

УДК 595.42

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ АКАРИФОРМНЫХ КЛЕЩЕЙ
(ACARI: ACARIFORMES) К ПОСТОЯННОМУ ПАРАЗИТИЗМУ
НА МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

© А. В. Бочков

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034
E-mail: prostigmata@zin.ru
Поступила 12.07.2007

Проведен комплексный анализ внешних морфологических адаптаций у акариформных клещей (Acari: Acariformes) — постоянных паразитов млекопитающих. На основании признаков строения гнатосомы, формы и степени склеротизации идиосомы, строения ног, общей хетотаксии и особенностей жизненного цикла паразитические клещи отнесены к 6 морфоэкотипам: наожные клещи — Cheyletidae, Chirohynchobidae, Lobalgidae, Myobiidae, Myocoptidae (большая часть), Rhyncoptidae, Psoroptidae; волосяные клещи — Atopomelidae, Chikodiscidae, Listrophoridae, Myocoptidae (*Trichocius*); кожероющие клещи — Sarcoptidae; внутрикожные клещи — Demodicidae и Psorergatidae; внутритканевые клещи — Epimyodidae; респираторные клещи — Ereyneidae, Gastronyssidae, Lemurnyssidae и Pneumocoptidae. Предложена гипотеза, иллюстрирующая пути освоения клещами различных микростадий на теле млекопитающих, формирования и эволюции их морфоэкотипов.

Ключевые слова: акариформные клещи, морфологические адаптации, морфоэкотипы, паразитизм; постоянные паразиты млекопитающих.

Акариформные клещи (Acari: Acariformes), постоянные паразиты млекопитающих, представлены 18 семействами, входящими в состав подотрядов Prostigmata (6 семейств) и Astigmata (12 семейств) (табл. 1). Среди простигматических клещей они принадлежат к подсем. Speleognathinae (Ereyneidae) инфраотряда Eupodina и 5 семействам инфраотряда Eleutherengona (Kethley in Norton et al., 1993), а среди астигмат образуют надсем. Sarcoptoidea (=Psoroptoidea) когорты Psoroptida, представленного исключительно постоянными паразитами млекопитающих (O'Connor, 1982). Следует отметить, что в надсем. Sarcoptoidea O'Connor (O'Connor, 1982) изначально различал 14 семейств, но в дальнейшем 2 монотипических семейства, Galalgidae и Audicoptidae, были включены соответственно в семейства Psoroptidae и Rhyncoptidae (O'Connor, 1984; Klompen, 1993). Еще несколько видов астигматических клещей, постоянно связанных с млекопитающими, принадлежат к семействам Histiosomatidae и Rosensteiniidae. Они мало отличаются по своей морфологии от свободноживущих представителей этих семейств и, вероятно, являются комменсалами (O'Connor, 1982).

Таблица 1
 Распределение акариформных клещей — постоянных паразитов млекопитающих по морфоэкотипам
 Table 1. Distribution of acariform mites — permanent parasites of mammals by morphoecotypes

Семейства	Отряды хозяев	Число видов в мировой фауне/исследовано	Число родов в мировой фауне/исследовано	Морфоэкотипы					
				Эктопаразиты		Эндопаразиты			
				накожные	шерстные	респираторные	коже-роющие	внутри-кожные	внутри-тканевые
Myobiidae	Afrotheria, Chiroptera, Dasyuromorphia, Didelphomorphia, Diprodontia, Erinaceomorpha, Macroscelidea, Microbiotheria, Paucituberculata, Rodentia, Soricomorpha	>460/400	51/46	+					
Cheyletidae (паразиты млекопитающих)	Carnivora, Lagomorpha, Primates, Rodentia, Scandentia	31/31	13/13	+					
Psorergatidae	Artiodactyla, Carnivora, Chiroptera, Lagomorpha, Macroscelidea, Primates, Rodentia, Scandentia, Soricomorpha	>70/20	3/3					+	
Demodicidae	Artiodactyla, Chiroptera, Carnivora, Didelphomorphia, Hyracoides, Lagomorpha, Perissodactyla, Primates, Rodentia, Scandentia, Soricomorpha, Xenarthra	>80/7	7/4					+	
Epimyodidae	Rodentia, Soricomorpha	4/4	1/1						+
Ereynetidae (паразиты млекопитающих)	Rodentia	20/1	9/1			+			
Atopomelidae	Afrotheria, Dasyuromorphia, Didelphimorphia, Diprotodontia, Erinaceomorpha, Macroscelidea, Paucituberculata, Peramelemorphia, Primates, Rodentia	>400/380	47/47		+				

Таблица 1 (продолжение)

Семейства	Отряды хозяев	Число видов в мировой фауне/исследовано	Число родов в мировой фауне/исследовано	Морфоэкотипы					
				Эктопаразиты		Эндопаразиты			
				накожные	шерстные	респираторные	коже-роющие	внутри-кожные	внутри-тканевые
Chirodiscidae	Afrotheria, Chiroptera, Primates, Rodentia	>190/24	24/10		+				
Chirorhynchobiidae	Chiroptera	3/3	1/1	+					
Gastronyssidae	Chiroptera, Rodentia	43/43	9/9			+			
Lemurnyssidae	Primates	4/4	2/2			+			
Listophoridae	Carnivora, Erinaceomorpha, Lagomorpha, Macroscelidea, Rodentia, Primates, Scandentia, Soricomorpha	>150/85	21/21		+				
Lobalgidae	Rodentia, Xenarthra	8/8	3/3	+					
Myocoptidae	Didelphimorphia, Microbiotheria, Paucituberculata	>50/50	6/6	+	+				
Rhyncoptidae	Carnivora, Paucituberculata, Primates, Rodentia	12/8	5/5	+					
Sarcoptidae	Artiodactyla, Carnivora, Chiroptera, Dasyuromorphia, Erinaceomorpha, Primates, Rodentia	>110/9	12/8				+		
Pneumocoptidae	Rodentia	3/3	1/1						
Psoroptidae	Artiodactyla, Carnivora, Dasyuromorphia, Didelphimorphia, Diprotodontia, Erinaceomorpha, Lagomorpha, Perissodactyla, Primates, Rodentia, Xenarthra	64/57	33/33	+					

Для перечисленных семейств акариформных клещей, как и для всех перманентных паразитов, тело хозяина является средой I порядка (Павловский, 1934; Балашов, 1982).

Поэтому выработка разного рода адаптаций к условиям обитания на хозяине определяет основные эволюционные тенденции внешних морфологических преобразований этих групп клещей.

Среди акариформных клещей, постоянно связанных с позвоночными, адаптации, вызванные паразитическим образом жизни, были изучены гораздо полнее у паразитов птиц (*Astigmata: Sarcoptiformes plumicoles*), чем у паразитов млекопитающих или рептилий. Первые попытки выделить «экологические группы» у перьевых клещей были предприняты Дубининым (1949—1951, 1953, 1956). В дальнейшем критерии, характеризующие эти «экологические группы», были коренным образом пересмотрены Мироновым (1987), который подразделил большую часть известных в то время семейств перьевых клещей на 5 морфологических экотипов (морфоэкотипов (не путать с морфотипами, выделяемыми при изучении изменчивости)). Каждый морфоэкотип был охарактеризован специфическим комплексом адаптаций к обитанию в условиях определенной микростанции на теле хозяина. Выделение морфоэкотипов перьевых клещей позволило выявить генеральные направления в преобразованиях их внешних морфологических структур, равно как и понять причины, вызывающие такие преобразования (Миронов, 1987; Dabert, Mironov, 1999).

Основные работы, посвященные внешним морфологическим адаптациям к постоянному паразитизму у акариформных клещей на млекопитающих, были предприняты Фэном (Fain, 1969) для представителей отряда *Acariformes* и Дубининой (1974) для астигматических «волосяных» клещей, объединяемых ранее в надсем. *Listrophoroidea*. К сожалению, большие пробелы в знаниях того времени о морфологии и таксономическом разнообразии этих паразитов препятствовали проведению обобщающих исследований, аналогичных таковым, предпринятым для перьевых клещей.

Достигнутый к настоящему времени существенный прогресс в исследованиях по разнообразию, морфологии и распространению паразитических *Acariformes*, связанных с млекопитающими, позволил нам предпринять комплексный анализ внешних морфологических адаптаций этих клещей к паразитизму, послуживший темой данного исследования.

Как и у птиц, тело млекопитающих, являясь средой обитания паразитических *Acariformes*, предоставляет им большое число микростанций (Балашов, 2005), которые можно условно сгруппировать в несколько основных типов: волосяной покров, кожный покров, подкожная соединительная ткань и респираторная система. Все паразитические акариформные клещи, постоянно связанные с млекопитающими и населяющие данные станции, отнесены нами к 6 основным морфоэкотипам на основании следующего комплекса признаков: строение гнатосомы, форма и степень склеротизации идиосомы, общая хетотаксия, строение ног и особенности жизненного цикла. Названия выделенных морфоэкотипов даны, исходя из микростанций, которые занимают эти клещи. Краткие диагнозы морфоэкотипов приведены в табл. 2. В данной работе не рассматриваются немногочисленные паразитические и комменсальные виды семейств *Histosomatidae* и *Rosensteiniidae*, а также виды некоторых триб сем. *Cheyletidae*, которые практически не отличаются по своим внешним морфологическим характеристикам от свободноживущих представителей из соответствующих таксонов.

Таблица 2
 Диагнозы морфоэкотипов
 Table 2. Diagnoses of morphoecotypes

Морфоэкотип	Семейства	Признаки			
		Гнатосома	Идиосома	Ноги	Жизненный цикл
Накожные клещи	P*: Cheyletidae, Myobiidae; A**: Chirotrichobidae, Lobalgiidae, Myocoptidae, Psoroptidae, Rhyncoptidae	Расположена терминально, может нести различные апофизы	Сильно уплощенная и слегка продолговатая, слабо склеротизована, может нести различные апофизы на вентральной стороне. Аподемы кокс не гипертрофированы. Стернум имеется или нет. Большинство латеральных щетинок хорошо развито. У P яйцевыводное и анально-генитальное отверстия разделены, эдеагус расположен дорсально. ♂♂ A имеют аданальные присоски и лопасти идиосомы	Крепятся к идиосоме латерально, зачастую несут различные выросты, а их членики могут сливаться друг с другом, предлапки нормально развиты, у A амбулакральные диски, как правило, хорошо развиты, лапки I—II с дорсоапикальным выростом. Хетом полон или почти полон, щетинки волосовидные. У ♂♂ A щетинки dIV и eIV присосоковидные	Яйцекладущие. Для ♂♂ A характерно прекопуляционное охранное поведение
Волосяные клещи	A: Atopomelidae, Chirodiscidae, Listrophoridae, Myocoptidae	Расположена терминально, может нести различные апофизы	Уплощенная (подтип I) или вальковатая (подтип II), хорошо склеротизована, несет различные прикрепительные структуры на вентральной стороне, как правило, являющиеся дериватами коксальных полей I и II. Аподемы кокс не гипертрофированы. Стернум имеется. Большинство латеральных щетинок хорошо развито, медиальные щетинки укорочены или отсутствуют. ♂♂ имеют аданальные присоски и лопасти идиосомы	Крепятся к идиосоме латерально (подтип I) или вентрально (подтип II), зачастую несут различные выросты, а их членики могут сливаться друг с другом, предлапки нормально развиты или редуцированы, степень развития амбулакральных дисков широко варьирует. Лапки I—II без дорсоапикального выроста. Хетом полон или почти полон, щетинки волосовидные. У ♂♂ щетинки dIV и eIV щетинковидные	Яйцекладущие или яйцеживородящие. Для ♂♂ характерно прекопуляционное охранное поведение (кроме большинства Listrophoridae)

Кожероющие клещи	A: Sarcoptidae	Расположена терминально, без апофизов	Округлая, выпуклая дорсально и уплощенная вентрально, слабо склеротизована, без апофизов, но может нести различные зубчики и чешуйки. Аподемы кокс не гипертрофированы. Стернум имеется. Щетинки укорочены или полностью редуцированы. Аданальные присоски и лопасти идиосомы $\sigma^2\sigma^2$ отсутствуют	Крепятся к идиосоме вентрально, укорочены и, как правило, без апофизов, иногда членики задних ног сливаются, предлапки (амбулакральные стебли) передних ног развиты хорошо, задних — слабее или полностью редуцированы, амбулакральные диски развиты слабо. Дорсоапикальный вырост лапок I—II отсутствует, но имеются шиповидные щетинки dI —II. Хетом полон или почти полон, щетинки волосовидные. У $\sigma^2\sigma^2$ щетинки dIV и eIV присосковидные	Большинство видов яйцекладущие, у нескольких видов отмечено яйцевиворождение. Среди $\sigma^2\sigma^2$ случаев предкопуляционного охранного поведения не выявлено
Внутрикожные клещи	P: Psorergatidae, Demodicidae	Расположена терминально, без апофизов	Округлая (подтип I) или червеобразная (подтип II), слабо склеротизована и лишена апофизов. Аподемы кокс не гипертрофированы. Стернум отсутствует. Латеральные щетинки сильно укорочены (за исключением терминальных — подтип I) или редуцированы (подтип II), медиальные щетинки редуцированы. Яйцевыводное и анально-генитальное отверстия слиты; эдеагус расположен дорсально	Крепятся к идиосоме латеро-вентрально или вентрально, шипы могут иметься на вертлугах и бедрах, членики свободные или ряд члеников слит, предлапки сильно укорочены. Хетом сильно обеднен, щетинки если имеются — волосовидные	Яйцекладущие
Внутриклеточные клещи	P: Epimyodicidae	Расположена вентрально, без апофизов	Продолговатая, слегка уплощена, слабо склеротизована и лишена апофизов. Аподемы кокс гипертрофированы, их длина превышает ширину идиосомы. Стернум имеется. Щетинки практически полностью редуцированы. Яйцевыводное и анально-генитальное отверстия разделены; эдеагус расположен дорсально	Крепятся к идиосоме вентро-латерально, без апофизов, все членики свободные, предлапки сильно укорочены. Хетом сильно обеднен, щетинки шиповидные	Цикл развития не изучен

Морфозотип	Семейства	Признаки			
		Гнатосома	Идиосома	Ноги	Жизненный цикл
Респираторные клещи	P: Ereyntidae; A: Gastronyssidae, Lemurnyssidae, Pneumocoptidae	Расположена терминально, может нести различные апофизы	У большинства представителей слегка уплощенная, продолговатая (подтип I), вытянутая (подтип II) или округлая (подтип III), слабо склеротизована, может нести короткие апофизы на вентральной стороне. Аподемы кокс не гипертрофированы. У P стернум отсутствует, у A имеется. Большинство щетинок короткие или представлены альвеолами. У P яйцевыводное и анально-генитальное отверстия разделены. У ♂♂ A отсутствуют аданальные присоски и лопасти идиосомы	Крепятся к идиосоме латерально, как правило, без апофизов, членики не слиты друг с другом, предлапки укорочены, у A амбулакральные диски развиты слабо или отсутствуют, лапки I—II с дорсоапикальным выростом. Хетом полон или почти полон, но многие щетинки лапок A представлены альвеолами, щетинки волосовидные. У ♂♂ A щетинки dIV и eIV щетинковидные	P яйцекладущие, A — яйцеживородящие. Среди ♂♂ A случаев предкопуляционного охранного поведения не выявлено

Примечание. P* — простигматические клещи, A** — астигматические клещи.

МАТЕРИАЛ

В целях данного исследования были изучены морфологические особенности 1136 видов 214 родов акариформных клещей, являющихся постоянными паразитами млекопитающих, что составляет примерно 67 % видов и 86 % родов соответственно от числа видов и родов, известных в мировой фауне (табл. 1) Подавляющее большинство исследованных материалов хранится в следующих музеях: Музей зоологии Мичиганского университета (Анн Арбор, США), в том числе материалы, находящиеся в нем во временном хранении, но принадлежащие другим американским музеям; Бельгийский Королевский институт естественных наук (Брюссель, Бельгия); Зоологический институт Российской академии наук (С.-Петербург, Россия); Королевский Музей Центральной Африки (Тервюрен, Бельгия).

Прижизненные наблюдения были проведены на паразитических клещах семейств Cheyletidae, Myobiidae, Psoroptidae (Prostigmata), Atopomelidae, Chirodiscidae, Listrophoridae, Myocoptidae и Sarcoptidae (Astigmata) в процессе сбора материалов в полевых условиях. Локализация клещей остальных семейств (табл. 1) изучалась на музейных экземплярах хозяев и по литературе.

ОПИСАНИЕ ВЫДЕЛЕННЫХ МОРФОЭКОТИПОВ

Накожные клещи (рис. 1, 2). К данному морфоэкотипу принадлежат среди простигмат клещи семейств Cheyletidae и Myobiidae (рис. 1, 1, 2), а среди астигмат клещи семейств Psoroptidae (рис. 1, 3, 4), Myocoptidae (кроме рода *Trichoecius*) и представители подсем. Lobalgininae (Lobalginidae). Данная группировка аналогична по своим морфоэкологическим особенностям эпидермоптоидному морфоэкотипу, выделенному Мироновым (1987) для перьевых клещей двух близкородственных семейств, Epidermoptidae и Dermatationidae, обитающих на коже птиц. Накожные клещи, питаются жидким содержимым живых эпидермальных клеток (простигматы) или ороговевшими эпидермальными чешуйками (астигматы) млекопитающих, также способны к активному перемещению в толще волосяного покрова хозяина, для чего используют различные выросты гнатосомы, идиосомы и ног. Наличие таких зажимов позволило Фэну (Fain, 1971) отнести миобиид и некоторых хейлетид к волосяным клещам. На самом деле и миобииды, и хейлетиды являются типичными накожными клещами, способными к передвижению как по коже, так и в толще волосяного покрова хозяина.

Гнатосома. У накожных клещей гнатосома, включая пальпы, нормально развита, субкапитулум зачастую снабжен парой небольших, направленных назад вентральных выростов. Исключение составляет весьма крупная гнатосома хейлетид трибы Niheliini, которые помимо нахождения на коже хозяина активно перемещаются в толщине его шерстного покрова. Пальпы клещей этой трибы несут различные выросты. Хелицеры простигмат — накожных паразитов млекопитающих, слиты между собой в общую структуру — стилофор, который в свою очередь слит с субкапитулулом в гнатосомальную капсулу. У астигмат хелицеры сохраняют полный набор структур, типичный для клещей когорты Psoroptidia.

Идиосома. У накожных клещей идиосома, сильно уплощенная в дорсовентральном направлении, обеспечивает максимально широкое соприкосновение с поверхностью кожи хозяина и значительно ослабляет риск отпадения при любых механических воздействиях. Очертания идиосомы широко

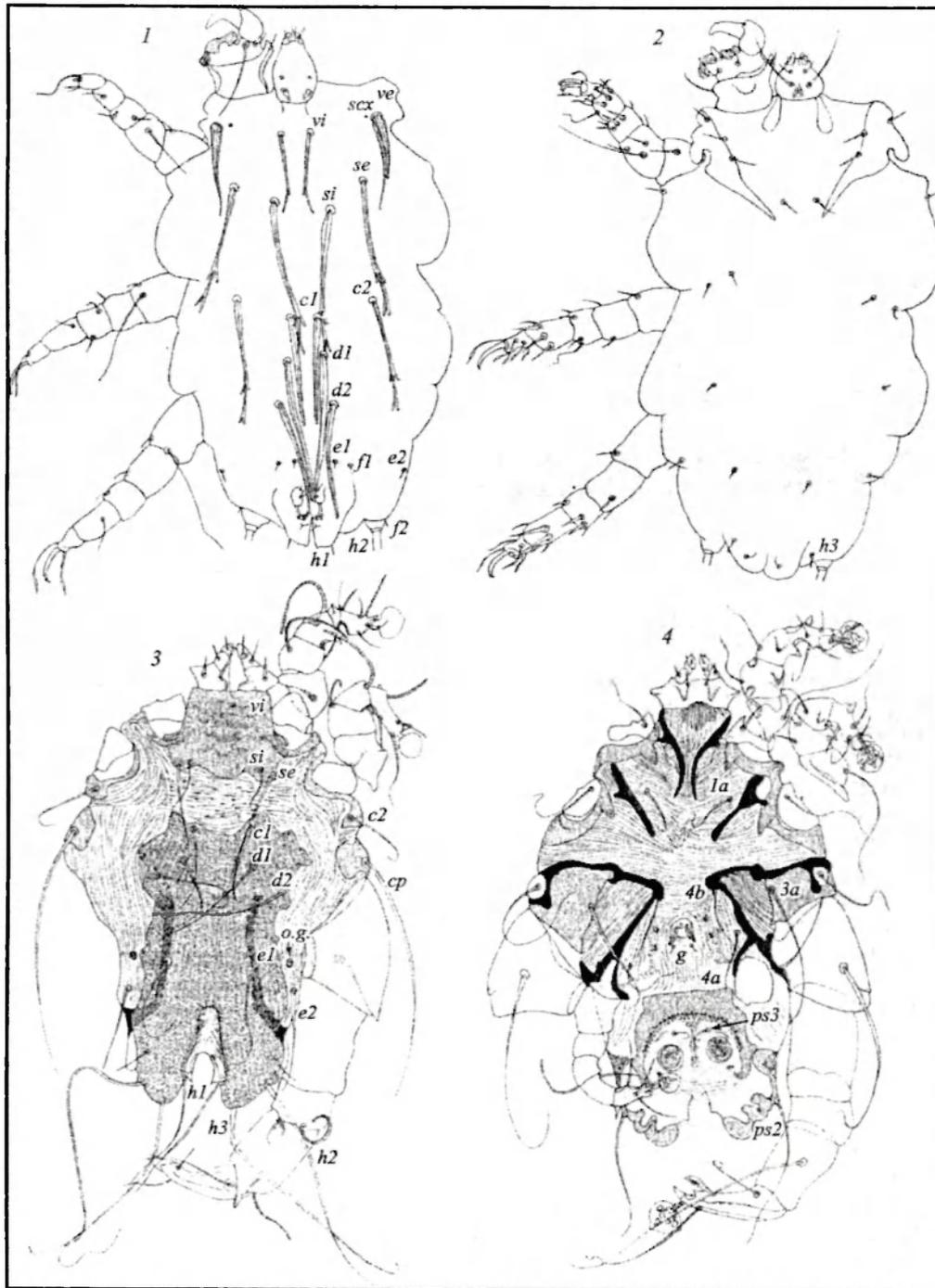


Рис. 1. Накожные клещи.

1, 2 — самка *Radfordia colomys* Vochkov et Fain (Myobiidae) соответственно дорсально и вентрально; 3, 4 — самец *Gaudalgus haymani* Fain (Psoroptidae) соответственно дорсально и вентрально.

Fig. 1. Skin mites.

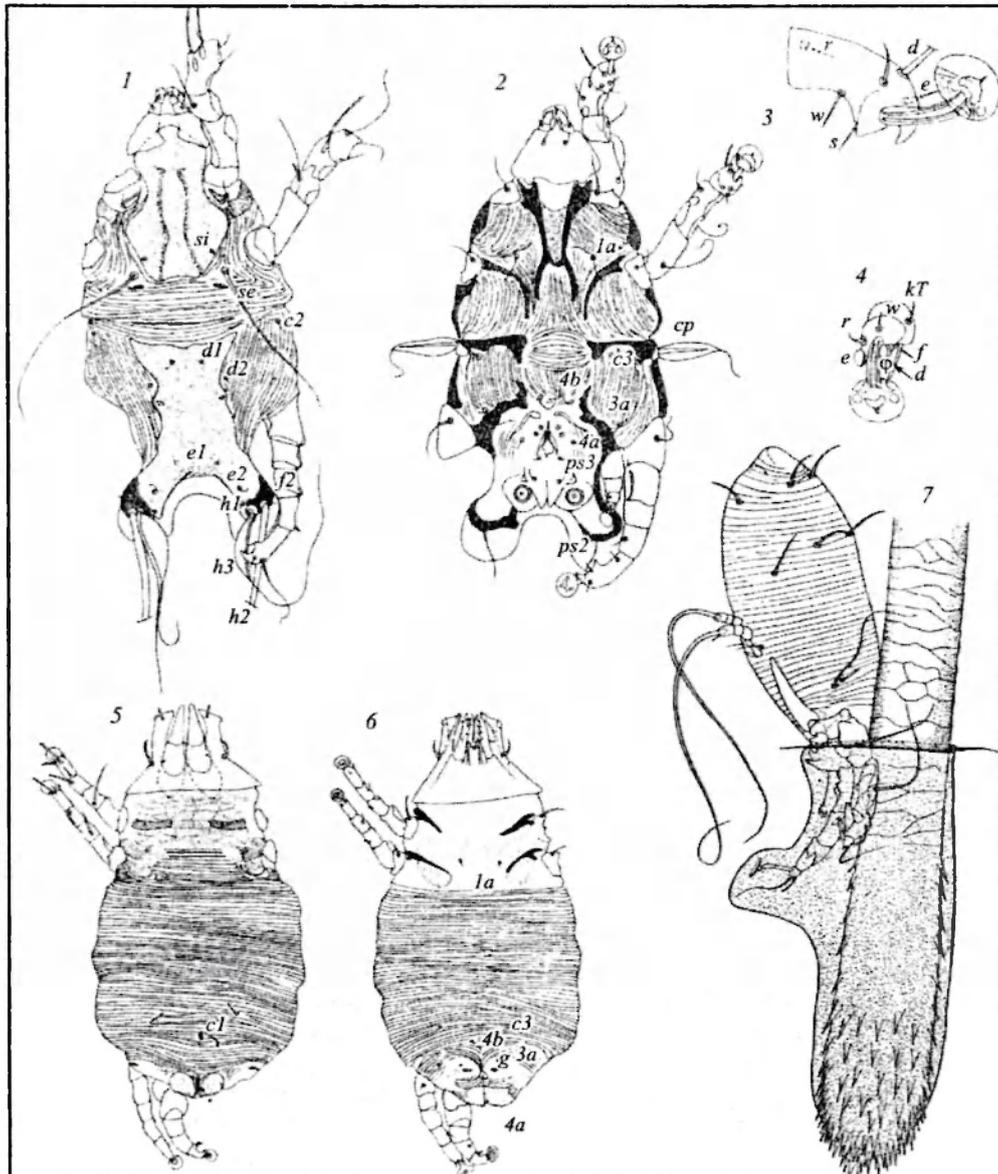


Рис. 2. Накожные клещи.

1—4 — самец *Echimytricalges guyanensis* Fain (Lobalgidae); 1—2 — соответственно дорсально и вентрально, 3, 4 — лапки III и IV вентрально; 5, 6 — самка *Chirorhynchobia matsoni* Yunker (Chirorhynchobiidae) соответственно дорсально и вентрально; 7 — самка *Rhyncoptes cercopitheci* (Fain) (Rhyncosoptidae), полупогруженная в волосяной фолликул (по: Fain, 1965 с изменениями).

Fig. 2. Skin mites.

варьируют. У миобиид идиосома продолговатая, у хейлетид она варьирует от продолговатой у видов рода *Teinocheylus* (Teinocheylini) до ромбовидной у представителей трибы Cheyletiellini, а у астигматических представителей данного морфоэкотипа идиосома почти ромбовидная или слегка продолговатая.

Идиосома накожных клещей обычно несет полный набор внешних структур, присущих Psoroptidia (Dabert, Mironov, 1999). Обитая под защитой волосяного покрова, наконники склеротизованы слабее волосяных клещей (см. морфозотип Волосяные клещи). У миобиид щиты идиосомы полностью редуцированы. Среди хейлетид большинство видов имеют хорошо развитый проподонотальный, а у самцов еще и гистеронотальный щит. Что касается астигматических клещей, то помимо всегда имеющегося проподонотального щита, обычно хорошо развит гистеронотальный щит, причем не только у самцов всех видов, но и у самок Lobalginæ, Dromiciooptinæ (Myosoptidae) и некоторых видов сем. Psoroptidae. Вентральная сторона тела простигматических клещей, обитающих на коже, как правило, лишена щитов, а у астигмат, обитающих на коже, особенно самцов, несет различные склериты. Коксальные аподемы нормально развиты. Дистальные части их коксальных аподемов I слиты друг с другом в стернум или разделены. Тело накожных клещей обоих подотрядов зачастую несет выросты разнообразной формы в области передних коксальных полей.

Для накожных клещей в целом характерна горизонтальная направленность большинства щетинок, которые образуют по периферии тела клеща узкую чувствительную зону. У большинства хейлетид щетинки идиосомы не укорочены, опушенные или гладкие, образуют невысокую, но равномерную сенсорную зону вокруг клеща. Причем у видов трибы Niheliini наблюдается неотрихия. У специализированных хейлетид трибы Teinocheylini и большинства представителей сем. Myobiidae многие дорсальные щетинки приобретают ланцетовидную или даже листовидную форму и расположены в горизонтальной плоскости, прикрывая сверху тело клеща. Вполне вероятно, что эти щетинки предохраняют мягкую кутикулу идиосомы от механических повреждений. У миобиид и ряда хейлетид терминальные щетинки идиосомы становятся бичевидными, существенно расширяя ее заднюю чувствительную зону. Астигматы данного морфозотипа несут не более трех пар макрохет, *se*, *cp* и *h2*, тогда как большинство их медиальных щетинок дорсального, реже латеральных рядов утрачено.

Ноги. Ноги хорошо развиты, крепятся к идиосоме латерально, увеличивая поверхность соприкосновения с субстратом. Среди простигмат апофизы на ногах встречаются редко, исключая специализированные в органы прикрепления к волосам хозяина ноги I миобиид. У астигмат, обитающих на поверхности кожи млекопитающих, членики ног зачастую несут вентральные апофизы, с помощью которых эти клещи могут цепляться за волосы и неровности кожи. Лапки их передних ног, как правило, несут дорсоапикальный когтевидный вырост, который особенно хорошо развит на ногах I. С помощью этих выростов клещи способны разрывать кожные покровы хозяина и закрепляться в них (Fain, 1965; Миронов, 1987). У Myosoptidae задние ноги превращены в своеобразные прикрепительные структуры, с помощью которых они зажимают волос хозяина. Ноги IV многих астигматических самцов резко укорочены, обычно в этом случае ноги III, которыми самцы удерживают самку или женскую протонимфу, гипертрофированы. Предлапки простигмат хорошо развиты. У архаичных представителей трибы Niheliini они несут когти и перистый эмподий. У хейлетид трибы Teinocheyletiellini когти очень маленькие на ногах I и II и отсутствуют на ногах III и IV, эмподий имеется на всех ногах. У всех Cheyletiellini когти на ногах полностью отсутствуют, а эмподий хорошо развит, видимо компенсируя отсутствие когтей. У миобиид когти хорошо развиты на всех «ходильных» ногах, а эмподий отсутствует. У астигмат предлапки обычно хорошо развиты, но

амбулакральный диск не крупный и его склериты мелкие. Вероятно, как и в случае с клещами эпидермоптоидного морфоэкотипа, основная роль в прикреплении к субстрату принадлежит вентральным апофизам ног (Миронов, 1987). Щетинки задних лапок *d*, как правило, очень длинные, бичевидные, в дополнение к латеральным щетинкам идиосомы помогают клещу ориентироваться в пространстве. Щетинки *dIV* и *eIV* у самцов большинства видов в форме присосок (рис. 2, 4), но у самцов лобальгин, ноги IV которых прекрасно развиты и служат для удержания полового партнера, эти щетинки волосовидные.

Особенности жизненного цикла. Для наожных клещей характерно яйцерождение. Их самки откладывают яйца, которые прикрепляют к волосам специальным секретом. Причем хейлетида трибы *Cheyletiellini* даже дополнительно обматывают их нитями паутины (Дубинина, Бочков, 1989). У самцов простигмат, относящихся ко всем морфоэкотипам, за исключением респираторных клещей, генитальное отверстие расположено дорсально, и эдегус представлен трубкой, заостряющейся на конце. У самцов астигмат, как правило, хорошо развиты аданальные присоски и лопасти идиосомы, а также склериты «анального поля», видимо помогающие удержанию тритонимфы и самки при копуляции. Для большинства известных астигмат этого морфотипа характерно так называемое прекопуляционное охранное поведение (*pre-copulatory guarding mate behaviour*), когда самец остается скрепленным с женской тритонимфой, до того как она перелиняет на самку (Witalinski et al., 1992). У астигмат данного морфоэкотипа самец и женская тритонимфа скрепляются друг с другом опистосомами в противоположных направлениях. Причем самец как бы накрывает опистосому самки своими опистосомальными лопастями и вогнутой задней частью собственно опистосомы, удерживая ее с помощью III (*Psoroptidae*, *Myocoptidae*) или IV (*Lobalgiidae*) ног, аданальных присосок, а иногда целого комплекса вспомогательных структур — мембран, специализированных щетинок, склеритов анального поля и т. д. В данном случае резко снижается риск того, что партнеры будут удалены с тела хозяина в силу каких-либо механических воздействий, поскольку они продолжают быть плотно прикрепленными к субстрату с помощью различных выростов гнатосомы, идиосомы и ног. У простигмат охранное поведение известно только для самцов трибы *Cheyletiellini* (Дубинина, Бочков, 1989; Bockov, Mironov, 1999). Они захватывают сверху пальцами субкапитулум женских тритонимф, при этом гнатосома самца направлена навстречу гнатосоме тритонимфы. Таким образом, тритонимфа может питаться, и сцепленная пара довольно свободно передвигается по коже хозяина.

Производные морфоэкотипа. Виды подсем. *Echimytricalginae* (*Lobalgiidae*) (рис. 2, 1—4), сохранив в своем облике большинство черт, присущих наожным клещам, выработали ряд уникальных адаптаций, позволяющих им обитать в желобах волос грызунов сем. *Echimyidae* (*Rodentia*: *Caviomorpha*). Спина этих грызунов покрыта сильно уплощенными иглообразными волосами, несущими желобообразное углубление, в котором и локализируются клещи (Fain, Lukoschus, 1970). Внешнее строение эхимитрикальгин отдаленно напоминает таковое перьевых клещей проктофиллоидного типа, живущих в коридорах между перьевыми бородами I порядка (Миронов, 1987). Покровы идиосомы эхимитрикальгин довольно хорошо склеротизованы, чтобы противостоять высыханию и механическим воздействиям. Ноги лишены прикрепительных апофизов, и дорсоапикальный шип на передних лапках почти полностью редуцирован. Амбулакральные диски довольно крупные, с хорошо развитыми склеритами. Латеральные и терминальные макрохеты

расположены в горизонтальной плоскости, позволяя клещу контролировать относительно узкий промежуток волосяного желоба. Плечевые щетинки *ср* утолщены, имеют ланцетовидную форму, по-видимому, предназначены для контроля ширины волосяного желоба, и такое их строение является приспособлением к сильному механическому воздействию со стороны его стенок.

Еще одной группой астигматических клещей-накожных, чей облик отражает черты крайней специализации к довольно необычным условиям обитания, являются представители сем. *Chirohynchobiidae* (рис. 2, 5–6). Эти клещи паразитируют на южно-американских рукокрылых сем. *Phyllostomidae* (Chiroptera: Microchiroptera). Очень мало известно на сегодняшний день об их биологии. Все найденные экземпляры были прикреплены своими гипертрофированными ротовыми частями к краю крыловой перепонки хозяина (наши данные). Обитание в таких «экстремальных» условиях не могло не сказаться на внешней морфологии этих клещей. Гнатосома хироринхобиид демонстрирует ряд глубоких приспособлений к внедрению в кожу хозяина, которые имеют некоторое сходство с таковыми иксодовых клещей. Пальпы сильно склеротизованы и весьма хорошо развиты, будучи слегка длиннее субкапитулюма, что весьма необычно для саркоптоидов. Вершинами своих мощных пальп клещ упирается в кожу хозяина при прикреплении. Подомеры пальп полностью слиты друг с другом и с субкапитулюмом. Хелицеры очень крупные, грызущего типа. Опистосома сильно укорочена. Опистосомальные лопасти и аданальные мембраны у самцов отсутствуют. Хетом идиосомы сильно редуцированы и все щетинки очень короткие. Отсутствие длинных щетинок и укороченная идиосома позволяют клещам лучше противостоять воздушным потокам при взмахах крыла хозяина и избежать эффекта паруса. Дорсоапикальные шипы отсутствуют на лапках всех ног. Самки хироринхобиид, вероятно, являются яйцекладущими. Хорион яиц полностью покрыт короткими зубчиками.

Клещи астигматического сем. *Rhyncoptidae* (рис. 2, 7) частично внедряются в волосяные фолликулы своих хозяев передним концом тела, так что на поверхности остается торчать только опистосома. Интересно, что при этом они ориентированы дорсальной, а не вентральной, как волосяные клещи, стороной к волосу (Fain, 1965a), что говорит об их прямом происхождении от накожных клещей. Среди клещей эпидермоптоидного типа сходная ориентация наблюдается у видов подсем. *Epidermoptidae* с тем отличием, что они внедряются не в волосяные фолликулы, а в кожу птиц (Мионов, 1987; Miонов et al., 2005). Пальпы ринкоптит несут на вершине розеточку из коротких шипов, помогающих клещу «заякориться» в волосяной сумке. Идиосома ринкоптит только слегка уплощенная дорсовентрально и несет короткие лопасти у самок и неполовозрелых стадий рода *Saimirioptes*. Супракоксальные щетинки *scx*, отверстия супракоксальных желез и сопутствующие им подоцефальные каналы отсутствуют. Аподемы кокс I слиты в стернум. Прекопуляционное охранное поведение не зарегистрировано. Опистосомальные лопасти самца отсутствуют, но имеются хорошо развитые аданальные присоски и ряд склеритов «анального поля», которые вкупе с ногами III, увеличенными у части видов, фиксируют самку при копуляции. Щетинки *dIV* и *eIV* самцов волосовидные. К сожалению, еще крайне мало известно о биологии и особенностях жизненного цикла ринкоптит, помимо того, что их женские и мужские тритонимфы отличаются морфологически, а сами они являются яйцеживородящими клещами (Fain, 1965b). Хетом идиосомы хорошо развит, но макрохетами представлены только щетинки *se* и *ср*, а иногда *h2* и *h3* у самцов. Многие дорсальные щетинки имеют

расширенные ланцетовидные пластинки в основании. Такая форма щетинок объясняется экологическими особенностями представителей данного семейства. Длинные плечевые и лопаточные щетинки контролируют положение клеща в волосяной бурсе, остальные относительно короткие и крепкие щетинки идиосомы создают узкую чувствительную зону вокруг клеща, не мешая ему передвигаться, а сами хорошо защищены от механических воздействий. Передние ноги ринокопид несут разнообразные вентральные выросты кутикулы. Предлапки имеются только на ногах I и II, они состоят из сильно удлиненного амбулакального стебля с заключенными в него прямыми кондилофорами и амбулакального диска со слабо различимыми дорсальными склеритами. Как и у эпидермопид, длинный стебель позволяет подгибать предлапку при внедрении в фолликул хозяина и тем самым оберегает ее от повреждения. Дорсоапикальный вырост передних лапок, будучи функционально замещен щетинками *d*, сильно редуцирован или отсутствует. Щетинки *d* задних ног, как правило, представлены макрохетами. Когда клещ погружен в волосяной фолликул, эти щетинки лежат на поверхности кожи хозяина, увеличивая чувствительную зону вокруг его тела.

Волосяные клещи (рис. 3). Данный морфоэкотип включает в себя исключительно астигматических клещей семейств *Atopomelidae* (рис. 3, 1, 2), *Chirodiscidae*, *Listrophoridae* (рис. 3, 3–4) и рода *Trochoecius* (*Myocoptidae*), живущих в волосяном покрове млекопитающих.

Гнатосома. Строение хелицер у волосяных клещей, кроме *Listrophoridae*, довольно плохо изучено, поскольку они очень сильно склеротизованы и прикрыты выростами проподонотального щита. Вероятно, однако, что подобно листрофоридам (Bochkov, OConnor, 2005) они сохранили все структуры, присущие наожным саркоптоидам. Субкапитулум большинства волосяных клещей принимает форму, близкую к треугольной. Такая форма субкапитулума, по-видимому, является приспособлением для перемещения клещей в шерстном покрове хозяев (Дубинина, 1974). Субкапитулум хиродисцид несет разнообразные, направленные назад вентральные или дорсальные выросты. У *Trichoecius* и атопомелид субкапитулум, как правило, лишен таких выростов. У *Listrophorinae* инфрасубкапитулум вентрально несет пару крупных латеральных выростов или латеральных щитков *sensu* Wurst (1993), тогда как у представителей подсем. *Aplodontochirinae* (*Listrophoridae*) эти выросты отсутствуют (Bochkov, OConnor, 2005). У некоторых видов хиродисцид (*Alabidophorus*) пальпы несут апикальные зубы.

Идиосома. Волосяные клещи обладают продолговатой идиосомой, которая способствует лучшему их удержанию на волосе хозяина, и габитуально подразделяются на 2 подтипа. Подтип I представлен клещами, чья идиосома уплощена в дорсовентральном направлении (рис. 3, 1, 2). К подтипу II относятся клещи с округлой в поперечном сечении идиосомой (иначе, вальковатой идиосомой) (рис. 3, 3, 4).

Как и у клещей-наожников, идиосома несет полный набор структур, типичных для саркоптоидных клещей.

Тело большинства клещей этого морфотипа хорошо склеротизовано, что предохраняет их от механических воздействий и высыхания. Дорсальная поверхность идиосомы, как правило, покрыта проподонотальным (может состоять из нескольких щитов) и гистеронотальным щитами. Вентральная поверхность идиосомы также хорошо склеротизована и несет различные органы прикрепления к волосу хозяина. Коксальные аподемы не гипертрофированы. Дистальные концы передних аподем кокс I слиты в стернум. Клещи подтипа I, обладающие уплощенной дорсовентрально идиосомой, используют для

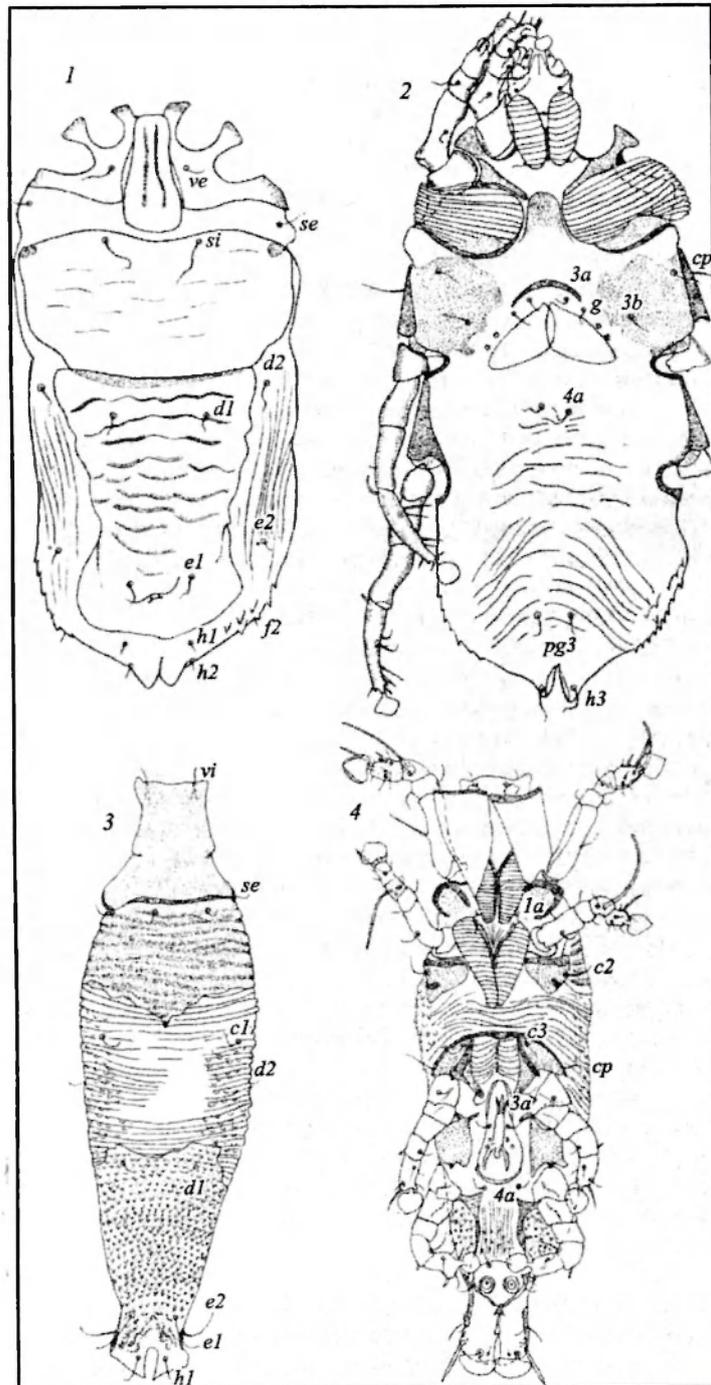


Рис. 3. Волосяные клещи.

1, 2 — самка *Listrophoroides pseudolativentris* Vochkov et al. (Atopomelidae) соответственно дорсально и вентрально; 3, 4 — самец *Aeromychirus fimbriatus* Vochkov et OConnor (Listrophoridae) соответственно дорсально и вентрально.

Fig. 3. Fur-mites.

зажима волоса хозяина продольное желобообразное углубление, находящееся между коксальными полями ног I и II (иногда только первых ног). Эти коксальные поля покрыты исчерченными мембранами, представляющими собой поперечноребристые участки кутикулы, которые Дубинина (1974) называет клапанами стернальных щитов, а сами коксальные поля — стернальными щитами. Ребристость коксальных мембран способствует более прочному закреплению на волосе хозяина, который у млекопитающих покрыт поперечными, направленными к концу чешуйками. Углубления между ребрышками мембраны, зацепляя чешуйки, препятствуют скольжению клеща по волосу (Дубинина, 1974). Дополнительные исчерченные мембраны идиосомы и ноги, речь о которых пойдет ниже, несущие различные выросты, способствуют более надежной фиксации клещей. Органы прикрепления некоторых клещей подтипа II, обладающих вальковатой идиосомой, еще более совершенны. Так, у *Listrophorinae* идиосома, помимо исчерченных коксальных мембран, несет пару дополнительных прикрепительных выростов-зажимов, так называемых прикрепительных клапанов, основания которых расположены между коксальными полями I и простираются от заднего края гнатосомы до заднего конца стернума (Wurst, 1993; Vochkov, OConnor, 2005).

У хиродисцид и некоторых атопомелид имеется несколько пар макрохет, представленных латеральными щетинками, которые контролируют в основном пространство сбоку от клеща. У листрофорид и большей части атопомелид макрохеты встречаются реже и, как правило, представлены терминальными щетинками *h2*. У ряда самцов листрофорид эти щетинки мембрановидно расширены, помогая самцу фиксировать самку при копуляции, компенсируя тем самым слабое развитие опистосомальных лопастей (Дубинина, 1974). Большинство медиальных щетинок короткие или отсутствуют. Такое положение щетинок позволяет клещу контролировать пространство вокруг себя, но не препятствует его движению вдоль волоса.

Ноги. Ноги клещей подтипа I крепятся к идиосоме латерально, тогда как у клещей с вальковатым телом подтипа II они крепятся вентрально. Строение ног у клещей, принадлежащих к различным семействам в пределах данного морфоэкотипа, сильно варьирует и поэтому требует отдельного описания для каждого из них. Лапки III или IV самцов модифицированы для удержания самки — вытянуты и искривлены или, наоборот, сильно расширены. Хетом ног довольно полный или утрачен незначительно, щетинки, как правило, волосовидные. У большинства видов задние лапки несут макрохеты, которые зачастую представлены щетинками *d*, увеличивая тем самым чувствительную зону позади себя при движении вдоль волоса хозяина. Щетинки *dIV* и *eIV* самцов волосовидные (исключая самцов рода *Trichoecius*, у которых эти щетинки присосковидные).

Ноги листрофорид практически лишены апофизов. Бедра ног I и II сильно вытянуты, превышая длину соответствующих колена и голени, вместе взятых, иногда несут короткий отросток. Предлапка и склериты амбулакрального диска хорошо развиты.

Ноги атопомелид напоминают таковые листрофорид, но их передние лапки зачастую несут короткий вырост-зажим, а голени и колена ног III и IV полностью слиты друг с другом. Предлапки атопомелид, особенно на передних ногах, развиты очень слабо, склериты амбулакрального диска очень мелкие.

У видов рода *Trichoecius* ноги имеют строение, типичное для других миокопид.

Две передние пары ног у хиродисцид имеют уникальное строение. Вершины их лапок несут одну или двулопастную мембрану, которая охватывает

волос хозяина. Членики передних ног испытывают прогрессивное слияние. Так, у Schizosoptinae ноги I и II состоят из пяти свободных члеников, тогда как у лабидокарпин они состоят только из трех. У ряда хиродисцид бедра и колена задних ног полностью слиты друг с другом. Предлапки отсутствуют на передних ногах. На задних ногах они имеются, но амбулакральные диски небольшие, а амбулакральные склериты сильно редуцированы. У ряда клещей подсем. Labidocarpinae предлапки задних ног сильно редуцированы, лишены амбулакрального диска, а щетинки *d* занимают апикальное положение и принимают когтевидную форму. С помощью этих когтевидных щетинок клещ при движении удерживается на волосе хозяина.

Особенности жизненного цикла. Самки яйцекладущие или яйцеживородящие. Яйца прикрепляются с помощью специального клейкого секрета к волосам млекопитающих. Аданальные присоски самцов имеются или отсутствуют. Лопастидиосомы развиты, но иногда практически полностью лишены окаймляющих их лобарных мембран, как у клещей подсем. Labidocarpinae (Chirodiscidae). У самцов многих видов имеются склериты анального поля. Для хиродисцид, атопомелид и видов рода *Trichoecius* характерно прекопуляционное «охранное» поведение. У миокопидных клещей и некоторых хиродисцид самец удерживает женскую тритонимфу с помощью гипертрофированных ног III и опистосомальных лопастей. У самцов атопомелид этой цели служат ноги четвертой пары. У хиродисцид подсем. Labidocarpinae, все представители которого принадлежат к подтипу II, самец скрепляется с личинкой, а затем с мешкообразной женской протонимфой и тритонимфой, обладающими очень короткими ногами. Женские нимфы несут на заднем конце тела пару выростов (копулятивные лопасти), которые крепятся к аданальным присоскам самцов. Опистосомальные лопасти самца и увеличенные ноги IV облегают опистосому нимфы с боков, тем самым участвуя в ее фиксации. Самцы большинства видов листрофорид не скрепляются с тритонимфами, но недавно нами был впервые зарегистрирован феномен прекопуляционного «охранного» поведения у представителей рода *Hemigalichus* (Vochkov, OConnor, 2005). Причем в отличие от остальных астигмат партнеров располагаются в одном направлении, самцы обхватывают тритонимфу своими увеличенными ногами IV, которые используются листрофоридными самцами для удержания самки при копуляции (Дубинина, 1974; Wurst, 1993).

Кожероющие клещи (рис. 4, 1, 2). К этому морфоэкотипу относятся клещи только одного астигматического сем. Sarcoptidae. Саркоптиды близки к кнемидокоптоидному типу, выделенному Мироновым (1987) для клещей подсем. Knemidosoptinae (Epidermoptidae), обитающих в коже птиц. Большую часть своего жизненного цикла, по крайней мере, самки и неполовозрелые стадии обитают внутри кожи хозяина. Однако для расселения на хозяине, перехода на других хозяев, а также для копуляции саркоптиды вынуждены активно перемещаться по поверхности кожи.

Гнатосома. Гнатосома развита довольно слабо. Хелицеры сохраняют набор структур, типичный для когорты Psoroptidia. Субкапитулум лишен выростов, почти прямоугольный.

Идиосома. Идиосома выпуклая дорсально и уплощенная вентрально, как правило, округлая. Хотя у некоторых представителей может становиться продолговатой или формировать различные выступы.

Латерококсовые склериты, подоцефальные каналы, субкоксовые щетинки *scx* и отверстия коксовых желез отсутствуют. Генитальные папиллы имеются только у наиболее архаичных саркоптид подсем. Diabolosoptinae.

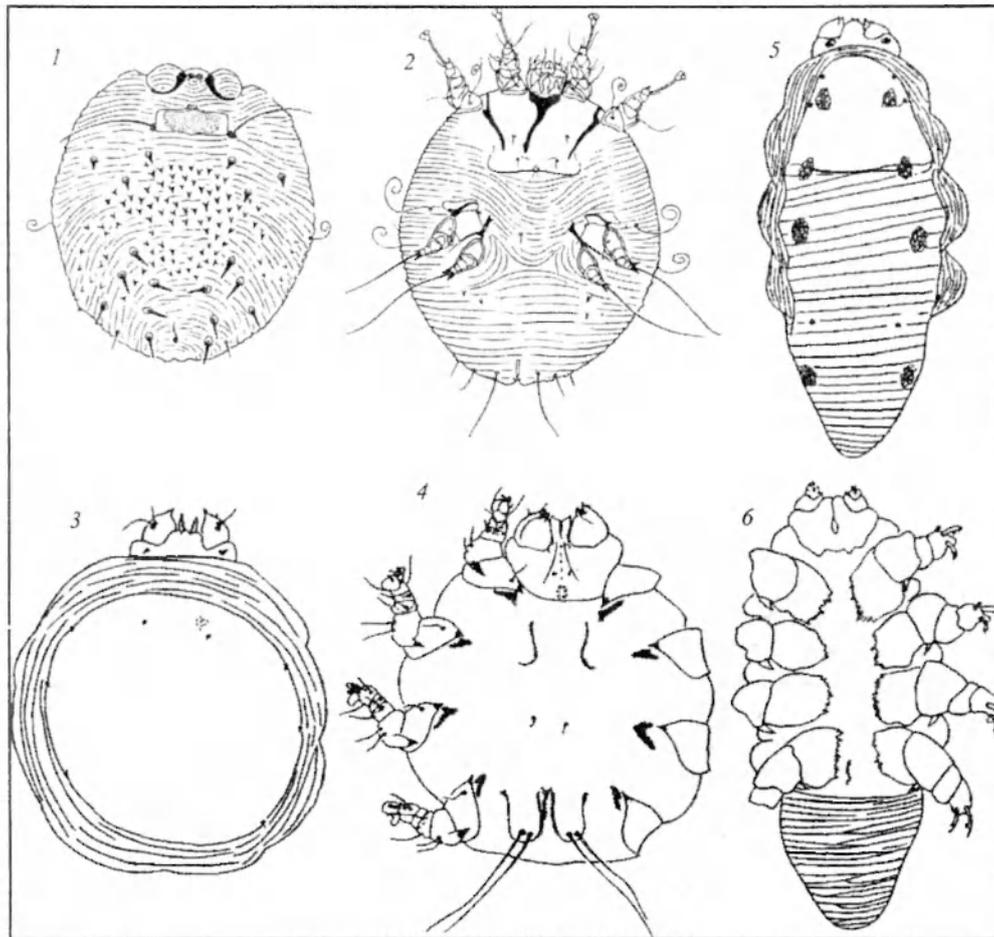


Рис. 4. Самки кожероющих (1, 2) и внутрикожных (3–6) клещей соответственно дорсально и вентрально.

1–2 — *Sarcoptes scabiei* (Linnaeus) (Sarcoptidae) (по: Fain, 1978 с изменениями); 3–4 — *Prosergates apodemi* Fain et al. (Psorergatidae); 5–6 — *Stomatodex corneti* Fain (Demodicidae).

Fig. 4. Females of skin-burrowing (1, 2) and intradermal (3–6) mites in dorsal and ventral view, respectively.

Отверстия опистонотальных желез (*gl*) хорошо заметны. Анальное отверстие расположено терминально или дорсально.

Саркоптиды, будучи внутрикожными эндопаразитами, слабо склеротизованы. У самок ряда видов имеется небольшой проподонотальный щит. Гистеронотальный щит отсутствует у самок, но хорошо развит у самцов, которые проводят значительную часть своей жизни на поверхности кожи (Ланге и др., 1984). Кутикула, свободная от щитов, может быть поперечно исчерчена или покрыта различными шипиками, чешуйками или бугорками. Идиосома лишена различных апофизов. Коксальные аподемы не гипертрофированы. Коксальные аподемы I слиты в стернум.

Щетинки идиосомы зачастую укорочены и утолщены. Развитие макрочет на идиосоме вообще не свойственно саркоптидам. У некоторых видов многие дорсальные щетинки медиального ряда полностью исчезают.

Ноги. Ноги крепятся к идиосоме вентрально, утолщенные, сильно укорочены, конической формы, у подавляющего большинства видов лишены вентральных апофизов. Различные членики ног III и IV у ряда видов подвергаются слиянию, а у некоторых видов ноги задней пары отсутствуют или сильно редуцированы. У самцов части видов ноги последней пары сильно укорочены. Предлапки передних ног у многих видов имеют длинный стебель, что позволяет подгибать их назад при внедрении клеща в кожу и тем самым предохранять от повреждений. Подобное строение предлапок характерно для перьевых клещей подсем. *Epidermoptinae*, которые частично внедряются в кожу птицы (Миронов, 1987; Mironov et al., 2005). Предлапки задних ног имеются или отсутствуют. Амбулакральные диски на всех ногах не крупные, несут плохо различимые дорсальные склериты. Поскольку дорсоапикальный вырост передних лапок, как и другие кутикулярные выросты ног, у саркоптитов отсутствуют, в прорывании эпидермиса у этих клещей помимо хелицер участвуют щетинки *dI—II*, которые модифицированы в мощные шипы, и, возможно, некоторые другие шиповидные щетинки лапок. Задние лапки зачастую снабжены очень длинными, бичевидными щетинками, помогающими ориентироваться клещу в пространстве. Щетинки *dIV* и *eIV* у самцов большинства видов в форме присосок.

Особенности жизненного цикла. Самки в основном яйцекладущие, хотя у видов родов *Teinocoptes* и *Synopteroceptes* зарегистрировано яйцеживорождение (Klompren, 1992). Большинство клещей откладывает яйца в вырытых ими ходах. Личинки покидают материнский ход, и дальнейшее развитие клещей протекает в волосяных фолликулах или так называемых метаморфических ходах. Копуляция происходит на поверхности кожи (Ланге и др., 1984), а не внутри ходов самок, как полагали ранее (Дубинин, 1954). У самок родов *Chyruyssoides* и *Notoedres* откладываемые яйца прикрепляются к субстрату с помощью стебельков, причем яйца откладываются группами, а стебельки откладываемых яиц сливаются между собой в основании (Klompren, 1992). Аданальные присоски и лопасти идиосомы самцов, а также склериты анального поля отсутствуют. Случаи прекопуляционного охранного поведения неизвестны.

Внутрикожные клещи (рис. 4, 3—6). У акариформных клещей-паразитов млекопитающих данный морфозкотип представлен простигматическими клещами семейств *Psorergatidae* и *Demodicidae*. Псорергатида обитают непосредственно в коже своих хозяев, питаясь живыми клетками эпидермиса. Они (вероятно, оплодотворенные самки) повреждают роговой слой эпидермиса и внедряются в кожу, не повреждая, однако, клеток камбиального слоя, содержимым которых питаются (Григорьева, 2007). Клещи сем. *Demodicidae* населяют протоки различных кожных желез, включая волосяные фолликулы. Некоторые виды демодидов зарегистрированы в эпителии ротовой полости или даже в переднем отделе кишечника своих хозяев (Vukva et al., 1985).

Гнатосома. Гнатосома небольшая, субкапитулум без выростов. Хелицеры полностью слиты между собой, формируя стилофор, который в свою очередь слит с субкапитулумом в гнатосомальную капсулу. Подвижные пальцы хелицер модифицированы в утолщенные зазубренные (*Psorergatidae*) или тонкие игловидные (*Demodicidae*) стилеты. Пальпы поперечные, хорошо развиты, состоят из двух свободных члеников, крупного вертлуга-бедра-колена и голени-лапки. Перитремы отсутствуют.

Идиосома. У псорергатид идиосома округлая, сильно уплощенная в дорсовентральном направлении, опистосома укорочена (подтип I). У демоди-

цид идиосома червеобразная, опистосома сильно развита, составляет до половины длины идиосомы (подтип II).

У демодицид вентрально, на заднем крае идиосомы, расположен так называемый опистосомальный орган, представляющий собой инвагинацию наружных покровов. Предполагают, что он гомологичен проктодеуму или экскреторному органу (Desch, Nutting, 1978).

Тело и коксы склеротизованы слабо. Дорсальная сторона идиосомы несет проподонотальный щит, который занимает у псорергатид всю поверхность. Покровы идиосомы, свободные от щита, поперечно исчерчены. Вентральная сторона идиосомы без щитов. Коксальные аподемы не гипертрофированы, слабо склеротизованы.

Хетом идиосомы псорергатид сильно редуцирован и представлен очень короткими щетинками. Исключение составляют только 2 пары терминальных бичевидных щетинок, расположенные вентрально на паре так называемых аданальных лопастей. У самцов псорергатид имеется только 1 медиальная аданальная лопасть, несущая 1 пару бичевидных щетинок. У самок демодицид хетом идиосомы представлен лишь 1 парой гистеронотальных альвеол, вероятно гомологичных щетинкам, а у самцов имеется также 2 пары проподонотальных альвеол.

Ноги. У псорергатид ноги крепятся к идиосоме латеро-вентрально, довольно короткие (короче половины длины идиосомы), состоят из 5 свободных члеников. У демодицид они крепятся вентрально и сильно укорочены. У большинства видов демодицид число свободных члеников сокращается до 3. Однако есть виды с полным числом члеников (некоторые *Stomatodex*). Лапки несут короткую мембрановидную предлапку, образующую пульвиллы, пару когтей с 1—3 вершинами. У псорергатид сохраняется сильно редуцированный гладкий эмподий. Вертлуги несут короткий вентромедиальный шип, направленный вперед. Кроме того, у псорергатид бедра имеют вентромедиальный, направленный назад шип. Хетом ног сильно обеднен по числу элементов у псорергатид, а у демодицид представлен только соленидиями лапок.

Особенности жизненного цикла. Самки яйцекладущие. Анальное, генитальное и яйцевыводное отверстие слиты, представляя собой единую продольную щель, располагающуюся вентрально на уровне кокс IV и лишенную складок. Неполовозрелые стадии напоминают по своему строению имаго, но отличаются полным отсутствием хетома идиосомы и ног (кроме соленидия на лапках I и II). Пальпы и все ноги состоят из 1—2 члеников и лишены щетинок. Когти лапки очень короткие и широкие, в форме прямоугольной пластинки с несколькими вершинами, предлапка не выражена. В зависимости от местообитания, неполовозрелые стадии демодицид могут иметь дополнительные выросты тела — непарный дорсальный или парные латеральные, реже встречаются короткие парные вентральные выросты, расположенные на местах коксальных члеников.

Внутрикканевые клещи (рис. 5, 1, 2). Данный морфозотип представлен простигматическими клещами сем. Erimyodicidae. Эти клещи населяют подкожную соединительную ткань мелких млекопитающих, концентрируясь, как правило, в области половых органов (Fain, Orts, 1969; Fain et al., 1982; Fain, Vochkov, 2001). Поскольку передача эпимиодицид, как и родственных им представителей сем. Cloacaridae — эндопаразитов черепах, происходит, вероятно, исключительно венерическим путем (Pence, Wright, 1998), их концентрация в области половых органов легко объяснима.

Гнатосома. Гнатосома небольшая, смещена на вентральную поверхность идиосомы. Хелицеры очень маленькие, не слиты друг с другом. Пальцы хе-

лицер полностью редуцированы. Пальпы сильно редуцированы, односегментные. Вершины пальп несут 2—3 апикальные когтевидные щетинки. Остальные щетинки гнатосомы отсутствуют. Перитрем нет.

Идиосома. Идиосома слабо продолговатая и только слегка уплощенная в дорсовентральном направлении. Передний край идиосомы образует дорсальный вырост — эпистом. Опистосома хорошо развита.

Имеется только 1 слабо склеротизованный щит — проподонотальный, который занимает большую часть проподонотума. Свободная от щита поверхность идиосомы большей частью гладкая, хотя опистосома несет следы поперечной исчерченности. Коксальные аподемы гипертрофированы в длину, что объяснимо сильным развитием соответствующих мышц, необходимых для продвижения клеща в толще ткани хозяина. Коксальные аподемы I слиты в стернум. Анальное, генитальное и яйцевыводное отверстия самок слиты.

Хетом идиосомы почти полностью редуцирован. Опистосома несет пару хорошо развитых терминальных папилл, являющихся модифицированными щетинками. Остальные щетинки идиосомы представлены только проподонотальными альвеолами. Таким образом, в результате смещения гнатосомы на вентральную сторону и редукции щетинок, тело клеща приняло обтекаемую форму, практически идеальную для передвижения в рыхлой соединительной ткани хозяина.

Ноги. Ноги относительно хорошо развиты, состоят из 5 подвижных члеников, прикрепляются к идиосоме вентро-латерально. Выросты отсутствуют. Лапки с почти полностью редуцированной предлапкой, которая несет пару сильно изогнутых одновершинных когтей и лишена эмподия. Вертлуги несколько длиннее остальных сегментов лапок. Хетом ног сильно редуцирован по числу элементов. Лапки и голени несут шиповидные щетинки, вероятно облегчающие клещу передвижение в тканях хозяина. Колена, бедра и вертлуги ног лишены щетинок.

Особенности жизненного цикла. К сожалению, очень мало известно о биологии и жизненном цикле этих клещей. Помимо взрослых клещей известны только личинка и одна нимфальная (возможно, единственная) стадия.

Клещи респираторной системы (рис. 5, 3—6). В носовом проходе млекопитающих обитают простигматические клещи подсем. *Speleognathinae*, а среди астигмат — клещи семейств *Gastronyssidae* и *Lemurnyssidae*. В легких грызунов паразитируют клещи сем. *Pneumocoptidae*, населяя бронхи, бронхиолы и альвеолы, а при сильном заражении и трахеи, своих хозяев (Doby et al., 1964; Loos-Frank, Abel, 1983) (табл. 1). Нередки находки отдельных видов гастрониссид, относящихся к роду *Orsonyssus*, в глазницах рукокрылых (Fain, 1969). Мы, однако, считаем, что данная локализация является вторичной для этих клещей, поскольку все виды, обнаруженные в глазницах, были найдены нами и в носовых протоках. Данные клещи обитают в текучей слизистой среде, что привело к выработке у них ряда уникальных адаптаций, рассматриваемых ниже.

Гнатосома. У спелиогнатин строение гнатосомы практически не отличается от такового свободноживущих *Ereyetidae*, за исключением трехчлениковых пальп против четырехчлениковых у свободноживущих клещей. Тогда как у астигмат респираторной системы строение хелицер значительно упростилось по сравнению с эктопаразитами — исчезли орган Трэгорда, чехол, щетинка и апофиз хелицер. Интересную адаптацию в связи с паразитическим образом жизни, которая отдаленно напоминает строение хелицер хищных простигмат, выработали клещи сем. *Lemurnyssidae*. Их неподвижные пальцы хелицер редуцированы, а подвижные приобрели стилетовидную

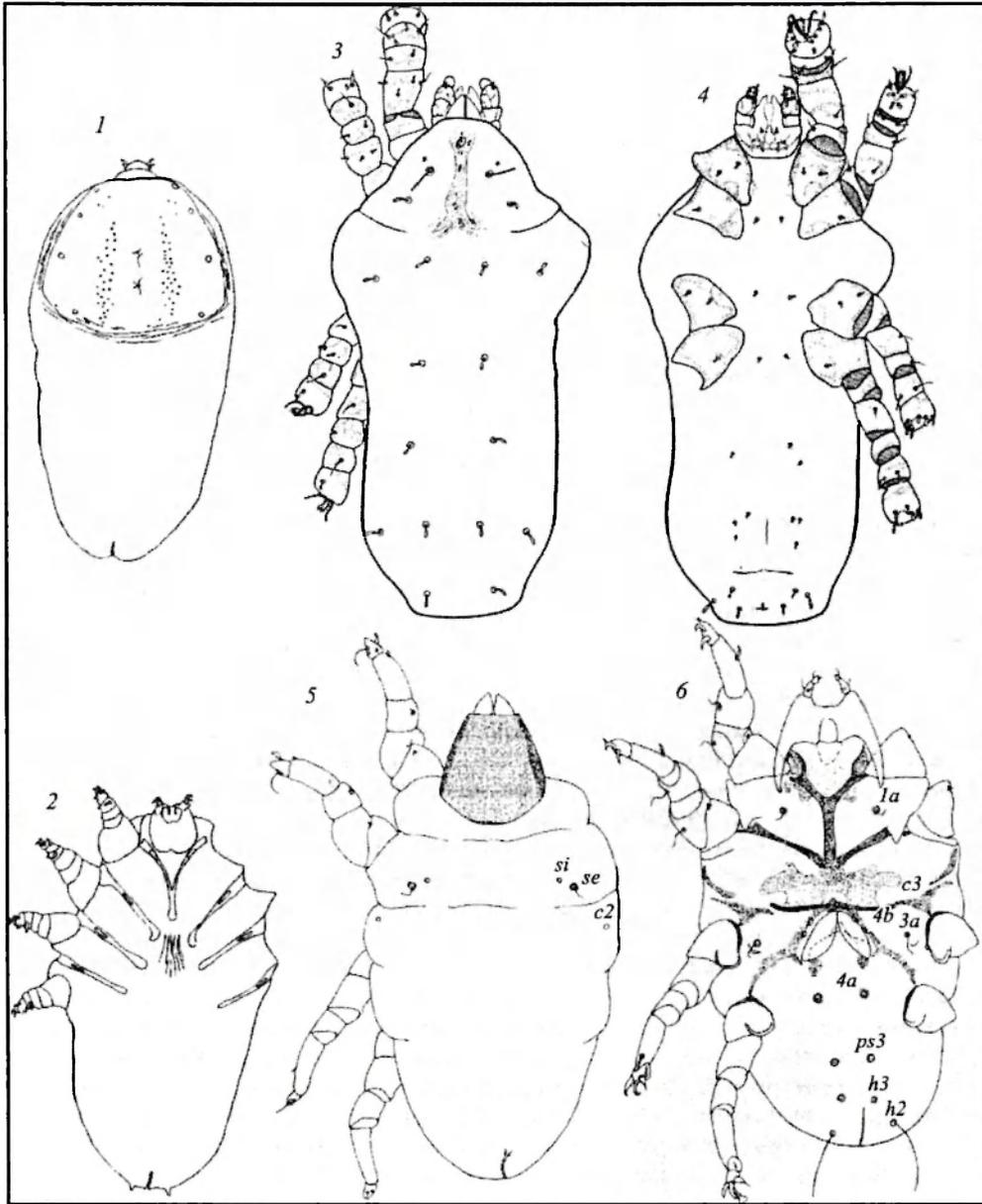


Рис. 5. Самки внутритканевых (1, 2) и респираторных (3–6) клещей соответственно дорсально и вентрально.

1, 2 — *Epimyodex soricis* Fain et Bochkov (Epimyodicidae); 3, 4 — *Paraspeleognathopsis exul* Domrow (Ereynetidae) (no: Domrow, 1975 с изменениями); 5, 6 — *Myonyssus polli* Fain (Gastronyssidae).

Fig. 5. Female of interstitial (1, 2) and respiratory (3–6) mites in dorsal and ventral view, respectively.

форму и служат для прокалывания покровов хозяина. Субкапитулум большинства гастрониссид характеризуется парой хорошо выраженных выростов, форма и положение которых варьируют от мембрановидных образований на его заднем крае до мощных латеральных крюков. У лемурниссид и пневмокопид, субкапитулум лишен выростов.

Идиосома. У большинства клещей данного морфотипа идиосома сохраняет типичную для свободноживущих представителей умеренно уплощенную, продолговатую форму (подтип I). Однако у лемуруниссид идиосома сильно вытянута (подтип II), что, видимо, помогает им противостоять движению слизи и компенсирует отсутствие дополнительных органов прикрепления на гнатосоме. У обитателей легких — пневмокоптитид идиосома округлой формы, а опистосома сильно редуцирована (подтип III).

Идиосома спелеогнатин несет те же структуры, что и у свободноживущих представителей семейства, включая пару глаз, сохранившихся у многих видов. В отличие от эктопаразитов у всех астигмат данного морфотипа отсутствуют латерококкальный склерит, латерококкальные (субкоккальные) щетинки *sx*, подоцефальные каналы и генитальные папиллы, а отверстия коккальных и опистонотальных желез (*gl*) не различимы или тоже отсутствуют.

Идиосома склеротизована весьма слабо. У спелеогнатин проподонотальный щит слабо развит, а гистеронотальный щит вообще не выражен, как и у свободноживущих представителей семейства. Сходная картина наблюдается и у гастрониссид. У лемуруниссид и пневмокоптитид дорсальные щиты хотя и хорошо развиты, но почти не склеротизованы. У спелеогнатин и большинства астигматических клещей вентральная сторона идиосомы склеротизована так же слабо, как дорсальная. Коккальные аподемы развиты нормально. У астигмат данного морфотипа апикальные части аподем кокс I всегда слиты друг с другом в стернум. Базальные части аподем кокс II у многих гастрониссид несут мембрановидные отростки, направленные назад. Вероятно, что эти отростки препятствуют скольжению клеща по слизи в направлении обратном его движению. У гастрониссид некоторых родов, например *Eidolonysus* и *Mycteronyssus*, вентральная сторона идиосомы местами склеротизована сильнее, чем дорсальная, но никогда в такой степени как в волосяных или даже напочвенных клещей.

Хетом идиосомы спелеогнатин отличается от свободноживущих представителей семейства более короткими щетинками. Продорсальные трихоботрии *si* сохраняются, но короткие. Дорсальный хетом идиосомы астигмат, как правило, представлен волосовидными лопаточными щетинками, терминальными щетинками и у ряда клещей короткими плечевыми щетинками. Таким образом, у астигматических клещей респираторной системы млекопитающих имеется 2 протяженные чувствительные зоны, контролирующие пространство вокруг тела, — передняя, образованная лопаточными щетинками, и задняя, образованная терминальными щетинками. Остальные дорсальные щетинки, кроме *si* у некоторых видов, отсутствуют или представлены альвеолами. Сохранившиеся вентральные щетинки, кроме волосовидных *1a*, представлены альвеолами или приобретают форму коротких шипов с хорошо выраженными основаниями, так называемые «кнопковидные» щетинки, вероятно помогающие «заякориванию» клеща.

Ноги. Ноги хорошо развиты, крепятся к идиосоме латерально, увеличивая поверхность соприкосновения с субстратом, что явно усиливает фиксацию клещей в слизистой среде. Членики ног не слиты друг с другом. У спелеогнатин, лемуруниссид, пневмокоптитид и наиболее архаичных гастрониссид членики ног сохраняют пропорции, по-видимому свойственные их свободноживущим предкам. Тогда как у более продвинутых гастрониссид лапка резко укорачивается, а голень, наоборот, сильно вытягивается, становясь в 2 и более раза длиннее лапки. Такое удлинение голени, по-видимому, компенсирует резкое укорочение лапки и, вероятно, помогает этим клещам более эффективно крепиться к стенкам респираторных путей хозяев. Выросты

на ногах чаще отсутствуют, но у ряда гастрониссид вертлуги несут небольшие вентральные лопасти или гребни, а голени I и II пневмокоптит имеют короткий дорсопроксимальный шип, который предположительно предохраняет их соленидии. Предлапка спелеогнатин хорошо развита, несет пару когтей и перистый эмподий. У наиболее архаичных астигмат данного морфоэкотипа стебель предлапки нормально развит, тогда как у более продвинутых представителей предлапка может быть полностью редуцирована. Амбулакральная пластинка всегда находится в различной степени редукции и может полностью утрачиваться. Даже у видов с сохранившимися амбулакральными пластинками, такими, например, как клещи рода *Yunkeracarus*, склериты этого диска и эмподиальный коготь практически полностью редуцированы. Вероятно, что в данных условиях амбулакральные диски, служащие для прикрепления к твердой поверхности, оказываются мало эффективными органами прикрепления. Хетом ног помимо лапок довольно полон. Некоторые щетинки имеют «кнопковидную» форму. Передние щетинки лапок, за исключением волосовидных щетинок *d*, когтевидные и иногда относительно крупные, как например щетинки *dI*—II клещей рода *Mycteronyssus*, смещенные на вершину членика. Вероятно, что эти щетинки служат для более эффективного прикрепления клеща к покровам хозяина. Другие щетинки подвергаются редукции, и следы их присутствия выдают лишь плохо заметные альвеолы. Лапки у некоторых наиболее архаичных видов (подсем. *Yunkeracarinae*) снабжены очень длинными, бичевидными щетинками *d*, позволяющими контролировать пространство позади клеща, компенсируя отсутствие длинных задних щетинок тела. Щетинки *dIV* самцов волосовидные, *eIV* волосовидные или представлены альвеолами.

Особенности жизненного цикла. Самки спелеогнатин яйцекладущие. Все три нимфальные стадии (прото-, дейто- и тритонимфа), характерные для простигмат инфраотряда Euprodina, представлены калиптостазами. Таким образом, активными стадиями являются только личинка и взрослые клещи (Fain, 1972). Эдеагус у самцов спелеогнатин отсутствует. Самкам астигмат данного морфотипа свойственно облигатное яйцеживорождение, поскольку для откладываемых яиц, по-видимому, существует слишком высокий риск отторжения вместе со слизью. Астигматические самцы лишены аданальных присосок и лопастей идиосомы, склериты анального поля также отсутствуют или сильно редуцированы. Видимо, поэтому случаи прекопуляционного «охранного» поведения неизвестны.

Производные морфоэкотипа. Предки клещей рода *Gastronyssus*, обитающих в желудке и двенадцатиперстной кишке крыланов (Chiroptera: Pteropodidae), изначально, по-видимому, паразитировали в респираторной системе данных хозяев. Эти клещи, сохранив все основные признаки, свойственные остальным гастрониссидам, живущим в респираторной системе грызунов и рукокрылых, выработали ряд новых адаптаций, заключающихся в утере большинства идиосомальных щетинок, увеличении размеров тела, принявшего червеобразную форму, и смещению гнатосомы на вентральную сторону идиосомы, подобно таковому у внутритканевых паразитов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Акариформные клещи, являющиеся постоянными паразитами млекопитающих, отнесены нами к 6 морфоэкотипам. Поскольку в анализ одновременно включены клещи обоих подотрядов, создание общего эволюционно-

го сценария освоения клещами различных микростаций и формирования соответствующих их морфоэкоотипов на основе единой филогенетической гипотезы выходят за рамки настоящего исследования. Реконструкция такого процесса требует детальной филогенетической гипотезы для отряда Acariformes в целом, включая все группировки его свободноживущих представителей. Подобный сценарий возможен для элеутеренгон, для которых были предложены предварительные филогенетические гипотезы (Kethley in Norton, 1993; Бочков, 2002), тогда как филогения Sarcoptoidea остается практически не разработанной (OConnor, 1982).

Говоря о простигматах, мы можем утверждать, что паразитизм Speleognathinae в респираторной системе млекопитающих возник независимо, поскольку это единственная группа инфраотряда Eurodina, связанная с позвоночными (в основном с птицами). Возможно, что спелеогнатины перешли на млекопитающих с птиц, на которых они весьма широко представлены. Паразитизм на коже млекопитающих возник независимо в нескольких группах инфраотряда Eleutherengona: у миобиид, принадлежащих к отдельному надсем. Myobioidea, в пяти трибах сем. Cheyletidae, представленного в основном хищниками (Cheyletiellini, Cheyletini, Chelonotini, Niheliini и Teinocheylini), а также, вероятно, у хейлетоидных предков сестринских семейств Psorergatidae и Demodicidae (Cheyletoidea). Клещи двух последних семейств в результате дальнейшей специализации выработали адаптации к обитанию в протоках кожных желез (Demodicidae) и непосредственно в эпителиальном слое кожи (Psorergatidae) (Bochkov, Fain, 2001; Бочков, 2002, 2004). Отдельную линию представляют клещи сем. Epimyodidae. Они обладают отдельными хелицерами и на этом основании не могут включаться в состав надсем. Cheyletoidea, как это делалось ранее (Kethley, 1982). В настоящее время трудно понять, были ли предки этих клещей изначально эктопаразитами позвоночных, либо они перешли к эндопаразитизму от хищничества, подобно представителям сем. Ereyinetidae.

Как уже говорилось выше, в настоящее время мы не только не имеем удовлетворительной филогении клещей надсем. Sarcoptoidea, но и монофилия самого надсемейства вызывает сомнения (OConnor, 1982). Тем не менее некоторые заключения о путях освоения микростаций на теле хозяина могут быть сделаны с известной долей осторожности. Астигматы, обитающие в респираторной системе (табл. 1), вероятно, перешли к паразитизму независимо от групп, представленных ныне накожными паразитами. Их идиосома умеренно уплощенная и сохранила пропорции близкие к таковым свободноживущих Acaridia. У наиболее архаичных форм ноги с пропорционально развитыми члениками несут щетинки sIV (или их альвеолы), которые отсутствуют у всех остальных Sarcoptoidea. Редукция многих внешних структур могла произойти у этих клещей независимо, вследствие паразитического образа жизни.

Накожные астигматы относятся к «базовой», хотя, возможно, и сборной в филогенетическом смысле, экологической группировке, из которой легко вывести все оставшиеся типы паразитических астигмат, кроме обитателей респираторной системы. Клещи этого морфоэкотипа приспособились к обитанию в новых микростациях, отличных от кожной поверхности, — желобах игловидных волос южноамериканских грызунов (Echimytricalginae), слуховых проходах млекопитающих (некоторые Psoroptidae) или волосяных фолликулах (Rhyncortidae). Наконец, представители сем. Chirohynchobiidae демонстрируют вариант приспособления к наиболее «экстремальным» условиям, проводя всю жизнь (или большую ее часть) прикрепившись к краю

крыловой перепонки летучих мышей. От клещей данного морфоэкотипа, вероятно, возникли и так называемые волосяные клещи, большую часть которых ранее объединяли в надсем. *Listrophoroidea* (Дубинина, 1974; Fain, 1994). Как уже говорилось выше, данный морфоэкотип подразделяется на 2 подтипа: клещей с уплощенной в дорсовентральном направлении идиосомой (подтип I) и клещей с вальковатой идиосомой (подтип II). Интересно, что в каждом из семейств волосяных клещей имеются представители обоих подтипов. Все волосяные клещи подтипа I представлены довольно архаичными формами и принадлежат к предположительно наиболее рано ответвившимся филогенетическим линиям в своих семействах. Среди листрофорид это подсем. *Aplodontochirinae* (Bochkov, OConnor, 2005), а среди *Chirodiscidae* — подсемейства *Chirodiscinae*, *Schizoptinae* и *Lemuroeciinae* (Fain, 1971). Сем. *Atopomelidae* наиболее архаично среди волосяных клещей, и большая часть его представителей принадлежит к первому подтипу, хотя имеется ряд специализированных родов, чьи виды относятся к подтипу II — *Atopomelus*, *Dasyurochirus*, *Lemuroptes*, *Murichirus*, *Metachiroecius* и некоторые другие. Мы полагаем, что среди волосяных клещей представители подтипа I являются как бы морфологически промежуточным звеном между клещами-накожными, обладающими уплощенной идиосомой, и глубоко специализированными волосяными клещами с вальковатым телом.

Другая часть накожных астигмат перешла к рытью ходов в коже хозяина, что привело к возникновению кожероющих (зудневых) клещей сем. *Sarcoptidae*. Эти клещи не утратили, подобно *Demodicidae* или внутритканевым паразитам, связей с поверхностью кожи, поэтому, как вполне справедливо заключила Соколова с соавт. (1989: стр. 8), «хотя в строении и развитии чесоточных клещей преобладают приспособления к внутрикожному паразитизму, они сочетаются с признаками накожного паразитизма».

Интересно, что клещи сем. *Rhyncoptidae*, которые рассматриваются как сестринская саркоптидам группа (Klompen, 1993), также пытались реализовать переход к внутрикожному паразитизму, но путем частичного внедрения в волосяные фолликулы. Кстати, и личинки саркоптид зачастую находят временное прибежище в волосяных фолликулах (Ланге и др., 1984).

Выделенные нами морфоэкотипы отчасти перекрываются с таковыми, установленными Мироновым (1987) для перьевых клещей. Так, наши накожный и кожероющий морфоэкотипы соответствуют эпидермоптоидному и кнемидокоптоидному морфоэкотипам перьевых клещей. Наиболее распространенный среди перьевых клещей проктофиллоидный морфоэкотип (клещи, обитающие между бородками пера II порядка) имеет своим аналогом клещей малочисленного подсем. *Echimytricalginae*, обитающих в желобах игольчатых волос грызунов. Клещи анальгоидного (обитатели пуховых перьев) и дермоглифоидного (очинные клещи) морфоэкотипов по очевидным причинам не имеют аналогов среди паразитов млекопитающих, равно как железобитающие клещи отсутствуют среди паразитов птиц. Перьевые клещи, обитающие в респираторной системе, стенках очинов и перьевых фолликулах, не рассматривались Мироновым (1987) по причине их слабой изученности, поэтому установление параллелизмов между ними и клещами млекопитающих преждевременно.

Проводя сравнения между простигматами и астигматами интересно выяснить, почему некоторые микростации на теле хозяина остались нереализованными представителями того или иного подотряда. Мы полагаем, что фактор питания приобретает здесь ключевое значение. Паразитические простигматы произошли от хищников и питаются жидким содержимым живых

клеток. Поэтому они принадлежат к морфоэкотипам, обеспечивающим им непосредственный контакт с живыми тканями хозяина. Они являются на-кожными эктопаразитами или эндопаразитами (табл. 1). Большинство же на-кожных клещей-астигмат питается производными эпителия, являясь по существу комменсалами, а не истинными паразитами. Такой характер пита-ния позволил этим клещам заселить шерстный покров хозяина, где они пи-таются волосяной смазкой. Чесоточные клещи перешли к питанию зерни-стыми клетками эпителия, а астигматы, живущие в респираторных путях, ве-роятно, питаются слизью или живыми клетками эпителия, выстилающего эти пути. Характер питания ринкоптид неизвестен.

Эволюционно-морфологические тенденции, наблюдаемые у акариформ-ных клещей—постоянных паразитов млекопитающих, являются, по-видимо-му, общими для всех паразитических организмов. Клещи, ведущие эктопа-разитический образ жизни, выработали ряд сложных прикрепительных струк-тур и в целом отличаются «богатством» внешних морфологических признаков. Внешние структуры эндопаразитических клещей, напротив, подвергаются значительной редукции, степень которой напрямую зависит от степени ин-тимности паразито-хозяйинных отношений. Так, полостные паразиты еще обладают довольно богатым набором элементов внешних морфологических структур, которые сильно редуцируются или полностью утрачиваются у внут-рикожных паразитов. Эта редукционная тенденция достигает своего апогея у внутритканевых паразитов, которые отличаются крайней скудостью набо-ра внешних структур.

Фэн (Fain, 1971, 1994) полагает, что такие «регрессивные» тенденции в эволюции акариформных клещей вызваны в первую очередь иммунным ответом хозяина. Согласно его концепции, клещ «стареется» минимизиро-вать площадь контакта с телом хозяина и причиняемое ему раздражение, чтобы избежать или хотя бы снизить иммунную реакцию последнего. При-чем попыткой избежать иммунитета хозяина Фэн считает и слияние или редукцию некоторых внешних морфологических структур не только у эндо-паразитических, но и эктопаразитических клещей, приводя в качестве при-меров слияние передних члеников ног I у миобиид или редукцию одного из парных когтей на лапках их «ходильных» ног.

На наш взгляд редукция внешнеморфологических структур у эндопара-зитических клещей является адаптивным ответом на специфические требо-вания среды обитания, в которой иммунный ответ хозяина играет, возмож-но, не большую роль, чем все остальные факторы. Такие бесполезные для внутритканевых паразитов структуры, как например клешневидные пальпы или длинные щетинки идиосомы, затрудняли бы им движение. Наоборот, обтекаемая форма тела, лишённого щетинок, с компактной гнатосомой, смещенной на вентральную сторону, является неременным условием их существования в данной среде.

Если в отношении эндопаразитов концепция Фэна может быть отчасти верна, то в отношении эктопаразитов или особенно клещей комменсалов, она представляется нам не вполне корректной. В последнем случае роль иммунного ответа хозяина несколько преувеличена Фэном, а закономерности эволюционной морфологии не учитываются. Слияние и редукция ком-плементарных частей многих внешних структур эктопаразитических кле-щей явно обусловлены в первую очередь не иммунной реакцией хозяина, а адаптивными преобразованиями, направленными на повышения эффек-тивности действия этих структур. В этом смысле примеры, приведенные Фэном, говорят сами за себя. Например, слияние члеников передних ног

миобиидных клещей ведет к образованию мощных и высокоэффективных прикрепительных органов, а редукция одного из парных когтей на их «ходильных» ногах сопровождается увеличением второго когтя, который в большей степени служит для передвижения клеща по телу хозяина, чем более короткие парные когти. Тем более абсолютно не корректно считать слияние члеников ног I миобиид, приводящее к возникновению совершенной и довольно сложно устроенной прикрепительной структуры (Бочков, 1997; Bockov, Labrzyska, 2003), «морфологическим регрессом», как это делает Фэн (Fain, 1994). Во многих случаях преобразование внешнеморфологических структур у паразитических акариформных клещей, включая вышеприведенный пример с когтями миобиид, служит хорошей иллюстрацией эмпирического правила олигомеризации гомологичных органов, выдвинуто крупнейшим российским паразитологом Догелем (1954).

БЛАГОДАРНОСТИ

Я глубоко признателен доктору биологических наук С. В. Мионову (Зоологический ин-т РАН, С.-Петербург, Россия) за критическое прочтение рукописи и ряд ценных замечаний и профессору Б. М. ОКоннору (B. M. OConnor, Мичиганский университет, Анн Арбор, США) за возможность ознакомиться с ценнейшими материалами по паразитическим акариформным клещам и плодотворный период совместной работы, без которого данное исследование не могло быть выполнено. Я также благодарю коллег, представивших мне материалы для изучения, профессора А. Фэна (A. Fain, Бельгийский Королевский институт Естественной Истории, Брюссель, Бельгия), А. Андрэ (H. André, Королевский музей Центральной Африки, Тервюрен, Бельгия).

Список литературы

- Балашов Ю. С. 1982. Паразито-хозяйинные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 97 : 320 с.
- Балашов Ю. С. 2005. Экологические ниши эктопаразитов. Паразитология. 39 (6) : 441—454.
- Бочков А. В. 1997. Новая классификация клещей сем. Myobiidae (Acari, Acariformes). Энтотомол. обозр. 76 (4) : 938—951.
- Бочков А. В. 2002. Классификация и филогения клещей надсемейства Cheyletoidea (Acari: Prostigmata). Энтотомол. обозр. 81 (2) : 488—513.
- Бочков А. В. 2004. Клещи семейства Cheyletidae (Acari: Prostigmata): филогения, распространение, эволюция и анализ паразито-хозяйинных связей. Паразитология. 38 (2) : 122—138.
- Григорьева Л. А. 2007. Особенности кожных поражений у мелких млекопитающих при паразитировании *Psorergates apodemi* и *P. dissimilis* (Cheyletoidea: Psorergatidae). Паразитология. 41 (1) : 235—239.
- Догель В. А. 1954. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л.: Изд-во ЛГУ. 368 с.
- Дубинин В. Б. 1949. Фауна перьевых клещей птиц отряда трубконосых и ее особенности. Паразитол. сб. Л.: Зоол. ин-та АН СССР. 11 : 201—228.
- Дубинин В. Б. 1950. Перьевые клещи зимующих птиц Ленкоранской низменности. Тр. Ин-та зоологии АН АзССР. 14 : 80—113.
- Дубинин В. Б. 1951. Перьевые клещи (Analgesoidea). Ч. 1. М.; Л. 363 с. (Фауна СССР. Паукообразные. Т. 6, вып. 5).
- Дубинин В. Б. 1953. Перьевые клещи (Analgesoidea). Ч. 2. М.; Л. 412 с. (Фауна СССР. Паукообразные. Т. 6, вып. 6).

- Дубинин В. Б. 1954. Чесоточные клещи. М.: Советская наука. 171 с.
- Дубинин В. Б. 1956. Перьевые клещи (Analgesoidea). Ч. 3. М.; Л. 812 с. (Фауна СССР. Паукообразные. Т. 6, вып. 7).
- Дубинина Е. В. 1974. Морфологические адаптации волосяных клещей к паразитированию в шерстном покрове млекопитающих. Паразитол. сб. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. 26 : 144—160.
- Дубинина Е. В., Бочков А. В. 1989. Новые данные об эктопаразитах большеухой пшухи в Киргизии. Энтомологические исследования в Киргизии. 20 : 107—116.
- Ланге А. Б., Федоровская Р. Ф., Соколова Т. В. 1984. Новое о жизненном цикле чесоточного клеща *Sarcoptes scabiei* de Geer, его взаимосвязь с клиническими проявлениями и совершенствование диагностики чесотки. Вестник дерматологии. 12 : 22—29.
- Миронов С. В. 1987. Морфологические адаптации перьевых клещей к различным типам оперения и кожным покровам птиц. Паразитол. сб. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. 34 : 114—132.
- Павловский Е. Н. 1934. Организм как среда обитания. Природа. 1 : 80—91.
- Соколова Т. В., Федоровская Р. Ф., Ланге А. Б. 1989. Чесотка. М.: Медицина. 174 с.
- Bochkov A. V., Fain A. 2001. Phylogeny and system of the Cheyletidae (Acari: Prostigmata) with special reference to their host-parasite associations. Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. 71 : 5—36.
- Bochkov A. V., Labrzycka A. 2003. A revision of the European species of the genus *Myobia* von Heyden, 1826 (Acari, Myobiidae). Acta Parasitologica. 48 (1) : 24—40.
- Bochkov A. V., Mironov S. V. 1999. A systematic review of the parasitic mite genus *Eucheyletiella* Volgin, 1969 (Prostigmata: Cheyletidae). Mitteilungen aus dem Hamburgischen zoologischen Museum und Institut. 96 : 141—155.
- Bochkov A. V., O'Connor B. M. 2005. The life-cycle of *Hemigalichus chrotogale* sp. nov. (Acari: Listrophoridae), with comparative observations on listrophorid morphology. Journal of Natural History. 39 (44) : 3811—3832.
- Bukva V., Vitovec J., Vlcek M. 1985. *Demodex rosus* sp. n. and *D. buccalis* sp. n. (Acari: Demodicidae) parasitizing the upper digestive tract of rodents. Folia Parasitologica. 32 (2) : 151—162.
- Dabert J., Mironov S. V. 1999. Origin and evolution of feather mites (Astigmata). Experimental et Applied Acarology. 23 (6) : 437—454.
- Desch C., Nutting W. B. 1978. Morphology and functional anatomy of *Demodex folliculorum* (Simon) of man. Acarologia. 19 (3) : 422—462.
- Dobby J.-M., Chevrel M.-L., Rault B., Louvet M. 1964. Acariase pulmonaire du campagnol roussâtre par un acarien du genre *Pneumocoptes*. Annales de Parasitologie (Paris). 39 (2) : 201—209.
- Fain A. 1965a. A review of the family Epidermoptidae Trouessart parasitic on the skin of birds (Acarina: Sarcoptiformes). Verhand. Konink. vlaam. acad. werensch, letteren en schone kunsten van Belgie; Klasse der wetenschappen. Brussel. 27 : Pt 1. 1—176 p.; Pt 2. 1—144 p.
- Fain A. 1965b. A review of the family Rhyncoptidae Lawrence parasitic on porcupines and monkeys (Acarina: Sarcoptiformes). In: Advances in acarology. Ithaca, New York, Cornell University. 2 : 135—159.
- Fain A. 1969. Adaptation to parasitism in mites. Acarologia. 11 (3) : 429—449.
- Fain A. 1971. Les listrophorides en Afrique au sud du Sahara (Acarina: Sarcoptiformes). II. Familles Listrophoridae et Chirodiscidae. Acta Zoologica et Pathologica Antverpensia. 54 : 1—231.
- Fain A. 1972. Development postembryonnaire chez les acariens de la sous-famille Speleognathinae (Ereyenetidae: Trombidiformes). Acarologia. 13 (4) : 607—614.
- Fain A. 1994. Adaptation, specificity and host-parasite coevolution in mites (Acari). International Journal of Parasitology. 24 (8) : 1273—1278.
- Fain A., Bochkov A. V. 2001. A new species of the genus *Epimyodex* Fain and Orts, 1969 (Acari: Cloacaridae: Epimyodicinae) parasitizing *Sorex trowbridgii* (Soricidae) from the U. S. A. International Journal of Acarology. 27 (3) : 221—223.
- Fain A., Orts S. 1969. *Epimyodex talpae* n. g., n. sp. parasite sous-cutane de la taupe en Belgique (Demodicidae: Trombidiformes). Acarologia. 11 (1) : 65—68.
- Fain A., Lukoschus F. S. 1970. Parasitic mites of Suriname II. Skin and fur mites of the families Psoroptidae and Lobalgidae. Acta Zoologica et Pathologica Antverpensia. 51 : 49—60.
- Fain A., Lukoschus F. S., Rosmalen P. G. 1982. Observations on the genus *Epimyodex* Fain et Orts, 1969, with description of two new species. Transfer of this genus to the Cloa-

- caridae (Acari, Prostigmata). Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. 54 : 1–10.
- Kethley J. B. 1982. Prostigmata. In: Synopsis and classification of living organisms. New York, McGraw-Hill. 2 : 117–146.
- Klompen J. S. H. 1992. Phylogenetic relationships in the mite family sarcoptidae (Acari: Astigmata). Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan. 180 : 1–154.
- Klompen J. S. H. 1993. Phylogenetic relationships in the skin-inhabiting Sarcoptoidea (Acari: Astigmata). Systematic Parasitology. 24 (1) : 17–33.
- Loos-Frank B., Abel M. 1983. Lung mites (*Pneumocoptes* sp.) in bank voles (*Clethrionomys glareolus*) in Southwest Germany. Zeitschrift für Parasitenkunde, Parasitology Research. 69 : 539–546.
- Mironov S. V., Bochkov A. V., Fain A. 2005. Phylogeny and evolution of parasitism in feather mites of the families Epidermoptidae and Dermationidae (Acari: Analgoidea). Zoologische Anzeiger. 243 : 155–179.
- Norton R. A., Kethley J. B., Johnston D. E., O'Connor B. M. 1993. Phylogenetic perspectives on genetic systems and reproductive modes of mites. In: Evolution and diversity of sex ratio in insects and mites. New York, London, Chapman et Hall. 8–99.
- O'Connor B. M. 1982. Acari: Astigmata. In: Synopsis and classification of living organisms. New York, McGraw-Hill. 1 : 146–169.
- O'Connor B. M. 1984. Phylogenetic relationships among higher taxa in the Acariformes. with particular reference to the Astigmata. In: Acarology VI. Chichester, Ellis Horwood, Ltd. 1 : 19–27.
- Pence D. B., Wright S. D. 1998. *Chelonacarus elongatus* n. gen., n. sp. (Acari: Cloacaridae) from the cloaca of the green turtle *Chelonia mydas* (Cheloniidae). Journal of Parasitology. 84 (4) : 835–839.
- Witalinski W., Dabert J., Walz M. G. 1992. Morphological adaptation for precopulatory guarding in astigmatic mites (Acari: Acaridida). International Journal of Acarology. 18 (1) : 49–54.
- Wurst E. 1993. Investigations on the anatomy and the behaviour of the fur mite *Listrophorus leuckarti* (Acari: Listrophoridae). Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie A (Biologie). Ser A (Biologie). 503 : 1–68.

MORPHOLOGICAL ADAPTATIONS OF ACARIFORM MITES (ACARI: ACARIFORMES) TO PERMANENT PARASITISM ON MAMMALS

A. V. Bochkov

Key words: acariform mites, morphological adaptations, morphoecotypes, parasitism, permanent parasites of mammals.

SUMMARY

The external morphological adaptations to parasitism in acariform mites (Acari: Acariformes), permanently parasiting mammals, are briefly summated and analyzed. According to several external morphological criteria (structures of gnathosoma, idiosoma, setation, legs and life cycle), the following six morphoecotypes were established: skin mites (i) — Cheyletidae, Chirorhynchobiidae, Lobalgidae, Myobiidae, Myocoptidae (the most part), Rhyncoptidae, Psoroptidae; fur mites (ii) — Atopomelidae, Clirodiscidae, Listrophoridae, Myocoptidae (*Trichoecius* only); skin burrowing mites (iii) — Sarcoptidae; intradermal mites (iv) — Psorergatidae and Demodicidae; interstitial mites (v) — Epimyodicidae; respiratory mites (vi) — Ereyneidae, Gastronyssidae, Lemurnyssidae, Pneumocoptidae.

In the case of prostigmatic mites, the detailed reconstruction of the origin and evolution of «parasitic» morphoecotypes is possible due to the tentative phylogenetic hypotheses, which were proposed for the infraorder Eleutherengon, a, including the most part of the permanent mammalian parasites among prostigmatic mites (Kethley in Norton, 1993; Bochkov, 2002). The parasitism of Speleognathinae (Ereyneidae) in the mammalian respiratory tract arose independently of the other prostigmata. It is quite possible that these mites switched on mammals

from birds, because they are more widely represented on these hosts than on mammals. The prostigmatic parasitism on mammalian skin seems to be originated independently in myobiids, in the five cheyletid tribes, Cheyletiellini, Niheliini, and Teinocheylini, Chelonotini, Cheyletini, and, probably, in a cheyletoid ancestor of the sister families Psorergatidae—Demodicidae (Bochkov, Fain, 2001; Bochkov, 2002). Demodicids and psorergatids developed adaptations to parasitism in the skin gland ducts and directly in the epithelial level, respectively in the process of the subsequent specialization. Mites of the family Epimyodicidae belong to the phylogenetic line independent of other cheyletoids. These mites possess the separate chelicerae and, therefore, can not be included to the superfamily Cheyletoidea. It is not quite clear whether they were skin parasites initially or they directly switched to parasitism from the predation.

The phylogeny of sarcoptoid mites (Psoroptidia: Sarcoptoidea) is not developed, however, some hypotheses about origin and the following evolution of their morphoecotypes can be proposed. We believe that astigmatic mites inhabiting the mammalian respiratory tract transferred to parasitism independently of other sarcoptoids. The idiosoma of these mites is not so much flattened dorso-ventrally and has proportions which are similar to those of free-living astigmatids. Moreover, in the most archaic species, the legs are not shortened or thickened as in the most parasites. The disappearance of many morphological structures in these mites, probably, happened parallelly with some other sarcoptoids due to their parasitic mode of life.

The skin inhabiting sarcoptoids belong to the «basic» morphoecotype, and all other sarcoptoid morphoecotypes, excluding respiratory mites, are derived from it. Some mites of this morphoecotype live on the concave surfaces of the widened spine-like hairs of the rodents belonging to the family Echimyidae (mites of the subfamily Echimytricalginae), in the mammalian ears (some Psoroptidae) or partially sink into the hair follicles (Rhynocoptidae). Finally, mites of the family Chirorhynchobiidae live on the bat wing edges attaching to them by their «ixodid-like» gnathosoma. The fur-sarcoptoids, probably, originated from the skin mites. This morphoecotype is divided onto two subtypes: mites with the dorso-ventrally flattened idiosoma (subtype I) and mites with the teretial idiosoma (subtype II). Each «fur-mite» family includes mites of the both subtypes. All mites of the first subtype belong to the early derivative lineages in their families. Among listrophorids such early derivative lineage is represented by the subfamily Aplodontoichirinae (Bochkov, OConnor, 2006), and among Chirodiscidae — by mites of the subfamilies Chirodiscinae, Schizocoptinae, and Lemuroeciinae. Among the «fur» astigmatid families, the family Atopomelidae, probably, is the most archaic, and the most part of atopomelids belongs to the first subtype. However there are several more specialized atopomelid genera belonging to the second subtype, *Atopomelus*, *Dasyurochirus*, *Lemuroptes*, *Murichirus*, *Metachiroecius* etc. We believe that mites of the first subtype are represented by the «intermediate» forms between skin mites and mites of the second subtype. Some skin sarcoptoids transferred from skin parasitism to burrowing of the host skin (Sarcoptidae).

The established morphoecotypes are partially corresponding to some morphoecotypes established by Mironov (1987) for feather mites. Our morphoecotypes of skin and skin burrowing mites perfectly correspond to Mironov's epidermoptoid and knemidocoptoid morphoecotypes, respectively. The proctophylloid morphoecotype (mites living on the wing feathers), which is the most widely represented within feather mites, has an analogy among mammalian mites — the subfamily Echimytricalginae. The analgoid (mites living in the down feathers) and dermoglyphoid (mites living in the feather quills) morphoecotypes have no analogues among mammalian mites for the obvious reasons.

It is interesting why some microhabitats on the host body are not still occupied by prostigmatic or astigmatic mites. We believe that the nutrition is the main limitative factor here. The parasitic prostigmata evolved from predators and, therefore, feed on content of the living cells. They need the direct contact with the live tissues of the host and they belong, therefore, to the morphoecotypes represented by the respiratory, skin, gland duct, interdermal, and interstitial mites. Whereas, the most part of the skin inhabiting astigmata feed on the dead epithelial scales. For this reason these mites, so easily colonized fur of their hosts and feed on the hair grease there. On the other hand, some sarcoptoids transferred to the true parasitism and feed on the cambial cells of the skin epithelium. More over we do not know exactly about nutrition of rhyncoptids yet.