

УДК 576.895.42

**МОРФОЛОГИЯ КЛЕЩЕЙ-ПАРАЗИТЕНГОН
(ACARIFORMES: PARASITENGONA)
И ИХ ВОЗМОЖНЫЙ ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СЦЕНАРИЙ**

© А. Б. Шатров

На основе анализа морфологии и биологии представителей паразитенгон, прежде всего краснотелок, микротромбидиид и водяных клещей, сделана попытка по-новому оценить возможный эволюционный сценарий в этой группе высших акариформных клещей. Предположено, что очень древняя предковая группа, обладая колюще-сосущим ротовым аппаратом, мало дифференцированной мешковидной средней кишкой и способностью к внекишечному пищеварению, питалась мелкими почвенными членистоногими на всех фазах жизненного цикла. В дальнейшем благоприятные условия питания взрослой фазы привели к обогащению яиц желтком и их измельчанию, что привело к афагии личинки I и измельчанию личинки II и вызвало необходимость усиленного питания этой личинки для продолжения онтогенеза. В таком состоянии эта группа первичных паразитенгон сразу разделилась на несколько крупных парафилетических ветвей. Большинство из них сохранило питание на членистоногих с переходом личинки к однократному более эффективному паразитическому питанию на этой группе хозяев и развитием дополнительных специализаций. Одна же ветвь первичных паразитенгон пошла по пути приспособления личинок к питанию на позвоночных, на которых они стали нападать в условиях пастбища. Последнее обусловило ряд морфофункциональных упрощений у клещей этой группы (*Trombiculidae*) и в то же время их значительный биологический прогресс. Сходная динамика онтогенеза и синхронная редукция определенных стадий развития у всех паразитенгон свидетельствуют вместе с тем о том, что в целом *Parasitengona* — это монофилетический таксон.

Клещи-паразитенгоны (*Parasitengona*) в таксономическом ранге когорты (Вайнштейн, 1978) или субкогорты (Krantz, 1978) подотряда *Actinedida*, объединяющие ряд надсемейств высших акариформных клещей, чрезвычайно своеобразная и достаточно обособленная группа членистоногих. От других *Acariformes* они отличаются целым рядом уникальных биологических и морфологических особенностей. Для всех паразитенгон характерны следующие синапоморфии (Witte, 1991): редуцированные прото- и тритонимфа, паразитическая личинка, отсутствие саккулюса у коксальных желез (Alberti, Storch, 1977). Кроме того, их личинки гетероморфны, т. е. резко отличны от постларвальных стадий по размерам и внешней морфологии. Личинки паразитируют на членистоногих, а также позвоночных животных, откуда собственно и произошло название таксона. Паразитическое питание личинки позволяет клещу практически моментально «перешагнуть» очень вы-

сокий онтогенетический порог — набрать необходимые массу, объем и размеры, достаточные для успешной линьки на нимфальную стадию. При этом две последующие линьки происходят в «автономном» режиме без дополнительного питания, поскольку протонимфа (как и тритонимфа) — покоящаяся редуцированная стадия. Дейтонимфы и взрослые клещи — хищники и обитают в почве, почвенной подстилке, а также в воде. В этих микростациях проходит их весь, часто достаточно длительный жизненный цикл (Шатров, 2000). Сходное развитие, включающее 6 постэмбриональных стадий, из которых 3 активные и 3 покоящиеся (включая предличинку), наблюдается еще только у птеригосоматид (когорты *Pterygosomata*) (Вайнштейн, 1978). Однако личинка у них гомеоморфна и паразитируют эти клещи на всех активных стадиях. У большинства других тромбидиформных клещей (подотряд *Actinedida*) паразитизм не сформировался или же распространился на весь жизненный цикл (Вайнштейн, 1978). Тенденции и возможная эволюция онтогенеза у актинидид рассматриваются во многих работах, как общих, так и частных (Grandjean, 1938, 1947, 1957; Беккер, 1960; Ланге, 1960; Fain, 1972; Newell, 1973; Вайнштейн, 1975, 1977, 1978; Böttger, 1977; Hammen, 1979, 1981; André, 1988, 1992; Шатров, 1998a; Shatrov, 1999, и др.), но продолжают оставаться дискуссионными и открытыми для обсуждения вопросами. При этом принимается, что онтогенез подразделяется на 3 фазы с разным уровнем организации — личиночную, нимфальную и фазу взрослого половозрелого организма, тогда как фазы включают стадии развития со сходным строением, разделенные линьками. Фаза личинки включает 2 стадии, фаза нимфы 3, фаза взрослого клеща — 1 стадию.

В силу чрезвычайно фрагментарной изученности паразитенгон судить об их эволюционных взаимоотношениях можно лишь на основании косвенных признаков, а также на основе данных внешней морфологии (Welbourn, 1991). Принимая во внимание тот факт, что в основных надсемейственных группировках паразитенгон их внутренняя морфология однотипна, прояснить их эволюцию окажется возможным лишь тогда, когда будет выяснена хотя бы в общих чертах морфология важнейших представителей надсемейств.

Настоящая работа представляет собой не столько детальный анализ морфологии паразитенгон, что пока невозможно по ряду причин и вряд ли вообще возможно в рамках одной публикации, сколько краткую попытку на основе имеющихся данных расставить некоторые акценты для лучшего понимания общего состояния дел в эволюции этой группы акариформных клещей и происхождения их паразитизма.

Работа основана на многолетних исследованиях морфологии и развития краснотелковых клещей (сем. *Trombiculidae*), обобщенных в монографии (Шатров, 2000), а также морфологии представителей микротромбидид. Так, впервые были исследованы пищеварительный тракт, ротовой аппарат, комплекс слюнных желез, а также трубчатые (коксальные) железы у паразитических личинок и взрослых фаз двух видов клещей-микротромбидид — *Platytrombidium fasciatum* (C. L. Koch, 1836) и *Camerotrombidium pexatum* (C. L. Koch, 1837) (Acariformes: Microtrombidiidae) — фазовых личиночных паразитов членистоногих, и выявлены особенности организации, функциональной динамики и адаптационного генеза этих органных систем (Shatrov, 2001, 2002, 2003, 2004a, 2005a, b). Эти данные позволили в сравнительном плане оценить морфофункциональные особенности представителей двух эволюционных ветвей паразитенгон, а также подойти к пониманию более общих тенденций в эволюции этих клещей.

МОРФОЛОГИЯ

Прежде всего примем за аксиому, как это отмечалось и ранее, что в оценке эволюционных взаимоотношений любых групп организмов, в том числе акариформных клещей, главенствующая роль принадлежит комплексному анализу их морфологии, эмбриологии, физиологии, палеонтологии и также поведения (Mitchell, 1958; Woolley, 1961). При этом важны как общая анатомия, так и характер тканевой, а иногда и цитологической организации отдельных органных структур. Это отражает общую эволюцию рассматриваемой группы, ее родственные взаимоотношения с другими группами, а также направления частных специализаций. Существенная роль в познании эволюционных закономерностей принадлежит анализу эволюции и динамики индивидуального развития животных. Такой подход оправдан и «работает» на уровне семейств или таксонов более высокого ранга. Важно учесть, что без анализа всех этих факторов никакую обоснованную филогению, т. е. естественную систему, смоделировать и построить невозможно. Эволюцию отдельной группы можно описывать в терминах эволюции онтогенеза, общей морфологии, а также частных адаптаций и специализаций животных во взаимоотношениях с внешней средой в ходе их развития и жизненного цикла.

В этом отношении все паразитенгоны характеризуются однотипным жизненным циклом и сходным планом строения, поэтому направления эволюции и филогенетические отношения внутри этой группы могут быть проанализированы и оценены 3 разными способами. Во-первых, путем кластического анализа ряда внешних признаков отдельных представителей надсемейств и семейств (Welbourn, 1991). Во-вторых, посредством детального анализа каких-либо отдельно взятых органов, например ротового аппарата (Witte, 1978, 1991). И в-третьих, путем логических построений, основанных на комплексе факторов морфологического, онтогенетического и биологического характера. Последний способ представляется наиболее обоснованным, поскольку он наименее механистичен и учитывает сразу много факторов в их взаимосвязи, но одновременно и наиболее сложным. Сложность этого подхода заключается в том, что подвергнуть анализу сразу все имеющиеся данные не представляется возможным ни технически, ни логически. Кроме того, в этом анализе необходимо также учитывать особенности организации и биологии личинки, весьма несхожей с дейтонимфой и взрослым клещом.

Необходимо сразу отметить, что сведений о внутренней морфологии представителей отдельных семейств паразитенгон пока явно недостаточно, чтобы делать далеко идущие эволюционные построения. Имеющиеся данные вместе с тем показывают, что вся эта довольно большая ветвь на древе актинидид идет по пути крайней морфологической специализации на основе значительных структурных упрощений. В конечном счете, однако, это приводит к биологическому прогрессу, т. е. процветанию всей группы, причем в каждой отдельной группировке — у краснотелок (Trombiculoidea), тромбидиид (Trombidioidea), эритреид (Erythraeoidea), калиптостоматид (Calyplostomatoidea), объединяемых в фалангу Trombidia и водяных клещей (группа надсемейств, объединяемых в фалангу Hydrachnidia), этот прогресс реализуется на несколько различающихся частных особенностях их организации и биологии (см. Wohltmann, 2000).

План строения. План строения паразитенгон, как и многих других актинидид, определяется укорочением их тела за счет каудального загиба

(Ситникова, 1978), а также общей тенденцией для всех арахнид к укорочению брюшка посредством утраты или слияния 12 первичных сегментов (Woolley, 1961). Общая для Acariformes тенденция к уменьшению размеров тела влечет за собой прогрессивную утрату какой-либо сегментации у всех современных групп (Беккер, 1957). Характерно, что из всех паразитенгон только у краснотелок наблюдается акароидный тип тагмозиса, при котором протеросома и гисторосома отделены друг от друга дорсосоюгальной бороздой, тогда как у всех остальных представителей когорты происходит полное слияние тагм и формирование гидрахноидного типа тагмозиса (Вайнштейн, 1978).

Считается, что значительная концентрация отделов тела у высших тромбидиформных клещей приводит к редукции циркуляторной, т. е. кровеносной, системы и формированию единого мозгового синганглия (Дубинин, 1959). Соответственно этому полость тела значительно сокращается в объеме, а обмен веществ видоизменяется в сравнении со всеми остальными паукообразными, поскольку мальпигиевы сосуды, призванные удалять экскреаты из крови, редуцируются (Беккер, 1957). При этом средняя кишка, представляющая собой более или менее разветвленный однородный, т. е. не дифференцированный на отделы мешок, у паразитенгон гипертрофируется и занимает практически все тело клеща, практически полностью вытесняя полость тела. Внутриклеточное пищеварение осуществляется в низкоинтегрированных пищеварительных клетках. В отличие от всех прочих акариформных клещей у паразитенгон средняя кишка замкнута слепо, вследствие чего гигантские пищеварительные клетки содержат все поступившие питательные вещества, а также продукты их переработки и распада. Иными словами, кишка является средоточием большинства метаболических процессов в организме, принимая на себя функции распределения и обмена веществ (Беккер, 1957). В этом своем качестве средняя кишка паразитенгон обнаруживает чрезвычайно низкую системную интегрированность пищеварительных клеток и их мультифункциональную дифференцировку, что наряду с внутриклеточным пищеварением является примитивным признаком в эволюции кишечных эпителиев (Заварзин, 2000). В такой ситуации задние отделы кишечника, которые «в норме», т. е. у менее специализированных групп, служат в том числе и для реадсорбции воды и формирования фекальных частиц, подвергаются у паразитенгон сильнейшим морфологической и функциональной трансформациям, превращаясь в специализированный экскреторный орган. Этот орган расположен по средней линии вдоль всего тела клеща и может образовывать характерные разветвления (у водяных клещей и калиптостоматид), но цитологически абсолютно одинаков у всех паразитенгон. Экскреторный орган служит для выведения из организма продуктов азотистого обмена, предположительно гуанина, в твердом концентрированном виде. Механизм секреции гуанина остается не совсем ясным, поскольку никакие твердые субстанции через стенку органа в основном не транспортируются. Скорее всего, через тонкую стенку органа, снабженную микроворсинками, осуществляется транспорт низкомолекулярных веществ (растворов), которые в просвете органа отдают избыточную воду и кристаллизуются. Заканчивается экскреторный орган морфологическим анастомомом. Экскреторный орган можно рассматривать как функциональный аналог мальпигиевых сосудов, которые у паразитенгон полностью отсутствуют.

Такая исключительно своеобразная организация этих клещей обусловлена, по-видимому, внекишечным пищеварением, т. е. их преадаптацией и дальнейшей специализацией к поглощению уже готового высококонцент-

рированного белкового субстрата (Шатров, 2005). В той или иной степени внекишечное пищеварение свойственно всем паукообразным (Cohen, 1995, 1998), не пережевывающим свою пищу, но лишь у паразитенгон оно привело к таким кардинальным морфологическим и эволюционным последствиям. Практически, эти клещи, несмотря на их морфологические и биологические различия, сложную жизнедеятельность и длительный жизненный цикл, представляют собой защищенный покровами пищевой мешок, снабженный половыми продуктами.

Колюще-сосущий ротовой аппарат обеспечивает работу сильного глоточного насоса, служащего для поглощения жидкого пищевого субстрата — жидкой фракции лизированных тканей, экссудата, лимфы, никогда не содержащего никаких клеток и их фрагментов. Чрезвычайно развитые альвеолярные слюнные железы, выделенные в отдельный комплекс и состоящие каждая из одной альвеолы, в количестве 4 пар (от 2 до 5 пар у водяных клещей), производят секрет, поступающий в ранку жертвы или хозяина попеременно с поглощаемой пищей. Этот секрет содержит гидролитические ферменты, лизирующие ткани жертвы до состояния, пригодного для наиболее эффективного всасывания и утилизации в кишечнике (Mitchell, 1970). Одна пара трубчатых, или коксальных желез, вытянутых вдоль тела по бокам сингангия, открывается своими протоками в общий слюнный проток. Эти железы содержат систему апикальных микроворсинок и базальный лабиринт и служат для регуляции водно-солевого обмена. Парные семенники и яичники массивны и анатомически сходны. Оогенез происходит по солитарному типу, количество продуцируемых яиц относительно невелико. Спермии мелкие безжгутиковые, оплодотворение сперматофорное у наземных видов, а у водяных клещей наблюдается копуляция, обеспеченная часто сложными поведенческими реакциями. Покровы паразитенгон устроены различно у разных групп, у личинок они растяжимы за счет складчатой кутикулы.

Из эколого-физиологических особенностей паразитенгон наиболее характерным является формирование личинками в покровах хозяев, членистоногих и позвоночных, пищевой трубки — стилостома разнообразного строения (Åbro, 1979, 1984; Шатров, 2000; Wohltmann, 2000). Стилостом образован коагулированным слюнным секретом, который, возможно, вступает во взаимодействие с тканями животного-хозяина. Стилостом служит для более эффективного поглощения пищи из глубоких слоев тканей. Если у краснотелок стилостом редко погружается значительно глубже эпидермиса (Шатров, 2000), то у личинок водяных клещей, нападающих на околоводных членистоногих, он может быть весьма длинным и разветвленным (Åbro, 1979). Возможно, стилостом имеется и у птеригосоматид, паразитирующих на ящерицах и скорпионах на всех стадиях развития, но этот вопрос остается не исследованным.

Собственно, это тот морфоэкологический фон, на котором разворачивается эволюция паразитенгон, их адаптивная дивергенция и частные специализации. Рассмотрим теперь отдельные органые системы и их специализации более подробно прежде всего на тканевом уровне в плане общего прогресса отдельных групп.

Нервная система. Прежде всего нужно отметить, что концентрация нервной цепочки в один сингангий, как считается, препятствует увеличению размеров тела и способствует дальнейшему упрощению организма (Дубинин, 1959). Действительно, все паразитенгоны очень слабо иннервированы, а регуляция осуществляется, очевидно, преимущественно гуморальным способом, хотя объем гемоцеля у них часто также весьма ограничен.

Органы чувств паразитенгон представлены парными глазами, расположенными на идиосоме, часто (у взрослых форм) на стебельчатых кутикулярных выростах (Леонович, Шатров, 2002). У взрослых краснотелок в силу их обитания в толще почвы они, однако, отсутствуют, тогда как у личинок, наоборот, хорошо развиты. У калиптостоматид, а также некоторых водяных клещей, выражен непарный глаз не вполне ясного генезиса (Вайнштейн, 1978). Органы чувств представлены, кроме того, 1 или 2 парами трихоботрий — органов виброрецепции, расположенных на дорсальном щите, а также многочисленными специализированными хетами, расположенными на пальцах и ногах.

Замкнутый кишечник. Замкнутость средней кишки у паразитенгон приводит к резкому изменению функциональной динамики кишечного эпителия. Вместо регулярно обновляемого высокоинтегрированного кишечного эпителия, что свойственно сквозному кишечнику большинства высших первично- и вторичноротых животных, эпителий паразитенгон моделирует стационарную эпителиальную ткань, образованную различными по форме и объему, часто гигантскими пищеварительными клетками с внутриклеточным пищеварением. Эта особенность кишечных клеток заложена в характере их раннего онтогенеза — энтодермальные клетки, формирующие затем стенку кишки, утилизируют эмбриональный желток, т. е. выполняют одновременно функцию вителлофагов, тогда как специализированных вителлофагов у паразитенгон нет (Шатров, 2000). Следствием этого является очень неорганизованный характер кишки у голодных личинок, поскольку их эпителий и просвет еще не успели сформироваться (Беккер, 1960а). Такого рода эпителий как у личинок, так и у последующих стадий, лишен системы активной регенерации (камбиальных систем), а также специализированных секреторных клеток. Диссоциация гомогенного пищевого субстрата, который поступает в среднюю кишку, частично осуществляется посредством действия секрета, продуцируемого самими пищеварительными клетками. Затем этот в той или иной степени диссоциированный субстрат поглощается клетками путем пиноцитоза и аккумулируется в крупных пищеварительных вакуолях, или гетеролизосомах, в которых и переваривается внутриклеточно вплоть до формирования остаточных тел. Такой внутриклеточный характер пищеварения свойствен многим паукообразным. Однако характерной особенностью паразитенгон является способность пищеварительных клеток к фагоцитозу (неспецифическому макропиноцитозу), свойству, давно утраченному производными энтодермы у большинства Eumetazoa, включая членистоногих. Однако, если у тромбидиид (как личинок, так и взрослых) эта способность только обозначена формированием крупных пустых вакуолей в апикальных зонах клеток (Shatrov, 2003), то у тромбикулид (голодных личинок и взрослых клещей) (Шатров, 2000), а также и у водяных клещей (Bader, 1938) пиноцитоз крупных капель пищевого субстрата из просвета кишки показан непосредственно. У остальных паразитенгон в деталях, т. е. на тонком морфологическом уровне, этот процесс не исследован. Поскольку система апикальных микроворсинок развита у паразитенгон чрезвычайно слабо, возможность интенсивного пристеночного пищеварения и всасывания у них крайне мала. В какой-то степени этот процесс может, видимо, происходить у личинок тромбикулид на поздних стадиях питания (Шатров, 2000), у которых микроворсинки апикальной поверхности пищеварительных клеток выражены достаточно хорошо. Вместе с тем очевидно, что у паразитенгон в отличие от всех прочих Acariformes со сквозным кишечником в силу изначальной примитивности, а также пластич-

ности кишечного эпителия произошел, видимо, возврат к достаточно архаичному способу внутриклеточного пищеварения и дедифференциация кишечного эпителия.

Скопление остаточных продуктов в средней кишке провоцирует у краснотелок явление, получившее название шизекеноз (*schizeckenosy*) (Mitchell, Nadchatram, 1969), или кишечная дефекация (Шатров, 2000), — самопроизвольный разрыв стенки кишки и тела и выведение наружу кишечных долей, нагруженных остаточными продуктами. Этот процесс, однако, не может носить естественный физиологический характер и вызывается экстремальными условиями и избыточным питанием клещей (Шатров, 2000).

Экскреторный орган. Так называемый экскреторный орган сформирован одним слоем чрезвычайно уплощенных эпителиальных энтодермальных клеток с неупорядоченными микроворсинками на апикальной поверхности. Он не образует разветвлений у краснотелок, как личинок, так и взрослых, тогда как у калиптостоматид (Vistorin-Theis, 1978) и водяных клещей (Bader, 1938, 1954) он обнаруживает разнообразные, возможно видоспецифичные, разветвления в горизонтальной плоскости. У личинок микротромбидид экскреторный орган устроен почти так же, как и у краснотелок, а вот у взрослых клещей он обладает значительно более толстыми стенками, может быть ориентирован не вертикально, а горизонтально, и помимо разветвлений формирует складки эпителия. При этом и аппарат микроворсинок развит значительно интенсивнее. В отдельных случаях экскреторный орган можно даже принять за лопасть кишки. В этой связи стоит упомянуть о том, что в литературе имеется сообщение о непосредственной связи средней кишки и экскреторного органа у тромбидид за счет очень небольших отверстий (McLeod, 1884), остающихся по большей части замкнутыми. По-видимому, у тромбидид не произошло еще окончательного морфологического обособления экскреторного органа, тогда как функционально он действует только по выведению экскреторных веществ. Специальная литература по экскреторному органу паразитенгон отсутствует.

Слюнные железы. Комплекс слюнных желез однотипен по анатомической организации, поскольку все железы расположены на общем слюнном протоке в одинаковой последовательности, причем коксальные железы расположены наиболее базально и формируют само основание общего слюнного протока (Henking, 1882; Mitchell, 1955, 1964). Вентральные железы открываются в атриальную полость, как правило, самостоятельными протоками. Вместе с тем слюнные железы подвержены частным специализациям, что выражается в их взаимном расположении, форме, объеме и характере секрета, а иногда и в редукции или добавлении отдельных пар желез. Это в первую очередь может быть связано с характером функционирования отдельных желез, что обусловлено частными особенностями тканей хозяина или жертвы клещей, на лизис которых направлено действие секрета, или же со специальными поведенческими реакциями. Так, у тромбидидного клеща *Allothrombium lerouxi* Moss помимо основного набора желез обнаружены также небольшие парные хелицеральные и гипостомальные железы, расположенные в гнатосоме и имеющие собственные протоки (Moss, 1962). У водяных клещей наряду с варьирующим числом парных желез обнаружена особая непарная так называемая трахеальная железа (Michael, 1895; Schmidt, 1935; Bader, 1938), предположительно с липидной секрецией. Наоборот, у личинок тромбидид комплекс слюнных желез редуцирован до двух пар против четырех пар у взрослых клещей (Henking, 1882; Shatrov,

2004a, 2005a). Из трех пар условно дорсальных желез у них остается только одна пара. Это единственный известный пока случай подобной редукции, поскольку у питающихся на позвоночных личинок тромбикулид, а также личинок эритреид, паразитирующих на членистоногих (Witte, 1978), сохраняется полный набор слюнных желез в количестве четырех пар. Кроме того, у личинок эритреид описана непарная интрахелицеральная железа. Вместе с тем у этих клещей, как личинок, так и взрослых, мышечные массы, окружающие атриальную полость, ошибочно описаны как особые буккальные железы (Witte, 1978). Личинки других групп в этом отношении не исследованы. Гомологию слюнных желез у личинок и последующих стадий развития в силу различных частных особенностей желез и характера секрета можно установить только на основании хода их протоков. В целом у большинства желез наблюдается гликопротеидный секрет, и лишь в отдельных случаях можно предполагать возможность мукоидной секреции.

Коксальные железы и органы водно-солевого обмена. Коксальные железы довольно стабильный компонент морфофункциональной организации паразитенгон с очень незначительными анатомическими вариациями в разных группах, однако в деталях исследованы эти железы очень плохо (Alberti, Coons, 1999; Шатров, 2000). Считается, что у паразитенгон в отличие от коксальных желез других паукообразных, в том числе Acariformes, коксальные железы полностью лишены проксимального мешочка (саккулюса), а также дистального расширения (Alberti, Storch, 1977), за исключением, возможно, некоторых водяных клещей.

Помимо трубчатых (коксальных) желез к органам водно-солевого обмена причисляют также своеобразные органы Клапареда (утостигмы) личинок (Alberti, Coons, 1999; Shatrov, 2004b) и генитальные папиллы дейтонимф и взрослых клещей, которые внешне выглядят как особые кутикулярные образования, а внутри представляют собой специфические малоклеточные органы. В своем онтогенетическом проявлении эти органы подчиняются правилу Удеманса-Гранжана (Oudemans-Grandjean rule) (Grandjean, 1946; Johnston, Wacker, 1967), говорящему в общих чертах о том, что если имеются уростигмы, то должны присутствовать и генитальные папиллы, а при отсутствии одних отсутствуют и другие. Так, например, у эритроидей отсутствуют и те и другие, тогда как у представителей всех других групп они выражены. У водяных клещей в ряде групп происходит умножение числа генитальных папилл, соответственно, могут увеличиваться в числе и органы Клапареда (Grandjean, 1946; Тузовский, 1987).

Ротовой аппарат. Ротовой аппарат несет много адаптивных, а также неспециальных черт организации, различных в разных группах, а кроме того, различающихся у личинок и взрослых клещей. Тем не менее в целом среди паразитенгон по организации ротового аппарата можно выделить 2 или даже 3 функционально-морфологические группировки. Как это ни странно, наименее специализированный ротовой аппарат наблюдается у тромбикулид — апикальные части их массивных хелицер с колюще-режущими подвижными пальцами находятся в обрамлении свободно расположенных мягких апикальных частей гипостома, которые только у личинок при питании способны отгибаться назад и формировать факультативную присоску, не армированную никакими специальными скелетными структурами (Шатров, 2000). Водяные клещи и тромбидииды в той или иной степени формируют различного вида присоски, часто снабженные дополнительными подкрепляющими кутикулярными элементами, причем эта особенность в гораздо большей степени свойственна водяным клещам и их

личинкам (Вайнштейн, 1965; Жаворонкова, 1990, 1992, 2005). У тромбидиид гипостомальная присоска есть только у личинок, тогда как у взрослых клещей гипостом мягкий и обнаруживает лишь намек на возможность структуры, сходной с присоской (Shatrov, 2005b). Наконец, у взрослых эритреид и калиптостоматид ротовой аппарат специализирован, а хелицеры преобразуются в тонкие длинные колющие стилеты, способные втягиваться в туловище (Вайнштейн, 1978; Witte, 1978, 1998). Интересно отметить, что у личинок этих клещей ротовой аппарат устроен иначе и очень сходен с таковым личинок тромбидиид и краснотелок, что прекрасно видно на поперечных срезах через гнатосому (Witte, 1978). Хелицеры у личинок более массивны, с выраженным режущим пальцем. Таким образом, у личинок происходит рекапитуляция некоего морфологического прототипа ротового аппарата, свойственного всей этой группе.

Респираторная система. Она представлена трахеями, которые открываются двумя стволами у основания хелицер, причем начальные отделы трахей залегают в кутикулярных структурах, инкорпорированных в ротовой аппарат и получивших название хелицеральных аподем, или sigmoid piece (Moss, 1962). Существенно, что у тромбикулид трахейная система полностью отсутствует как у личинок, так и взрослых клещей (Шатров, 2000), тогда как у тромбидиид и, возможно, у других групп она отсутствует только у личинок. У взрослых тромбидиид трахеи пучком выходят из главных трахейных стволов, ветвятся и густо оплетают все органы.

Половая система. Половая система паразитенгон исследована слабо и неравномерно, особенно в цитологическом аспекте (Alberti, Coons, 1999). Так, сперматогенез в деталях исследован только у краснотелок (Shatrov, 1998a; Шатров, 2000) и эритреид (Witte, Storch, 1973; Witte, 1975a; Witalinski, 1985), у остальных групп он остается не изученным. Для нашего рассмотрения важно отметить, что у тромбикулид компактный спермий организован по классическому жгутиковому типу, хотя и лишен самого жгутика, при крайней редукции свободной цитоплазмы. У эритреид, наоборот, спермий достаточно рыхлый, а его компоненты расположены не столь упорядоченно (Witalinski, 1985). Вместе с тем у обоих типов спермиев выражены периферические каналы, что, возможно, указывает на сходную моторику спермиев в половых путях самок.

В процессе оогенеза у паразитенгон превалирует эндогенный способ формирования желтка и вителлиновой оболочки, при этом фолликулярных клеток нет, а трофические в той или иной степени присутствуют, причем растущие ооциты выдвигаются в полость тела и соединяются с яичником ножкой, состоящей из соматических (Witalinski, 1986; Шатров, 2000; Shatrov, 2002), или же питающих (абортивных генеративных) клеток (Witte, 1975b). Такой тип оогенеза называется солитарным. У водяных клещей в процессе откладки яиц эндохорион (вителлиновая оболочка) покрывается снаружи дополнительным экзохорионом — производным добавочных желез, служащим для газообмена (дыхания), защиты и приклеивания яйца с субстрату (Witalinski, 1988). Считается, что экзохорион — это недавнее эволюционное приобретение водяных клещей. Сходный процесс, однако, может наблюдаться и у эритреид (Witte, 1975b), у которых, кроме того, ранние ооциты могут быть заключены в фолликул из абортивных генеративных клеток.

Клетки внутренней среды. Клеточные компоненты внутренней среды паразитенгон исследованы крайне недостаточно. У краснотелок, а также, возможно, и тромбидиид они представлены двумя типами гемоцитов, принимающих активное участие в личинных процессах и переносе ки-

слорода (Shatrov, 1997), а также одним типом нефроцитов, формирующих кластеры — специфические почки накопления (Shatrov, 1998b), окруженные собственной базальной мембраной. По некоторым наблюдениям, у тромбидиид подобные почки накопления развиты чрезвычайно сильно, занимая большие пространства в вентральной полости тела у взрослых клещей (Шатров, неопубликованные данные).

Полость тела. Полость тела, в которой залегают все внутренние органы, выражена умеренно, но именно межтканевая жидкость, омывающая органы, обеспечивает необходимый тургор и упругость тела клеща. Существенно, однако, что у тромбидиид в латеро-фронтальных участках полость тела выстлана своей собственной базальной мембраной, что можно рассматривать как безусловное эволюционное приобретение. Подобный тип своеобразного вторичного целома или же третичной полости тела, вероятно, повышает гидростатическую упругость тела клеща и предохраняет жизненно важные органы от излишней компрессии (Шатров, неопубликованные данные).

Покровы. Наконец, покровы паразитенгон устроены крайне разнообразно, соответственно их эколого-физиологическим особенностям и условиям обитания. Не вдаваясь в излишние детали, необходимо отметить, что у взрослых тромбикулид, лишенных пигментных клеток, трахей и обитающих в толще почвы, покровы формируют крайне специализированную респираторную ткань (Шатров, 2000). Этому же способствует неотрихическое опущение, образующее аппарат пластрона. У тромбидиид помимо внешней толстой складчатой и гребневидной кутикулы имеется система внутренних пересекающихся кутикулярных «балок», не связанных с внешней кутикулой (Alberti, Coons, 1999). Эти клещи имеют хорошо выраженные пигментные гранулы (клещи преимущественно красного цвета), расположенные в гиподермальных клетках. Такое весьма оригинальное строение кутикулы, так же как и выстланная базальной мембраной полость тела, обеспечивает внешнюю упругость клещам, имеющим часто довольно крупные размеры. Опущение (хетом) у тромбидиид также неотрихического типа. Наоборот, у водяных клещей, имеющих преимущественно ортотрихию (Тузовский, 1987), плотность покровов обеспечивается толщиной самой кутикулы, иногда принимающей дополнительные функции по респирации (Redmond, 1972). Кроме того, у взрослых водяных клещей описаны особые кутикулярные, или кожные, железы, как правило, объединенные с дерматохетами, а также особые лировидные органы, расположенные на туловище и ногах (Соколов, 1940; Тузовский, 1987). Назначение этих структур остается не вполне выясненным. Покровы других групп обладают ортотрихией и в деталях не исследованы. Важно отметить, что изначально клещи были мягкотелыми формами, а очаги склеротизации, представленные прежде всего коксальными щитками, а также лобным килем у взрослых и различными спинными щитками у личинок, рассматриваются как вторичные приобретения (Mitchell, 1958).

Если абстрагироваться от деталей и рассматривать организацию клещей в целом, то окажется, что взрослые тромбидииды — это наиболее сложно устроенные клещи в тканевом отношении, поскольку они образованы большим количеством достаточно сложно устроенных тканевых и органных элементов. За ними стоят красотелки, несколько уступающие тромбидидам по интенсивности развития тканей. Водяные клещи (по крайней мере, некоторые виды) и остальные группы, по-видимому, значительно беднее в тканевом отношении и по этому признаку вполне равноценны личинкам

тромбидиид и краснотелок. Иными словами, внутренняя организация всех этих клещей находится на личиночном уровне двух первых групп. Из этого факта пока трудно сделать хоть сколько-нибудь обоснованные эволюционные выводы, поскольку пока нет весомых оснований допускать возможность перехода в воду прогенетических личинок, по крайней мере некоторых протопаразитенгон, и их дальнейшую эволюцию по совершенно сходному плану развития со всеми остальными паразитенгонами. В принципе, такой вариант не исключен, но тогда для водяных клещей придется допустить 2 или даже больше совершенно несхожих эволюционных линии, для чего пока нет серьезных оснований.

ВОЗМОЖНЫЙ ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СЦЕНАРИЙ

Как видно из рассмотренного выше, несмотря на общее сходство всех паразитенгон, частные морфологические признаки отдельных надсемейств в значительной степени переплетены, поэтому моделировать возможный ход эволюции, основываясь на каком-то одном признаке, нельзя. При этом я в основном исключил из рассмотрения онтогенез, его детали и особенности, в частности строение предличинки (личинки I) и ход личиночных процессов. В масштабах всей когорты эти вопросы исследованы крайне слабо, некоторые из них рассмотрены особо (Шатров, 1998а, б, 2000; Shatrov, 1999). Эволюции и тенденциям онтогенеза тромбидиформных клещей несколько работ посвятил Б. А. Вайнштейн (1975, 1977, 1978). Относительно онтогенеза здесь необходимо лишь отметить то обстоятельство, что наиболее морфологически и биологически разнообразные водяные клещи демонстрируют и наибольшую variability характера онтогенеза. Так, в частности, показана возможность дополнительных линек на дейтонимфальной и имагинальной стадиях у *Limnochares aquatica* (Вайнштейн, 1978), выпадение начальных стадий до дейтонимфальной у *Litarachna* (Тузовский, 1987) и даже факультативное или облигатное отсутствие паразитизма, т. е. питания у личинок многих видов. В ряде случаев в зависимости от внешних условий может происходить чередование поколений с паразитическими и непаразитическими, т. е. непитающимися (афагия), личинками (Тузовский, 1987). В целом отмечается значительно более сильная эмбрионизация у водяных клещей, нежели у других паразитенгон. Этот признак нужно рассматривать как, безусловно, прогрессивный, который, однако, сопровождается рядом весьма примитивных признаков в динамике онтогенеза водяных клещей, таких как, например, анаморфоз и дополнительные линьки у взрослых клещей (Вайнштейн, 1978). Вообще же частные тенденции онтогенеза тех или иных групп глубоко скрыты в биологии их развития, которая нуждается в специальных исследованиях.

Несмотря на бедность ископаемых остатков, есть свидетельства о необычайной древности акариформных и тромбидиформных клещей, и в частности некоторых представителей паразитенгон. Считается, что первые арахниды появились еще в кембрии, а собственно клещи произошли от опилионидных предков, причем в ходе дальнейшей эволюции развили специфическую тагму — гнатосому (Woolley, 1961). Обособление акарморфной группировки произошло на границе силура и девона, что было вызвано переходом к наземному существованию (Дубинин, 1959), и в девоне уже вроде бы имелись хорошо сегментированные клещи, относящиеся к современным семействам. В частности, к тромбидиформным клещам относится и наиболее

древняя форма из описанных клещей — девонский *Protacarus crani* Hirst (Вайнштейн, 1978). По другой версии эта форма может быть предковой для многих групп клещей и находится где-то между Trombidiformes (Actinedida) и Sarcoptiformes (Acaridida) (Woolley, 1961). Как бы там ни было, водные формы ископаемых тромбидиформных клещей известны со средней юры, а в смолах верхнего мела найдено много представителей современных семейств наземных клещей (Вайнштейн, 1978). Что касается непосредственно паразитенгон, то представители рецентных семейств Erythraeidae и Trombiidiidae *sensu lato* были обнаружены в олигоцене (балтийском янтаре) (Дубинин, 1962), а отпечатки сегментированного ископаемого водяного клеща найдены в третичных отложениях (Тузовский, 1987). Несомненно, однако, что история паразитенгон уходит своими корнями значительно «глубже» третичного периода (Walter, Proctor, 1999).

При рассмотрении эволюции этой группы клещей приходится признать, что ни предковая, ни сестринская в филогенетическом понимании группы паразитенгон нам не известны. Кроме того, не ясно изначально ли примитивна их тканевая организация, в частности строение и дифференциация кишечного эпителия, или же это вторичное упрощение. В качестве сестринских, т. е. парафилетических паразитенгонам групп, предлагались анистиды (когорты Anystae), галакариды (надсем. Halacaroidea) и птеригосоматиды (когорты Pterygosomata) (Newell, 1973; Witte, 1991), но ни одна из них в точности не удовлетворяет характеристике сестринского таксона. Предпочтительней, как считается, выглядит общий ствол Parasitengona и Anystae (Witte, 1991). Было бы вместе с тем ошибочным выводить ныне существующие группы одну из другой, как это иногда пытаются делать (Вайнштейн, 1978). Очевидно, что должен был существовать какой-то очень древний общий предок, объединяющий главнейшие черты и преадаптации всех паразитенгон. Прежде всего ясно, что это были мелкие мягкотелые сегментированные клещи, несущие ортотрихию. По-видимому, они не имели еще каудального загиба и, видимо, обладали сквозным кишечником и мальпигиевыми сосудами. В онтогенезе насчитывалось по крайней мере 6 активных стадий — 2 личиночные, 3 нимфальные и 1 половозрелая, причем все они были гомеоморфными и не сильно различались по размерам, поэтому такого онтогенетического порога между личиночной и нимфальной фазами, как это наблюдается в настоящее время, еще не существовало. При этом, вероятно, имел место неограниченный анаморфоз в сочетании с эпиморфозом, а число туловищных сегментов не было строго фиксированным. Существует, однако, мнение, расходящееся с общепринятым, что сущность анаморфоза заключается в прогрессивном сокращении числа сегментов у самого молодого возраста и последующем его восстановлении в ходе онтогенеза, поскольку, как считается, в эволюции число сегментов никогда не увеличивается, а только сокращается (Беккер, 1960б). Иными словами, анаморфоз более прогрессивен, чем эпиморфоз. В любом случае эволюция клещей идет по пути сокращения онтогенеза и подавления свободноживущих стадий (Knülle, 1961).

Как бы там ни было, жили эти клещи в почвенной подстилке, были, видимо, достаточно тесно связаны с водной средой и питались любыми другими мелкими животными, естественно беспозвоночными, на которых они могли напасть и которые в свою очередь могли предоставить им благоприятный и питательный пищевой материал. Очевидно, что взаимоотношения с возможными жертвами не были столь тесными, чтобы могли возникнуть более глубокие связи типа паразитарных. Вместе с тем наличие гнатосомы,

что отличает клещей от всех прочих арахнид, которые являются активными хищниками, указывает на отход от этого магистрального направления в сторону монолитный и менее мобильный головной части (Woolley, 1961). Последнее предопределяет, во-первых, необходимость более прочной фиксации клеща при питании, а во-вторых, предпочтительное питание жидким полурастворенным субстратом, что в свою очередь в высокой степени способствует возникновению паразитизма. Каким образом клещи нападали на своих жертв и совершали акт питания остается, однако, не ясным. Скорее всего, они разрезали покровы жертвы режущими хелицерами с развитыми подвижным и неподвижным пальцами, причем выбирали достаточно тонкокожих животных. Не исключено, что первичные формы были быстро бегущими клещами и могли ловить своих жертв, т. е. были «пастбищными» в своей объемной категории хищниками. Впрочем, такая предковая форма подходит для большинства актинидид, а не только для паразитенгон. Но именно на основе взаимоотношений со своими жертвами, т. е. источником пищи, и происходила вся дальнейшая эволюция этих клещей и их частные специализации. Что же может быть характерным непосредственно для паразитенгон?

Основные дальнейшие эволюционные тенденции этой группы видятся в следующем. Прежде всего произошло освоение верхних слоев почвы и переход к зарывающемуся образу жизни, что, как считается, явилось причиной каудального загиба и смещения вперед ануса (Дубинин, 1959). Не исключено, однако, что это свойство и подобная экологическая радиация уже присутствовали у древних паразитенгон в той или иной форме с самого начала, поскольку эта тенденция общая для всех *Acariiformes*. В любом случае, питание животной, богатой питательными веществами пищей привело сразу к нескольким существенным последствиям, что, по-видимому, было обусловлено в первую очередь определенными преадаптациями их пищеварительной системы. Во-первых, подвергся редукции неподвижный палец хелицер с перенесением функциональной нагрузки по прокалыванию покровов жертвы на изогнутый подвижный режущий палец, который в дальнейшем в разной степени трансформировался. Во-вторых, произошла гипертрофия средней кишки и трансформация и специализация ее задних отделов по выведению экскреторных продуктов. При этом вследствие сокращения размеров и редукции полости тела произошла редукция мальпигиевых сосудов. Поскольку это произошло очень рано в эволюции, сохранилась значительная пластичность кишечных клеток и их полифункциональность, а кроме того, никаких следов от мальпигиевых сосудов в настоящее время не сохранилось. В-третьих, потребность во все более «выгодной» в питательном отношении пище привела к чрезвычайному развитию слюнных желез, обеспечивающих эффективную подготовку пищевого субстрата и все более эффективное взаимоотношение с жертвой (Mitchell, 1970). Но самое главное заключается в том, что эффективность питания и пищеварения привела, с одной стороны, к увеличению размеров клещей, а с другой — к обогащению яиц желтком и их одновременному измельчанию. В результате стали вылупляться мелкие личинки с редуцированной четвертой парой ног, а первая личиночная стадия вовсе редуцировалась до калиптостазы с лецитотрофной афагией (Ситникова, 1978). Но для того чтобы онтогенез мог успешно осуществиться, такой мелкой личинке оказался необходимым еще более эффективный способ питания, на основе чего собственно и возник паразитизм как однократный и наиболее эффективный способ извлечения наиболее подходящего пищевого субстрата. Для этих целей понадобился,

кроме того, стилостом — универсальное эколого-физиологическое приспособление личинок, облегчающее им процесс питания. Иными словами, паразитизм возникает как следствие определенных онтогенетических процессов, связанных прежде всего с характером жизнедеятельности и питания взрослой стадии. В известной степени это оптимизировало и ускорило весь процесс онтогенеза. Одновременно произошла стабилизация онтогенеза с возникновением редуцированных первой и третьей нимфальных стадий и ограниченным числом линек. Афагия первой нимфальной стадии и ее редукция есть уже следствие самого паразитизма и накопления достаточных энергетических ресурсов для прохождения двух последующих линек в «автономном» режиме. Весьма характерно при этом, что синхронно с протонимфой редуцируется и тритонимфа, значительно стабилизируя весь онтогенез (Newell, 1973). Это говорит об устойчивости морфогенетических корреляций в онтогенезе. Наряду со слиянием сегментов и тагм происходило возникновение вторичных дерматохет и очагов склеротизации. В каких-нибудь юрских или меловых почвах таких клещей, т. е. разных видов одной большой группы, было, видимо, очень много с незначительными морфоэкологическими вариациями (Walter, Proctor, 1999). Эти формы явились той отправной точкой, морфологической основой и прототипом, который дал все ныне живущие группы паразитенгон (см. рисунок, I, II).

Казалось бы, личинка, являясь кратковременной и тем более подчиненной стадией онтогенеза, всегда в той или иной степени рекапитулирует более древний морфологический прототип, по крайней мере, по характеру своей внутренней организации. Однако это происходит далеко не всегда. Естественно, что внешняя морфология личинки несет частные специализации (например, спинные щитки), а также вновь приобретенные нейтральные признаки, не несущие существенного филогенетического значения. Если, конечно, не рассматривать отдельно филогению группы на основе морфологии личинок. В то же время длительно живущие взрослые клещи, реализующие весь адаптивный потенциал той или иной группы паразитенгон, подвержены различным трансформациям и специализациям, определяющим таким образом всю эволюцию данной группы.

Дальнейшая специализация в направлении конкретных групп происходила уже после дифференциации их онтогенеза и возникновения первичных форм паразитизма у личинок (см. рисунок, III, IV). Эти две особенности собственно и отличают паразитенгон от всех остальных групп актинидид (Witte, 1991).

Из рассмотренного видно, что наиболее сложно устроенные тромбидиды являются, скорее всего, наиболее примитивной группой, несущей архаичные черты в своей общей анатомической организации. Если убрать неотрихию и допустить возможность соединения средней кишки и экскреторного органа, то получится некая конструкция, близкая к прототипу. Тромбидиды имеют лобный киль, глаза, трахеи, быстро ходят по почве и, по-видимому, не способны глубоко в нее закапываться. Этим клещам, вероятно, в наибольшей степени свойственна полифагия, а в тропиках они достигают исключительно больших размеров, вплоть до 1 см длиной. Голодные личинки тромбидид также исключительно активны, а некоторые виды способны прыгать за счет строения третьей пары ног. Вместе с тем адаптация к паразитированию на беспозвоночных, в частности членистоногих, приводит к крайней специализации именно личинок-микротромбидид. Это выражается в формировании гигантского спинного щитка, в виде арки закрывающего сверху жизненно-важные органы — мозг (синганг-

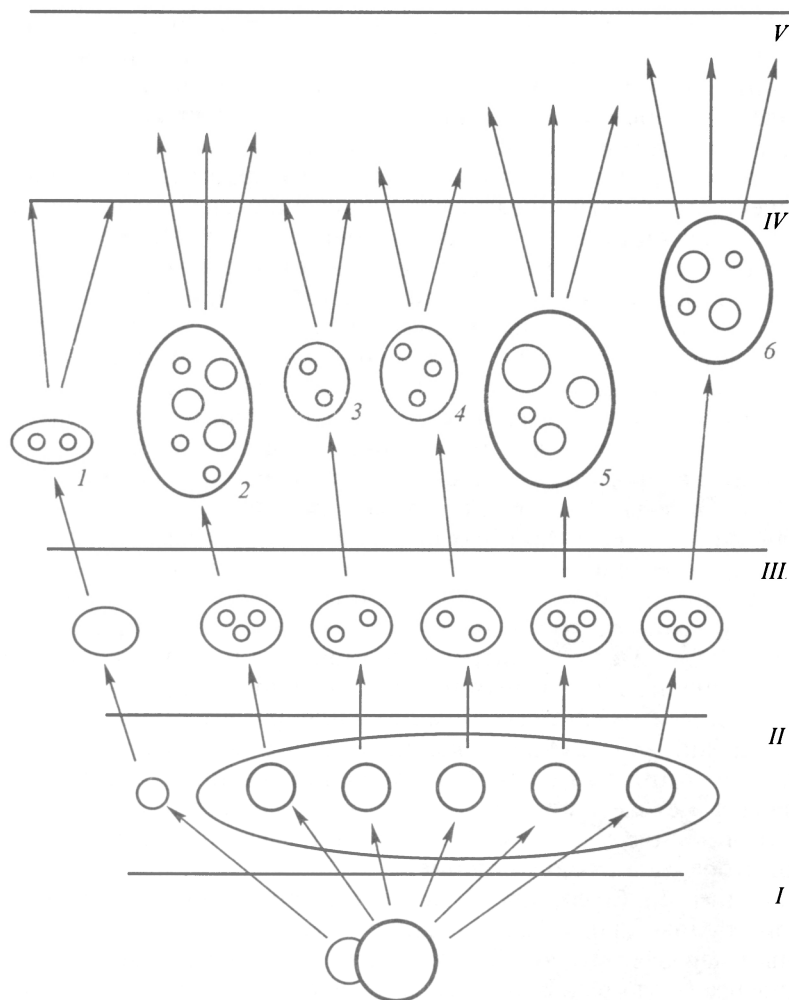


Схема возможных эволюционных взаимоотношений основных группировок паразитенгон (когорта Parasitengona).

I-V – уровни морфологической и онтогенетической дифференциации и экологической радиации (объяснения в тексте). *1* – Pterygosomata, *2-6* – группировки паразитенгон (*2* – водяные клещи, *3* – Calyptostomatoidea, *4* – Erythraeoidea, *5* – Trombidioidea, *6* – Trombiculoidea).

Schema of the supposed evolutionary relationships of the main groups of the Parasitengona.

лий), слюнные и коксальные железы, а также ротовой аппарат. Одновременно происходит развитие постоянной присоски ротового аппарата, а также редукция комплекса альвеолярных слюнных желез до двух пар. Наконец, наблюдается прогрессивная специализация трубчатых (коксальных) желез по поддержанию водно-солевого баланса и главным образом по сохранению и удержанию воды в организме клещей. Организация коксальных желез как у личинок, так и у хищных взрослых клещей отвечает организации осморегулирующих эпителиев, но функционируют эти органы, как можно полагать из характера их строения, не на выведение избыточной воды из организма, как у многих других групп членистоногих, а, наоборот, — на реадсорбцию и сохранение в организме метаболической жидкости.

Если бы имелось больше данных по анатомии и функциональной морфологии водяных клещей, то, возможно, то же самое, если не еще в большей степени, можно было бы сказать о наиболее древних водяных клещах гидрахнидах, которые отличаются достаточно большими размерами и не плавают, а сравнительно медленно ходят по субстрату в воде. Относительно водяных клещей считается, что их первичные формы, как, впрочем, и у всех клещей, были мягкотелыми без каких-либо склеритов, причем такое состояние в эволюции продолжалось довольно долго (Mitchell, 1958). Очаги склеротизации возникли в связи с потребностью в локомоции и создании внутреннего тургора для выпрямления ног (Mitchell, 1958). Для этих целей, однако, могут использоваться и другие механизмы, например укрепление полости тела за счет развития ее выстилки посредством базальной мембраны, как это имеет место у тромбидиид (Шатров, неопубликованные данные). В таком случае, и различные склеритные образования, и базальную мембрану полости тела нужно рассматривать как прогрессивные признаки, указывающие на продвинутое состояние клещей, обладающих подобными признаками. Отсюда следует, что дорсальный щит в любой форме, в том числе лобный киль ряда взрослых форм, предполагаемый рудимент глабеллярной пластинки (Вайнштейн, 1978), есть уже вторичное приобретение, а вовсе не древний признак. Поэтому водяные клещи и полуводные калиптостоматиды, у которых дорсальный киль отсутствует, по-видимому, более примитивны относительно эритреид, тромбидиид и тромбикулид, у которых дорсальный киль имеется. Среди последних наиболее продвинутыми оказываются эритреиды, у которых помимо килля развит крупный дорсальный щит (Вайнштейн, 1978). Однако калиптостоматиды и эритреиды обнаруживают при всем этом явную вторичную специализацию в организации ротового аппарата и стилетовидных хелицер, втягивающихся в туловище. Спинные щитки личинок, у которых лобный киль всегда отсутствует, имеют, безусловно, вторичное происхождение.

Как бы там ни было, представители гетероморфной ортотрихической предковой группы дали начало водяным клещам, а также всем остальным сухопутным паразитенгонам. Все эти клещи в дальнейшем претерпели широкую дивергентную радиацию (см. рисунок, IV, V) и дали большое число надсемейств и семейств. Причем водяные клещи образовали едва ли не большее число групп, чем наземные при наличии среди них явно примитивных форм. Не исключено, что такие переходы от генерализованных к более специализированным формам осуществлялись неоднократно, но всегда в одном направлении, и происходили в течение весьма длительного периода времени. Возможно, что еще в самом начале формирования морфоэкологической конституции предковой формы одна из групп перешла к паразитическому питанию сразу на всех активных фазах жизненного цикла, что дало начало современным птеригосоматидам (см. рисунок). Это был, видимо, единственный возможный вариант, поскольку, согласно правилу Беклемишева (1970), переход к паразитизму осуществляется либо на какой-то одной стадии онтогенеза, либо на всех сразу. Птеригосоматиды (когорта *Pterygosomata*) объединяют всего 2 небольших гомеоморфных семейства — неотрихических *Pterygosomidae* — паразитов ящериц, и ортотрихических *Pimeliaphilidae* — паразитов скорпионов, тараканов и полужесткокрылых (Вайнштейн, 1978). Часто этих клещей рассматривают как переходную группу между рафигнатоидным предком и паразитенгонами (Вайнштейн, 1978), однако я уже говорил, что нельзя одну из ныне живущих групп выводить из другой. В случае птеригосоматид никакой обратной переход только к личиночному

паразитизму невозможен, а сам их облигатный кругложизненный паразитизм сделал ненужным гетероморфизм личинки и последующих фаз жизненного цикла. Поэтому, весьма вероятно, что все же именно птеригосоматиды и являются сестринской паразитенгонам группой (Newell, 1973), хотя их общие признаки трактуются часто как конвергентные (Witte, 1991). Вместе с тем общим для обеих групп является также, по-видимому, стилостом — достаточно уникальное морфоэкологическое образование, не имеющее аналогов в других группах.

В отношении паразитенгон, однако, не нужно переоценивать значение их в достаточной степени вынужденного паразитизма у предковых форм. Это явление на первых порах было, скорее всего, своеобразной формой микрохищничества, притом что сам акт питания мог стать однократным и более эффективным в смысле получения больших масс пищи за относительно небольшой промежуток времени. Поэтому ни тогда, ни сейчас у личинок не возникло ни строгой паразито-хозяинной специфичности, ни тем более сопряженной эволюции с хозяевами, а сам характер онтогенеза остался неизменным у всей группы на протяжении миллионов лет.

Отсюда становится понятным, что привлечение паразитизма для решения проблемы о взаимоотношении групп внутри паразитенгон и выяснении их филогенетического соподчинения лишено всякого основания. Каждая из групп достаточно древняя и прошла свой собственный долгий путь развития от некоего общего предка, т. е. надсемейственные группировки паразитенгон парафилетичны и происходят каждая от одной предковой группы в ранге рода или семейства, представители которой питались на членистоногих, были преадаптированы к внекишечному пищеварению и имели дифференцированный жизненный цикл с покоящимися стадиями (см. рисунок). На протяжении мезозойской эры происходили дальнейшие дифференциация и специализация взрослых форм клещей, а также закрепление и совершенствование однажды возникших паразитарных связей с разными группами хозяев. Предки водяных клещей вернулись в водную среду, тромбиккулиды ушли в более глубокие слои почвы, а тромбидииды, эритреиды и калиптостоматиды остались на поверхности и в почвенной подстилке, эксплуатируя при этом различных хозяев и выбирая различный круг жертв. При этом последние две группы видоизменили ротовой аппарат в направлении его специализации к прокалыванию покровов жертвы и выработке тонких стилетовидных хелицер (Вайнштейн, 1978). А у тромбидиид и водяных клещей независимо сформировалась присоска гипостома, причем как у личинок, так и у взрослых клещей. Любопытно, что взрослые краснотелки, оказавшись самыми специализированными и даже вторично упрощенными, воспроизводят, однако, наименее специализированных личинок. Однако именно эти личинки, поднимаясь на поверхность почвы, перешли к паразитированию на позвоночных, чего не смогла себе позволить ни одна другая группа паразитенгон. Понятно, что взаимные морфологические переходы между уже сложившимися группировками и сформировавшимся способом питания оказались уже чрезвычайно затруднительными, а в некоторых случаях и невозможными, не говоря уже об отсутствии в этом всякой необходимости и целесообразности.

Поэтому паразитизм личинок Trombiculidae на позвоночных животных никак не мог возникнуть из уже сложившихся форм паразитизма предковой группы на членистоногих, как ранее полагал Беклемишев (1970), равно как паразитизм на членистоногих не мог произойти из паразитизма на позвоночных, как считал Юинг (Ewing, 1944, 1949). Вместе с тем при отсутствии

какой-либо специфичности в выборе позвоночных хозяев личинки краснотелок могут случайно нападать и на членистоногих (Audy, 1950), что, однако, пока никак не отражается на их эволюционном и морфологическом статусе. Обратное, т. е. нахождение личинок тромбидиид на позвоночных, никогда не наблюдается, что указывает на их непреодолимую морфобиохимическую специализацию к паразитированию на членистоногих. Таким образом, краснотелки, пожалуй единственная группа из членистоногих-эктопаразитов, демонстрируют удивительную пластичность своих паразито-хозяйинных отношений, что говорит об их чрезвычайно высоком адаптивном и эволюционном потенциале при весьма архаичной неизменной морфологии. Не исключено, что подобный биологический прогресс Trombiculidae можно объяснить только чрезвычайно благоприятным характером пищи, извлекаемой личинками из тканей позвоночных животных, а также феноменом внекишечного пищеварения, свойственным всей этой ветви Acariformes.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все сказанное позволяет предположить, что хотя в целом ветви паразитенгон с личинками, паразитирующими на членистоногих (тромбидииды, эритреиды, калиптостоматиды и водяные клещи) и на позвоночных (краснотелки), по всей видимости, парафилетические и обладают близким эволюционным весом, тромбикулиды — более продвинутая группа с большим эволюционным потенциалом. Последнее, несомненно, определяется огромным эволюционным преимуществом, которое получили клещи этой группы вследствие питания личинок тканевой жидкостью позвоночных животных, что и определило в конечном счете их биологический прогресс.

Рассмотрение внутренней морфологии паразитенгон показывает, что разделение единого надсем. Trombidioidea, объединявшего ранее тромбидиид и тромбикулид (Krantz, 1978), на 2 парафилетических надсемейства Trombiculoidea и Trombidioidea с рядом семейств, что было сделано на основании лишь одной апоморфии у личинок тромбикулид (Welbourn, 1991), представляется тем не менее с позиций анатомии весьма обоснованным. Ясно, что все тромбикулоидеи будут характеризоваться сходной с тромбикулидами анатомией и другими особенностями, точно так же как все тромбидиоидеи будут воспроизводить анатомическую конструкцию тромбидиид. Выделение этим автором других надсемейственных группировок в настоящее время оценить невозможно ввиду полного отсутствия морфологических данных.

Интересно отметить, что у всей этой ветви сухопутных и вторично-водных акариформных клещей произошла синхронная редукция первой личиночной стадии (предличинка), а также первой третьей нимфальных стадий (протонимфа и тритонимфа). Кроме того, у них, несмотря на ряд частных специализаций, прослеживается единый весьма консервативный морфологический прототип. Все это может свидетельствовать о том, что, во-первых, Parasitengona — монофилетический таксон, а во-вторых, у всех этих клещей сохраняются сходные морфогенетические корреляции в онтогенезе. Последнее говорит либо об эволюционной молодости этой группы, что не подтверждается палеонтологическими данными, либо же об исключительно стабильных факторах внешней среды, определяющих консервативность и незначительные сдвиги морфогенетических программ в ходе эволюции разных групп Parasitengona. Монофилию в данном случае следует понимать таким

образом, что предковой группой паразитенгон был не один какой-то вид, а группа близких видов, возможно в ранге рода или семейства. Скорее всего, что родоначальником семейства с единой морфологией выступал вид предковой группы, а надсемейства — род, тогда как предком всех паразитенгон могло быть семейство с достаточно стабильной внутренней морфологией (см. рисунок, *I*, *II*). Более глубокие корни этой группы проследить невозможно. В дальнейшем в ходе эволюции представители этой группы дивергировали и радиировали по различным экологическим нишам с выработкой дополнительных специализаций. Не исключено в то же время, что Parasitengona, трактуемые как высшие акариформные клещи (Krantz, 1978; Evans, 1992), таковыми вовсе не являются, а их предки, обитая в крайне консервативных условиях среды, таких как почва и почвенная подстилка, находятся где-то вблизи основания древа Acariformes по своим анатомическим характеристикам. Остальные группы лишь демонстрируют те или иные видоизменения, совершенствование и эволюцию сходного типа развития и плана строения.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 03-04-48091 и 06-04-48538-а).

Список литературы

- Беккер Э. Г. Родственные связи клещей по анатомическим данным // Вестн. МГУ. Сер. биол. 1957. № 4. С. 3—16.
- Беккер Э. Г. К эволюции онтогенеза у клещей // Науч. докл. Высшей шк. Биол. науки. 1960а. № 4. С. 19—26.
- Беккер Э. Г. Систематика и сравнительная анатомия в решении вопроса о филогении клещей (Acarina). Сообщ. 1. К критике мнения акарологов-систематиков о полифилии отряда Acarina // Вестн. МГУ. Сер. биол. 1960б. № 4. С. 13—20.
- Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. 502 с.
- Вайнштейн Б. А. Строение личинок водяных клещей (Hydrachnellae) // В кн.: Биологические процессы во внутренних водоемах. М.; Л.: Наука, 1965. С. 163—177.
- Вайнштейн Б. А. Онтогенез и некоторые вопросы систематики акариформных клещей (Acariformes) // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 4. С. 526—532.
- Вайнштейн Б. А. Эволюция онтогенеза акариформных клещей // В кн.: Морфология и диагностика клещей. Л.: Наука, 1977. С. 5—16.
- Вайнштейн Б. А. Система, эволюция и филогения тромбидиформных клещей // В кн.: Определитель обитающих в почве клещей. Trombidiformes. М.: Наука, 1978. С. 228—244.
- Дубинин В. Б. Хелицероносные животные (подтип Chelicerophora W. Dubinin nom. n.) и положение их в системе // Зоол. журн. 1959. Т. 38, вып. 8. С. 1163—1189.
- Дубинин В. Б. Класс Acaromorpha. Клещи // В кн.: Основы палеонтологии. Членистоногие — трахейные и хелицеровые. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 450—473.
- Жаворонкова О. Д. Морфология ротового аппарата и питание водяного клеща *Limnochares aquatica* (Acariformes) // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 12. С. 55—60.
- Жаворонкова О. Д. К изучению ротового аппарата водяных клещей рода *Eylais* (Acariformes) // Биол. науки. 1992. Т. 3, вып. 339. С. 80—88.
- Жаворонкова О. Д. Сравнительное изучение ротового аппарата водяного клеща *Hydrphantès ruber* и наземного краснотелкового клеща *Trombidium* sp. (Trombidiformes, Parasitengona) // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 12. С. 1437—1449.
- Заварзин А. А. Сравнительная гистология. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2000. 520 с.
- Ланге А. Б. Предличинка клещей отряда Acariformes и ее особенности у палеоакарид (*Palaeacariformes*) // Зоол. журн. 1960. Т. 39, вып. 12. С. 1819—1834.
- Леонович С. А., Шатров А. Б. Строение глаз краснотелковых клещей (Acariformes: Trombidioidea) // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 4. С. 257—262.

- Ситникова Л. Г. Основные направления эволюции клещей (Acari) и вопрос о их монофилии // *Энтомол. обозр.* 1978. Т. 57, вып. 2. С. 431—457.
- Соколов И. И. Фауна СССР. Паукообразные. Т. V, вып. 2. Hydracarina — водяные клещи (ч. 1: Hydrachnellae). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 510 с.
- Тузовский П. В. Морфология и постэмбриональное развитие водяных клещей. М.: Наука, 1987. 172 с.
- Шатров А. Б. Эколого-физиологический анализ онтогенеза у клещей-паразитенгон (Acariformes, Parasitengona) // *Паразитология.* 1998а. Т. 32, вып. 5. С. 385—395.
- Шатров А. Б. Предличинки клещей надсем. Trombidioidea (Acariformes) // *Энтомол. обозр.* 1998б. Т. 77, вып. 4. С. 923—936.
- Шатров А. Б. Краснотелковые клещи и их паразитизм на позвоночных животных. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2000. 276 с.
- Шатров А. Б. Внекишечное пищеварение и проблема паразитизма у клещей-паразитенгон (Acariformes: Parasitengona). *Паразитология.* 2005. Т. 39, вып. 3. С. 177—185.
- Åbro A. Attachment and feeding devices of water-mite larvae (*Arrenurus* spp.) parasitic on damselflies (Odonata, Zygoptera) // *Zool. Scr.* 1979. Vol. 8, N 3. P. 221—234.
- Åbro A. The initial stylostome formation by parasitic larvae of the water-mite genus *Arrenurus* on Zygopteran imagines // *Acarologia.* 1984. Т. 25, fasc. 1. P. 33—45.
- Alberti G., Coons L. B. Acari-Mites // In: *Microscopic Anatomy of Invertebrates* / Ed. by F. W. Harrison. 1999. Vol. 8c. New York: John Wiley et Sons, Inc. P. 515—1265.
- Alberti G., Storch V. Zur Ultrastruktur der Coxaldrüsen actinotricher Milben (Acari, Actinotrichida) // *Zool. Jahrb. Abt. Anat.* 1977. Bd 98, Hf. 3. S. 394—428.
- André H. M. Age-dependent evolution: from theory to practice // In: *Ontogeny and systematics* / Ed. by C. J. Humphries. New York: Columbia University Press, 1988. P. 137—187.
- André H. M. Calyptostases as indicators of developmental constraints in mites and other arthropods // *Acarologia.* 1992. Т. 33, fasc. 3. P. 223—231.
- Audy J. R. Occurrence of Trombiculid mites on Arthropods // *Nature.* London, 1950. Vol. 165, N 4188. P. 193.
- Bader C. Beitrage zur Kenntnis der Verdauungsvergange bei Hydracarinen // *Rev. Suisse Zool.* 1938. Т. 45. P. 721—806.
- Bader C. Das Darmsystem der Hydracarinen. Eine vergleichenanatomische Untersuchung // *Rev. Suisse Zool.* 1954. Т. 61, fasc. 4. P. 505—549.
- Böttger K. The general life cycle of fresh water mites (Hydrachnellae, Acari) // *Acarologia.* 1977. Т. 18, fasc. 3. P. 496—502.
- Cohen A. C. Extra-oral digestion in predaceous terrestrial Arthropoda // *Ann. Rev. Entomol.* 1995. Vol. 40. P. 85—103.
- Cohen A. C. Solid-to-liquid feeding: The inside(s) story of extra-oral digestion in predaceous Arthropoda // *American Entomologist.* 1998. 44, N 2. P. 103—116.
- Evans G. O. Principles of Acarology. C. A. B. International, Walingford (UK). 1992. 563 p.
- Ewing H. E. The Trombiculid mites (chigger mites) and their relation to disease // *Journ. Parasitol.* 1944. Vol. 30, N 6. P. 339—365.
- Ewing H. E. The origin and classification of the trombiculid mites, or Trombiculidae // *Journ. Wash. Acad. Sci.* 1949. Vol. 39, N 7. P. 229—237.
- Fain A. Développement postembryonnaire chez les Acariens de la sous-famille Speleognathinae (Ereyneidae: Trombidiformes) // *Acarologia.* 1972. Т. 13, fasc. 4. P. 607—614.
- Grandjean F. Sur l'ontogenia des Acariens // *C. R. Acad. Sci., Paris.* 1938. Т. 206, N 4. P. 146—150.
- Grandjean F. Au sujet de l'organe de Claparède, des eupathidies multiples et des taenidies mandibulaire chez les Acariens actinochitineux // *Arch. Sci. Phys. Nat., 5 Période.* 1946. Т. 28. P. 63—87.
- Grandjean F. L'harmonie et la dysharmonie chronologiques dans l'évolution des stases // *C. R. Acad. Sci. Paris,* 1947. Т. 225. P. 1047—1050.
- Grandjean F. Les stases du développement ontogénétique chez *Balaustium* florale (Acarien, Erythroide). Première Partie // *Ann. Soc. Entomol. France.* 1957. Vol. 125. P. 135—152.
- Hammen van der L. Evolution in mites, and the patterns of evolution in Arachnidea // *Proc. 4th Int. Congr. Acarol.* Budapest, 1979. P. 425—430.
- Hammen van der L. Numerical changes and evolution in actinotrichid mites (Chelicerata). Leiden: Brill, 1981. *Zool. Verh.* N 182. 47 p.
- Henking H. Beitrage zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Trombidium fuliginosum* // *Z. wiss. Zool.* 1882. Bd 37, Hf. 4. S. 553—663.

- Johnston D. E., Wacker R. R. Observations on postembryonic development in *Eutrombicula splendens* (Acari—Acariformes) // *Journ. Med. Entomol.* 1967. Vol. 4, N 3. P. 306—310.
- Knülle W. Primitivstruktur und Evolution einiger Charaktere der Acariformes // *Zool. Anz.* 1961. Bd 167, Hf. 1/2. S. 10—15.
- Krantz G. W. A manual of Acarology. 2nd ed. Corvallis: Oregon State Univ., 1978. 509 p.
- McLeod J. Communication préliminaire relative à l'anatomie des Acariens // *Acad. Roy. Sci., Lettres, Beaux-arts Belg.* 1884. Bull. 7, ser. 3. P. 253—259.
- Michael A. D. A study of the internal anatomy of *Thyas petrophilus*, an unrecorded Hydrachnid found in Cornwall // *Proc. Zool. Soc. London*, 1895. P. 174—209.
- Mitchell R. D. Anatomy, life history and evolution of the mites parasitizing fresh water muscels // *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 1955. N 89. P. 1—41.
- Mitchell R. D. The evolution of exoskeletons and mite phylogeny // *Proc. 10th Int. Congr. Entomol. Montreal*, 1958. Vol. 1. P. 863—865.
- Mitchell R. D. The anatomy of an adult chigger mite *Blankaartia acuscutellaris* (Walch) // *Journ. Morph.* 1964. Vol. 114, N 3. P. 373—391.
- Mitchell R. D. The evolution of a blind gut in trombiculid mites // *Journ. Nat. Hist.* 1970. Vol. 4, N 2. P. 221—229.
- Mitchell R. D., Nadchatram M. Schizeckenose: The substitute for defecation in chigger mites // *Journ. Nat. Hist.* 1969. Vol. 3, N 1. P. 121—124.
- Moss W. W. Studies on the morphology of the trombiculid mite *Allothrombium lerouxi* Moss (Acari) // *Acarologia*. 1962. T. 4, fasc. 3. P. 313—345.
- Newell I. M. The protonymph of *Pimeliaphilus* (Pterygosomatidae) and its significance to the calyptostases in the Parasitengona // In: *Proc. 3rd Int. Congr. Acarol., Prague, The Hague* / Ed by M. Daniel, B. Rosicky. 1973. P. 789—795.
- Redmond B. L. Observations on the integument of the water mite, *Arrenurus major* (Acari: Parasitengona) // *Journ. Morph.* 1972. Vol. 138, N 4. P. 433—449.
- Schmidt U. Beiträge zur Anatomie und Histologie der Hydrachniden, besonders von *Diplo-dontus despiciens* O. F. Müller // *Z. Morph. Okol.* 1935. Bd 30, Hf. 2. S. 99—176.
- Shatrov A. B. The ultrastructure of haemocytes in trombiculid mites (Acariformes: Trombiculidae) // *Exp. Appl. Acarol.* 1997. Vo. 21, N 1. P. 49—64.
- Shatrov A. B. Ultrastructure of testes and spermatogenesis in the trombiculid mite, *Hirsutiella zachvatkini* (Shluger) // *Inv. Repr. Dev.* 1998a. Vol. 34, N 2—3. P. 233—245.
- Shatrov A. B. The ultrastructure and possible functions of nephrocytes in the trombiculid mite *Hirsutiella zachvatkini* (Acariformes: Trombiculidae) // *Exp. Appl. Acarol.* 1998b. Vol. 22, N 1. P. 1—16.
- Shatrov A. B. The pattern of early postembryonic development of Parasitengona mites (Acariformes: Parasitengona) and its causative analysis // *Acarina*. 1999. Vol. 7, N 1. P. 23—28.
- Shatrov A. B. On the ultrastructural and functional morphology of the mouthparts of trombiculid larvae (Acariformes: Trombiculidae) // In: *Stawonogi Pasozyty i Nosiciele*. Lublin, 2001. P. 9—17.
- Shatrov A. B. Oogenesis on ovipositing females of the microtrombiculid mite *Platytrombidium fasciatum* (C. L. Koch) (Acariformes: Microtrombiculidae) // *Inv. Repr. Dev.* 2002. Vol. 42, N 1. P. 1—15.
- Shatrov A. B. Comparative midgut ultrastructure of unfed larvae and adult mites of *Platytrombidium fasciatum* (C. L. Koch, 1836) and *Camerotrombidium pexatum* (C. L. Koch, 1837) (Acariformes: Microtrombiculidae) // *Arthr. Str. et Dev.* 2003. Vol. 32, N 2. P. 227—239.
- Shatrov A. B. Ultrastructure of the salivary gland complex in unfed larvae of *Platytrombidium fasciatum* (C. L. Koch, 1836) and *Camerotrombidium pexatum* (C. L. Koch, 1837) (Acariformes: Microtrombiculidae) // *Acarologia*. 2004a. Vol. 44, fasc. 3—4. P. 219—229.
- Shatrov A. B. Ultrastructure and probable function of urstigmae (Claperède organ) in mites of the families Trombiculidae and Microtrombiculidae (Acariformes: Parasitengona) // *Belg. Journ. Ent.* 2004b. Vol. 6. P. 43—56.
- Shatrov A. B. Ultrastructural investigations of the salivary glands in adults of the microtrombiculid mite *Platytrombidium fasciatum* (C. L. Koch, 1836) (Acariformes: Microtrombiculidae) // *Arthr. Str. et Dev.* 2005a. Vol. 34. P. 49—61.
- Shatrov A. B. Description of mouthparts in adult mites of *Platytrombidium fasciatum* (C. L. Koch, 1836) (Acariformes: Microtrombiculidae) with a comparison of those of the larvae // *Acarina*. 2005. Vol. 13, N 1. P. 47—74.

- Vistorin-Theis G. Anatomische Untersuchungen an Calyptostomiden (Acari, Trombidiformes) // *Acarologia*. 1978. T. 19, fasc. 2. P. 242–257.
- Walter D. E., Proctor H. C. Mites. Ecology, evolution and behaviour. CABI Publ. 1999.
- Welbourn W. C. Phylogenetic studies of the terrestrial Parasitengona // In: *Modern Acarology* / Ed. by F. Dusbabek, V. Bukva. Academia, Prague and SPB Academic Publishing bv, The Hague. 1991. Vol. 2. P. 163–170.
- Witalinski W. Spermiogenesis and structure of spermatozoa in the mite *Erythraeus phalangoides* (Acari, Erythraeidae) // *Acarologia*. 1985. T. 25, fasc. 1. P. 43–53.
- Witalinski W. Egg-shells in mites. I. A comparative ultrastructural study of vitelline envelope formation // *Cell Tiss. Res.* 1986. Vol. 244, N 1. P. 209–214.
- Witalinski W. Egg-shells in mites. Vitelline envelope and chorion in a water mite, *Limnochares aquatica* L. (Acari, Limnocharidae) // *Journ. Zool., Lond.* 1988. Vol. 214, p. 2. P. 285–294.
- Witte H. Funktionsanatomie der Genitalorgane und Fortpflanzungsverhalten bei den Männchen der Erythraeidae (Acari, Trombidiformes) // *Z. Morphol. Tiere.* 1975a. Bd 80, Hf. 1. S. 137–180.
- Witte H. Funktionsanatomie des Weiblichen Genitaltraktes und Oogenese bei Erythraeiden (Acari; Trombidiformes) // *Zool. Beitrage.* 1975b. Bd 21, Hf. 2. S. 247–277.
- Witte H. Die postembryonale Entwicklung und die funktionelle Anatomie des Gnathosoma in der Milbenfamilie Erythraeidae (Acarina: Prostigmata) // *Zoomorphologie.* 1978. Bd 91, Hf. 2. S. 157–189.
- Witte H. The phylogenetic relationships within the Parasitengona // In: *Modern Acarology* / Ed. by F. Dusbabek, V. Bukva. Academia, Prague and SPB Academic Publishing bv, The Hague. 1991. Vol. 2. P. 171–182.
- Witte H. On the internal organization of smaridid mites (Acari, Erythraeoidea), and on the role of organismal properties for determining the course of evolutionary change // In: *Arthropod Biology: Contributions to Morphology, Ecology and Systematics. Biosystematics and Ecology Series* / Ed. by E. Ebermann. Wien, 1998. N 14. P. 245–289.
- Witte H., Storch V. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Hodensekreten und Spermien der Trombidiformen *Milbe Abrolophus rubipes* (Trouessart, 1888) // *Acarologia*. 1973. T. 15, fasc. 3. P. 441–450.
- Wohltmann A. The evolution of life history in Parasitengona (Acari: Prostigmata) // *Acarologia*. 2000. T. 41, fasc. 1–2. P. 145–204.
- Woolley T. A. A review of the phylogeny of mites // *Ann. Rev. Entomol.* 1961. Vol. 6. P. 263–284.

Зоологический институт РАН
Санкт-Петербург

Поступила 13 VII 2006

MORPHOLOGY OF PARASITENGONA MITES
(ACARIFORMES: PARASITENGONA)
AND THEIR PROBABLE EVOLUTIONARY SCENARIO

A. B. Shatrov

Key words: Parasitengona, Acariformes, morphology, ontogenesis, evolution, phylogeny.

SUMMARY

On the basis of the analysis of morphology and biology of representatives of the Parasitengona, mostly trombiculids, trombidids and water mites, a new attempt is made to clarify probable evolutionary scenario in this group of the higher trombidiform mites (Actiniedida). It is supposed that the very old ancestral group of terrestrial arachnids, having bite-sucking mouth-parts, poorly differentiated sac-like midgut and capability to extra-oral digestion, fed predatory on different small soil arthropods at all phases of the life cycle. They were small segmented orthotrichous homeomorphic arachnids at the rank of genus or family. The favorable feeding conditions of the adult phase have led to the small eggs rich in yolk and the small larva. The latter have led in turn to the necessity of intensive feeding

at the larval stage to complete the ontogenesis. Further in evolution, this group gave rise at once to two or even more large paraphyletic branches. Most of them retained feeding on arthropods with transition of larvae to much more effective parasitic feeding provided with the additional specialization of the larval stage. This branch comprise divergently radiated paraphyletic terrestrial and secondary-water water mites each having long course of evolution resulted in the recent groups of Calyptostomatoidea, Erythraeoidea, Trombidioidea and several superfamilies of water mites. Another branch of the ancestral Parasitengona has followed the way of adaptation of larvae to feeding on vertebrates, which were being attacked by the larvae in the environment of pasture. The parasitism on vertebrates has lead to several radical specializations of these mites and their significant evolutionary progress. At the same time, the similar ontogenetic dynamics, as well as synchronous reduction of particular developmental stages in all parasitengones, inevitably indicate the monophyletic origin of the whole branch of Parasitengona with Pterygosomatidae as the most probable sister group.
