy of the Raphignathidae // Journ. Kans. Entomol. Soc. 1963. Vol. 36. P. 172—186.
- Baker A. A new species of Hirstiella Berlese (Acari: Pterygosomatidae) from captive rhinoceros iguanas, *Cyclura cornuta* Bonnaterre (Reptilia: Iguanidae) // Syst. Appl. Acarol. 1998. Vol. 3. P. 183—192.
- Bertrand M., Modry D. The role of mite pocket-like structures on *Agama caudospinosa* (Agamidae) infested by *Pterygosoma livingstonei* sp. n. (Acari: Prostigmata: Pterygosomatidae) // Folia Parasitologica. 2004. Vol. 51. P. 61—66.
- Bertrand M., Paperna I., Finkelman S. Pterygosomatidae: descriptions and observations on the genera *Pterygosoma*, *Geckobia*, *Zonurobia* and *Hirstiella* (Acari: Actinedida) // Acarologia. 1999. Vol. 40. P. 275—304.
- Bochkov A. V., Labrzycka A. A revision of the European species of the genus *Myobia* von Heyden, 1826 (Acari: Myobiidae) // Acta Parasitol. 2002. Vol. 48. P. 24—40.
- Bochkov A. V., Mironov S. V. Two new species of the genus *Geckobia* (Acari: Pterygosomatidae) from geckons (Lacertilia: Gekkonomorpha) with a brief review of host-parasite associations of the genus // Russian Journ. of Herpetology. 2000. Vol. 7. P. 61—68.
- Bochkov A. V., Williams G., Proctor H. Record of *Picobia zumpti* (Acari: Syringophilidae) from quills of the rock pigeon in North America // Belgian Journ. of Entomology. 2005. Vol. 7. P. 121—127.
- Cruz de la J. Sistemática de la familia Pterygosomatidae (Acarina: Prostigmata), con la descripción de un Nuevo genero y especie // Poeyana. 1984. Vol. 278. P. 1—22.
- Davidson J. A. A new species of lizard mite and a generic key to the family Pterygosomatidae // Proc. Ent. Soc. Wash. 1958. Vol. 60. P. 75—79.
- Fan Q.-H., Walter D. E., Proctor H. C. A review of the genus *Ledermuelleriopsis* Willmann (Acari: Prostigmata: Stigmaeidae) // Invert. Syst. 2003. Vol. 17. P. 551—574.
- Grandjean F. Les segments postlarvaires de l'hysterosoma chez les oribates (Acariens) // Bull. Soc. Zool. France. 1939. Vol. 64. P. 273—284.
- Grandjean F. Le développement postlarvaire d'«Anystis» // Mem. Mus. Nat. Hist. Nat. 1943. Vol. 18. P. 33—77.
- Grandjean F. Observations sur les Acariens de la famille des Stigmaeidae // Arch. Sci. Phys. Nat. 1944. Vol. 26. P. 103—131.
- Grandjean F. Au sujet de l'organe de Claparede, des eupathides multiples et des taenidies mandibulaires chez les Acariens actinochitineux // Arch. Sci. Phys. Nat. 1946. Vol. 28. P. 63—87.

- Grandjean F. L'origine pileuse des mors et la chaetotaxie de la mandibule chez les Acariens actinochitineux // *Compt. r. s. Acad. Sci.* 1947. Vol. 224. P. 1251—1254.
- Goodwin H. Observations on the biology of the lizard mite, *geckobiella texana* (Banks) 1904 (Acarina: Pterygosomatidae) // *Journ. of Parasitology.* Vol. 40. P. 54—59.
- Hoffmann A., Sanchez O. Genero y especie nuevos dew un acaro parasito de lagartijas (Acarida: Pterygosomatidae) // *Ann. Esc. Nac. Cien. Biol.* 1980. Vol. 23. P. 97—107.
- Jack K. M. A re-examination of the genera *Pimeliaphilus* Tragardth, 1905 and *Hirstiella* Berlese, 1920 (Acari; Prostigmata) // *Ann. Mag. Nat. Hist.* 1961. Vol. 13. P. 305—314.
- Jack K. M. Leg-chaetotaxy with special reference to the Pterygosomatidae (Acarina) // *Ann. Natal. Mus.* 1964. Vol. 16. P. 152—171.
- Kethley J. B. A revision of the family Syringophilidae (Prostigmata: Acarina) // *Contr. Amer. Entomol. Inst.* 1970. Vol. 5. P. 1—76.
- Kethley J. B. Prostigmata / Ed. by S. B. Parker. Synopsis and classification of living organisms // McGraw-Hill Inc. New York, 1982. Vol. 2. P. 117—146.
- Kethley J. B. Acarina: Prostigmata. (Actinedida) / Ed. by D. L. Dindal. Soil Biology Guide. Wiley and Sons. New York, 1990. P. 667—754.
- Krantz G. W. A manual of Acarology (2nd edition). Oregon State University Bookstores. Corvallis, 1978. 509 p.
- Lawrence R. F. Family Pterygosomatidae / Ed. by F. Zumpt. The arthropod parasites of vertebrates in Africa south of the Sahara. Publications of the South African Institute for Medical Research. Johannesburg, 1961. Vol. 9. P. 102—110.
- Lindquist E. E., Chapter I. I. Anatomy, phylogeny and systematics I. I. I. Externasl anatomy / Ed. by W. Helle, M. W. Sabelis. Spider mites. Their biology, natural enemies and control. Elsevier, Amsterdam, 1985. P. 3—28.
- Lindquist E. E. The world genera of Tarsonemidae (Acari: Heterostigmata): a morphological, phylogenetic, and systematic revision, with a reclassification of the family group taxa in the Heterostigmata // *Mem. Emtomol. Soc. Can.* 1986. Vol. 136. P. 1—517.
- Newell I. M. Solenidial transposition in *Pimeliaphilus* (Acari, Pterygosomatidae) and its potential systematic significance / Ed. by M. Daniel, B. Rosicky. Proceedings of the 3th International Congress of Acarology. Academia, Prague, 1971a. P. 789—795.
- Newell I. M. The protonymph of *Pimeliaphilus* (Pterygosomatidae) and its significance relative to the calyptostases in the Parasitengona / Ed. by M. Daniel, B. Rosicky. Proceedings of the 3th International Congress of Acarology. Academia, Prague, 1971b. P. 299—302.
- Norton R. A. A review of F. Grandjean's system of leg chaetotaxy in the Oribatei and its application to the Damaeidae / Ed. by D. L. Dindal. Biology of oribatid mites. State University of New York, Syracuse, 1977. P. 33—61.
- Norton R. A., Kethley J. B., Johnston D. E., O'Connor B. M. Phylogenetic perspectives on genetic systems and reproductive modes of mites / Ed. by D. L. Wrensch, M. A. Ebbert. Evolution and diversity of sex ratio in insects and mites. Chapman et Hall. New York; London, 1993. P. 8—99.
- Oliver P. G. New species of the genus *Pimeliaphilus* (Acari: Pterygosomatidae) from South-West Africa // *Phytophylactica.* 1977. Vol. 9. P. 29—40.
- Quiros-Gonzales M. J., Baker E. W. Idiosomal and leg chaetotaxy in the Tuckerellidae Baker et Pritchard: ontogeny and nomenclature / Ed. by D. A. Griffiths, C. E. Bowman. Proceedings of the 6th International Congress of Acarology. Ellis Horwood Limited. Chichester, 1984. P. 166—173.
- Swift S. F. The leg chaetotaxy of Caligonellidae (Prostigmata: Raphignathoidea) / Ed. by R. B. Halliday, D. E. Walter, H. C. Proctor, R. A. Norton, M. J. Colloff. Proceedings of the 10th International Congress of Acarology. CSIRO Publishing. Melbourne, 2001. P. 242—249.
- Vargas J. C., Vargas M. V. Anatomia externa de los estadios inmaduros de *Pimeliaphilus zeledoni* (Acari: Pterygosomatidae) // *Rev. Biol. Trop.* 1993. Vol. 41. P. 111—120.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург,
Museum of Zoology University of Michigan,
Ann Arbor

Поступила 22 XII 2005

A REVIEW OF THE EXTERNAL MORPHOLOGY
OF THE FAMILY PTERYGOSOMATIDAE
AND ITS SYSTEMATIC POSITION WITHIN THE PROSTIGMATA
(ACARI: ACARIFORMES)

A. V. Bochkov, B. M. OConnor

Key words: Pterygosomatidae, morphology, phylogeny, parasitic mites, Eleutherengona, Prostigmata.

SUMMARY

According to the traditional views mites of the family Pterygosomatidae belong to the cohort Anystina (Krantz, 1978; Kethley, 1982). Kethley (1982), however, noted similarities between these mites and representatives of the cohort Eleutherengona. In the tree diagram suggesting relationships among higher taxa Prostigmata proposed by Kethley (in Norton et al., 1993) this family derives from the eleutherengone clade. However, the characters and ranges of taxa upon which Kethley's hypothesis was based were not stated. In this paper, the external morphology of pterygosomatid mites is analyzed. The data provide strong evidence supporting a close relationship between Pterygosomatidae and the «higher» eleutherengone mites (Raphignathae and Heterostigmata). The setation of Pterygosomatidae is similar that of Raphignathae by the absence of trichobothria, adanal setae, and by the strongly reduced leg setation. In these mites, as in the «higher» eleutherengones (Raphignathae) an aedeagus is present, in females, the genital and anal openings are situated close to each other and are covered by a pair of common folds, in males these openings are fused, the leg femora are not separated onto basi- and telofemur, the naso, sejugal furrow, genital papillae, and the larval Claparede's organs are absent. Some similarities in the structure of the gnathosoma and the chelicerae with Anystina (including Parasitengona) are, probably, symplesiomorphies or convergently developed. Moreover, in pterygosomatids, the gnathosomal setation is represented by a single pair of gnathobasal setae, and the cheliceral and adoral setae, present in anystoid mites and early derivative eleutherengones, are absent. We believe, therefore, that Pterygosomatidae is a separate branch within the cohort Eleutherengona. Its exact position is, however, still unclear. Among pterygosomatid genera, mites of the genus *Pimeliaphilus*, which possess the maximal setation, are closest to the «freeliving» habitus. These mites are known from different parts of the world parasitizing mostly secretively living arthropods. We suggest that ancestors of the family were initially associated with arthropods and parasitism of pterygosomatids on lizards is the result of host switching from arthropods to these hosts.