

УДК 576.895.2

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ПАЗАРИТИЗМА У НАСЕКОМЫХ И КЛЕЩЕЙ НА НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

© Ю. С. Балашов

Совместное существование наземных позвоночных и членистоногих продолжалось более 200 млн лет и за этот период могли многократно и независимо возникать разные формы паразитизма. Важную роль в происхождении паразитизма во многих семействах клещей и насекомых играло обитание в убежищах хозяев — нидиколия. Первым этапом в эволюции паразитизма стал переход нидиколов к постоянной жизни в норах и гнездах мезозойских млекопитающих и птиц. Следующей эволюционной ступенью была смена разных форм схизофагии на регулярное питание продуктами жизнедеятельности или мертвыми частями организма. Дальнейшим шагом стало поедание частей тела, и в первую очередь кожи, волос и перьев, поверхностных железистых выделений и капелек крови. Заключительным этапом стало приобретение способности к повреждению кожи и высасыванию крови позвоночного. В нескольких таксонах астигматных клещей паразитизм возник из форезии, благодаря приобретению гипопусом способности поглощать питательные вещества из волосяных фолликулов или подкожных тканей хозяев через поверхность кутикулы.

Вторым путем возникновения паразитизма был переход предков нескольких семейств двукрылых к гематофагии на позвоночных в открытых местообитаниях. Высоко подвижные двукрылые с колюще-сосущим или лижущим ротовым аппаратом смогли перейти от случайных проколов кожи или подлизывания крови, гноя или слизи к облигатной гематофагии.

Эволюция некоторых таксонов членистоногих ограничилась преимущественным доминированием пространственных связей у многих астигматных клещей или трофических связей в форме микрохищничества среди кровососущих двукрылых.

Кровососущие и паразитические членистоногие представляют собой одну из наиболее многочисленных и распространенных экологических групп пиривок животного мира. Среди насекомых паразиты наземных позвоночных представлены отрядами пухоедов, вшей, блох, многими семействами двукрылых и клопов, а в редких случаях мелкими таксонами из отрядов ухверток, жуков и чешуекрылых. Из Asarina паразитами являются иксододные клещи и многие семейства гамазовых, простигматных и астигматных клещей.

Специфические особенности паразитизма членистоногих на наземных позвоночных были впервые детально рассмотрены В. Н. Беклемишевым (1951, 1954), заложившим своими статьями основы сравнительной и эволюционной паразитологии. Многие таксоны насекомых и клещей в полной мере или частично отвечают классическому определению паразитов, впервые сформулированному В. А. Догелем (1947). Согласно этому определению, к па-

разитам относят животных, находящихся в антагонистическом симбиозе с другими животными организмами, которые они используют в качестве источника пищи, среды обитания и на которых частично или полностью возлагают регуляцию своих отношений с внешней средой. Большая часть паразитических членистоногих представлена временными или постоянными эктопаразитами и редко эндопаразитами. Некоторые группы кровососущих насекомых остались свободноживущими организмами, связанными с позвоночными преимущественно как с источниками пищи (большинство кровососущих двукрылых). Напротив, для перьевых клещей и пухоедов, являющихся высоко специализированными постоянными обитателями оперения птиц, организм хозяина служит в первую очередь средой обитания и в меньшей степени источником пищи. В подобных случаях бывает затруднительно провести границы между паразитизмом, микрохищничеством, комменсализмом и другими формами симбиоза.

Большинство таксонов рецентных паразитических членистоногих представлено высоко специализированными формами, обладающими совершенными морфологическими, экологическими, физиологическими и биохимическими адаптациями к паразитизму на наземных позвоночных животных. Адаптации к паразитизму в разных таксонах насекомых и клещей могут иметь значительное конвергентное сходство. Эти адаптации реализованы на разной морфофизиологической основе у филогенетически не родственных групп, имеющих разный исторический возраст. Проблемы возникновения и эволюции паразитизма у насекомых и клещей достаточно часто обсуждались в литературе, но предлагаемые гипотезы в значительной степени умозрительны.

Существующие гипотезы возможных путей возникновения и эволюции паразитизма у насекомых и клещей опираются на данные сравнительной паразитологии. Наиболее детально подобный подход к решению проблемы был предложен В. Н. Беклемишевым (1951, 1954) и многие из полученных им заключений актуальны и в настоящее время. В дальнейшем в этом плане достаточно подробно были исследованы кровососущие двукрылые (Чайка, 1997, 1998), насекомые-эктопаразиты (Marshall, 1981) и эктопаразиты млекопитающих (Kim, 1985a). Результаты этих исследований были обобщены Ю. С. Балашовым (1982), но за последние 20 лет значительно расширились и изменились наши представления об особенностях паразитизма у клещей. Новые палеонтологические находки существенно уточнили абсолютный возраст возникновения паразитизма в некоторых семействах насекомых и клещей. Определенные коррективы в существующие гипотезы коэволюции паразитов и их хозяев внесло использование методов кладистики (Page, 1993; Mironov, Wauthy, 2005). Несмотря на появление новых подходов и методов исследований, сравнительно-паразитологический анализ возможных путей эволюции паразитизма по-прежнему представляется наиболее перспективным.

Палеонтологические данные. Палеонтология из-за неполноты и фрагментарности ископаемых остатков не раскрывает последовательных этапов эволюции отрядов и семейств паразитов. Однако даже немногочисленные находки вымерших организмов остаются единственными прямыми доказательствами абсолютного возраста паразитических клещей, насекомых и их хозяев.

Синапсидные рептилии, ставшие предками млекопитающих, появились 300 млн лет назад в палеозое. Ископаемые остатки наиболее примитивных млекопитающих известны из триаса и имеют возраст около 220 млн лет.

Для первых мезозойских млекопитающих (*Sinocodontidae*, *Docodonta*, *Morganocodonta*), юрских *Multituberculata*, *Trinocodonta*, *Monotremata* и появившихся в меловой период примитивных предков сумчатых и плацентарных млекопитающих были характерны мелкие размеры тела. Большинство их имели вес тела 5—20 г и немногие до 500 г и более. Предполагают, что эти зверьки были энтомофагами, некрофагами или фитофагами, жили в норах и имели ночную активность. Только после вымирания крупных рептилий в конце мелового периода эволюция многих отрядов млекопитающих пошла в направлении увеличения размеров тела, и в эоцене они стали доминирующими наземными животными (Kielan-Jaworowska et al., 2004). Птицы возникли в позднем триасе, а в конце мелового периода уже существовали современные отряды морских и околородных птиц — гагарообразных, трубконосых, пеликанообразных и ржанкообразных. Большинство современных отрядов птиц начинает свою историю уже с начала палеогена в палеоцене—олигоцене (Курочкин, 1993).

Из насекомых наиболее древними отрядами эктопаразитов считают пухоедов и вшей. Их общими предками считают сеноедообразных (*Psocoidea*), которые известны с ранней перми. Ископаемые остатки вшей пока известны только с промерзших трупов сусликов из плейстоцена Сибири и, возможно, из эоценового янтаря Прибалтики и мало отличаются от рецентных форм (Kim, 1985b).

Ископаемые остатки клопов надсемейств *Cirnicidoidea* и *Reduvidae*, являющихся предками 2 рецентных семейств кровососов, известны начиная с юры. В еще меньшей степени палеонтология проясняет происхождение и ранние эволюции отряда блох (Traub, 1985; Lewis, Grimaldi, 1997). Ископаемые остатки блох немногочисленны и представлены близкими к современным видам родов *Palaeopsylla* из балтийских янтарей и *Pulex larimerius* из миоценовых доминиканских янтарей.

Отряд двукрылых, по палеонтологическим данным, возник в триасе и в конце этого периода уже был распространен по всей территории суши. Предки кровососущих семейств — *Culicomorpha* впервые появляются в юре. Они имели водных личинок и обладали на имагинальной фазе колющим ротовым аппаратом. Из рецентных семейств, входящих в состав *Culicomorpha*, наибольшей древностью, вероятно, обладают мокрецы, самые ранние остатки которых известны из нижнего мела (возраст около 130—140 млн лет). Ископаемые остатки мошек немногочисленны, встречаются начиная с юры и особенно мела. Несколько видов рецентного рода *Simulium* описаны из балтийских янтарей (Evenhuis, 1994).

Наиболее древние формы, близкие по строению к комарам, известны из мела и юры (150—180 млн лет), а собственно комары появляются в эоценовых янтарях. Из янтарей описано более 20 видов, без сомнений относимых к современным родам *Aedes*, *Anopheles*, *Culex*, *Culiseta*, *Mansonia* и др. Ископаемые москиты известны с раннего мела и юры, но их остатки наиболее многочисленны начиная с третичного периода.

Наряду с древними таксонами *Nematocera* имеются и достаточно молодые семейства кровососущих *Brachycera*. Ископаемые остатки слепней могут иметь возраст несколько десятков миллионов лет. Наибольшей молодостью обладают *Muscidae*, остатки которых обнаруживают начиная с олигоцена, а род *Musca* известен только с плейстоцена (Evenhuis, 1994).

Палеонтологические данные по клещам очень ограничены и не проясняют картину их происхождения. Несомненно, что это одна из древнейших групп наземных беспозвоночных, предки которой существовали уже в на-

чале палеозоя. Исключительно древние иксодоидные клещи. Уже в мелу 65—100 млн лет назад существовали 2 рецентных рода иксодоидей — *Carios* и *Aponomma*, а в эоцене 30—40 млн лет назад к ним добавились виды родов *Amblyomma*, *Ixodes*, *Hyalomma* и *Ornithodoros* (La Fuente, 2003). Общая предковая группа аргасовых и иксодовых клещей могла существовать до начала мелового периода (Балашов, 2004). В то же время в некоторых семействах клещей-нидикололов паразитизм возникает на уровне отдельных видов или родов и в настоящее время.

Новейшие находки ископаемых организмов увеличили возраст многих таксонов наземных позвоночных и членистоногих на десятки миллионов лет. Предки паразитических клещей и насекомых, также как примитивные млекопитающие и птицы существовали уже в начале мезозоя и, по-видимому, с этого времени стали формироваться разнообразные формы связей между наземными позвоночными и членистоногими.

Развитие паразитизма из нидиколии. Для многих таксонов мелких насекомых и клещей постоянные контакты с позвоночными легче всего могли возникать в разнообразных типах нор и гнезд млекопитающих и птиц. Анализ возможных путей происхождения и эволюции паразитизма членистоногих на наземных позвоночных позволяет предположить, что начальные этапы перехода их к паразитизму могли происходить в убежищах будущих хозяев.

Норы представляют уникальные местообитания, которые обладают собственным микроклиматом с более высокой влажностью и меньшими амплитудами температур, чем на поверхности почвы. Эти микробиотопы также отличаются повышенной концентрацией органического вещества в форме растительной подстилки, гниющих остатков пищи хозяев, помета и других продуктов жизнедеятельности. Микроклимат гнезд и нор во многом сходен с таковым в полостях внутри почвы и благоприятствовал переходу к жизни в них разных групп почвенных членистоногих. Предки паразитических клещей и, возможно, вшей и пухоедов первоначально были почвообитающими организмами. После появления нор позвоночных они стали постоянными местообитаниями для многих групп насекомых и клещей.

В норах сформировались микробиоценозы из хозяина и связанных с ним экологических групп беспозвоночных, называемых нидиколами. Среди нидикололов потенциальными кандидатами для перехода к паразитизму могли быть свободноживущие хищники (гамазовые клещи) и схизофаги (астигматные клещи, сеноеды). Мелкие размеры тела нидикололов благоприятствовали их переходу к жизни на теле хозяев нор. При подобном пути эволюции первыми формировались пространственные и вторыми — трофические связи с хозяевами (Балашов, 2000).

Подземные ходы и норы впервые обнаружены у ископаемых цинодонтов, которые жили в мезозое 250 млн лет назад и считаются близкими предками млекопитающих (Damiani et al., 2003). По-видимому, строительство подземных ходов и нор было важным направлением эволюции многих линий ископаемых и рецентных млекопитающих. Обитание в подземных норах разной степени сложности свойственно большинству видов грызунов, многим насекомоядным и зайцеобразным и, несомненно, унаследовало от предков этих отрядов.

Многомиллионный период существования нор предоставил достаточно времени для заселения этих биотопов представителями многих таксонов насекомых и клещей, определил направления эволюции обитающих в них сообществ членистоногих. Нидиколия создала возможности перехода к пара-

зитизму по нескольким эволюционным направлениям. В результате сформировались жизненные формы гнездово-норовых кровососов, временных эктопаразитов, постоянных эктопаразитов и эндопаразитов. Этот путь, однако, не привел к появлению гематофагов-микрохищников.

При переходе к постоянному обитанию на теле птиц и млекопитающих у Mallophaga, ухверток и жуков сохранился исходный тип грызущего ротового аппарата. Он не пригоден для прокалывания кожи и высасывания крови, так что эволюция трофических связей этих насекомых остановилась на стадии схизофагии. Пищу власоедов и пухоедов составляют частицы перьев, эпидермиса и реже кожные выделения, включая и поверхностные капельки крови. Только у Anoplura важнейшим этапом эволюционного прогресса стало преобразование грызущего ротового аппарата в колюще-сосущий и смена кератофагии на высасывание крови из кровеносных сосудов млекопитающих (Kim, 1985b).

Большое значение для понимания начальных этапов возникновения и развития паразитизма из нидиколии представляют Acarina. Из них особенно перспективны гамазовые клещи (Gamasina). Гамазиды представляют многочисленную группу паразитиформных клещей, значительную часть видов которой составляют свободноживущие хищники, обитающие в почве и растительной подстилке. Многие виды гамазид встречаются в норах и гнездах и являются обязательными компонентами этих экосистем (Тагильцев, Тарасевич, 1982; Нельзина, Протопопян, 1987). Некоторые из них также сохранили способность к жизни в почве и мигрируют из гнезд по мере их разрушения в почву и растительный опад (Хомяков, 1967). Возникновению паразитизма у гамазовых клещей способствовала легкость миграции из почвы и растительной подстилки в норы и гнезда позвоночных. Важным этапом перехода от нидиколии к паразитизму стало развитие смешанного типа питания с включением в рацион капельной крови позвоночных. Дальнейшему развитию гематофагии благоприятствовал мало специализированный тип ротового аппарата гамазид. Их ротовые органы пригодны не только для поедания мелких членистоногих, но и для нанесения поверхностных повреждений на кожных покровах хозяев.

Почти все паразиты наземных позвоночных представлены монофилетической линией Dermanyssoidea (13 семейств и более 600 видов). Полагают, что современная система Dermanyssoidea отражает адаптивную радиацию этих клещей к разным таксонам хозяев, местообитаниям на их теле и видам пищи (Radovsky, 1994). Переход от нидиколии к паразитизму сопровождался разнообразными адаптациями к паразитированию на разных группах млекопитающих, птиц и рептилий. Эволюция гамазид шла в направлении освоения новых групп хозяев, а также адаптации к обитанию в разных типах местообитаний на их теле. Среди клещей-дерманиссид выявлено много переходных форм между свободноживущими хищниками-нидиколами и временными паразитами, а также между временными и постоянными паразитами, эктопаразитами и эндопаразитами. Существование переходных форм между свободноживущими и паразитическими группами не всегда связано с молодостью этих паразитарных систем. Можно предположить, что достаточно стабильные условия существования в гнездах и отсутствие сильной конкуренции в определенных экологических нишах позволили законсервировать многие архаичные особенности трофических и иных связей с хозяевами нор.

Среди 11 паразитарных семейств подотряда Prostigmata только сем. Cheyletidae представлено свободноживущими (230 видами) и паразитическими

видами (80). Свободноживущие виды — энтомофаги и акарофаги, высасывающие свои жертвы и обитающие в почве, на растениях и в пищевых запасах. Часть этих клещей — нидиколы, живущие в гнездах млекопитающих и птиц. Нидиколия предков этих клещей способствовала переходу части видов к паразитизму. Предполагают (Бочков, 2004), что паразитизм на млекопитающих и птицах возникал в этом семействе независимо и многократно.

Сохранилось много примитивных форм, иллюстрирующих возможные этапы переходов от свободного существования к паразитизму. Хищные виды рода *Cheyletiella* часто встречаются в шерсти млекопитающих и поедают в ней другие виды артропод. Виды родов *Cheletosoma*, *Cheletoides*, *Cheletopsis* являются хищниками-комменсалами, которые обитают внутри очинов перьев птиц и питаются живущими там же другими паразитическими клещами. Некоторые виды стали постоянными экопаразитами млекопитающих (*Cheyletiella*, *Eucheuletiella*) и птиц (*Bakereicheyla*). Они прокалывают кожу и питаются лимфой хозяев (Nutting, 1985). Колюще-сосущий ротовой аппарат свободноживущих предков обеспечил легкость перехода к паразитизму путем прокалывания кожи хозяина и высасывания крови, лимфы и содержимого клеток (Акимов, Горголь, 1990). Другие семейства Cheyletoidea (Demodicidae, Psorergatidae, Syringophyllidae, Napirhynchidae, Cloacaridae) представлены специализированными постоянными паразитами. Каждое из этих семейств монофилетического происхождения сформировалось в процессе адаптивной радиации и занимает строго определенные экологические ниши по отношению к своим хозяевам. Примитивные формы, переходные к паразитизму, в этих группах не сохранились.

С норами и гнездами млекопитающих и птиц и связаны начальные этапы эволюции паразитизма у клещей подотряда Astigmata (OConnor, 1994). Нидиколия наиболее распространена в надсем. Glyciphagoidea. Эти клещи питаются продуктами жизнедеятельности позвоночных (помет, остатки или запасы пищи, трупы хозяев), материалами самой норы, гифами и спорами грибов, микроорганизмами. Расселение многих астигматид осуществляется пассивным переносом на теле других более крупных животных — путем форезии.

Среди астигматид, связанных с наземными позвоночными, предполагают существование двух главных эволюционных направлений развития паразитизма. Первый путь был связан с форезией гипопусов (дейтонимф), которая приобрела уникальное значение в возникновении и эволюции паразитизма у Astigmata (Fain, 1969; Fain, Nyland, 1985; Athias-Binche, 1994; Houk, 1994; OConnor, 1994). Первоначально гипопусы выполняли исключительно расселительную функцию, не питались и хозяин служил для них транспортным средством. Подобное поведение характерно для гипопусов многих видов родов *Glyciphagus*, *Oricterixenus* и *Labidophorus* из нор млекопитающих, прикрепляющихся к волосам хозяев. Переход от форезии к паразитизму был связан с приобретением гипопусом способности поглощать питательные вещества из волосяных фолликулов или подкожных тканей хозяев через поверхность кутикулы. При этом наблюдается интенсивный рост и развитие самих гипопусов. Первый этап эволюции в этом направлении, по-видимому, отражают эндофолликулярные гипопусы, погруженные внутрь волосяных фолликулов (*Apodemopus apodemi* на хвосте мышей). Наиболее продвинутую стадию эволюционного ряда представляют гипопусы клещей сем. Nypoderatidae, развивающиеся в тканях под кожей птиц и являющиеся настоящими эндопаразитами (Wurst, Havelka, 1997).

Второй путь перехода к паразитизму у Astigmata был связан с охватом паразитарными связями всех питающихся стадий и утратой в жизненном цикле расселительной стадии — гипопуса. Свободноживущие стадии их предков-нидиолов могли перейти к временному или постоянному «квартиранству», а затем и к питанию на теле хозяина. Расселение клещей стало осуществляться при прямых контактах особей хозяев между собой и исчезла необходимость в сохранении расселительной стадии.

Наибольшего разнообразия постоянный паразитизм получил в группе Psoroptidia, включающей около 40 семейств. Их происхождение связывают с формами близкими к современным Psoroglyphidae — нидиолом из гнезд птиц и реже млекопитающих (Fain, Nyland, 1985). Первоначально у предков клещей-псороптид паразитизм возник на птицах, а затем произошел переход уже паразитических форм на млекопитающих с последующей интенсивной адаптивной радиацией.

Длительная эволюция постоянного паразитизма у клещей-астигматид обусловила их исключительное таксономическое разнообразие и освоение многих местообитаний на теле хозяев. Точное определение типа взаимоотношений астигматид с их хозяевами остается проблематичным для нескольких семейств, живущих на волосах млекопитающих и для большинства семейств перьевых клещей. Многие из последних эксплуатируют хозяина главным образом как среду обитания, не повреждают живые ткани и питаются кожным детритом, секретом сальных и потовых желез, а также гифами грибов с поверхности кожи и перьев. Подобные отношения правильнее квалифицировать как комменсализм, а не паразитизм. Бесспорные паразиты, как например внутрикожные клещи сем. Sarcoptidae с млекопитающих или Knemidocoptidae с птиц, питаются живыми и отмирающими клетками эпидермиса. Питание кровью у этих клещей, по-видимому, отсутствует.

Таксономическое разнообразие паразитических астигматид обусловлено как независимым возникновением паразитизма у предковых групп, так и интенсивной адаптивной радиацией к большому числу экологических ниш в пределах одной особи хозяина. Из группы Psoroptidia в шерстном покрове млекопитающих обитает 4 семейства (Atopomelidae, Chirodiscidae, Listrophoridae, Lobalgidae) волосяных клещей независимого происхождения. Поверхность кожи многих отрядов млекопитающих служит средой обитания для видов Psoraptidae. Виды сем. Chirohynchobiidae живут на перепонках крыльев летучих мышей, а Myocoptidae питаются на поверхности кожи их тела. Виды семейств Rhyncoptidae и Audysoptidae живут внутри волосяных фолликулов грызунов, хищников и приматов, Sarcoptidae обитают в эпидермальном слое кожи многих отрядов, но главным образом летучих мышей. В носовой полости грызунов и летучих мышей обитают клещи семейств Gastronyssidae и Lemuronyssidae, а в легких грызунов — Pneumocoptidae. Некоторые виды Gastronyssidae обитают также в орбите глаза и в желудке летучих мышей. Из клещей, не родственных Psoroptidia, в ушах крупных млекопитающих живут виды нескольких родов сем. Histostomatidae, а на коже летучих мышей — Rosensteiniidae.

У птиц благодаря сложной расчлененности их оперения, образующего разнообразные микробиотопы, таксономическое разнообразие астигматид еще больше, чем у эктопаразитов млекопитающих. Общее число только описанных видов перьевых клещей превышает 2400 и их относят к 33—36 семействам и 3 надсемействам. По характеру питания и отсутствию заметных патогенных воздействий на хозяина у них много общего с комменсалами.

Однако они обладают строгой приуроченностью к определенным участкам оперения и высоко совершенным комплексом морфологических адаптаций для существования в определенных местообитаниях. Специализация этих клещей к их местообитаниям даже выше, чем у паразитов (Dabert, Mironov, 1999).

У некоторых групп клещей был возможен переход к паразитизму вне нор своих будущих прокормителей. Их свободноживущие предки могли существовать в растительном опаде и многочисленных полостях и ходах других животных, пронизывающих верхние слои почвы. Подобным образом мог произойти переход к паразитизму у Ixodida. Ixodida могли иметь общих предков с клещами подотряда Holothyrida. Современные клещи-холотириды сходны с иксодидами по строению гнатосомы, сенсорного образования — органа Галлера, по нескольким маркерным РНК (Barker, Murrell, 2002). Известно около 30 видов этих сравнительно крупных клещей из Австралии, Южной Америки и с островов Индийского и Тихого океанов. Эти клещи живут во влажных лесах на поверхности почвы и питаются трупами других членистоногих (Walter, Proctor, 1998).

Общие предки иксодовых и аргасовых клещей могли выделиться в самостоятельную эволюционную ветвь уже в триасе. Возможно, что проиксодиды также жили на поверхности почвы во влажных лесах, как наблюдается у рецентных Holothyrida. Первоначально проиксодиды могли питаться различными членистоногими или их трупами, и затем перешли к гематофагии на позвоночных. Сохранившаяся у нимф и самцов некоторых видов *Ornithodoros* способность прокалывать кутикулу и высасывать содержимое напивавшихся особей своего вида может быть рудиментом их прошлого хищничества на членистоногих (Балашов, 2000).

Уже на раннем этапе эволюционного развития ствол проиксодид разделился на 2 главные ветви — предков аргасовых и иксодовых клещей (Балашов, 2004). Проиксодиды первоначально могли перейти к паразитизму на рептилиях уже в триасе. Паразитизм рецентных *Aponomma*, *Bothriocroton* и, возможно, *Amblyomma* на рептилиях, по-видимому, первичен и унаследован от их мезозойских предков. В дальнейшей эволюционной истории иксодид и аргазид неоднократно происходили вторичные переходы к питанию на млекопитающих или птицах, и этому способствовала полифагия этих клещей. Гнездово-норовый паразитизм аргасовых и иксодовых клещей, по-видимому, возник уже после установления трофических связей с позвоночными. Предки *Argasinae* могли перейти с рептилий к паразитизму на существовавших в мезозое птиц, а *Ornithodorinae* — и на млекопитающих. Из последних наиболее древними хозяевами для рода *Carios* могли быть многочисленные уже в мелу летучие мыши.

Вполне вероятно, что предки иксодид могли быть обитателями убежищ примитивных млекопитающих. На ранних этапах эволюции предки некоторых эволюционных линий иксодид и аргазид также могли перейти к паразитизму на морских птицах, которые существовали уже в мелу и имели гнездовые колонии (Филиппова, 1977). Переход иксодид к пастбищному типу паразитизма на копытных, вероятно, произошел значительно позднее, в кайнозой, когда появились эти новые хозяева. В нескольких линиях иксодидных клещей неоднократно и независимо возникало многодневное питание, неосомия и линька на теле хозяина. Эти преобразования жизненного цикла отражают общую для многих временных эктопаразитов тенденцию удлинения периода жизни на теле хозяина и передачу ему расселительных функций.

Переход к паразитизму, минуя стадию нидиколии, был возможен и у Trombidioidea, среди которых паразитизм на позвоночных свойствен 2 из 8 семейств (Leeuwenhoekiidae, Trombiculidae), а остальные представлены паразитами членистоногих. Характерная особенность этих клещей — паразитизм только на личиночной фазе. Личинки нападают на позвоночных на поверхности почвы, с растительности или же в норах, прикрепляются к коже и высасывают лимфу и реже кровь. Питание личинок занимает несколько суток и сопровождается многократным увеличением массы тела. Вся остальная часть жизненного цикла протекает вне тела хозяина в почве, растительной подстилке и в норах. В жизненном цикле кроме личинки сохраняются еще 2 активные фазы — протонимфа и взрослая особь, которые являются свободноживущими хищниками. Личиночный паразитизм этих клещей, по-видимому, возник из хищничества их предковых форм. Можно предполагать, что на наземных позвоночных предки этих клещей первоначально перешли с насекомых уже со вполне сформировавшейся паразитической личинкой. К сожалению, никаких прямых доказательств этой гипотезы нет.

Происхождение гематофагии. Из всех видов пищи, используемых паразитическими членистоногими, наибольшую энергетическую ценность имеет кровь. Переход к гематофагии стал важнейшим моментом в эволюции у многих семейств насекомых и клещей. Большинство рецентных кровососущих членистоногих представлено высокоспециализированными формами, обладающими совершенными морфологическими, физиологическими и биохимическими адаптациями к питанию кровью. Существующие гипотезы возникновения и эволюции гематофагии опираются на сравнительный анализ морфологических, физиологических, таксономических и экологических данных, но не подкреплены палеонтологическими материалами.

Можно предполагать, что у нидиколов питание кровью предшествовали разные формы схизофагии. Первоначально гематофагия могла быть факультативной при смешанном типе питания. Эволюция гематофагии могла начинаться со случайного подлизывания крови из ран. Следующей стадией были повреждения кожи ротовыми органами членистоногих и питание из поверхностных кровоизлияний. Только немногие группы нидиколов приобрели способность к питанию из подкожных гематом или полости кровеносных сосудов (вши, клопы, блохи).

Активно движущиеся на пастбище млекопитающие или птицы предоставляют значительно меньшие возможности для возникновения регулярных связей с членистоногими по сравнению с обитателями нор. По-видимому, лишь достаточно подвижные крылатые двукрылые с колюще-сосущим или лижущим ротовым аппаратом смогли перейти от случайного подлизывания крови, гноя или слизи с поверхности кожи к ее прокалыванию и извлечению крови из поврежденных сосудов. Пространственные связи с прокормителями многих двукрылых ограничиваются кратковременным нахождением на теле позвоночного при кровососании и совмещением места и времени активности кровососа с источником пищи.

Наибольшее внимание было уделено возможным путям возникновения гематофагии у двукрылых. У Nematosega важную роль в этом сыграли преадаптации в строении ротового аппарата. Колюще-сосущий тип ротовых органов мог существовать у предковых групп, высасывающих содержимое тела насекомых или растительные соки. Случайные нападения на позвоночных животных могли превратиться в регулярные, и произошел переход к облигатной гематофагии. У мусцид с лижуще-сосущим ротовым аппаратом

предками могли быть копрофаги или мукофаги, обитающие на пастбищах (Беклемишев, 1951, 1954; James, 1969; Waage, 1979).

Современные представления о филогении двукрылых *Nematocera* предполагают отдаленное родство комаров с мошками и мокрецами и большую близость между двумя последними семействами. Предковые группы этих таксонов не были гематофагами и питание кровью, по-видимому, возникло и развивалось в этих 3 семействах независимо. Предки мокрецов и мошек могли быть, как полагают многие исследователи, энтомофагами, дополнительно потребляющими нектар и растительные соки. В дальнейшем, достигнув стадии облигатной гематофагии, представители этих семейств могли утратить частично (мокрецы) или полностью (мошки) энтомофагию, но у всех их сохранилась нектарофагия.

В отношении комаров гипотеза о развитии у них гематофагии из энтомофагии (Беклемишев, 1951; Downes, 1970; Чайка, 1997) не столь убедительна и не следует отбрасывать гипотезы о первичности нектарофагии у их предков (Mattingly, 1965). На основании обширнейших материалов по углеводному питанию комаров предполагают, что пищей их предков были цветочный нектар, медвяная роса и другие жидкости растительного происхождения, содержащие сахара (Foster, 1995). Удлинение хоботка могло быть первоначально направлено на получение нектара из глубины цветков. Позднее удлиненный колющий хоботок мог стать преадаптацией для кровососания на позвоночных животных. Гематофагия, возникнувшая только у самок, стимулировала развитие комплекса новых адаптаций к питанию кровью, но у комаров сохранился и исходный тип углеводного питания. Углеводы остались единственным источником пищи для самцов и обязательным вторым видом пищи для самок.

Возможность непосредственного перехода от фитофагии к гематофагии обнаружена у тропической ночной бабочки *Calyptra eustrigata* (Banziger, 1980). У самок этих бабочек твердый и заостренный хоботок, которым они прокалывают плоды растений и пьют сок. Самцы являются облигатными гематофагами, прокалывают кожу и пьют кровь крупных млекопитающих (слонов, тапиров, буйволов и др.).

У некоторых *Susclorhara* в основе перехода к гематофагии могла быть копрофагия или мукофагия, свойственная обширной экологической группе зоофильных мух. Личинки этих насекомых развиваются в помете, а имаго находятся в тесном контакте с телом животных. Имаго отдельных видов этих мух, заселявших пастбища, перешли от случайного подлизывания крови и слизи на поверхности тела к повреждению кожи для получения крови. В ходе эволюции произошло преобразование их лижущего ротового аппарата в колюще-сосущий, достигший высокого совершенства у некоторых мусцид и особенно у мух цеце.

Адаптации к гематофагии у разных групп членистоногих могут иметь значительное конвергентное сходство. Гематофагия потребовала развития способности к нахождению подходящих прокормителей, создания морфофизиологических адаптаций для получения крови из организма позвоночного и ее успешного переваривания. Эти адаптации реализованы на разной морфофизиологической основе у филогенетически не родственных групп насекомых и клещей, имеющих разный исторический возраст.

Для временных кровососов обнаружение прокормителя может быть критическим моментом в их жизненном цикле. Существуют несколько форм поискового поведения со всеми переходами от пассивного подстерегания до активного поиска. В обнаружении хозяев решающую роль играют продукты

жизнедеятельности позвоночных животных. Из последних все группы кровососов реагируют на CO₂, многие продукты метаболизма позвоночных — ацетон, аммиак, молочная кислота, сероводород и др. Эволюция кровососов шла в направлении повышения чувствительности к ольфакторным раздражителям и имеет конвергентный характер (Klowden, 1996).

Для большинства таксонов кровососов характерна специализация ротовых органов для прокалывания или прорезания кожи и отсасывания жидкой крови из ранки. У предков гематофагов могли быть ротовые органы грызущего (вши, клещи) или колюще-сосущего типов (клопы, блохи, многие двукрылые). Необходимость в прокалывании кожи позвоночных и высасывании крови обусловили конвергентное развитие ротового аппарата колюще-сосущего типа. Ротовые органы вытягиваются, формируют хоботок и связанные с ним колющие или режущие структуры (зубцы, стилеты, хелицеры). Внутри хоботка заключены отдельные слюнной и пищевой каналы. Поглощение крови и выталкивание слюны обеспечиваются глоточным и цибариальным насосами с системой клапанов и мускулатуры.

Слепни, мухи глоссиниды и гиппобосциды, некоторые виды мусцид, москиты, мошки и мокрецы высасывают кровь из гематомы у поверхности или в толще дермального слоя кожи. Главную роль в прорезании кожи играют вооруженные мелкими зубчиками ротовые стилеты (видоизмененные максиллы, мандибулы, гипофаринкс и лабрум). В результате режущих движений пучка стилетов хоботок погружается в дермальный слой кожи и повреждает кровеносные сосуды. Внутри дермы у конца хоботка образуется гематома, из которой отсасывается кровь. Сходный способ получения крови из гематомы свойствен аргасовым и некоторым гамазовым клещам (Балашов, 1982).

Наиболее совершенным представляется питание непосредственно из полости кровеносных сосудов. Оно свойственно вшам, клопам, блохам и комарам. У этих филогенетически далеко отстоящих друг от друга групп насекомых существуют определенные различия в строении их колюще-сосущих ротовых аппаратов, но механизмы их функционирования в процессе кровососания во многом сходны (Dickerson, Lavoipierre, 1959a, b; Lavoipierre, 1967).

Очень сложен процесс приема пищи у временных эктопаразитов с длительным питанием, свойственный иксодовым и личинкам некоторых аргасовых клещей, блохам семейств *Tungidae* и *Vermipsyllidae*. Успешное питание этих кровососов зависит не только от способности к надежному закреплению в коже прокормителя на несколько суток или даже недель, но и от успешного противостояния его защитным воспалительным и иммунным реакциям (Балашов, 1982).

Беспрепятственному высасыванию крови из полости сосудов или гематомы противодействуют защитные реакции организма позвоночного. Они включают закупорку полости поврежденных кровеносных сосудов кровяными пластинками (тромбоцитами), сжатие их стенок и сложный комплекс реакций свертывания жидкой крови в сгусток нерастворимого фибрина. При питании кровососов, несмотря на повреждения сосудов, эти реакции временно подавляются и насекомое может беспрепятственно насытиться жидкой кровью. Блокирование реакций гомеостаза обеспечивается биологически активными веществами, содержащимися в слюне (Stark, James, 1995; Ribeiro, 1996a, b; Bowman et al., 1997).

Использование крови в качестве пищи привело к возникновению определенных физиологических и биохимических адаптаций, общих для всех

кровососов. Во-первых, это удаление до 80 и более процентов избыточной воды и солей. Эта задача у насекомых и клещей решается разными системами органов. У насекомых вода и NaCl выводятся в основном через мальпигиевы сосуды, а у аргасовых клещей коксальными железами в первые минуты или часы после кровососания. У иксодидов вода и соли выводятся слюнными железами на протяжении всего периода многодневного питания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многообразие форм паразитизма у насекомых и клещей обусловлено неоднократным и независимым его возникновением. Паразитарные отношения эволюционировали в разных направлениях после установления пространственных или трофических связей членистоногих с позвоночными. Возраст рецентных отрядов млекопитающих и птиц измеряется десятками миллионов лет и, по-видимому, подобный возраст имеют иксодоидные клещи, вши, пухоеды и кровососущие *Nematocera*. Учитывая возникновение примитивных млекопитающих и птиц в мезозое, а рептилий еще в палеозое, масштабы совместного существования наземных позвоночных и членистоногих составляют более 200 млн лет. На протяжении этого времени между членистоногими и позвоночными могли возникать разные формы симбиотических отношений и в их числе паразитизм.

К сожалению, первые этапы эволюции паразитизма у насекомых и клещей гипотетичны. Ископаемые остатки в эоценовых янтарях свидетельствуют о существовании не отличимых от современных представителей нескольких родов иксодоидных клещей и комаров уже 30—40 млн лет назад. За единичными исключениями нет данных и о темпах эволюции и времени существования рецентных видов паразитов. Современные кладистические реконструкции позволяют лишь в самой приближенной форме оценить время появления представителей определенных родов эктопаразитов на разных родах и семействах хозяев. Возраст немногих изученных в этом плане видов млекопитающих и птиц измеряется несколькими сотнями тысяч или даже миллионов лет. На вопрос больший или меньший возраст имеют их эктопаразиты, какова скорость коспециации и коадаптации у паразитов и их хозяев ответа нет.

Важную роль в возникновении и эволюции паразитизма для многих семейств клещей и насекомых играло обитание в убежищах из будущих хозяев — нидиколия. Исходным типом питания предков паразитов могли быть разные формы схизофагии (сапрофагия, копрофагия, некрофагия и др.), хищничества (энтомофагия, акарофагия и др.). Первым этапом в эволюции паразитизма стал переход нидиколов к постоянной жизни в норах, гнездах и других убежищах мезозойских млекопитающих и птиц. Следующей эволюционной ступенью была смена разных форм схизофагии на регулярное питание продуктами жизнедеятельности или мертвыми частями организма позвоночных. Дальнейшим шагом стало поедание разных частей тела, и в первую очередь кожи, волос и перьев, поверхностных железистых выделений и капелек крови. Заключительным этапом стало приобретение способности к повреждению кожи и высасыванию крови позвоночного.

Переход к облигатной гематофагии стал важнейшим моментом в дальнейшей эволюции многих таксонов насекомых и клещей. У перьевых и волосных клещей, а также части Mallophaga, несмотря на высокую специализацию к постоянной жизни в оперении птиц и волосах млекопитающих, орга-

низм хозяина остался преимущественно средой обитания. В подобных случаях бывает затруднительно провести границы между паразитизмом, комменсализмом и другими формами симбиоза.

Вторым возможным направлением возникновения паразитизма был непосредственный переход к гематофагии на высокоподвижных позвоночных в открытых местообитаниях. Подобный путь эволюции был свойствен нескольким семействам двукрылых. Высокоподвижные двукрылые с колюще-сосущим или лижущим ротовым аппаратом смогли перейти от случайных проколов кожи или подлизывания крови, гноя или слизи к облигатной гематофагии. Питание кровью возникало независимо и разновременно в разных семействах, но, раз возникнув, во многом определяло дальнейшие направления эволюции кровососов и особенно их коэволюцию с позвоночными-прокормителями.

Наибольшее внимание было уделено возникновению гематофагии у *Nematocera*. Колюще-сосущий ротовой аппарат их предков мог стать важной преадаптацией для перехода к питанию кровью. Предки этих двукрылых могли высасывать содержимое тела насекомых или растительные соки. Случайные нападения на позвоночных животных превратились в регулярные, и гематофагия стала облигатной. Самки всех кровососущих *Nematocera* и *Tabanidae* сохранили потребность в дополнительном углеводном питании, а самцы питаются только углеводами. Кровососущие двукрылые остались связанными с позвоночными только как с источниками пищи и сохранили все атрибуты свободноживущих организмов. Поэтому их следует относить к категории микрохищников и нельзя считать паразитами. Подобным же путем могла возникнуть гематофагия и у мусцид с лижуще-сосущим ротовым аппаратом. Их предками могли быть копрофаги или мукофаги, обитающие на пастбищах копытных животных (Беклемишев, 1951, 1954; James, 1969; Waage, 1979).

Возникновение стабильных пространственных связей с позвоночными стимулировало установление с ними трофических связей и, наоборот, первоначальные трофические связи благоприятствовали углублению пространственных связей. У паразитических членистоногих, как и у всех остальных групп паразитов, хозяин обязательно используется как источник пищи и среда обитания. Но наряду с классическим типом паразитизма эволюция многих крупных таксонов членистоногих ограничилась преимущественным доминированием только пространственных или трофических связей. Примером подобных отношений может быть широкое распространение микрохищничества среди кровососущих двукрылых или комменсализма у астигматных клещей.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-48468) и грантом президента Российской Федерации (№ НШ-1664.2003.4).

Список литературы

- Акимов И. А., Горголь В. Т. Хищные и паразитические клещи-хейлетиды. Киев, 1990. 120 с.
- Балашов Ю. С. Паразито-хозяйинные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л.: Наука, 1982. 320 с.
- Балашов Ю. С. Эволюция гематофагии среди насекомых и клещей // Энтомол. обзор. 1999. Т. 78, вып. 3. С. 749—763.

- Балашов Ю. С. Эволюция гнездово-норового паразитизма у насекомых и клещей // Энтомол. обзр. 2000. Т. 79. С. 950—965.
- Балашов Ю. С. Коэволюция насекомых и клещей с их хозяевами — наземными позвоночными // Энтомол. обзр. 2001. Т. 80. С. 968—985.
- Балашов Ю. С. Основные направления эволюции иксодоидных клещей (Ixodida) // Энтомол. обзр. 2004. Т. 83, вып. 4. С. 909—923.
- Беклемишев В. Н. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. I. Пути его возникновения // Мед. паразитол. 1951. Т. 20. С. 233—241.
- Беклемишев В. Н. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. II. Основные направления его развития // Мед. паразитол. 1954. Т. 23. С. 3—20.
- Бочков А. В. Клещи семейства Cheyletidae (Acari: Prostigmata): филогения, распространение, эволюция и анализ паразито-хозяйственных связей // Паразитология. 2004. Т. 38. С. 122—137.
- Догель В. А. Курс общей паразитологии. Изд. 2-е. Л., 1947. 372 с.
- Курочкин Е. Н. Основные этапы эволюции класса птиц: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1993. 63 с.
- Нельзина Е. Н., Протопопян М. Г. Гнездово-норовые микробиоценозы: место и значение в природных очагах чумы // Паразитол. сб. Л., 1987. Вып. 34. С. 6—47.
- Тагильцев А. А., Тарасевич Л. Н. Членистоногие убежищного комплекса в природных очагах арбовирусных инфекций. Новосибирск, 1982. 231 с.
- Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсемейства Ixodinae. (В серии: Фауна СССР. Паукообразные. Т. 4, вып. 4). Л., 1977. 396 с.
- Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсемейства Amblyomminae. (В серии: Фауна СССР. Паукообразные. Т. 4, вып. 5). СПб.: Наука, 1997. 436 с.
- Хомяков И. П. Об обитании в почве некоторых видов гнездово-норовых клещей-гематофагов // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 3. С. 345—350.
- Чайка С. Ю. Морфофункциональная специализация насекомых-гематофагов. М.: КМК Пресс, 1997. 427 с.
- Чайка С. Ю. Паразитизм — существование организмов в составе паразитарных систем // Паразитология. 1998. Т. 32. С. 441—456.
- Athias-Binche F. La phoresie chez les Acariens. Aspects adaptatifs et évolutifs. ISBN. 1994. 178 p.
- Banziger H. Skin-piercing blood-sucking moths. III. Feeding act and piercing mechanism of *Calyptra eustrigata* (Hmps.) (Lepidoptera, Noctuidae) // Mitt. Schweizerischen Ent. Gesellsch. 1980. Vol. 53. P. 127—142.
- Barker S. C., Murrell A. Phylogeny, evolution and historical zoogeography of ticks: a review of recent progress // Exper., Appl. Acarol. 2002. Vol. 28. P. 55—68.
- Bowman A. S., Coons L. B., Needham G. R., Sauer J. R. Tick saliva: recent advances and implications for vector competence // Med. Vet. Entomol. 1997. Vol. 11. P. 277—285.
- Dabert J., Mironov S. A. Origin and evolution of feather mites (Astigmata) // Exper. Appl. Acarology. 1999. Vol. 23. P. 437—454.
- Damiani R., Modesto S., Yates A., Neveling J. Earliest evidence of cynodont burrowing // Proc. R. Soc. Lond. B. 2003. Vol. 270. P. 1747—1751.
- Dickerson G., Lavoipierre M. M. J. Studies on the methods of feeding of blood-sucking arthropods. II. The method of feeding adopted by the bed-bug (*Cimex lectularius*) when obtaining a bloodmeal from mammalian host // Ann. Trop. Med. Parasitol. 1959a. Vol. 53. P. 347—357.
- Dickerson G., Lavoipierre M. M. J. Studies on the methods of feeding of blood-sucking arthropods. III. The method which *Haematopota pluvialis* (Diptera, Tabanidae) obtains its blood-meal from mammalian host // Ann. Trop. Med. Parasitol. 1959b. Vol. 53. P. 463—472.
- Downes J. A. The ecology of blood-sucking Diptera: an evolutionary perspective // Ecology and physiology of parasites. Toronto, 1970. P. 232—258.
- Evenhuis N. L. Catalogue of the fossil flies of the world (Insecta: Diptera). Leiden, 1994. 654 p.
- Fain A. Les deutonymphes hypopiales vivant en association phoretique sur les mammifères (Acarina: Sarcoptiformes) // Bull. Inst. r. Sci. Nat. Belg. 1969. Vol. 45. P. 1—262.
- Fain A., Hyland K. E. Jr. Evolution of Astigmatid mites on Mammals // In: Coevolution of parasitic Arthropods and Mammals / Ed. by K. C. Kim. New York et cetera, 1985. P. 641—658.
- Foster W. A. Mosquito sugar feeding and reproductive energetics // Ann. Rev. Entomol. 1995. Vol. 40. P. 443—474.

- James M. T. A study of the origin of parasitism // *Bull. Entomol. Soc. Amer.* 1969. Vol. 15. P. 251–253.
- Houk M. A. Adaptation and transition into parasitism from commensalisms: a phoretic model // In: *Mites. Ecological and evolutionary analysis of life-history patterns* / Ed. by M. A. Houck. New York; London, 1994. P. 252–281.
- Kielan-Jaworowska Z., Cifelli R. L., Luo Z. X. *Mammals from the age of dinosaurs: origin, evolution and structure.* Columbia Univ. Press. New York, 2004. 630 p.
- Kim K. C. Evolutionary relationships of parasitic Arthropods and Mammals // In: *Coevolution of parasitic Arthropods and Mammals* / Ed. by K. C. Kim. New York et ctr., 1985a. P. 3–82.
- Kim K. C. Evolution and host associations of Anoplura // *Coevolution of parasitic Arthropods and Mammals* / Ed. by K. C. Kim. New York et ctr., 1985b. P. 197–231.
- Klownen M. J. Vector behavior // *The biology of disease vectors* / Ed. by B. J. Beaty, W. C. Marquardt. Colorado. Univ. Press., 1996. P. 34–50.
- La Fuente de J. The fossil record and origin of ticks (Acari: Parasitiformes: Ixodida) // *Exper., Appl. Acarol.* 2003. Vol. 29. P. 331–344.
- Lavoipierre M. M. J. Feeding mechanism of *Haematopinus suis*, on the transilluminated mouse ear // *Exper. Parasitol.* 1967. Vol. 20. P. 303–311.
- Lewis R. E., Grimaldi D. A pulicid flea in Miocene amber from the Dominican Republic (Siphonaptera: Pulicidae) // *Am. Museum Novitatus.* 1997. N 3205.
- Marshall A. G. *The ecology of ectoparasitic Insects.* London. 1981. 460 p.
- Mattingly P. F. The evolution of parasite-arthropod vector systems // *Evolution of parasites.* Oxford, 1965. P. 29–45.
- Mironov S. V., Dabert J. Phylogeny and co-speciation in feather mites of the subfamily Avenzoariinae (Analgoidea: Avenzoariidae) // *Exper. Appl. Acarology.* 1999. Vol. 23. P. 525–549.
- Mironov S. V., Wauthy G. A review of the feather mite genus *Pteronyssoides* Hull., 1931 (Astigmata: Pteronyssidae) with analysis of mite phylogeny and host associations // *Bull. Inst. Royal Scien. Natur. Belgique. Entomologie.* 2005. Vol. 75. P. 155–214.
- Nutting W. B. Prostigmata-Mammalia. Validation of coevolutionary phylogenesis // In: *Coevolution of parasitic arthropods and mammals* / Ed. by K. C. Kim. New York etc., 1985. P. 569–640.
- O'Connor B. M. Life-history modifications in Astigmatid mites // In: *Mites. Ecological and evolutionary analysis of life-history patterns* / Ed. by M. A. Houck. New York; London, 1994. P. 136–159.
- Page R. D. M. Parasites, phylogeny and cospeciation // *Internat. Journ. Parasitol.* 1993. Vol. 23. P. 499–506.
- Radovsky F. J. The evolution of parasitism and the distribution of some Dermanyssoid mites (Mesostigmata) on vertebrate host // In: *Mites. Ecological and evolutionary analysis of life-history patterns* / Ed. by M. A. Houck. New York; London, 1994. P. 186–217.
- Riberio J. M. C. Common problems of arthropod vectors of disease // *The biology of disease vectors* / Ed. by B. J. Beaty, W. C. Marquardt. Colorado. Univ. Press., 1996a. P. 25–33.
- Riberio J. M. C. Role of saliva in blood feeding by arthropods: diversity and redundancy // *XX Intern. Congress of Entomol. Proceedigs. Firenze.* 1996b. P. XLV–XLVII.
- Stark K. R., James A. A. Anticoagulants in vector arthropods // *Parasitology Today.* 1996. P. 430–437.
- Traub R. Coevolution of fleas and mammals // In: *Coevolution of parasitic Arthropods and Mammals* / Ed. by K. C. Kim. New York et ctr., 1985. P. 295–437.
- Waage J. K. The evolution of insect-vertebrate association // *Biol. Journ. Linn. Soc.* 1979. Vol. 12. P. 187–224.
- Walter D. E., Proctor H. C. Feeding behaviour and phylogeny: observations on early derivative Acari // *Exper., Appl. Acarol.* 1998. Vol. 22. P. 39–50.
- Wurst E., Havelka P. Redescription and life-history of *Tytopectes strigis* (Acari: Hypoderatiidae), a parasite of barn owl *Tyto alba* (Aves: Strigidae) // *Stuttgarter Beitr. Naturk.* 1997. Ser. A. N 554. S. 1–39.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург

Поступила 7 IV 2006

THE ORIGIN AND EVOLUTION OF PARASITISM
ON TERRESTRIAL VERTEBRATES IN INSECTS, MITES, AND TICKS

Yu. S. Balashov

Key words: evolution of parasitism, Acari, ticks, mites, ectoparasites, nidicolity, haematophagy, micropredatory.

SUMMARY

Coexistence of terrestrial vertebrates and arthropods has been continuing over 200 million years; various forms of parasitism originated independently in various groups of arthropods during this period. The association of Acari and insects with nests and shelters of their hosts (nidicolity) played the main role in the origin of parasitism in these major groups of arthropods. The primary step in the evolution of parasitism was the permanent habitation in nests and borrows of mammals and birds in Mesozoic era. The second step was a substitution of various forms of schizophagy by the regular feeding on products of vital activity and dead parts of host body. The next step was the feeding on various body parts of vertebrate hosts, namely skin, hair, feathers, external excreta, and drops of blood. The final step was the development of the ability to damage skin and suck out the blood of vertebrates. In some taxa of astigmatid mites the parasitism on birds originated from phoresy: hypopi (heteromorphous deutonymphs) obtained the ability to absorb the liquid nutrients from hair follicles and subcutaneous tissues through the cuticle.

The development of haematophagous feeding on mammals in several families of Diptera was the second way of the origin of parasitism. Highly mobile dipterans with the piercing-sucking or licking mouthparts were able to change easily from the accidental puncturing of the host skin or licking of the blood, pus, and mucus to the obligatory haematophagy.

The evolution of some arthropod taxa did not go beyond a primary domination of spatial relations, as in many astigmatid mites, or trophic relations in the form of micropredatory, as in the haematophagous Diptera.