

ГЛАВА VI. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ЧЕТЫРЕХНОГИХ КЛЕЩЕЙ (ERIORHYNCHOIDEA)

Ф.Е. Четвериков

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: pchetverikov@zin.ru; Санкт-Петербургский государственный университет, e-mail: f.chetverikov@spbu.ru

ВВЕДЕНИЕ

Четырехногие клещи (надсемейство Eriophyoidea Nalepa, 1898) – малоизученная группа микроскопических арахнид (200–300 мкм в длину), насчитывающая около 5000 видов и представленная высокоспециализированными облигатными фитопаразитами, питающимися соком клеток высших растений. Многие виды этих клещей способны переносить фитопатогены и индуцировать галлогенез, чем объясняется их высокая экономическая значимость (Keifer 1975). С усовершенствованием техники микроскопирования, развитием новых методов сбора и увеличением популярности эриофиидологических исследований в странах БРИКС с 2000-х произошло резкое увеличение темпов описания новых таксонов эриофидей. Ежегодно описывают десятки новых видов и родов. К настоящему времени лучше изучены территории Северного полушария (особенно Европа и Северная Америка). В последние годы наблюдается наплыв данных из Китая, Индии и Бразилии, однако в целом приэкваториальные и тропические территории обоих полушарий довольно слабо охвачены исследованиями. По оценкам специалистов к настоящему времени описано не более 5–10% мировой фауны, тогда как реальное число видов может составлять от 50 до 200 тысяч видов (Amrine et al. 2003).

Эволюция эриофиоидей неразрывно связана с таковой их растений-хозяев. В эволюционном плане эриофиоидеи представляют интересную модельную систему для изучения коэволюционного процесса в группах миниатюризованных высокоспециализированных фитопаразитов и их хозяев. Существенным затруднением для рассмотрения этого вопроса является отсутствие разрешенной филогении Eriophyoidea. Это не позволяет выделить кофилогенетические паттерны, несмотря на то, что филогенез высших растений к настоящему

времени реконструирован достаточно детально и происхождение основных клад современных растений известно (Stevens 2001). На современном уровне изученности Eriophyoidea можно лишь наметить основные эволюционные направления, реализовавшиеся в этом надсемействе. Задачи данного очерка: 1) рассмотреть морфоэкологические особенности эриофиоидей как высокоспециализированных фитопаразитов, 2) проследить связь эриофиоидных клещей с крупными группами высших растений и 3) выявить важнейшие модулы их эволюции.

Генеральный план строения акариформных клещей описан в главе IV, система акариформных клещей дана по Миронову и Бочкову (2009).

1. МОРФО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЭРИОФИОИДЕЙ КАК ВЫСОКОСПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫХ ФИТОПАРАЗИТОВ

Эриофиоидеи обладают своеобразным строением, резко отличающим их от других растениеобитающих клещей: на всех стадиях развития они имеют вытянутое, часто червеобразное тело, покрытое кольцевыми складками, и только две пары ходильных конечностей. В теоретическом плане интересны следующие вопросы: 1) как и под влиянием каких факторов сформировался план строения современных эриофиоидей? 2) какие морфо-анатомические преобразования происходили в ходе эволюции этой группы, и какой адаптивный смысл они несут? Первый вопрос неизбежно связан с нерешенной пока проблемой происхождения группы и выявлением предкового морфотипа, второй поддается более детальному анализу на основе сравнения рецентных форм.

Эриофиоидеи характеризуются крайней бедностью морфологии и упрощенной внутренней организацией. Эту особенность группы связывают

с процессом миниатюризации, сыгравшей определяющую роль на ранних этапах становления Eriophyoidea (Nuzzaci and Alberti 1996). Общий план строения современных эриофиоидей можно рассматривать как относительно стабильное морфологическое состояние, завершающее тренд, в котором протекали начальные этапы эволюции Eriophyoidea. Важнейшие морфологические перестройки, определившие становление эриофиоидного морфотипа, были связаны с изменением формы тела и утратой конечностей III и IV пар, упрощением внутренней анатомии и своеобразием колюще-сосущего ротового аппарата, половой системы и мускулатуры тела.

1.1. Утрата конечностей и преобразование опистосомы

Тело всех эриофиоидей заметно вытянуто, органы передвижения и питания сосредоточены в передней четверти тела, тогда как его задняя часть представляет удлинённый мешок с внутренними органами, покрытый кольцевыми складками кутикулы. Подобная червеобразная форма тела встречается среди клещей достаточно редко, она характерна, например, для нематалицид (Nematalycidae), обитающих в просветах между

почвенными частицами, или паразитических демодецид (Acariformes: Demodecidae), живущих в коже млекопитающих. Задние две пары конечностей у эриофиоидей отсутствуют. Недавние исследования по эмбриональному развитию эриофиоидных клещей показали, что в отличие от других хелицеровых у эмбрионов эриофиоидей отсутствуют не только ноги III и IV, но даже и их зачатки (Рис. 1), что может говорить о супрессии соответствующих сегментов метаподосомы в результате измененного паттерна экспрессии генов сегментации (Chetverikov and Desnitskiy 2016). Этой гипотезе противоречит предложенная Линдквистом (Lindquist 1996a) гомология щетинок *3a*, а также данные Флехтманна и др. (Flechtmann et al. 2015) о природе прегенитальных пластинок эриофиоидей. Согласно Линдквисту ноги III и IV редуцировались, а коксальная щетинка *3a* сместилась на вентральную поверхность тела. Флехтманн трактует прегенитальные пластинки (плотные кутикулярные площадки, расположенные перед генталиями у некоторых видов эриофиоидей) как остатки кокс III, а щетинку *3a* как щетинку кокс IV (*4a*). Таким образом, и Линдквист, и Флехтманн указывают на присутствие структур, принадлежащих сегментам метаподосомы, подразумевая сохранение этих сегментов в теле эриофиоидей.

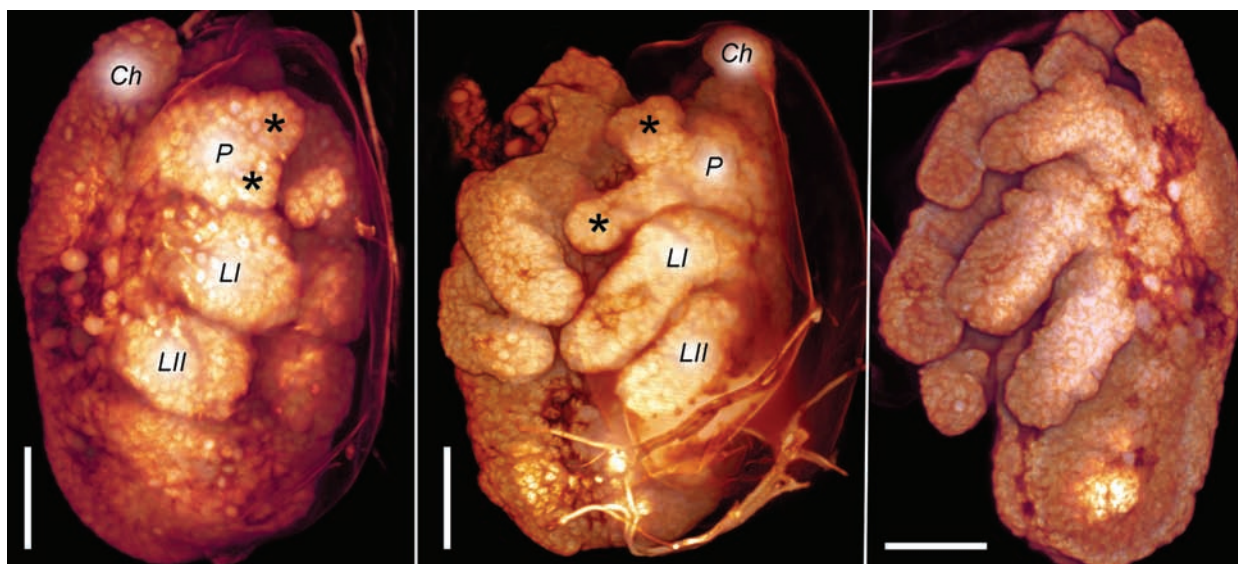


Рис. 1. Формирование конечностей у эмбрионов *Loboquintus subsquamatus* Chetverikov and Petanović, 2013 (конфокальная микроскопия).

Обозначения: Ch – хелицера, P – пальпа, LI и LII – ноги I, II. Звездочками отмечены передняя и задняя доли пальпы. Длина масштабной линейки 20 μm (по: Chetverikov and Desnitskiy 2016)

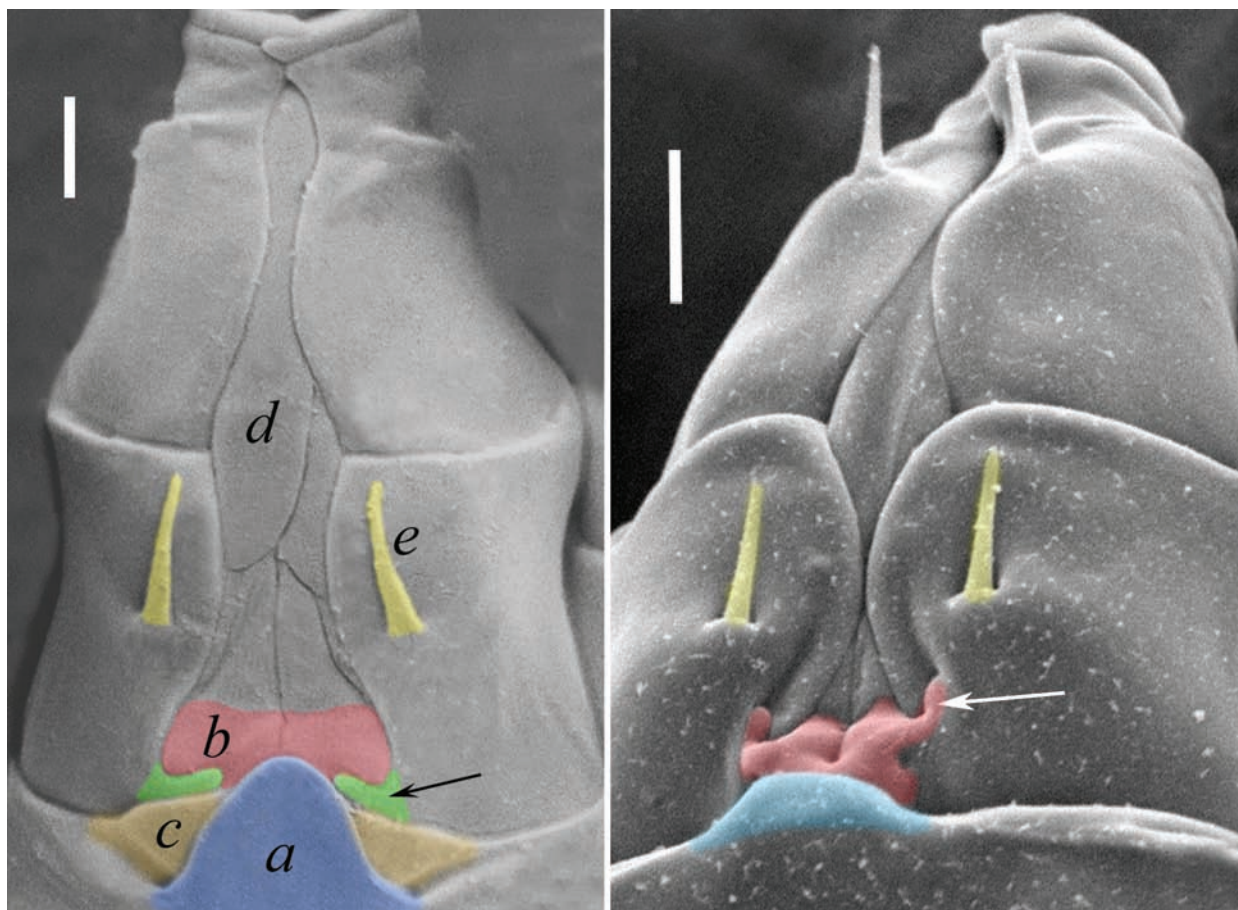


Рис. 2. Примеры сцепочных механизмов эриофиоидей (SEM) на основе выростов пальцев у *Tergilatus sparsus* Meyer and Ueckermann, 1995 (слева) и выростов оснований хелицер у *Trisetacus pinastri* Nuzzaci, 1975 (справа).

Обозначения: а – фронтальный вырост дорзального щитка, б – базальная часть хелицер, с – супракапитулярная складка, d – инфракапитулярное влагалище стилетов, е – щетинка *ep*. Стрелки указывают на выросты пальцев и хелицер. Длина масштабной линейки 2 мкм (слева) и 3 мкм (справа). По: Chetverikov and Craemer 2015.

1.2. Формирование специализированного ротового аппарата

Важное событие в ранней эволюции эриофиоидной линии – переход к питанию жидкой пищей (соками клеток растений). Для приема жидкой пищи у эриофиоидей сформировался уникальный ротовой аппарат, включающий следующие компоненты: пучок игловидных стилетов (хелицеры и еще 5–7 стилетов неясного происхождения), хоботок и пальпы с терминальной присоской (Lindquist 1996). Хоботок образуется на основе инфракапитулюма (производного кокс пальп) и расположен между пальпами; дорзальная часть хоботка функцио-

нирует как футляр для стилетов, а вентральная часть образует преоральную полость. Во время питания пальпы телескопически складываются, стилеты смачиваются секретом слюнных желез и вводятся в клетку, растительный сок поступает в преоральную полость и всасывается в пищевод через желобовидный оральный стилет при помощи мощной фарингеальной помпы (Nuzzaci and Alberti 1996). Во время питания возникает необходимость фиксировать положение стилетов и контролировать их неподвижность. С этой целью у эриофиоидей формируются различные сцепочные механизмы (Рис. 2) на основе миниатюрных дорзопроксимальных выростов пальп или хелицер (Chetverikov and Craemer 2015).

1.3. Редукция хетома и роль щетинок в локомоции и расселении

У эриофиоидей нет необходимости активно искать хозяина, поскольку они на нем живут всю жизнь, а расселяются главным образом по ветру или переносятся дождевой водой, т. е. попадают на новое растение обычно случайно (Sabelis and Bruin 1996). Важнейшие функции, которые выполняют щетинки эриофиоидей, – перемещение в пространстве (опистосомальные щетинки), узнавание субстрата и прикрепление к нему (щетинки ног и гнатосомы), а также сканирование пространства вокруг клеща (Nuzzaci and Alberti 1996). Большинство щетинок у эриофиоидей расположено на вентральной поверхности тела (Рис. 3). Вероятно, это связано с тем, что именно под вентральной поверхностью тела клеща распо-

лагаются важнейшие для него источники информации. Щетинки опистосомы обычно утолщены; они частично компенсируют отсутствие утраченных конечностей, поскольку клещ использует их как полозья, когда передвигается по субстрату (Lindquist 1996). В результате опистосома как бы скользит по поверхности растения на щетинках, как на саях (Шевченко 2006). Последняя пара опистосомальных щетинок у всех эриофиоидей особенно длинная, она создает дополнительную парусность при расселении клещей ветром (Amrine et al. 2003). В период миграции эриофиоидеи выползают на открытые участки растений, принимают «расселительную позу», поднимая вверх передний или задний конец тела (Рис. 3), и, оторвавшись от субстрата, разносятся с потоками воздуха. Скольжение на щетинках и расселение по ветру – характерные черты эриофиоидей.

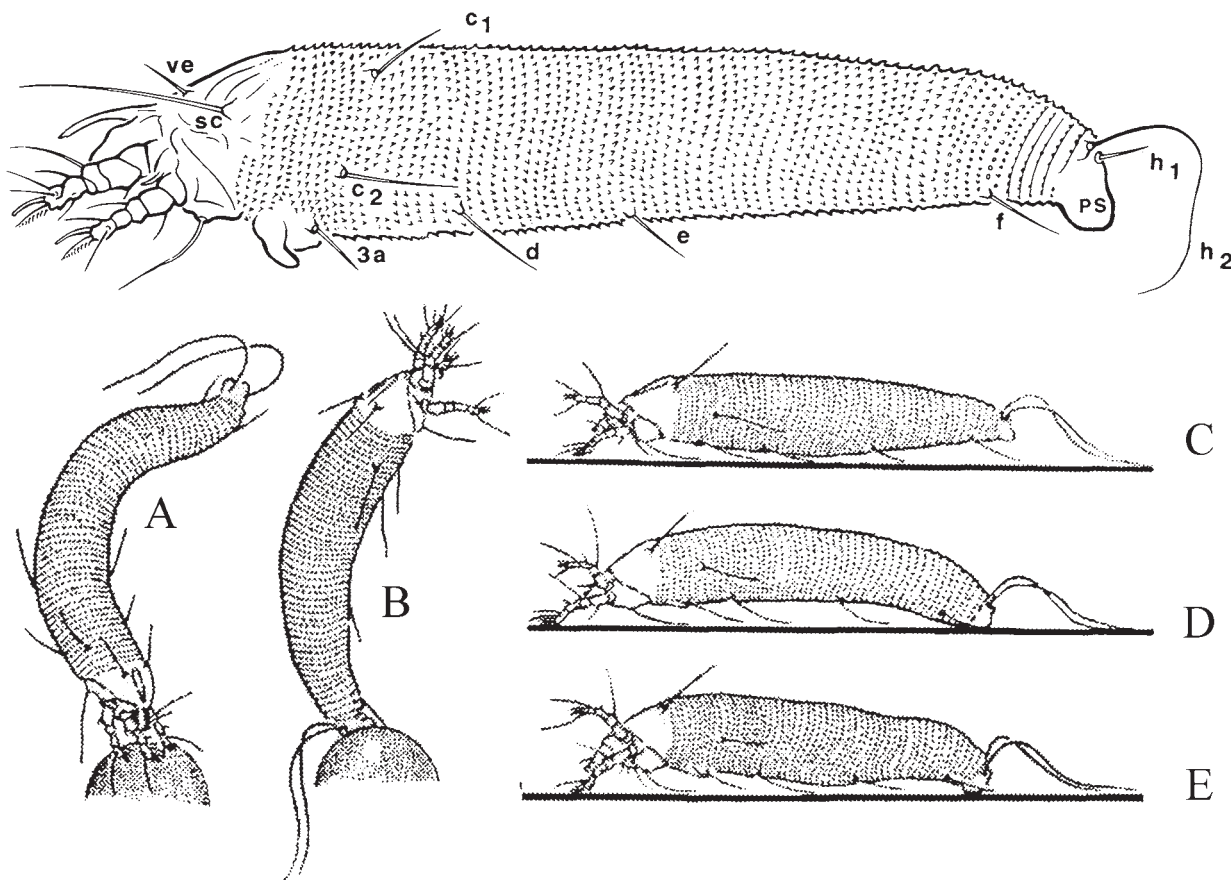


Рис. 3. Щетинки опистосомы и дорзального щитка (по: Lindquist 1996a) и способы передвижения эриофиоидей (по: Шевченко 2006): А, В – расселительные позы; С – переползание с опорой на вентральные щетинки; D – переползание с опорой на анальную присоску; Е – перистальтическое движение.

1.4. Упрощение анатомии и особенности организации мускулатуры

Анатомические особенности эриофиоидей трактуются рядом авторов как эволюционные последствия процесса миниатюризации, сыгравшего важную роль на ранних этапах становления группы (Nuzzaci and Alberti 1996). Уменьшение общих размеров тела повлекло за собой упрощение внутренней организации эриофиоидей. В передней части их тела расположена центральная нервная система (ЦНС), слюнные железы и начальные отделы пищеварительной системы (глотка и пищевод). Оπισсосома заполнена крупноклеточной паренхимой, расположенной вокруг слабо дифференцированного кишечника и половых желез. Циркуляторная и дыхательная системы отсутствуют, газообмен происходит путем диффузии через покровы. У эриофиоидей ЦНС занимает почти всю переднюю четверть тела, а большая часть каудальной половины тела занята половыми органами. Крупная ЦНС и объемная половая система – типичные черты многих миниатюризованных паразитических организмов.

Для эриофиоидей описаны уникальные особенности в ультраструктурной организации мышц: часть мускулатуры морфологически является гладкой, а не поперечнополосатой, и крепление к кутикуле имеет вид десмосом, что не характерно для членистоногих (Сильверс и Штейн-Марголина 1976). Мускулатура эриофиоидей включает три группы мышц (Рис. 4): скелетные мышцы (мышцы ног, гнатосомы, анальные, генитальные, дорзовентральные и фарингеальные), периферические мышцы (расположены под кутикулой опистосомы) и висцеральные мышцы (в стенках внутренних органов). Особенность мускулатуры эриофиоидей выражается в редукции числа дорзовентральных мышц (они сохраняются только в передней части тела в виде двух веерообразных пучков мышечных волокон) и расположении периферических мышц. Дорзовентральные мышцы при сокращении сплющивают передний конец тела, в результате оно может приобретать клиновидную или каплеобразную форму. Такая форма тела способствует проникновению в узкие пространства (Chetverikov et al. 2013). Периферическая мускулатура представлена шестью продольными рядами лентообразных мышечных пучков (дорзальные, субдорзальные,

латеродорзальные, латеральные, субвентральные и вентральные). Циркулярные мышцы отсутствуют, поэтому эриофиоидеи не могут суживать тело и способны только удлинять его, изменяя расстояние между опистосомальными кольцами, а также совершать извивающиеся и круговые движения или скручиваться в кольцо наподобие нематод (Nuzzaci and Alberti 1996). Такой тип мускулатуры мог сформироваться в ходе адаптации к обитанию в крайне узких пространствах, что, вероятно, характеризует ранние этапы эволюции эриофиоидей.

1.5. Особенности репродуктивной анатомии и биологии

Для эриофиоидей характерно размножение при помощи сперматофоров, арренотокический партеногенез (из оплодотворенных яиц образуются самки, из неоплодотворенных – самцы) и репродуктивная r-стратегия (множество яиц, отсутствие заботы о потомстве, короткий срок жизни) (Nuzzaci and Alberti 1996). Половое отверстие продольное, расположено в передней части тела вблизи кокс второй пары ног и у самок прикрыто половой крышечкой. Половая система самок состоит из кутикулярных структур, включающих половой канал, генитальные аподемы, сперматековый аппарат, половую камеру и дистальный яйцевод, и мягкотканых органов, лишенных кутикулярной выстилки (проксимальный яйцевод и крупный яичник) (Chetverikov 2014). Сперматековый аппарат состоит из трубки и мешочка (сперматека), в котором самка хранит спермии до оплодотворения (Рис. 5).

Половая система самцов включает семенник, занимающий до половины объема тела, парные семявыносящие каналы, семяизвергательный канал, генитальные аподемы и половую камеру (Рис. 6). Сперматофоры формируются внутри полового канала и принимают окончательную форму (ножка и пластинка с порцией спермы) внутри генитальной камеры (Nuzzaci and Alberti 1996). В основании семяизвергательного канала расположен резервуар с толстой мышечной стенкой (сперматофорная помпа), участвующий в выталкивании сперматофора из половых путей (Chetverikov 2015b). Анатомия мужской половой системы устроена единообразно у всех исследованных эриофиоидей, тогда как в строении

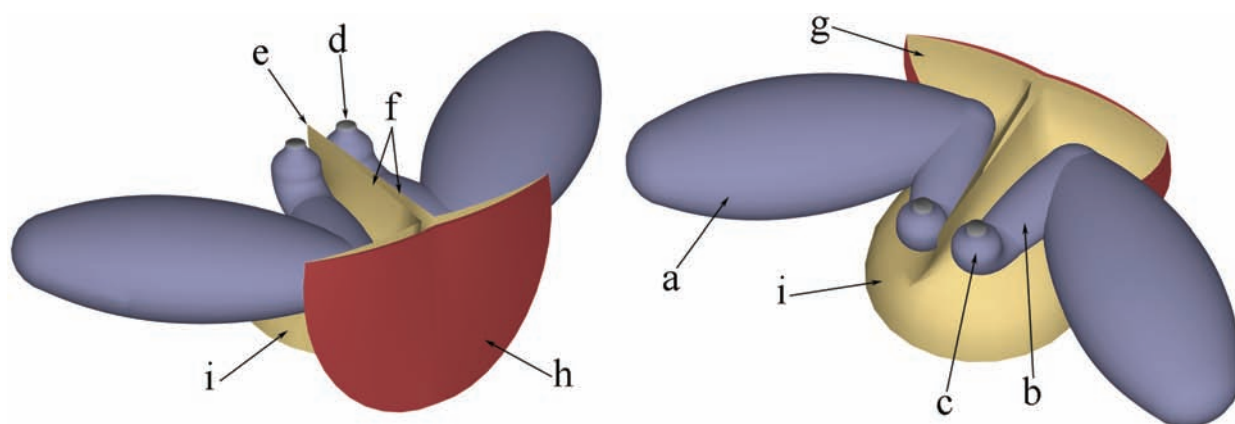


Рис. 5. Трехмерная реконструкция внутренних кутикулярных гениталий самок эриофиоидей на примере клещей рода *Novophytoptus* (по: Chetverikov 2015a).

Обозначения: а – сперматека, b – дистальная часть сперматекковой трубки, с – проксимальная часть сперматекковой трубки, d – наружное отверстие сперматекковой трубки, e – рудиментарная постсперматекковая часть продольного моста, f – пластинки продольного моста, ограничивающие генитальный канал, g – мембранозная тонкостенная часть продольного моста, h – передняя генитальная аподема, i – генитальная камера.

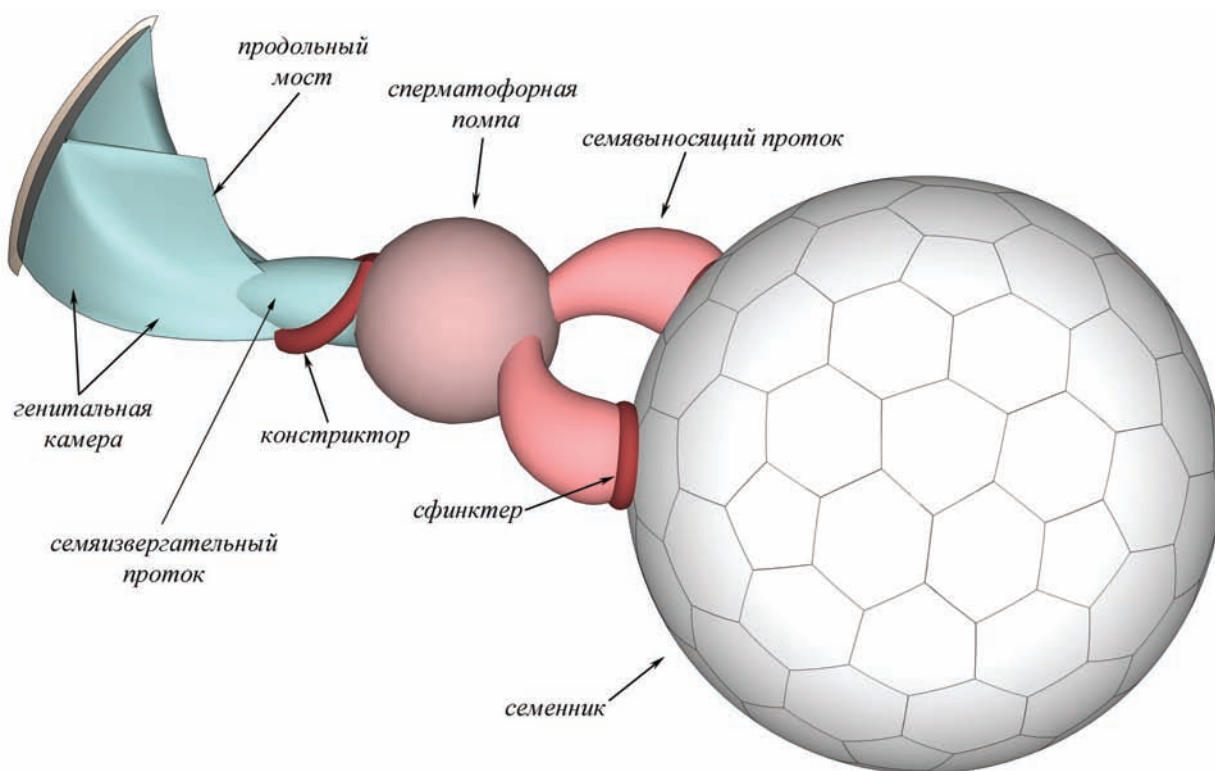


Рис. 6. Мужская половая система эриофиоидей (по: Chetverikov 2015b).

женской половой системы наблюдаются существенные различия (Рис. 7), в первую очередь в строении сперматекового аппарата (форма сперматек, длина сперматековых каналов, взаимное расположение элементов сперматекового аппарата в пространстве).

В жизненном цикле эриофиоидей – только две неполовозрелые стадии (личинка и протонимфа), они отличаются от взрослых особей главным образом меньшими размерами и отсутствием наружных гениталий (зачаток половой системы есть у нимф, но отсутствует у личинок). Смена хозяев в жизненном цикле отсутствует. Половой диморфизм практически не выражен: наблюдаются лишь незначительные различия в размерах (самки крупнее), а также в строении наружных гениталий.

1.6. Проблема предкового габитуса и происхождения *Eriophyoidea*

Рассмотрение плана строения эриофиоидей позволяет составить представление о первоначальном тренде в эволюции группы, когда от каких-то неизвестных менее специализированных форм («проэриофиоидей») начался путь, приведший к современным эриофиоидным клещам. Конкретные причины, обусловившие трансформацию «проэриофиоидей», равно как и облик предполагаемых предков, нам не известны. Что же предопределило такие преобразования, как удлинение тела, переход к питанию жидкой пищей и утрата конечностей? Две принципиально различные эволюционные траектории представляются наиболее вероятными: 1) становление *Eriophyoidea* было неразрывно связано с обитанием на растениях, оно было обусловлено адаптациями к фитопаразитизму и сопровождалось общей миниатюризацией и упрощением строения; 2) предки эриофиоидей сформировались не на растениях, а в какой-то иной среде (например, в почве), но в результате они оказались настолько преадаптированы к жизни на растениях, что легко заняли нишу мельчайших фитопаразитов.

Традиционно принимается первая версия. На протяжении последних ста лет эриофиоидей сближали с разными группами акариформных клещей (например, с паутиными, с демодецидами и др.). Наиболее аргументированная и принимаемая

многими исследователями гипотеза принадлежит Э. Линдквисту, который рассматривает эриофиоидей в качестве сестринского таксона *Tydeoidea* в составе инфраотряда *Eupodina* подотряда *Trombidiformes* (Lindquist 1996b). Предполагается, что предки эриофиоидей приобрели эриофиоидный облик и своеобразную мускулатуру благодаря адаптации к обитанию в естественных узостях на растениях. Действительно, для того чтобы тело вытягивалось, а конечности редуцировались, необходимо либо обитание в узких пространствах, когда нужно протискиваться (например – демодециды в каналах кожных желез, сиринофилиды (*Acariformes: Syringophilidae*) в очинах перьев, нематалициды – в почве), либо обитание в вязкой среде, в которой надо преодолевать трение и, возможно, извиваться (например, гастрониссиды *Gastronyssus bakeri* Fain, 1956 в желудке рукокрылых или халарахниды (*Orthohalarachne attenuate* (Banks, 1901) в дыхательных путях ластоногих). Для «проэриофиоидей» гипотетически было возможно обитание под чешуями на древних растениях либо проникновение в подэпидермальные ткани (эндопаразитизм) (Chetverikov 2015a), но точно ответить на этот вопрос пока невозможно.

В последнее время появились данные, противоречащие гипотезе Линдквиста. Так, в ходе анализа укладки молекул tRNA у представителей *Acariformes* было показано, что принадлежность эриофиоидей к подотряду *Trombidiformes* не подтверждается, а их положение в системе *Acariformes* нуждается в пересмотре (Xue et al. 2016). В ходе изучения эмбрионального развития эриофиоидей было установлено, что в отличие от других тромбидиформных клещей для *Eriophyoidea* характерен атипичный паттерн дробления, унаследованный, по-видимому, от предковых форм *Acariformes* (Chetverikov and Desnitskiy 2016). Предварительные результаты молекулярно-филогенетического анализа говорят о возможном родстве *Eriophyoidea* с *Endeostigmata* – базальной парафилетической группой *Acariformes* (Bolton et al. 2016). Недавно у эриофиоидей была обнаружена новая структура (суборальная вилка), входящая в состав вентральной стенки колюще-сосущего хоботка (Chetverikov and Bolton 2016). Гомология суборальной вилки неочевидна, однако с учетом возможного родства с эндостигматами, можно предположить, что это – лабиум. Лабиум обычно редуцирован у акариформных клещей,

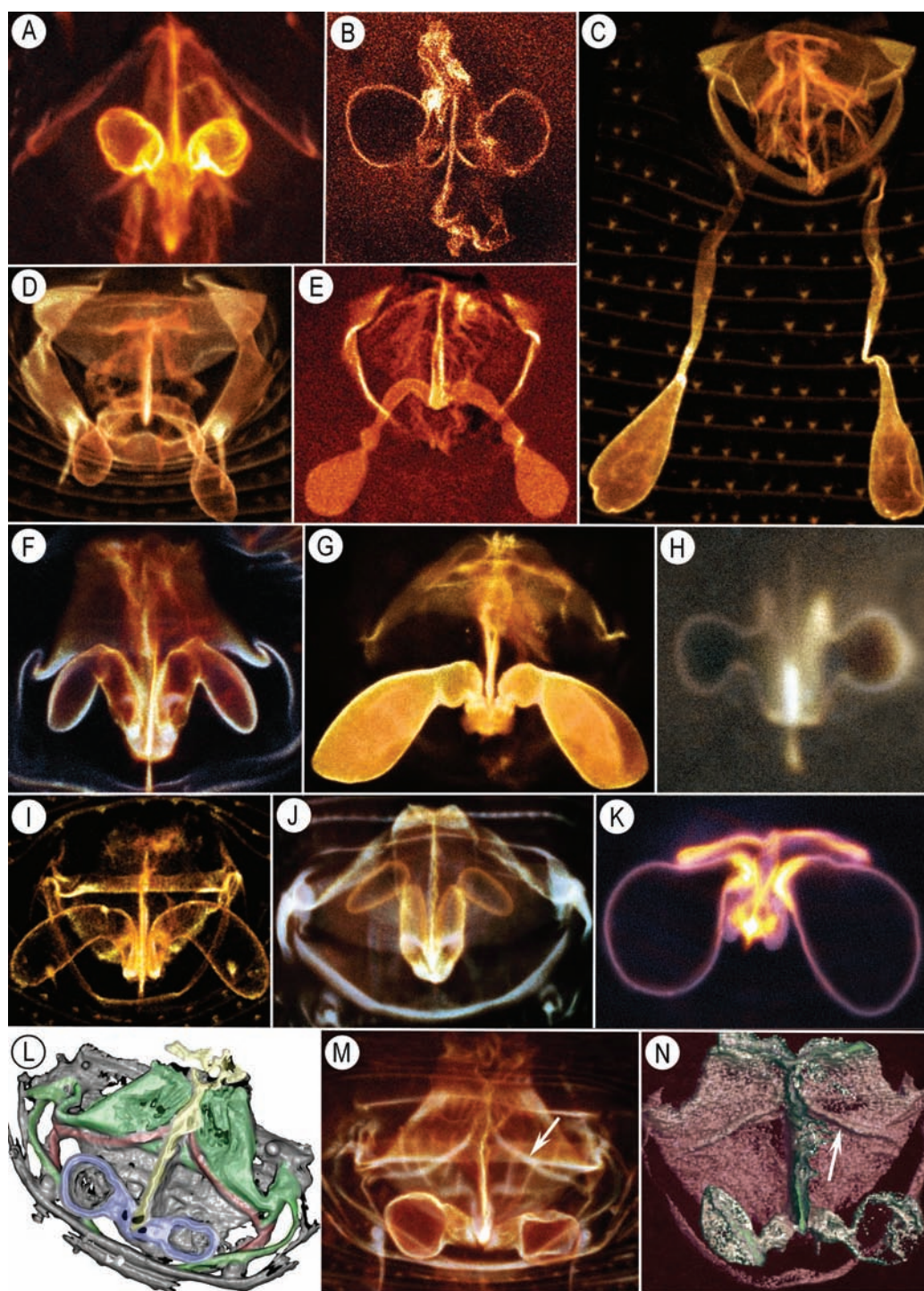


Рис. 7. Разнообразие сперматевых аппаратов эриофиоидей (конфокальная микроскопия, по: Chetverikov et al. 2015a). A – *Pentasetacus* sp.; B – *Loboquintus subsquamatus* Chetverikov and Petanović, 2013; C – *Trisetacus* sp.; D – *Boczekella reticulata* Bagnyuk, 1987; E – *Setoptus pini* Boczek, 1964; F – *Phytoptus avellanae* Nalepa, 1889; G – *Oziella maritima* (Roivainen, 1950); H – *Neoprothrix hibiscus* Reis and Navia, 2014; I – *Fragariocoptes setiger* (Nalepa, 1894); J – *Mackiella reclinata* Chetverikov and Craemer, 2014; K – *Novophytotus rostratae* Roivainen, 1947; L, M – *Phyllocoptes fructiphylus* Keifer, 1940; N – *Aceria acroptiloni* Shevtchenko and Kovalev, 1974. Стрелками обозначена косая аподема.

однако он присутствует у эндостигмат семейств Proterorhagiidae и Alycidae (Van der Hammen 1969; Lindquist and Palacios-Vargas 1991). Ревизия гнатосомальных структур в базальных группах акариформных клещей и дальнейшие молекулярно-филогенетические исследования необходимы для прояснения вопроса о происхождении Eriophyoidea. Если их родство с эндостигматами подтвердится, гипотеза о том, что предки эриофиоидей сформировались в почве или в ассоциации с корневой или прикорневой частью организма растений и позже перешли к обитанию на вегетативных и генеративных органах растений, может получить новое развитие.

2. БАЗАЛЬНАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ ERIORHYOIDEA И СВЯЗЬ С ОСНОВНЫМИ ГРУППАМИ РАСТЕНИЙ

2.1. Проблема построения естественной системы Eriophyoidea

Попытки построить систему Eriophyoidea предпринимались неоднократно (Nalepa 1929; Farkas 1965; Keifer 1975; Boczek et al. 1989 и др.), в настоящее время используется система Эмрайна (Amrine et al. 2003). Это – типологическая система, которая построена на формальном морфологическом сходстве без учета кладистических принципов и анализа паразито-хозяинных отношений. Отечественные эриофиидологи (Vagnjuk et al. 1998) критиковали эту систему и призывали к более тщательному анализу связей с хозяевами. Однако если филогения высших растений в целом реконструирована (Stevens 2001), то в отношении эриофиоидей эта работа только начинается. Помимо чисто практических трудностей, связанных с мелкими размерами и длительностью работы с видами эриофиоидей, проблему составляет то, что подавляющее большинство морфологических признаков, используемых в современной систематике Eriophyoidea, имеет гомопластичную природу (Craemer 2010; Li et al. 2014). В первую очередь это касается традиционных признаков, описывающих экзоскелет и хетотаксию. Проблема серьезна настолько, что не только практически все родовые диагнозы, но и диагнозы всех принятых сейчас триб и подсемейств нуждаются в пересмотре. Однако система Эмрайна, несмотря на использование гомопластических признаков и

признание априорно пара- и полифилетических таксонов, позволяет все же успешно определять эриофиоидей до рода, что крайне важно для прикладных исследований, поскольку дает основу для различения схожих форм. Обратная сторона этого – описание большого количества монотипных «псевдородов», которые невозможно отнести к какому-то уже описанному роду. Кладистические морфологические исследования затруднены дефицитом подходящих для анализа признаков, а молекулярные исследования пока упираются в отсутствие универсального маркера (или группы маркеров), кроме того, остро стоит проблема новых сборов. Отсутствие разрешенной филогении существенно тормозит дальнейшие исследования в эриофиидологии.

2.2. Палеонтологические находки

Долгое время единственные палеонтологические данные по эриофиоидеям были основаны на материале из южной Австралии, который датируется средним эоценом (Southcott and Lange 1971). Морфологически останки эоценовых эриофиоидей неотличимы от рецентных форм с двудольных и не позволяют судить о возрасте группы. Недавно в триасовом янтаре Италии были обнаружены останки крайне сходных с эриофиоидеями червеобразных клещей (Schmidt et al. 2012). Их отнесли к надсемейству Triasacaroidea (сестринский таксон Eriophyoidea) в составе когорты Tetrapodili отряда Acariformes. Анализ структуры янтаря показал, что это – застывшая смола вымерших голосеменных растений семейства Cheirolepidiaceae, которые и были, по-видимому, хозяевами триасакароидей. Основные различия между триасакароидеями и эриофиоидеями заключаются в строении ротового аппарата. У триасовых клещей лишь одна пара тупых стилетов и мощный хоботок, их ротовой аппарат трактуется как менее специализированный для питания соками растений. Предположительно триасакароидеи питались соком клеток мезофила, который они высасывали через хоботок, частично забравшись в устья. В отличие от триасакароидей эриофиоидеи приспособились к питанию соком клеток эпидермиса: во время питания их пальпы плотно прижимаются к поверхности листа, стилеты вводятся в клетку, и клеточный сок всасывается через хоботок. Морфологически эти две группы клещей настолько

сходны, что нет сомнений в их ближайшем родстве. Вероятно, в триасе на хвойных обе они обитали одновременно. Таким образом, уже в триасе общий план строения эриофиоидных клещей был сформирован, что говорит в пользу домезозойского происхождения группы (Sidorchuk et al. 2015).

2.3. Данные молекулярно-филогенетического анализа

На Рис. 8 представлена схема, отражающая базальную дивергенцию в когорте Tetrapodili. На этой схеме объединены результаты молекулярно-филогенетического анализа (анализ последовательностей фрагментов генов COI и D1–D2 28S) и палеонтологические данные по триасакароидеям. Среди современных представителей Eriophyoidea есть два стоящих особняком базальных рода – *Pentasetacus* (на араукариях) и *Loboquintus* (на кипарисах). В системе Эмрайна эти роды отнесены к трибе Pentasetacini в составе семейства Phytoptidae, однако молекулярные данные свидетельствуют о том, что *Pentasetacus* + *Loboquintus* не образуют монофилетическую группу, а, по-видимому, представляют отдельные базальные линии эриофиоидей. Связь пентасетацин и триасакароидей с хвойными подтверждает гипотезу о первичности ассоциации эриофиоидей с голосе-

менными растениями. Все обилие современных форм Eriophyoidea распадается на две крупные клады: Phytoptidae s.l. и Eriophyidae s.l. К первой кладе относятся налелеллиды (обитают только на хвойных) и фитоптиды (только на цветковых), ко второй кладе — эриофииды и диптиломиопиды. При этом данные молекулярного анализа не подтверждают монофилию диптиломиопид (Li et al. 2014). Примечательно, что именно это семейство представляет наиболее морфологически цельную группу эриофиоидей и характеризуется уникальным модифицированным ротовым аппаратом (см. ниже), однако молекулярные данные указывают на конвергентное происхождение диптиломиопидного типа гнатосомы в разных группах клады Eriophyidae s.l.

Результаты молекулярных работ показали, что современная система Eriophyoidea, принимающая деление на три семейства (Phytoptidae, Eriophyidae, Diptilomiopidae), не отражает филогенез эриофиоидей и должна быть пересмотрена (Li et al. 2014; Chetverikov et al. 2015a). Ключевые группы морфологических признаков, на основе которых можно дифференцировать клады, выявленные молекулярными методами, включают признаки гнатосомы (форма пальп, стилетов и строение сцепочного аппарата) и гениталий (форма и взаимное расположение генитальных

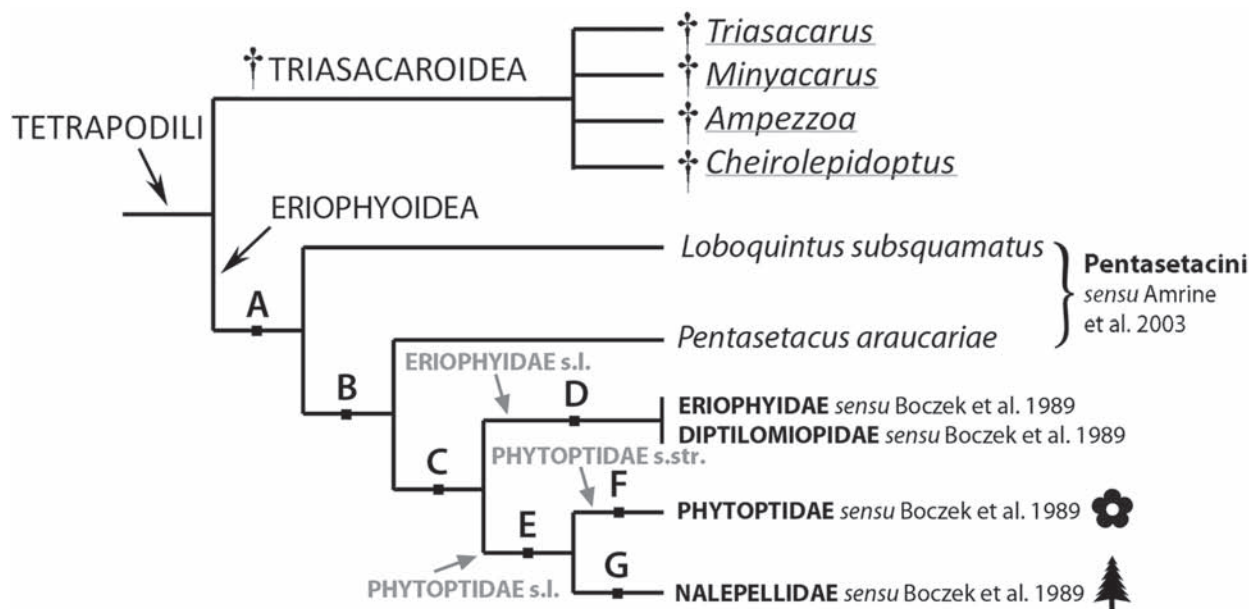


Рис. 8. Филогения Eriophyoidea и базальная дивергенция Tetrapodili (по: Chetverikov et al. 2015a)

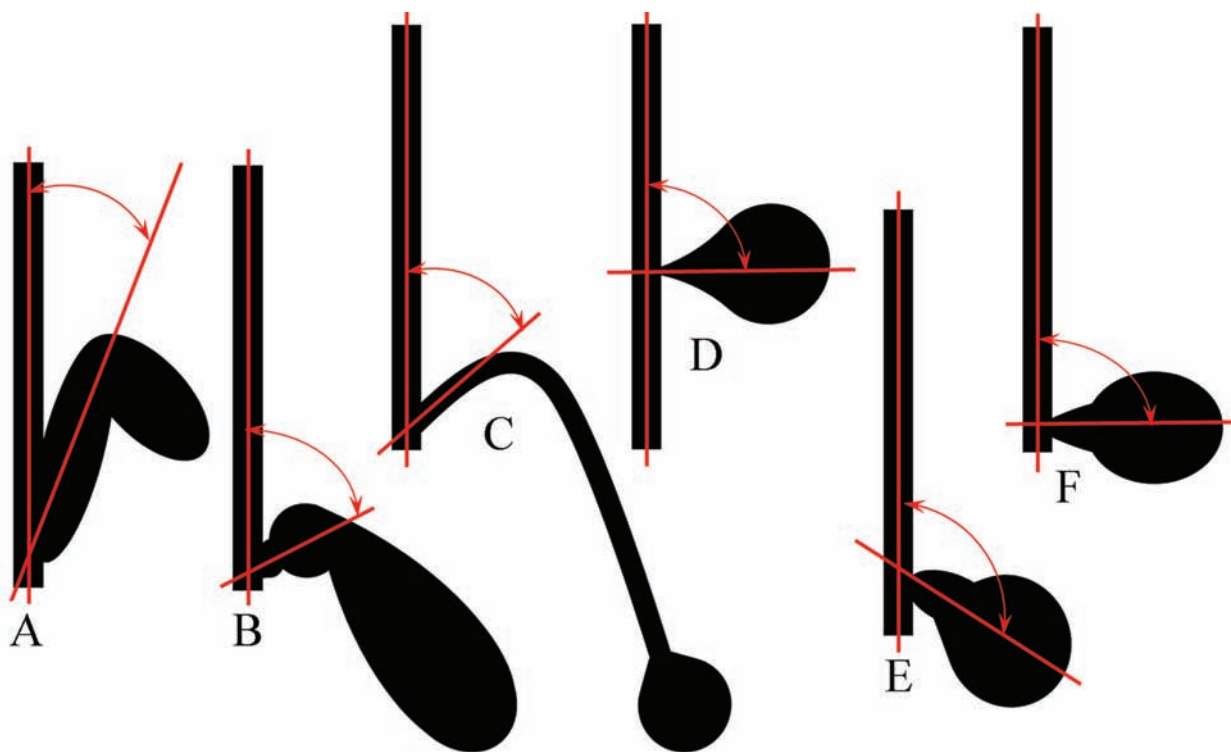


Рис. 9. Схема, иллюстрирующая различия в расположении структур сперматекового аппарата в клдах Phytoptidae s.str. (A,B), Nalepellinae (C), Pentasetacini (D) и Eriophyidae s.l. (E, F) (по: Chetverikov et al. 2015a). Стрелками показан угол ТВ между продольным мостом и трубкой сперматеки.

аподем, продольного моста и сперматекового аппарата, Рис. 9). Предполагаемые апоморфии, маркирующие эти клды, обозначены на схеме латинскими буквами А–G (Рис. 8), а комментарии к ним приведены в Табл. 1. Часть из этих апоморфий не вызывает сомнения (например, строение сперматекового аппарата), тогда как выводы относительно других (например, сцепочные механизмы) носят предварительный характер, поскольку соответствующие структуры пока изучены только у ограниченного количества видов. Тем не менее в будущем расширение списка вовлеченных в анализ признаков и увеличение числа исследованных таксонов послужит решению задачи по более детальной реконструкции филогенеза Eriophyoidea.

2.4. Связь с крупными группами растений (Рис. 10)

Вопрос о том, с освоения каких групп хозяев началась история колонизации растений эриофиоидеями, остается открытым. По мнению Багнюк

и др. (Bagnjuk et al. 1998) становление эриофиоидей могло происходить на мезозойских предшественниках семенных растений (прогимноспермах), а переход на голосеменные и цветковые произошел в более поздние геологические эпохи. В настоящее время подавляющее большинство эриофиоидей связано с двудольными, меньшее число видов обитает на однодольных и хвойных, а с папоротниками и хвощами ассоциированы единичные виды. На плаунах эриофиоидеи не зарегистрированы.

Палеонтологические данные и результаты молекулярно-филогенетических исследований (Li et al. 2014; Chetverikov et al. 2015a) говорят о том, что голосеменные были заселены эриофиоидными клещами раньше, чем цветковые. В настоящее время комплекс видов эриофиоидей на хвойных включает представителей всех основных линий Eriophyoidea. Согласно подходу Сухаревой (1992), предложившей применять к описанию паразитофауны клещей терминологию Краснова (1888), разработанную для анализа флорогенеза, можно

Таблица 1. Молекулярные клады (А–G) и предполагаемые морфологические апоморфии, маркирующие эти клады (по: Chetverikov et al. 2015a с дополнениями).

Клады	Возможные апоморфии	Примечания
A	Пальпы прижаты друг к другу вдоль медиальной поверхности, хелицеры заостренные	Гнатосомальные признаки были предложены Линдквистом (in Schmidt et al. 2012) и позже Сидорчук (Sidorchuk et al. 2015) для разграничения Eriophyoidea и Triasacaroidea. У триасакароидей пальпы свободные, а стилеты тупые
B	Щетинки <i>eu</i> отсутствуют у самок	Поскольку самки <i>Loboquintus</i> сохраняют рудиментарные щетинки <i>eu</i> , отсутствие этих щетинок у самок отличает всех остальных эриофиоидей (включая <i>Pentasetacus</i>) от <i>Loboquintus</i>
C	Редуцированная задняя часть продольного моста	В отличие от пентасетацин (<i>Loboquintus</i> и <i>Pentasetacus</i>), у которых сперматектовый аппарат прикреплен посередине продольного моста; у всех остальных эриофиоидей постсперматектовая часть продольного моста редуцирована, так что сперматектовый аппарат прикреплен к задней части моста
D	Отросток пальп («cheliceral retainer») фиксирует базальную часть хелицер; угол ТВ (рис. 9E) ≥ 90 ; передняя генитальная аподема усилена дополнительной косой аподемой; в области соединения трубки и сперматеки присутствует шиповидный отросток	Отросток пальп («cheliceral retainer») (см. подробнее Chetverikov and Sraemer 2015) и генитальные признаки (величина угла ТВ, наличие косой аподемы и шиповидного отростка) подтверждают монофилию группы Eriophyidae s.l. (= Eriophyidae sensu Amrine et al. 2003 + Diptilomiopidae sensu Amrine et al. 2003)
E	Отростки хелицер сцепляются с пальпой в ее дорзопроксимальной части; ТВ < 90; щетинки <i>eu</i> отсутствуют у самцов; шиповидный сперматектовый отросток отсутствует	Строение гнатосомальных сцепочных аппаратов (Chetverikov and Sraemer 2015), острый угол ТВ и редукция <i>eu</i> у самцов подкрепляет монофилию группы Phytoptidae s.l. (= Phytoptidae sensu Amrine et al. 2003, исключая пентасетацин)
F	Трубки сперматек толстые, неискривленные, полностью направлены вперед	Такие сперматековые трубки характерны для Phytoptidae s. str. (= Phytopidae sensu Amrine et al. 2003, исключая налелеллин, = Phytoptidae Boczek, Shevtchenko, Davis 1989); представители этой клады живут на цветковых и утратили щетинку <i>vi</i> на дорзальном щитке
G	Трубки сперматек тонкие, искривленные, так что большая часть трубки направлена назад	Такие сперматековые трубки характерны для Nalepellidae Boczek, Shevtchenko, Davis 1989 (= Phytopidae sensu Amrine et al. 2003, исключая налелеллин); представители этой клады живут на хвойных и утратили щетинку <i>ve</i> на дорзальном щитке

выделить три компонента паразитофауны эриофиоидей на хвойных: реликтовый, трансформационный и миграционный. Реликтовый компонент представлен монотипичными родами *Loboquintus* и *Pentasetacus*, связанными с растениями древних семейств Cupressaceae и Araucariaceae. Эти клещи стоят особняком в системе Eriophyoidea и, вероятно, представляют остатки мезозойской фауны эриофиоидей, сохранившиеся в неизменном виде до настоящего времени. Трансформационный компонент представлен клещами подсемейства Nalepellinae (=Nalepellidae Boczek, Shevtchenko et Davis, 1989), которое исходно сформировалось на хвойных и на других растениях не встречается. Миграционный компонент включает немногочис-

ленные виды семейств Eriophyidae, перешедшие с цветковых на хвойные (Li et al. 2014).

Фауна папоротников и хвощей бедна и полностью представлена вторично перешедшими с цветковых формами семейств Eriophyidae и Diptilomiopidae. Вторичность связи эриофиоидей с этими растениями на данный момент не вызывает сомнений (Gerson 1996; Petanović et al. 2015; Chetverikov et al. 2015a), однако это не исключает того, что в предыдущие эпохи на папоротниках и хвощах обитали эриофиоидные клещи, поскольку позже они могли не сохраниться, исчезнув вместе со своими хозяевами. Обилие эриофиид и диптиломиопид на цветковых, вероятно, говорит о том, что формирование этих семейств происходило в

Папоротники и хвощи Голосеменные Цветковые

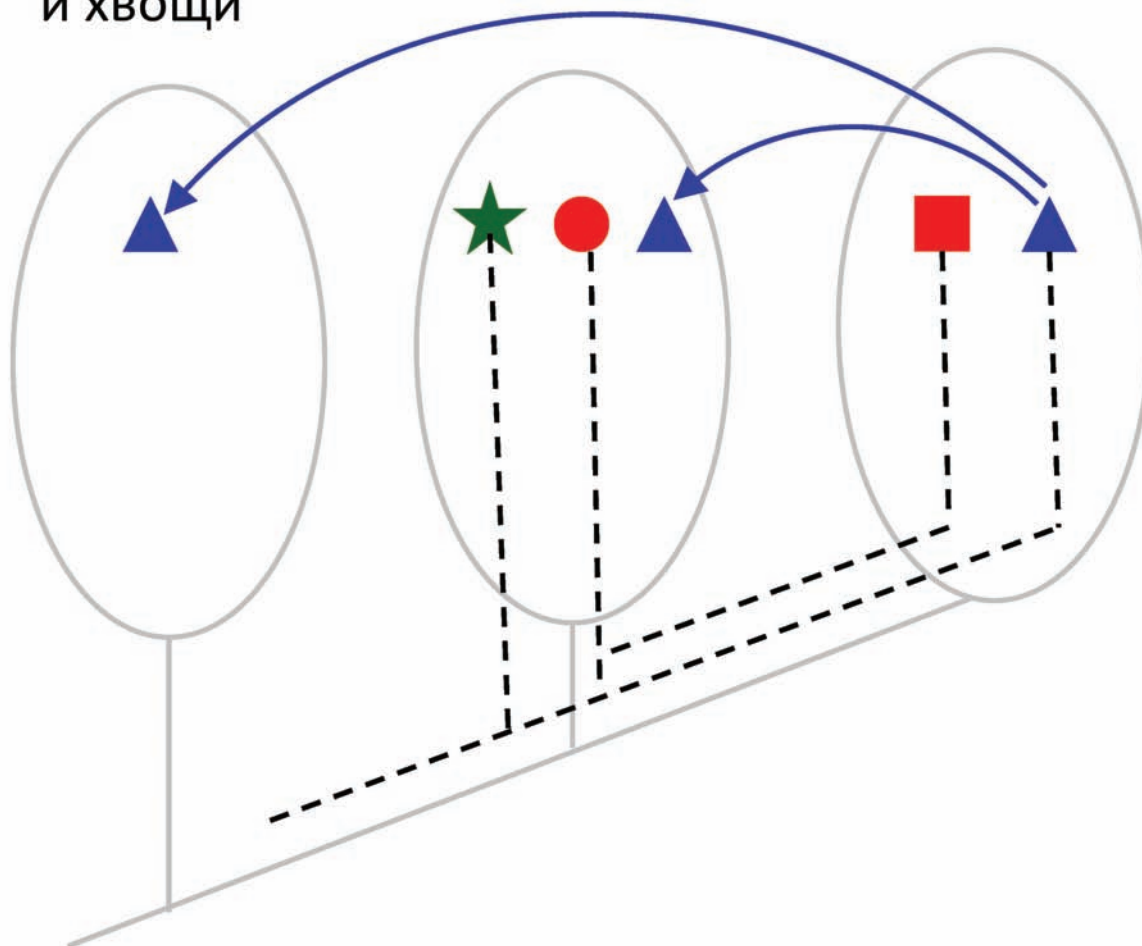


Рис. 10. Связь эриофионидей с крупными группами высших растений.

Обозначения: * – Pentasetacinae, ● – Nalepellidae, ■ – Phytoptidae s.str., ▲ – Eriophyidae s.l. Стрелками показан переход с цветковых на другие группы хозяев.

связи с бурным расцветом покрытосеменных в кайнозой. Гораздо менее многочисленны на цветковых фитоптиды (Phytoptidae s. str.); при этом среди них обычны виды, связанные с реликтовыми или эндемичными хозяевами. Согласно данным Li et al. (2014) однодольные были наиболее поздними хозяевами эриофионидных клещей. Возможно, этот вывод верен для эриофиид и диптиломиопид, которые, действительно, гораздо обильнее представлены на двудольных чем на однодольных. Однако, поскольку фитоптиды с однодольных в этом исследовании не были проанализированы,

в отношении этого таксона данный вывод нуждается в проверке. Связь некоторых фитоптид с такими древними однодольными, как пальмы, противоречит гипотезе Li et al. (2014).

Проследить взаимоотношения эриофионидей с растениями на более низком таксономическом уровне не представляется возможным, поскольку на данный момент реконструирована лишь базальная дивергенция Eriophyoidea на уровне семейств. Однако к некоторым выводам можно прийти в ходе рассмотрения связей с хозяевами отдельных родов эриофионидей, монофилия

которых не вызывает сомнений. Среди них есть роды, показывающие более или менее четкую привязку к одному роду растений (например, роды *Achaetocoptes* и *Johnella*, живущие на дубах); есть роды, связанные с одним или несколькими семействами внутри одного порядка растений (например, род *Notostrix* встречается только на пальмах (Arecaceae), а роды *Acarhynchus*, *Cathetacarus*, *Diptiloplatus*, *Neocatarhinus* – только на злаках (Poaceae)); роды *Oziella* и *Novophytoptus* связаны с растениями порядков Poales и Juncales, а клещи рода *Quadracus* – с растениями близких порядков Rosales и Geraniales. Клещи рода *Calacarus*, имеющие характерный рисунок дорзального щитка в виде кружевных линий и редкую для эриофиоидей фиолетовую окраску тела, демонстрируют еще более широкий спектр филогенетически весьма далеких хозяев. Согласно Ли и др. (Li et al. 2014) филогенетически близкие эриофиоидеи связаны с близкородственными хозяевами. Приведенные выше примеры показывают, что данное утверждение верно лишь частично. Очевидно, что в эволюции Eriophyoidea важное значение имели горизонтальные переходы, при этом разные группы эриофиоидей в различной степени предрасположены к переходам на новых хозяев. Важные предпосылки к переходам у эриофиоидей – их способ расселения по ветру и высокая численность популяций, обеспечивающие многократные «попытки» переселиться и закрепиться на новых хозяевах. Прояснение конкретных траекторий колонизации растений – задача будущих исследований.

3. МОДУСЫ ЭВОЛЮЦИИ ЭРИОФИОИДЕЙ НА РАСТЕНИЯХ

3.1. Преобразования ротового аппарата

Одно из самых ярких новшеств, наблюдаемых в рамках надсемейства, – изменение типа питания, сопровождающееся модификацией специализированного ротового аппарата. По этому пути эволюционировали клещи семейства Diptilomioridae, обитающие главным образом на древесных двудольных. Диптиломиопиды приобрели мощные, изогнутые в базальной части хелицеры и удлинённый оральный стилет. Гнатосома при этом направлена вниз или вниз и назад. По сравнению с другими эриофиоидеями гнатосома диптиломиопид оказывается в 2–4 раза длиннее и

достигает 80 мкм в длину (Lindquist 1996a; Amrine et al. 2003). Подавляющее большинство эриофиоидей питается соком эпидермальных клеток. Мощная гнатосома позволяет диптиломиопидам прокалывать насквозь эпидермис и высасывать клетки паренхимы, а возможно, и флоэмы (Сухарева и др. 2004). В формировании их ротового аппарата, вероятно, ведущую роль играли характеристики эпидермиса растений-хозяев: в первую очередь – плотность клеточной стенки и размеры клеток (Сухарева и др. 2004).

Подобный, но не идентичный мощный ротовой аппарат сформировался у клещей рода *Nalepella* (подсем. Nalepellinae), обильно представленного на голосеменных. Налепеллы живут на поверхности таких растений, как ель, цуга и пихта, имеющих весьма жесткие игловидные листья. Интересно, что на хвойных обитают также короткогнатосомные представители более эволюционно продвинутого сем. Eriophyoidea: например, клещи рода *Keiferella* на можжевельнике (*Juniperus*). У них не произошло удлинение гнатосомы, однако они приобрели мощные аподемы внутри пальп, усиливающие жесткость ротового аппарата. Кифереллы преимущественно питаются на молодых иглах, имеющих более тонкий и мягкий эпидермис, тогда как налелеллы способны высасывать сок из эпидермальных клеток зрелых и старых игл. Еще один пример демонстрируют клещи родов *Setoptus* (Nalepellinae) и *Platyphytoptus* (Phyllocoptinae), обитающие на соснах, у которых наблюдается конвергентное укрупнение гнатосомы (за счет вздутия базальных сегментов пальп) и уплощение опистосомы. В целом укрепление гнатосомы у клещей с хвойных можно объяснить жесткостью покровов их растений-хозяев, тогда как у диптиломиопид удлинение ротовых придатков было связано с увеличением глубины прокола и введения стилетов сквозь эпидермис.

3.2. Эволюционные преобразования в репродуктивной сфере

При сохранении единообразия в способе размножения, в разных линиях эриофиоидей наблюдается ярко выраженная тенденция к трансформации полового аппарата. Функциональная интерпретация этих трансформаций затруднительна, однако исследования последних лет показали, что именно среди признаков, связанных

с половой системой, целесообразно искать новые филогенетически значимые признаки (Chetverikov 2014, Chetverikov et al. 2014). Наиболее явные изменения наблюдаются в репродуктивной сфере самок. Они включают: 1) смещение полового отверстия, 2) преобразование внутренних кутикулярных гениталий и 3) смену типа хранения спермы.

Как правило, половое отверстие самок расположено позади кокс второй пары ног, при этом между передним краем половой крышки и коксами II находится 1–5 полуколец. В подсем. *Cecidophyinae*, а также у представителей отдельных родов сем. *Diptilomiopidae* (например, *Gammaphytoptus*) наружные гениталии почти вплотную прижаты к коксам II, при этом сами коксы смещены в стороны. Обратная тенденция наблюдается в подсем. *Novophytoptinae* и отдельных родах сем. *Eriophyidae* (например, в роде *Scoletoptus*): наружные гениталии заметно смещены назад от кокс так, что между передним краем половой крышкой и коксами II может быть до 15–20 полуколец. Смещение гениталий в каудальном направлении коррелирует с общим удлинением тела и обитанием внутри растительных тканей. Оно необходимо для повышения подвижности переднего отдела тела и совершения червеобразных извивающихся движений. Можно предположить, что смещение гениталий вперед к коксам служит противоположной цели: консолидации переднего конца тела, что особенно важно для свободноживущих клещей.

Преобразование внутренних гениталий у эриофиоидей выражается в трансформации продольного моста, сперматекового аппарата и генитальных аподем. Общая тенденция в эволюции продольного моста заключается в редукции его постсперматековой части. Так, у пентасетацин сперматековый аппарат прикрепляется в средней части моста; при этом позади области прикрепления пластинки хорошо выражены, а между ними находится щелевидный половой канал, продолжающийся вперед вплоть до генитальной аподемы. В результате, когда яйцо выходит наружу через половой канал, оно проходит как спереди, так и сзади от сперматекового аппарата. У фитоптид и подавляющего большинства эриофиид и диптиломиопид постсперматековая часть моста редуцирована, половая щель между пластинками моста присутствует лишь спере-

ди от места прикрепления сперматек, и в итоге яйцо никогда не выходит позади сперматекового аппарата. У представителей отдельных родов (например, *Calacarus*, *Diptilomiopus*, *Diptacus*) задняя часть моста сохраняется в виде короткой постсперматековой складки, образованной редуцированными и слитыми воедино пластинками моста. Тенденция к уменьшению длины половой щели за счет редукции постсперматековой части моста, возможно, связана с уменьшением размера яиц в ходе эволюции эриофиоидей (Chetverikov and Desnitskiy 2015).

Анцестральный тип внутренних кутикулярных гениталий присущ пентасетацинам. Помимо длинного продольного моста, они имеют небольшие сферические сперматеки, короткие сперматековые трубки, направленные вперед и в стороны и слабо развитую переднюю генитальную аподему треугольной формы, расположенную практически в горизонтальной плоскости (параллельно вентральной поверхности тела). Трансформация сперматекового аппарата и генитальных аподем происходит независимо в разных филогенетических линиях эриофиоидей. В группе *Phytoptidae* s.l. наблюдается наибольшее разнообразие строения гениталий. Так, налепеллиды, обитающие на хвойных, приобрели удлинённые, смотрящие назад сперматековые трубки и небольшую треугольную генитальную аподему, тогда как у фитоптид с цветковых (*Phytoptidae* s.str.) трубки сперматек утолщены и направлены вперед. При этом у фитоптид наблюдается значительное разнообразие формы (треугольная, трапецевидная, закругленная) и ориентации генитальной аподемы (от косо направленной внутрь до перпендикулярной пластинки). Наиболее разнообразны по форме и топографии внутренние гениталии у фитоптид с однодольных, что может говорить в пользу давней связи фитоптид с этой группой хозяев.

Сперматековый аппарат в группе *Eriophyidae* s.l. в целом схож с таковым у пентасетацин, однако клещи этой группы приобрели апоморфную косую аподему, служащую для укрепления модифицированной изогнутой передней генитальной аподемы. Кроме этого, сперматеки у эриофиид обычно направлены назад и имеют каплевидную форму в отличие от сперматек пентасетацин. В нескольких группах эриофиид и фитоптид произошло конвергентное изгибание передней генитальной аподемы. В результате у новифитоп-

тин и цецидофиин аподема представляет собой пластинку, перпендикулярную продольной оси тела, что, возможно, свидетельствует об эволюционной продвинутой этих подсемейств. Строение внутренних гениталий диптиломиопид соответствует таковому у эриофиид, что согласуется с данными молекулярно-филогенетического анализа, свидетельствующего о принадлежности обоих семейств к кладе Eriophyidae s.l. Интересно, что по сравнению с фитоптидами в ходе эволюции эриофииды и диптиломиопиды приобрели достаточное количество продвинутых наружных морфологических признаков – редуцированный хетом дорзального щитка, опистосомы и ног. Однако в строении внутренних гениталий наблюдается обратное – анатомия полового аппарата эриофиид и диптиломиопид во многом соответствует анцестральному типу строения гениталий пентасетацин. Таким образом, сочетание плезиотипных и продвинутых состояний признаков [«гетеробатмия» по Takhtajan (1959)] в разных филогенетических ветвях Eriophyoidea и многочисленные гомоплазии – типичные черты эволюции эриофиоидей.

У эриофиоидных клещей выявлены два типа хранения спермы: симметричный (в двух сперматеках) и асимметричный (только в одной из двух сперматек) (Oldfield 1999). Симметричный тип является анцестральным. Он выявлен у пентасетацин, фитоптид, а также у видов рода *Aceria* (сем. Eriophyidae) с однодольных. Для диптиломиопид и всех эриофиид (кроме упомянутых ацерий) характерно асимметричное хранение спермы. Поскольку все данные указывают на относительно недавнее происхождение комплекса видов рода *Aceria*, связанных с однодольными (Miller et al. 2014), наиболее вероятным сценарием представляется реверсия типа хранения спермы у ацерий с однодольных. С чем связано заполнение одной или двух сперматек семенной жидкостью, до сих пор не известно. Возможно, особенности строения и функционирования полового аппарата (например, регулируемая работа клапанов сперматечевой трубки) в одном случае позволяют семенной жидкости попадать в обе сперматеки, а в другом – только в одну. Другое, более простое объяснение заключается в том, что самки одних видов довольствуются только одним сперматофором (в итоге заполняется лишь одна сперматека), а другие подбирают два (или несколько).

3.3. Смена образа жизни, освоение новых ниш и переход к эндопаразитизму

В ходе эволюции эриофиоидные клещи освоили разнообразные ниши, связанные с поверхностью наземных органов высших растений. Большинство современных представителей обитает на открытых частях растений, однако во многих линиях эриофиоидей присутствуют многочисленные скрытоживущие формы. Они адаптированы к жизни в ограниченных пространствах, богатых нежными паренхимными или меристемными тканями (почки, листовые влагалища, пазухи листьев и почек, галлы). Наиболее ярко эта тенденция проявилась в монотипичном подсем. *Novophytoptinae*, представители которого перешли к эндопаразитизму. Новифитоптусы (род *Novophytoptus*) большую часть жизненного цикла проводят под эпидермисом в воздухоносных полостях стеблей и листьев однодольных. В результате их питания клетки паренхимы, выстилающей эти полости, некротизируются. Невооруженным глазом пораженные клещами области видны как бурые полосы или пятна неопределенной формы. Новифитоптусы образуют крупные колонии и размножаются внутри листьев, а на поверхности могут быть встречены только в период расселительной миграции. В это время они в массе покидают воздухоносные полости, разбредаются по листу и разносятся ветром на другие растения (Chetverikov and Sukhareva 2007). Переход к эндопаразитизму у новифитоптин сопровождался выработкой ряда морфологических адаптаций. Во-первых, их гнатосома преобразовалась в аппарат, приспособленный к пробурыванию эпидермиса, в результате чего клещи приобрели способность просверливать небольшие отверстия в покровах растения. Во-вторых, у них произошло удлинение тела и отодвигание наружных гениталий от кокс, что повысило подвижность переднего отдела тела и обеспечило возможность совершать извивающиеся движения, благодаря мощной продольной мускулатуре, позволяющей к тому же использовать гидравлическое давление собственного тела для проникновения под эпидермис. В-третьих, само тело клещей приобрело обратно каплевидную форму: оно заметно сужено с переднего конца и расширено сзади, что способствует внедрению в растительные ткани (Flechtmann 2004; Chetverikov and Sukhareva 2007; Chetverikov et al. 2013).

Среди четырехногих клещей есть еще несколько примеров перехода к эндопаразитизму. Постнер (Postner 1968) описал из Европы вид *Trisetacus abietis* Postner, 1968 (Nalepellidae), который живет и размножается внутри паренхимы игл пихты *Abies alba* Mill. Позже этот вид бы найден внутри игл *Abies* sp. в Северной Америке (Chetverikov 2015a). Олдфилд (Oldfield et al. 1998) обнаружил на американском тополе *Populus trichocarpa* клещей *Schizoempodium mesophyllincola* Oldfield et al. 1998 (Eriophyidae), которые проникают внутрь листа через устьица и живут внутри мезофилла. Недавно появились данные о находках клещей рода *Oziella* (Phytoptidae) на Украине под эпидермисом листа осоки *Carex praecox* Schreb. и клещей рода *Aceria* внутри стеблей *Fimbristilis dichotoma* L. (Cyperaceae) в Южной Африке (Chetverikov 2015a). Кроме клещей родов *Novophytoptus*, *Oziella*, *Trisetacus*, *Aceria* и *Schizoempodium*, среди эриофиоидей есть виды, образующие паренхиматозные галлы (например, виды рода *Eriophyes* с розоцветных), их образ жизни очень близок к эндопаразитизму. Морфологически они мало чем отличаются от других скрытоживущих клещей. Стратегия их проникновения в паренхиму связана с разрушением нескольких эпидермальных клеток в начале питания и последующим проникновением в мезофилл через образовавшуюся брешь в эпидермисе.

План строения эриофиоидей в целом можно рассматривать как преадаптированный к эндопаразитизму, что особенно справедливо в отношении форм, имеющих удлинненное червеобразное тело. Эриофиоидеи имеют редуцированное число щетинок, мощную мускулатуру и относительно жесткую кутикулу. Все эти особенности важны для эндопаразитов, живущих внутри тканей, передвигающихся в узких пространствах, зачастую протискиваясь между растительными клетками. Таким образом, неудивительно, что эндопаразитические формы появились в ходе эволюции эриофиоидей на растениях. Можно заключить, что переход к эндопаразитизму произошел независимо в разных филогенетических линиях Eriophyoidea. Приведенные примеры свидетельствуют о том, что эриофиоидеи, как минимум, шести (а, вероятно, гораздо больше) филогенетически далеких родов двух семейств способны проникать и жить внутри тканей голосеменных и покрытосеменных растений.

Однако возникает вопрос: действительно ли имел место переход от «эктопаразитизма» к «эндопаразитизму»? Могли ли предки эриофиоидей жить внутри тканей наземных растений, а позже перейти к обитанию на поверхности листьев и побегов? Принимая во внимание такую возможность, было бы гораздо легче объяснить червеобразность и утрату двух пар конечностей у современных эриофиоидей, поскольку эти особенности строения могли возникнуть в результате адаптации предковых форм к эндопаразитизму. Эта гипотеза может казаться маловероятной, однако недавние данные по реликтовым пентасетацинам и вымершим триасакароидеям отчасти согласуются с ней. Так, клещи *Loboquintus subsquamatus* Chetverikov et Petanović, 2013 живут под чешуйками на ветках кипариса *Cupressus sempervirens*; при этом они часто частично или полностью погружают тело в мягкие ткани под чешуями, так что только задний конец виден под бинокуляром. Согласно Sidorchuk et al. (2015) триасакароидеи, мезозойская группа клещей сестринская Eriophyoidea, забирались внутрь листьев вымерших голосеменных порядка Cheirolepidiales через устьица и питались соком клеток мезофилла.

3.4. Редукция хетомы и модификации конечностей

Исходный набор щетинок эриофиоидей включает максимум 5 щетинок на дорзальном щитке, шесть щетинок на гнатосоме, 16 щетинок на опистосоме и 38 щетинок (включая их производные, например эмподии) на конечностях. Наиболее стабильны в эволюционном плане щетинки на вентральной поверхности опистосомы, щетинки дорзального щитка и щетинки на передних сегментах конечностей и коксах. Редукции часто подвергаются пателлярные (*l'*) и феморальные щетинки (*bv*), передняя пара коксальных щетинок (*1b*), а также опистосомальные щетинки *e* и *h1*. Можно предположить, что эти щетинки имеют минимальную функциональную нагрузку и оказываются наименее важными для передвижения и ориентации клеща. Щетинки дорзального щитка образуют две группы: передние (непарная *vi* и парные *ve*) и задние (парные *sc*). Наиболее полный хетом дорзального щитка присущ пентасетацинам — они имеют пять щетинок на щитке. Задние щетинки есть у клещей всех трех семейств, но могут неза-

висимо подвергаться редукции в разных трибах семейств Eriophyidae и Diptilomiopidae. Передние щетинки сохраняются только у пентасетацин и фитоптид; при этом у фитоптид с хвойных утрачена пара *ve*, но сохраняется *vi*, тогда как у фитоптид с цветковых утрачена *vi*, но сохраняется пара *ve*. Таким образом, набор щетинок дорзального щитка маркирует связь фитоптид с крупными группами хозяев (Sukhareva 1994; Bagnjuk et al. 1998).

Основные модификации конечностей у эриофиоидей включают редукцию и слияние сегментов (например, редукция голени у нотоподин, или слияние бедра и колена в роде *Oziella*), удлинение ног (обычно за счет удлинения голени или бедра – например, в разных родах диптиломиопид) и формирование прикрепительных органов у абероптин на основе видоизменения голени. В разных линиях Eriophyoidea наблюдается преобразование одноосного перистого эмподия в двуветвистый. Данные молекулярного анализа показывают, что двуветвистый эмподий – гомоплазия (Li et al., 2014).

3.5. Трансформации габитуса и реверсии морфотипов

Внешний вид эриофиоидей существенно зависит от формы колец опистосомы. В отличие от униформных вентральных полуколец, дорзальные опистосомальные кольца существенно варьируют по форме. В результате модификации дорзальных полуколец в разных филогенетических линиях Eriophyoidea появляются формы с продольными гребнями, бороздами, выростами и пластинами, напоминающие своим разнообразием трилобитов. Основное назначение модификации дорзальных колец, по-видимому, – защита от неблагоприятных условий (в первую очередь – от высыхания) и от хищников. Модификация дорзальных колец характерна для клещей, ведущих открытый образ жизни. По форме тела такие клещи заметно отличаются от скрытоживущих. Форма тела варьирует у четырехногих клещей от червеобразной до укороченной и компактной. Червеобразная форма тела характерна для скрытоживущих видов, обитающих в узких пространствах (например, в почках, листовых бороздках или внутри галлов). Узкое длинное тело таких клещей равномерно покрыто кольцевыми кутикулярными складками. Открытоживущие формы обычно имеют более компактное, иногда уплощенное тело, способ-

ствующее, по-видимому, жизни на открытых поверхностях наземных органов растений. У открытоживущих клещей наблюдается выраженная дифференциация колец опистосомы на дорзальные и вентральные полукольца (дорзальные обычно в 2–3 раза шире, чем вентральные), крупный дорзальный щиток с фронтальным выростом и мощная направленная вниз гнатосома.

Корреляцию формы тела с образом жизни клещей подмечали многие авторы (Keifer 1975; Oldfield 1996). Традиционно данный факт трактуется как свидетельство адаптивности данного признака. Действительно, червеобразность тела клещей коррелирует с обитанием в узкостях. Однако среди эриофиоидей существуют переходные формы с промежуточным габитусом (например, клещи рода *Paraphytoptus*); кроме того, известно множество исключений, когда клещи, напоминающие по габитусу открытоживущие формы, обитают внутри тех или иных убежищ (например, внутри почек или галлов). Вероятно, габитуальные переходы между разными морфотипами – обычное явление в эволюции эриофиоидей. Сухарева (Sukhareva 1994) высказала гипотезу о ключевой роли реверсивных морфологических преобразований в формировании современного разнообразия Eriophyoidea и связала их с освоением новых ниш и переходами на новых хозяев. Позже возможная роль реверсий была также продемонстрирована в ходе анализа морфологических изменений при переходе от зимних к летним формам самок (Сухарева и Четвериков 2013). В целом можно заключить, что у эриофиоидей действительно есть достаточно четкая связь формы тела с образом жизни, однако в результате изменения условий обитания (например, смена экологической ниши, горизонтальный переход) или необходимости адаптироваться к новым климатическим условиям эта закономерность может нарушаться.

В свете гипотезы Сухаревой (Sukhareva 1994) весьма примечательна находка уникальной факультативной нимфы у орешникового клеща (*Phytoptus avellanae* Nalepa, 1889). Клещи *P. avellanae* живут внутри почек орешника и имеют типичный габитус скрытоживущих эриофиоидей. В жизненном цикле орешникового клеща, помимо самок, самцов, личинок и типичных нимф, присутствуют атипичные нимфы с резко уклоняющимся габитусом, соответствующим морфотипу открытоживущих клещей. Эти нимфы встречаются на

нижней поверхности листьев в конце весны и на протяжении первой половины лета. Они малоподвижны и, возможно, не питаются (Ozman 2000). Их необычный габитус можно трактовать как морфологическую реминисценцию предкового габитуса. Предками орешникового клеща могли быть какие-то открытоживущие формы, которые перешли к обитанию в почках и приобрели иной габитус. Такие события, вероятно, происходили многократно в разных группах эриофиоидей, но только у клещей *P. avellanae* сохранились явные свидетельства этих процессов. Любопытно, что среди четырехногих клещей есть удивительная группа видов рода *Paraphytoptus*, имеющих как бы промежуточный габитус: передняя часть их тела равноколючатая, а задняя – разноколючатая. Парафитоптусы встречаются на филогенетически далеких хозяевах; этот род, вероятно, сборный и, возможно, включает виды, находящиеся на пути трансформации своего габитуса. С другой стороны, парафитоптусы могут быть аберрантными формами.

Идею о реверсии морфотипов можно подкрепить и другими фактами. Например, у эриофиоидей, обитающих на листопадных древесных растениях в умеренных широтах, обнаружен сезонный диморфизм самок. При этом обычно зимующие самки по габитусу представляют собой форму, противоположную летним самкам. Так, у разноколючатых филлокоптоидных клещей зимние самки имеют более «скрытоживущий» габитус, чем летние, а у разноколючатых эриофиин – наоборот. Смена габитуса у зимних и летних самок может быть результатом климатических изменений в прошлые геологические эпохи (Сухарева и Четвериков 2013). Глобальные похолодания климата приводили к переходу к скрытому образу жизни в защищенных местообитаниях, а потепления – к выходу на поверхность и освоению новых ниш. Хотя эта идея еще требует дальнейших доказательств, очевидно, что эриофиоидеи необычайно габитуально пластичны; и, по-видимому, габитуальные трансформации имели реверсивный характер в их эволюции.

3.6. Модификации жизненных циклов и защитные механизмы

У эриофиоидей выявлены два типа жизненных циклов: простой и сложный. В простом цикле, кроме неполовозрелых стадий, присут-

ствуют единообразные по морфологии самцы и самки. В сложном цикле наблюдаются дополнительные формы самок (гораздо реже – самцов), которые выполняют главным образом функции расселения (мигранты) и переживания неблагоприятных условий (зимующие самки). Сложные двух- и даже трехгодичные циклы характерны для клещей, обитающих на хвойных (например, для почковых клещей родов *Trisetacus* и *Pentasetacus*) а также для многих эриофиоидей, живущих на листопадных древесных покрытосеменных (например, на березах, вязах). С одной стороны, данный факт может говорить о связи сложного цикла с сезонностью климата, поскольку именно в зонах обоих полушарий, где господствует умеренный климат с выраженным холодным зимним периодом, доминируют такие растения. С другой стороны, есть основания полагать, что сложный жизненный цикл может быть анцестральным признаком, унаследованным эриофиоидеями от их предков, живших на мезозойских древесных хвойных. Позже с освоением цветковых, в особенности трав, в разных филогенетических линиях Eriophyoidea могло произойти независимое упрощение жизненного цикла.

У четырехногих клещей достаточно много естественных врагов, в первую очередь это – грибы и хищные микроартроподы: клещи (Parasitiformes: Mesostigmata: Phytoseiidae и Acariformes: Stigmaeidae) и насекомые (сетчатокрылые Neoptera: Chrysopidae: *Chrysopa* и Neoptera: Conioptrygidae: *Coniopteryx*, божьих коровок Coleoptera: Coccinellidae: *Stethorus* и *Delphastus*, личинки галлиц (Cecidomyiidae) и, возможно, клопы Heteroptera: Anthracoridae) (Sabelis 1996; Thistlewood et al. 1996; McCoy 1996; Perring and McMurty 1996). Эриофиоидеи практически беззащитны перед ними. В несколько более выигрышном положении находятся виды, живущие в тех или иных убежищах. В этом отношении примечательны клещи подсем. Aberoptinae, которые приобрели способность плести паутинные коврики на листьях. Под этими ковриками идет развитие и питание клещей. У aberоптин на базе парных придатков задней кишки образовались мощные паутинные железы и модифицировалась мускулатура задней части тела (Flechtmann 2001). Они плетут над собой защитные паутинные пленки при помощи извивающихся движений терминального отдела

тела. Иные защитные приспособления можно встретить у открытоживущих клещей. Например, многие из них (*Retracrus* spp., *Eptimerus* spp.) выделяют воск на поверхность кутикулы, который застывает в виде причудливых выростов. Некоторые эриофиоидеи заползают на трихомы и временно замирают там, так что пробегающие по листу хищники (например, клещи-фитосеиды) не замечают их (Michalska 2010).

3.7. Галлогенез и перенос патогенов

Тип питания четырехногих клещей способствовал развитию тонких биохимических взаимодействий в симбиотической системе «клещ – растение-хозяин». Биохимия этого процесса изучена крайне фрагментарно, но очевидно, что потенциал этих взаимодействий может быть огромным. Перенос разнообразных патогенов, захват их генов и их горизонтальный перенос – весьма вероятные для четырехногих клещей процессы. На данный момент доказан перенос фитовирусов, под вопросом – перенос бактериальных патогенов (Oldfield and Proeseler 1996).

В ходе эволюции в разных линиях четырехногих клещей появилась способность вызывать образование галлов. Галлы эриофиоидей – это новообразования на молодых частях растений, возникающие в результате изменения ростовой программы клеток, поврежденных клещами (Petanovic and Kielkiewicz 2010). Способностью вызывать патологические новообразования в тканях растений обладают как прокариотические (бактерии), так и эукариотические (грибы и животные) организмы. Среди фитопаразитических животных этой способностью обладают нематоды и членистоногие. Древнейшие механизмы молекулярных взаимодействий в фитопаразитарных системах сформировались в ходе становления растительно-микробных симбиозов при участии разнообразных представителей грибов и бактерий (Проворов и Воробьев 2012). Микробные симбиозы, а также взаимодействие с галлообразующими многоклеточными животными сыграли важную роль в формировании наземной флоры (Красилов и др. 2004; Проворов и Воробьев 2012). В раннекайнозойских коэволюционных системах (расцвет покрытосеменных) галлообразование получило широкое распространение и приобрело значение важнейшего эволюционного и экологи-

ческого фактора, в частности микроскопические фитопаразиты могли быть переносчиками генетического материала (Красилов и др. 2004) и служить «драйвером» эволюционного процесса у растений (Labandeira and Prevec 2014).

Большинство работ по галлогенезу (не считая бактерий) посвящено нематодам и различным группам насекомых, в первую очередь тлям и орехотворкам. Эриофиоидные клещи в этом аспекте практически не изучены. Установлено, что галлообразование запускают вещества, содержащиеся в слюне клещей; химическая природа этих веществ пока не известна (de Lillo and Monfreda 2004). Хотя механизм, лежащий в основе галлогенеза, тоже пока не известен, предполагается, что он основан на тонкой регуляции соотношения концентраций фитогормонов в инфицированных органах растений (Chetverikov et al. 2015b). Эта регуляция может осуществляться напрямую путем инъекции гормоноподобных веществ, влияющих на рост растительных клеток, или косвенно: например, путем активации транскрипционных факторов, регулирующих биосинтез гормонов. До сих пор не выяснено, связано ли галлообразование с активностью фитопатогенных микроорганизмов, вирусов или симбионтов клещей. Нельзя исключить, что в действительности галлообразование – это полиэтиологическое явление, и в разных системах «клещ–растение» реализуются разные механизмы галлогенеза.

Реакция клеток растений на питание клещей варьирует по степени выраженности. Свободноживущие эриофиоидеи в большинстве случаев не вызывают видимых невооруженным глазом повреждений, однако некоторые из них при массовом размножении приводят к появлению ржавчины (rust), бронзовости (bronzing) или хлоротичности (chlorosis) инфицированных частей растения (Westphal and Manson 1996). Число видов эриофиоидей, способных вызывать значительные изменения в тканях растений, затрагивающие целые клеточные пласты, невелико по сравнению с общим числом описанных видов (~5000) и не превышает 10%. В результате деятельности таких клещей на растениях формируются очаги пролиферативной активности, которая приводит к образованию тех или иных патологических новообразований. Наиболее разнообразны и многочисленны повреждения на двудольных. На других группах растений (папоротники, голосеменные

и однодольные) вызываемые эриофиоидеями повреждения встречаются гораздо реже, а их разнообразие существенно меньше (Westphal 1992).

Способностью вызывать галлы на растениях обладают клещи из разных филогенетических линий, при этом экологическая группа эриофиоидей-галлообразователей явно полифилетическая. Данный факт говорит о том, что галлообразовательная активность возникала независимо и многократно в разных линиях эриофиоидей. Более того, есть основания предполагать, что в ходе эволюции клещи неоднократно приобретали и теряли способность индуцировать галлогенез. Утрата (равно как и приобретение) такой способности теоретически могла происходить даже в течение одного поколения. В результате организмы, приспособленные к жизни внутри галла, внезапно оказывались совершенно в иных условиях – на поверхности растения. Безусловно, лишь в редких случаях такие клещи выживали, но если это происходило, им необходимо было вырабатывать новые приспособления к открытому образу жизни, в результате чего трансформировался их габитус. Вероятно, это – один из механизмов морфологической эволюции эриофиоидей.

3.8. Морфологический стазис и связь с реликтовыми группами хозяев

Реликты (как географические, так и филогенетические) – это сохранившиеся до настоящего времени представители групп, которые ранее были распространены значительно шире (Grandlocas et al. 2014). Такие виды часто приурочены к особым географическим областям (рефугиумам), экологические условия в которых способствуют сохранению реликтовых организмов (Nekola 2013; Procheş et al. 2015). Парафилетическое сем. Phytoptidae, характеризующееся рядом плезиоморфий (сохранение щетинок *vi*, *ve*, *c1*, *φI*), рассматривается рядом авторов как остаток древней фауны эриофиоидей, заселявших примитивные сосудистые растения в предыдущие геологические эпохи (Sukhareva 1994; Boczek and Shevchenko 1996; Bagnjuk et al. 1998; Chetverikov et al. 2012). Примечательно, что фитоптиды, обладающие наиболее полным набором плезиоморфных признаков (например, роды *Pentasetacus*, *Loboquintus*, *Trisetacus*, *Austracus*, *Sierraphytoptus*, *Phytoptus*), по большей части связаны с реликто-

выми группами растений-хозяев. Ярким примером могут служить виды сиеррафитоптин монотипических родов *Austracus* и *Solenoplatilobus*, живущие на реликтовых растениях порядков Fagales и Trochodendrales, характеризующихся примечательными биогеографическими особенностями.

Род древесных растений *Nothofagus* (Fagales, Nothofagaceae), хозяев клещей рода *Austracus*, распространен в Южной Америке и Австралии. Транскокеаническая дизъюнкция нотофагусов связана с гондванским происхождением рода (Knapp et al. 2005). Кук и Крисп (Cook and Crisp 2005) сообщают, что род *Nothofagus* имеет возраст порядка 84 млн лет, а дивергенция на четыре существующих в настоящее время подрода (*Brassospora*, *Lophozonia*, *Fuscospora* и *Nothofagus*, объединяющих порядка 35 современных видов) произошла в середине кайнозоя (50–35 млн лет назад). Порядок Trochodendrales принадлежит группе «early-diverging eudicots», включающей *Buxales*, *Proteales*, *Ramunculales* и *Sabiaceae* (Stevens 2001; Sun et al. 2016). Эоценовые остатки вымерших представителей двух родов этого порядка – *Trochodendron* (в настоящее время распространен в Японии, Южной Корее и на Тайване) и *Tetracentron* (сейчас в Китае и Непале) – были найдены на территории Северной Америки, Европы и в Азии. В настоящее время эти роды встречаются только в нескольких рефугиумах в зоне умеренного климата в Восточной Азии. Клещи *Solenoplatilobus taiwanensis* обитают на *Trochodendron aralioides* в северной части центрального Тайваня – зоне, послужившей рефугиумом для биоты Тайваня во время последнего оледенения (Huang et al. 2004). Примечательно, что другой монотипический род сиеррафитоптин (*Sierraphytoptus*, живущий на видах растений рода *Alnus* в Северной Америке) был недавно найден в Сербии в горах Тара (национальный парк «Тара») – крупнейшем европейским рефугиуме третичной флоры (Papp and Sabovljevic 2002; Chetverikov 2016).

Относительно недавно Смит и Донахью (Smith and Donoghue 2008) показали в ходе сравнительного молекулярно-филогенетического анализа, что скорость молекулярной эволюции ниже у древесных растений, чем у травянистых. Они предположили, что скорость морфологической эволюции также ниже у деревьев и кустарников, чем у трав. Если это так, то древесные растения представля-

ют гораздо более стабильную среду для эриофиоидей, чем травы. Данный факт был замечен ранее многими исследователями (Sukhareva 1994; Vagnjuk et al. 1998). Интересно, что большинство фитофтид действительно связано с древесными растениями – как с голосеменными (например, пентасетацины на араукариях и кипарисах или налупеллины на сосновых), так и с покрытосеменными. Таким образом, стабильность среды, обеспечиваемая медленно эволюционирующими хозяевами, послужила, видимо, главным фактором, определившим морфологический стазис в семействе Phytoptidae.

3.9. Гостальная специфичность, канализованная эволюция и криптическое видообразование

В литературе активно обсуждается вопрос о гостальной специфичности эриофиоидей (Skoracka et al. 2010). Обычно об этих клещах говорят как об узких олигофагах или монофагах, однако к настоящему времени накопилось множество данных о видах, зарегистрированных на десятках разных растений. Встает вопрос, действительно ли эриофиоидеи высоко специфичны к хозяевам? Недавние работы по молекулярной филогении эриофиоидей отвечают на этот вопрос утвердительно (Skoracka et al. 2012; Miller et al. 2013). В этих работах показано, что поликсенные виды в действительности представляют собой комплексы гостально высокоспециализированных криптических видов, связанных с филогенетически обособленными группами родов относительно молодых семейств растений. Такие комплексы особенно характерны для рода *Aceria*, например комплексы видов со злаков и сложноцветных (Vidovic et al. 2008, Miller et al. 2013).

Род *Aceria* – гигантский парафилетический таксон, включающий порядка 1000 видов, что составляет около 20% мирового разнообразия эриофиоидей (Amrine et al. 2003). Гигантский объем рода связан с тем, что морфологически ацерии с самых разных растений-хозяев настолько сходны между собой, что разделить род на более мелкие группы пока не представляется возможным. Удивительно то, что в ходе эволюции на разных группах растений морфологические трансформации привели к образованию форм с одинаковым «ацерийным» морфотипом. Таким образом, вместо расплывчатой концепции сборного рода

Aceria, можно говорить о «габитуальной ацерии», представляющей наиболее успешный морфотип клещей или, образно говоря, магистральный эволюционный канал в рамках надсемейства Eriophyoidea. Таких каналов в надсемействе Eriophyoidea несколько (например, «габитуальный *Eriophyes*», «габитуальный *Phyllocoptes*» и т.д. по названию крупных парафилетических родов). Канализованность морфологической эволюции в специализированных группах отмечалась ранее в работах классиков зоологии (Шмальгаузен 1939, Грант 1985), в данном случае она может рассматриваться как характерная черта эволюции четырехногих клещей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Фитопаразитические эриофиоидные клещи – пример древней высокоспециализированной гипоморфной группы, достигшей предельной для наземных членистоногих миниатюризации и упрощения и при этом активно эволюционирующей в настоящее время. Известно, что специализация характеризуется сужением адаптивной зоны и усиленным развитием признаков, обеспечивающих выживание в этой зоне, а также затрудняет выработку приспособлений к изменяющимся условиям. В результате группа, вставшая на путь специализации, обычно эволюционирует в сторону дальнейшей, ещё более узкой специализации (Шмальгаузен 1939; Северцов 2005). Иначе говоря, «специализации присуще самоограничение» (Грант 1985). Представленный обзор надсем. Eriophyoidea показывает, что, несмотря на крайнюю степень специализации и канализованность эволюции, четырехногим клещам свойственна значительная эволюционная пластичность. Природа этой пластичности многокомпонентна. Она проявляется в многочисленных реверсиях, параллелизмах и модификациях, связанных с освоением разнообразных ниш, процессами галлогенеза, переходами на новые группы хозяев и адаптациями к климатическим изменениям. Важнейшая преграда для дальнейшей эволюции эриофиоидей – их предельная миниатюризация. Анализ показывает, что даже такая минималистичная система, как организм эриофиоидного клеща, обладает значительным эволюционным потенциалом и способна гибко адаптироваться к условиям среды, используя свои структурные возможности,

резко ограниченные процессами специализации и миниатюризации.

На протяжении миллионов лет эволюция четырехногих клещей проходила в тесной связи с эволюцией растений (Schmidt et al. 2012). На морфологическом уровне это выразилось, в первую очередь, в преобразованиях хетом дорзального щитка и полового аппарата (Sukhareva 1994; Bagnjuk et al. 1995, 1998; Chetverikov et al. 2015a). Наиболее древние формы принадлежат сем. Phytoptidae и связаны с голосеменными растениями. Эти клещи живут в почках, между игл, под корой и на поверхности побегов различных хвойных, включая реликтовые араукарии и секвойи. Они имеют нечетное число щетинок на дорзальном щитке и длинные каналы сперматек. Переход фитоптид на покрытосеменные сопровождался изменением хетом дорзального щитка и преобразованием структуры внутренних гениталий (Chetverikov et al. 2015a). В результате утраты непарной передней щетинки у фитоптид с покрытосеменных – четное число щетинок на дорзальном щитке, а каналы сперматек укорочены. Ранняя дивергенция фитоптид на покрытосеменных следовала дихотомии между однодольными и двудольными. Освоение молодых групп покрытосеменных растений привело к формированию продвинутых семейств Diptilomiopidae и Egiophyidae, имеющих редуцированный хетом дорзального щитка. На морфологическом уровне в разных линиях диптиломиопид и эриофиид оно сопровождалось дальнейшей редукцией хетом, слиянием члеников конечностей, модификацией гнатосомы и варьированием формы опистосомальных колец.

Общий паттерн колонизации растений (сначала – хвойные, затем – двудольные) соответствует историческому развитию растительности на Земле. Основные этапы морфологической эволюции Egiophyoidea, по-видимому, были пройдены в палеозое на предках современных семенных растений. Именно тогда произошло формирование типичного для четырехногих клещей облика, переход к питанию жидкой пищей, образование характерного колюще-сосущего ротового аппарата, мощной фарингеальной помпы и установление постоянной связи с растениями. Формирование морфологического разнообразия Egiophyoidea на основе исходного предкового морфотипа и реализация различных морфологических тенденций

в ходе приспособления к жизни на эволюционирующих растениях-хозяевах происходила в постпалеозойский период. Мезозойский этап эволюции эриофиоидей был связан с хвойными. В более позднее время эриофиоидеи заселили покрытосеменные растения, дивергировали вслед за бурно эволюционировавшими цветковыми и дали «букет» современных форм, включая комплексы криптических видов на наиболее эволюционно продвинутых хозяевах.

Морфологическое разнообразие современных эриофиоидей сформировалось на основе исходного предкового состояния, которого достигли в ходе длительной эволюции «проэриофиоидные» клещи. Несмотря на кажущуюся однотипность и «минималистичность» морфологии, в эволюции эриофиоидей на основе этой крайне редуцированной исходной системы многократно возникали многочисленные производные формы. Этот процесс сопровождался морфологическими трансформациями, которые не выходили за пределы модификаций или дальнейшего упрощения (вплоть до редукции) уже имеющихся структур. Наиболее явные морфологические преобразования касаются экзоскелета и хетотаксии, а также конечностей, ротового и полового аппаратов.

Примечательно, что большинство современных таксонов Egiophyoidea представлено крайне сходными формами, что создает серьезные трудности для специалистов-практиков. Безусловно, эволюция таксонов далеко не всегда сопровождается явными морфологическими изменениями, однако отсутствие подходящих диагностических признаков привело в настоящее время фактически к коллапсу в таксономии эриофиоидей. Для определения видов приходится проводить многочисленные промеры и трудоемкие статистические анализы; при этом без подтверждения молекулярными данными нет уверенности в том, что с трудом выявляемые различия действительно характеризуют разные виды, а не являются результатом изменчивости. Вероятно, один из возможных выходов в данной ситуации – идентификация эриофиоидей по комплексу молекулярных маркеров, как это, например, сделано для бактерий и протистов (Pawlowski et al. 2012). Другие две серьезные задачи современной эриофиидологии – прояснение вопроса происхождения группы и выявление механизмов галлообразования. Решению этих задач может

способствовать вовлечению в эриофиоидные исследования методов сравнительной геномики, протеомики и метаболомики.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (грант № 14-14-00621).

ЛИТЕРАТУРА

- Грант В. 1985.** Эволюционный процесс. Мир, Москва, 488 с.
- Красилов В.А., Леви З. и Нево Э. 2004.** Сингенез и макроэволюция в мангровых сообществах из меловых отложений пустыни Негев (Израиль). *Экосистемные перестройки и эволюция биосферы*, **6**: 23–39.
- Краснов А.Н. 1888.** Опыт истории развития флоры южной части восточного Тянь-Шаня. *Записки русского географического общества*, **19**: 1–413.
- Мионов С.В. и Бочков А.В. 2009.** Современные представления о макрофилогении акариформных клещей (Chelicerata, Acariformes). *Зоологический журнал*, **88**: 922–937.
- Проров Н.А. и Воробьев Н.И. 2012.** Генетические основы эволюции растительно-микробного симбиоза. Информ-Навигатор, Санкт-Петербург, 400 с.
- Северцов А.С. 2005.** Теория эволюции. Владос, Москва, 380 с.
- Сильвер А.-П. и Штейн-Марголина В. 1976.** Tetrapodili – четырехногие клещи. Валгус, Таллин, 164 с.
- Сухарева С.И. 1992.** Четырехногие клещи на злаках. Изд-во С.-Петербургского университета, Санкт-Петербург, 232 с.
- Сухарева С.И., Бажнюк И.Г. и Кучер В.А. 2004.** Семейство Dptilomiridae Keifer и его роль в эволюции четырехногих клещей (Acari, Tetrapodili). Материалы VIII-го всероссийского акарологического совещания, ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 109–111.
- Сухарева С.И. и Четвериков Ф.Е. 2013.** Морфологические преобразования при переходе от протогинной к дейтогинной форме самок у четырехногих клещей (Acari: Eriophyoidea). *Вестник Санкт-Петербургского государственного университета*, **3(1)**: 3–15.
- Шевченко В.Г. 2006.** О клещах в парке Сергиевка. *Труды биологического научно-исследовательского института СПбГУ*, **52**: 198–219.
- Шмальгаузен И.И. 1939.** Пути и закономерности эволюционного процесса. АН СССР, Москва-Ленинград. 232 с.
- Amrine J.W. Jr., Stasny T. A., and Flechtman C.H.W. 2003.** Revised keys to the world genera of the Eriophyoidea (Acari: Prostigmata). Indira Publishing House, Michigan, 244 pp.
- Bagnjuk I.G., Sukhareva S.I. and Shevchenko V.G. 1995.** Analysis of the genus *Trisetacus* Keifer as a key of the family Nalepellidae Roiv. (Acari, Tetrapodili). *Acarina*, **3**: 31–65.
- Bagnjuk I.G., Sukhareva S.I. and Shevchenko V.G. 1998.** Major trends in the evolution of four-legged mites as a specialized group (using families Pentasetacidae Shev., Nalepellidae Roiv. and Phytoptidae Murray (Acari: Tetrapodili) as examples). *Acarina*, **6(1–2)**: 59–76.
- Boczek J. and Shevchenko V.G. 1996.** Ancient associations: eriophyoid mites on Gymnosperms. In: Lindquist E.E., Sabelis M.W., Bruin, J. (Eds.). *Eriophyoid Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests, Vol. 6. Elsevier Science Publishing, Amsterdam: 217–224.
- Boczek J., Shevchenko V.G. and Davis R. 1989.** Generic key to world fauna of eriophyoid mites (Acarida: Eriophyoidea). Warsaw Agricultural University Press, Warsaw, 192 pp.
- Bolton S., Klimov P., Chetverikov P.E., O'Connor B., Tolstikov A., Pepato A. and Klompen H. 2016.** The phylogenetic affinity of two lineages of worm-like mites. In: Zaitseva OV, Petrov AA (eds). *Modern problems of the evolutionary morphology of animals*. Proceedings of the Third All-Russian Conference commemorating the 110th Anniversary of academician A.V. Ivanov. ZIN RAS, Saint-Petersburg, pp. 19–20.
- Chetverikov P.E. 2014.** Distal oviduct and genital chamber of eriophyoids (Acariformes, Eriophyoidea): refined terminology and remarks on CLSM technique for studying musculature of mites. *Experimental and Applied Acarology*, **64(4)**: 407–428.
- Chetverikov P.E. 2015a.** Hidden diversity of endoparasitic eriophyoid mites: two new *Nozophytoptus* Roivainen, 1947 (Acari: Eriophyoidea: Phytoptidae) species from the parenchymatous tissues of rushes (Juncaceae). *Zootaxa*, **4006(3)**: 481–505.
- Chetverikov P.E. 2015b.** Confocal microscopy reveals uniform male reproductive anatomy in eriophyoid mites (Acariformes, Eriophyoidea) including spermatophore pump and paired vasa deferentia. *Experimental and Applied Acarology*, **66(4)**: 555–574.
- Chetverikov P.E. 2016.** Generic delimitation between *Fragariocoptes* and *Sierraphytoptus* (Acari: Eriophyoidea: Phytoptidae) and a supplementary description of *Fragariocoptes gansuensis* with remarks on searching for mummified eriophyoid mites in herbaria under UV light. *Zootaxa*, **4066(3)**: 271–290.
- Chetverikov P.E., Beaulieu F., Cvirković T., Vidović B. and Petanović R. 2012.** *Oziella sibirica* (Eriophyoidea: Phytoptidae), a new eriophyoid mite species described using confocal microscopy and COI barcoding. *Zootaxa*, **3560**: 41–60.

- Chetverikov P.E. and Bolton S. 2016.** Suboral fork: a newly discerned gnathosomal structure from proboscis of eriophyoid mites (Acari, Eriophyoidea). *Experimental and Applied Acarology*, DOI 10.1007/s10493-016-0077-7
- Chetverikov P.E. and Craemer C. 2015.** Gnathosomal interlocking apparatus and remarks on functional morphology of frontal lobes of eriophyoid mites (Acari-formes, Eriophyoidea). *Experimental and Applied Acarology*, **66**(2): 187–202.
- Chetverikov P.E., Craemer C., Vishnyakov A.E. and Sukhareva S.I. 2014.** CLSM anatomy of internal genitalia of *Mackiella reclinata* n. sp. and systematic remarks on eriophyoid mites from the tribe Mackiellini Keifer, 1946 (Eriophyoidea: Phytoptidae). *Zootaxa*, **3860**(3): 261–279.
- Chetverikov P.E., Cvrković T., Makunin A., Sukhareva S., Vidović B. and Petanović R. 2015a.** Basal divergence of Eriophyoidea (Acariformes, Eupodina) inferred from combined partial COI and 28S gene sequences and CLSM genital anatomy. *Experimental and Applied Acarology*, **67**(2): 219–245.
- Chetverikov P.E., Cvrković T., Vidović B. and Petanović R.U. 2013.** Description of a new relict eriophyoidmite, *Loboquintus subsquamatus* n. gen. and n. sp. (Eriophyoidea, Phytoptidae, Pentasetacini) based on confocalmicroscopy, SEM, COI barcoding and novel CLSM anatomy of internal genitalia. *Experimental and Applied Acarology*, **61**(1): 1–30.
- Chetverikov P.E. and Desnitskiy A.G. 2016.** A study of embryonic development in eriophyoid mites (Acariformes, Eriophyoidea) with the use of the fluorochrome DAPI and confocal microscopy. *Experimental and Applied Acarology*, **68**(1): 97–111.
- Chetverikov P.E. and Sukhareva S.I. 2007.** Supplementary descriptions and biological notes on eriophyid mites (Acari: Eriophyidae) of the genus *Novophytoptus* Roivainen, 1947. *Acarina*, **15**(1): 261–268.
- Cook L.G. and Crisp M.D. 2005.** Not so ancient: the extant crown group of *Nothofagus* represents a post-Gondwanan radiation. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **272**(1580): 2535–2544.
- Craemer C. 2010.** A systematic appraisal of the Eriophyoidea (Acari: Prostigmata). PhD Dissertation, University of Pretoria, Pretoria, 425 pp.
- De Lillo E. and Monfreda R. 2004.** «Salivary secretions» of eriophyoids (Acari: Eriophyoidea): first results of an experimental model. *Experimental and Applied Acarology*, **34**(3–4): 291–306.
- Farkas H.K. 1965.** Some problems of eriophyid mites phylogeny (Acarina, Eriophyoidea). *Zeszyty Problemowe Postępow Nauk Rolniczych*, **65**: 189–194.
- Flechtmann C.H.W. 2001.** *Aberoptus cerostructor* n. sp., a deutero gynous species from Brazil (Acari: Eriophyidae). *International Journal of Acarology*, **27**(3): 199–204.
- Flechtmann C.H.W. 2004.** Eriophyid mites (Acari, Eriophyoidea) from Brazilian sedges (Cyperaceae). *International Journal of Acarology*, **30**(2): 157–164.
- Flechtmann C.H.W., Arana M., Ciarrocchi F., Chetverikov P.E. and Amrine Jr. J.W. 2015.** Rediscovery and redescription of two eriophyid mites (Acari, Prostigmata, Eriophyidae) from *Baccharis salicifolia* (Asteraceae), from Argentina with remarks on the eriophyoid coverflap base. *Acarologia*, **55**(4): 387–396.
- Gerson U. 1996.** Secondary associations: Eriophyoid mites on ferns. In: Lindquist E.E., Sabelis M.W., Bruin, J. (Eds.). *Eriophyoid Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests, Vol. 6. Elsevier Science Publishing, Amsterdam: 227–230
- Grandcolas P., Nattier R. and Trewick S. 2014.** Relict species: a relict concept? *Trends in ecology and evolution*, **29**(12): 655–663.
- Huang S.F., Hwang S.Y., Wang J.C. and Lin T.P. 2004.** Phylogeography of *Trochodendron aralioides* (Trochodendraceae) in Taiwan and its adjacent areas. *Journal of Biogeography*, **31**(8): 1251–1259.
- Keifer H.H. 1975.** Eriophyoidea Nalepa. Injurious eriophyoid mites. In: Jeppson L.R., Keifer H.H., Baker E.W. (Eds) *Mites injurious to economic plants*. University of California Press, Berkeley: 327–533.
- Knapp M., Stöckler K., Havell D., Delsuc F., Sebastiani F. and Lockhart P.J. 2005.** Relaxed molecular clock provides evidence for long-distance dispersal of *Nothofagus* (southern beech). *PLOS Biology*, **3**(1): 38–43.
- Labandeira C.C. and Prevec R. 2014.** Plant paleopathology and the roles of pathogens and insects. *International Journal of Paleopathology*, **4**: 1–16.
- Li H.-S., Xue X.-F. and Hong X.-Y. 2014.** Homoplastic evolution and host association of Eriophyoidea (Acari, Prostigmata) conflict with the morphological-based taxonomic system. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **78**: 185–198.
- Lindquist E.E. and Palacios-Vargas J.G. 1991.** Proterorhagiidae (Acari: Endeostigmata), a new family of rha-gidiid-like mites from Mexico. *Acarologia*, **32**: 341–63.
- Lindquist E.E. 1996a.** External anatomy and notation of structures. In: E.E. Lindquist, M.W. Sabelis and J. Bruin (Eds.), *Eriophyoid Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests 6. Elsevier Science Publishing, Amsterdam: 3–31.
- Lindquist E.E. 1996b.** Phylogenetic Relationships. In: E.E. Lindquist, M.W. Sabelis and J. Bruin (Eds.). *Eriophyoid Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests, 6, Elsevier Science Publishing, Amsterdam: 301–327.
- McCoy C.W. 1996.** Pathogens of eriophyoid mites. In: Lindquist E.E., Sabelis M.W. and Bruin J. (Eds.). *Eriophyoid Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests, 6, Elsevier Science Publishing, Amsterdam: 481–490.

- Michalska K., Skoracka A., Navia D. and Amrine J.W. 2010.** Behavioural studies on eriophyoid mites: An overview. *Experimental and Applied Acarology*, **51**(1–3): 31–59.
- Miller A.D., Skoracka A., Navia D., de Mendonca R.S., Szydło W., Schultz M.B., Smith M.C., Truol G. and Hoffmann A.A. 2013.** Phylogenetic analyses reveal extensive cryptic speciation and host specialization in an economically important mite taxon. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **66**: 928–940.
- Nalepa A. 1929.** Neuer Katalog der bisher Beschriebenen Gallmilben, ihrer Gallen und Wirtspflanzen. *Marcellia*, **25**(1–4): 67–183.
- Nekola J.C. 2013.** Biodiversity refuges (refugia). In: Grzimek B., MacLeod N., Archibald J.D. and Levin P.S. (Eds.). *Extinction*. Vol. 1. Gale/Cengage Learning, Detroit: 141–148.
- Nuzzaci G. and Alberti G. 1996.** Internal anatomy and physiology. In: Lindquist E.E., Sabelis M.W. and Bruin J. (Eds.). *Eriophyoid Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests, 6, Elsevier Science Publishing, Amsterdam: 101–150.
- Oldfield G.N. 1996.** Diversity and host plant specificity. In: Lindquist E.E., Sabelis M.W. and Bruin J. (Eds.). *Eriophyoid Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests, 6, Elsevier Science Publishing, Amsterdam: 199–216.
- Oldfield G.N. 1999.** Distribution of asymmetrical and symmetrical sperm storage in the Eriophyoidea and its phylogenetic implications. In: J. Bruin, L.P.S. van der Geest and M.W. Sabelis (Eds.), *Ecology and Evolution of the Acari*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 157–161.
- Oldfield G.N., Hunt A.E. and Gispert C. 1998.** *Schizopodum mesophyllincola* (Acari: Eriophyidae), a new genus and species from poplar. *International Journal of Acarology*, **24**(4): 307–310.
- Oldfield G.N. and Proeseler G. 1996.** Eriophyoid mites as vectors of plant pathogens. In: Lindquist E.E., Sabelis M.W. and Bruin J. (Eds.). *Eriophyoid Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests, 6, Elsevier Science Publishing, Amsterdam: 259–276.
- Ozman S.K. 2000.** Some biological and morphological differences between gall and vagrant forms of *Phytoptus avellanae* Nal. (Acari: Phytoptidae). *International Journal of Acarology*, **26**(3): 215–219.
- Papp B. and Sabovljevic M. 2002.** The bryophyte flora of Tara National Park (W. Serbia, Yugoslavia). *Studia botanica hungarica*, **33**: 25–39.
- Pawlowski J., Audic S., Adl S., Bass D., Belbahri L., Berney C. and Fiore-Donno A.M. 2012.** CBOL protist working group: barcoding eukaryotic richness beyond the animal, plant, and fungal kingdoms. *PLOS Biology*, **10**(11): e1001419.
- Perring T.M. and McMurty J.A. 1996.** Other predatory arthropods. In: Lindquist E.E., Sabelis M.W. and Bruin J. (Eds.). *Eriophyoid Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests, 6, Elsevier Science Publishing, Amsterdam: 477–479.
- Petanović R.U., Amrine J.W., Chetverikov P.E. and Cvrković T.K. 2015.** *Eriocaenus* (Acari: Trombidiformes: Eriophyoidea), a new genus from *Equisetum* spp. (Equisetaceae): morphological and molecular delimitation of two morphologically similar species. *Zootaxa*, **4013**(1): 51–66.
- Petanović R. and Kielkiewicz M. 2010.** Plant-eriophyoid mite interactions: Specific and unspecific morphological alterations. Part II. *Experimental and Applied Acarology*, **51**: 81–91.
- Postner M. 1968.** Über eine den Nadeln der Weisstanne (*Abies alba* Mill.) lebenden Gallmilben, *Trisetacus abietis* n. sp. (Eriophyidae, Acarina). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, **62**: 106–117.
- Procheş Ş., Ramdhani S., Perera S.J., Ali J.R. and Gairola S. 2015.** Global hotspots in the present-day distribution of ancient animal and plant lineages. *Scientific Reports*, **5**. doi: 10.1038/srep15457
- Sabelis M.W. 1996.** Phytoseiidae. In: Lindquist E.E., Sabelis M.W. and Bruin J. (Eds.). *Eriophyoid Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests, 6, Elsevier Science Publishing, Amsterdam: 427–455.
- Sabelis M.W. and Bruin J. 1996.** Evolutionary ecology: Life history patterns, food plant choice and dispersal. In: Lindquist E.E., Sabelis M.W. and Bruin J. (Eds.). *Eriophyoid Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests, 6, Elsevier Science Publishing, Amsterdam: 329–366.
- Schmidt A.R., Janckeb S., Lindquist E.E., Ragazzid E., Roghie G., Nascimbenef P.C., Schmidt K., Wapplerh T. and Grimaldi D.A. 2012.** Arthropods in amber from the Triassic period. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**(37): 14796–14801.
- Sidorchuk E.A., Schmidt A.R., Ragazzi E., Roghi G. and Lindquist E.E. 2015.** Plant-feeding mite diversity in triassic amber (Acari: Tetranychidae). *Journal of Systematic Paleontology*, **13**(2): 129–151.
- Skoracka A., Kuczyński L., de Mendonca R., Dabert M., Szydło W., Knihinicki D., Truol G. and Navia D. 2012.** Cryptic species within the wheat curl mite *Aceria tosichella* (Keifer) (Acari, Eriophyoidea) revealed by mitochondrial, nuclear and morphometric data. *Invertebrate Systematics*, **26**: 417–433.
- Skoracka A., Smith L., Oldfield G., Cristofaro M., and Amrine J.W. 2010.** Host-plant specificity and specialization in eriophyoid mites and their importance for the use of eriophyoid mites as biocontrol agents of weeds. *Experimental and Applied Acarology*, **51**: 93–113.
- Smith S.A. and Donoghue M.J. 2008.** Rates of molecular evolution are linked to life history in flowering plants. *Science*, **322**(5898): 86–89.

- Southcott R.V. and Lange R.T. 1971.** Acarine and other microfossils from the Maslin Eocene, South Australia. *Records of the South Australian Museum*, **16**: 1–21.
- Stevens P.F. 2001.** Angiosperm Phylogeny Website, version 13. Available from: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> (accessed 20 May 2016)
- Sukhareva S.I. 1994.** Family Phytoptidae Murray 1877 (Acari: Tetrapodili), its consisting, structure and suggested ways of evolution. *Acarina*, **2**(1–2), 47–72.
- Sun Y., Moore M.J., Zhang S., Soltis P.S., Soltis D.E., Zhao T., Menga A., Lia X., Lia J. and Wang H. 2016.** Phylogenomic and structural analyses of 18 complete plastomes across nearly all families of early-diverging eudicots, including an angiosperm-wide analysis of IR gene content evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **96**: 93–101.
- Takhtajan A.L. 1959.** Die Evolution der Angiospermen. Gustav Fischer Verlag, Jena, 344 pp.
- Thistlewood H.M.A., Clements D.R. and Harmsen R. 1996.** Stigmaeidae. In: Lindquist E.E., Sabelis M.W. and Bruin J. (Eds.). Eriophyoid Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests, 6, Elsevier Science Publishing, Amsterdam: 457–470.
- van der Hammen L. 1969.** Notes on the morphology of *Alycus Roseus* C.L. Koch. *Zoologische Mededelingen*, **43**: 177–202.
- Vidović B., Petanović R. and Stanisavljević L. 2008.** Morphological variation of *Aceria* spp. (Acari: Eriophyoidea) inhabiting *Cirsium* species (Asteraceae) in Serbia. In: Integrative Acarology, Proceedings of 6th European Congress, European Association of Acarologists, Montpellier, 331–339.
- Westphal E. 1992.** Cecidogenesis and Resistance Phenomena in Mite-Induced Galls. In: Shorthouse, J. and Rohfritsch, O. (Eds.) Biology of Insectinduced Galls, Oxford University Press, New York: 141–156.
- Westphal E. and Manson D.C.M. 1996.** Feeding Effects on Host Plants: Gall Formation and Other Distortions. In: Lindquist E.E., Sabelis M.W. and Bruin J. (Eds.). Eriophyoid Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests, 6, Elsevier Science Publishing, Amsterdam: 231–242.
- Xue X.F., Guo J.F., Dong Y., Hong X.Y. and Shao R. 2016.** Mitochondrial genome evolution and tRNA truncation in Acariformes mites: new evidence from eriophyoid mites. *Scientific Reports*, **6**. DOI 10.1038/srep18920