

УДК 595.42(591.342:575.86)

**ПРОИСХОЖДЕНИЕ ОНТОГЕНЕЗА АСТИГМАТИЧЕСКИХ  
КЛЕЩЕЙ (ACARIFORMES, ASTIGMATA)**

П. Б. Климов

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток

Проанализирована гипотеза А.А. Захваткина (1953) о происхождении онтогенеза Astigmata. Эта гипотеза, в отличие от таковой Е. Ройтера (1909), учитывает уменьшение сроков онтогенеза Astigmata, отсутствие аподермы при безгипопусном развитии, схожесть взрослых клещей с нимфальными стадиями орибатид, завершение образования новых структур со стадии гипопуса, филогенетические отношения Schizoglyphoidea и всех остальных Astigmata, аналогии среди родственных групп клещей и насекомых, у которых факультативное появление гетероморфности связано с добавочными линьками. Предполагается, что онтогенез Astigmata произошел от тритонимфального цикла панцирных клещей; онтогенез линии Astigmata без Schizoglyphoidea сформировался путем прогенеза потомков линии, содержащей *Schizoglyphus*. Стадию, предшествующую взрослым у Astigmata, предлагается называть нейтральным термином "телеонимфа".

Онтогенез хелицерových представляет не только процесс развития, но и является, особенно на своем постэмбриональном этапе, важным фактором адаптации. Эволюция группы сопровождалась изменением жизненных циклов (Вайнштейн, 1978; Кривошукский, 1999; Ситникова, 1978; Hammen, 1978). У акариформных клещей Acariformes, эвкосмополитного отряда, заселившего почти все наземные, пресноводные и морские местообитания (Городков, 1991) трансформации жизненного

цикла особенно сложны: заплата новых экологических ниш сопровождалась эмбрионизацией, ювенилизацией, прогенезом, неотенией, метеллатозом и плеттоморфозом (Захваткин, 1953; Hammen, 1978; OConnor, 1984).

Инфраподотряд *Astigmata* (Acariformes: Sarcoptiformes) включает 10 надсемейств, 69 семейств и более 785 родов и подразделяется на 2 большие группы: свободноживущих (*Acaridia*) и паразитических (*Psoroptidia*) клещей (OConnor, 1982a, b). Происхождение астигматических клещей связано с преобразованием дейтонимфы “железистых” орибатид (*Cryptostigmata*) в факультативную гетероморфную стадию, предназначенную для расселения и переживания неблагоприятных условий (Houck, OConnor, 1991; OConnor, 1982a), что превратило онтогенез в динамический механизм адаптации к изменчивым условиям среды. Способ образования, исчезновения и влияние данной стадии на постэмбриональное развитие — ключевые моменты для понимания онтогенеза и филогенеза группы. В дальнейшем будут обсуждаться только свободноживущие *Astigmata*, являющиеся предковой группой всего инфраподотряда. У *Psoroptidia* гипопус и связанная с ним добавочная линька вторично исчезли (OConnor, 1982a).

Е. Ройтер (Reuter, 1909) первым отметил близость *Astigmata* и панцирных клещей и объяснил происхождение онтогенеза *Astigmata* путем модификации дейтонимфы исходного цикла в гетероморфную стадию. Его гипотеза, хотя и не была подкреплена никакими другими данными, кроме численного соответствия стадий<sup>1</sup>, завоевала всеобщее признание и в настоящее время поддерживается почти всеми акарологами (Houck, OConnor, 1991). А.А. Захваткин (1953), в работе по постэмбриональному развитию орибатид и акароидных клещей впервые отметил несоответствие онтогенетического уровня поздних стадий орибатид и акарид. Им было выдвинуто предположение, что *Astigmata* возникли вследствие прогенеза, индуцированного образованием гетероморфной стадии; следующая за гипопусом нимфальная стадия гомологизировалась с дейтонимфой (как и гипопус), взрослые — с тритонимфой исходного онтогенеза панцирных клещей. Таким образом, первая теория исходит из предположения, что произошла полная модификация/утрата дейтонимфы (Reuter, 1909), а согласно второй у гипопуса

---

<sup>1</sup> Приведенные Ройтером этапы последовательной трансформации дейтонимфы в гипопуса ошибочны (Захваткин, 1953).

происходит сверхкомплектная линька с последующей редукцией конечной стадии (Захваткин, 1953). Несмотря на противоречие с принципом “экономии” количественной стороны, последнее подтверждается относительно небольшими сроками онтогенеза, отсутствием дейтонимфальной аподермы при безгипопусном развитии и данными сравнительной морфологии, свидетельствующими о педоморфном (прогенетическом) происхождении Astigmata. Позднее предложены другие гипотезы, рассматривающие гипопуса как интеркалярную стадию (Вайнштейн, 1978; Chmielewski, 1977; Wallace, 1960), одна из которых, связанная с утратой взрослой стадии, очень близка к гипотезе А. Захваткина. М. Хоук и Б. ОКоннор (Houck, OConnor, 1991) сделали обзор гипотез происхождения гипопусов у Astigmata (кроме гипотезы А.А. Захваткина) и, основываясь на принципе “экономии”, применявшимся ими только к количеству стадий онтогенеза астигмат и их предков, пришли к выводу о правильности гипотезы Ройтера. Педоморфность поздних стадий объяснялась их прогрессирующей неотенией, связанной с появлением гипопуса (OConnor, 1984). Недавно гипотеза А.А. Захваткина детализирована и обоснована с учетом новых данных: гипопус и следующая за ним стадия определенно гомологизированы с дейтонимфой, взрослые – с тритонимфой исходного цикла; на основании аналогии с факультативными сверхкомплектными линьками и гетероморфностью у гусениц огневок, живущих в неблагоприятных условиях, сделано предположение, что образование гипопуса также обусловлено гормональным дисбалансом (Климов, 1999)

В статье дается краткая эколого-морфологическая характеристика гетероморфной дейтонимфы, приводятся некоторые закономерности постэмбрионального онтогенеза, связанные с образованием гипопуса. В отличие от общепринятой гипотезы о прямой модификации исходного тринимфального цикла орибатид (Reuter, 1909), развивается гипотеза о взаимообусловленных прогенезе и образовании гипопуса на основе исходного тринимфального цикла (Захваткин, 1953).

Для понимания происхождения онтогенеза Astigmata раннее развитие и стадия предличинки несущественны, в обсуждении они опущены. Терминология и обозначения структур идиосомы следуют Д. Гриффитсу (Griffiths, 1970), обозначения структур ног – Д. Гриффитсу с соавторами (Griffiths et al., 1990).

## Гипотеза происхождения онтогенеза Astigmata А.А. Захваткина

Гипотеза А.А. Захваткина (1953) опубликована по рукописи, пайденой в архиве после смерти автора (Павловский и др., 1953), и не содержит ни формулировки, ни четко оформленных выводов, некоторые важные положения приходится читать “между строк”. Кроме того, в одном из разделов А.А. Захваткин обосновывает гипотезу Ройтера, подробно объясняя причины регресса стадий акароидных клещей (с. 104–111), а затем, приходит к противоположному выводу о “неотеническом”<sup>2</sup> происхождении Acaroidea в связи с образованием гипопуса (с. 111–113). Последняя формулировка далее именуется гипотезой Захваткина.

Основные положения гипотезы Захваткина ясны из следующих высказываний (с. 113): “тироглифиды <Acaroidea> суть неотенические представители орибатидных Actinochitinosi” и “неотения тироглифид есть прямой результат онтогенетических пертурбаций, вызванных образованием гипопальной стадии”. В том, что А.А. Захваткин действительно предполагал выпадение конечной стадии исходного онтогенеза орибатид убеждает следующая фраза: “Я не буду касаться здесь вопросов филогенеза и эволюции тироглифид ... Ограничусь только общим указанием на большую творческую роль отпадения конечных стадий в эволюции многих групп клещей” (с. 113). О гомологизации стадий онтогенеза Acaroidea ничего не сказано, хотя из контекста ясно, что следующая за гипопусом стадия не гомологична тритонимфе орибатид. Интересно отметить, что в первом разделе (с. 104–111) термин “тритонимфа” по отношению к Acaroidea употребляется без кавычек, во втором (с. 111–113) — с кавычками, еще раньше, вместо него применялся термин “телеонимфа” (Захваткин, 1941).

Таким образом, в результате образования гетероморфной стадии произошло выпадение конечной стадии исходного цикла и сдвиг половой зрелости на предшествующую нимфальную стадию (прогенез). Единственный возможный вывод из вышесказанного: личинка на стадии гипопуса — сверхкомплектная. Гомология стадий жизненного цикла Acaroidea и Cryptostigmata (в скобках) следующая: личинка — протонимфа — гипопус (дейтонимфа) — телеонимфа (дейтонимфа) — взрослые (тритонимфа).

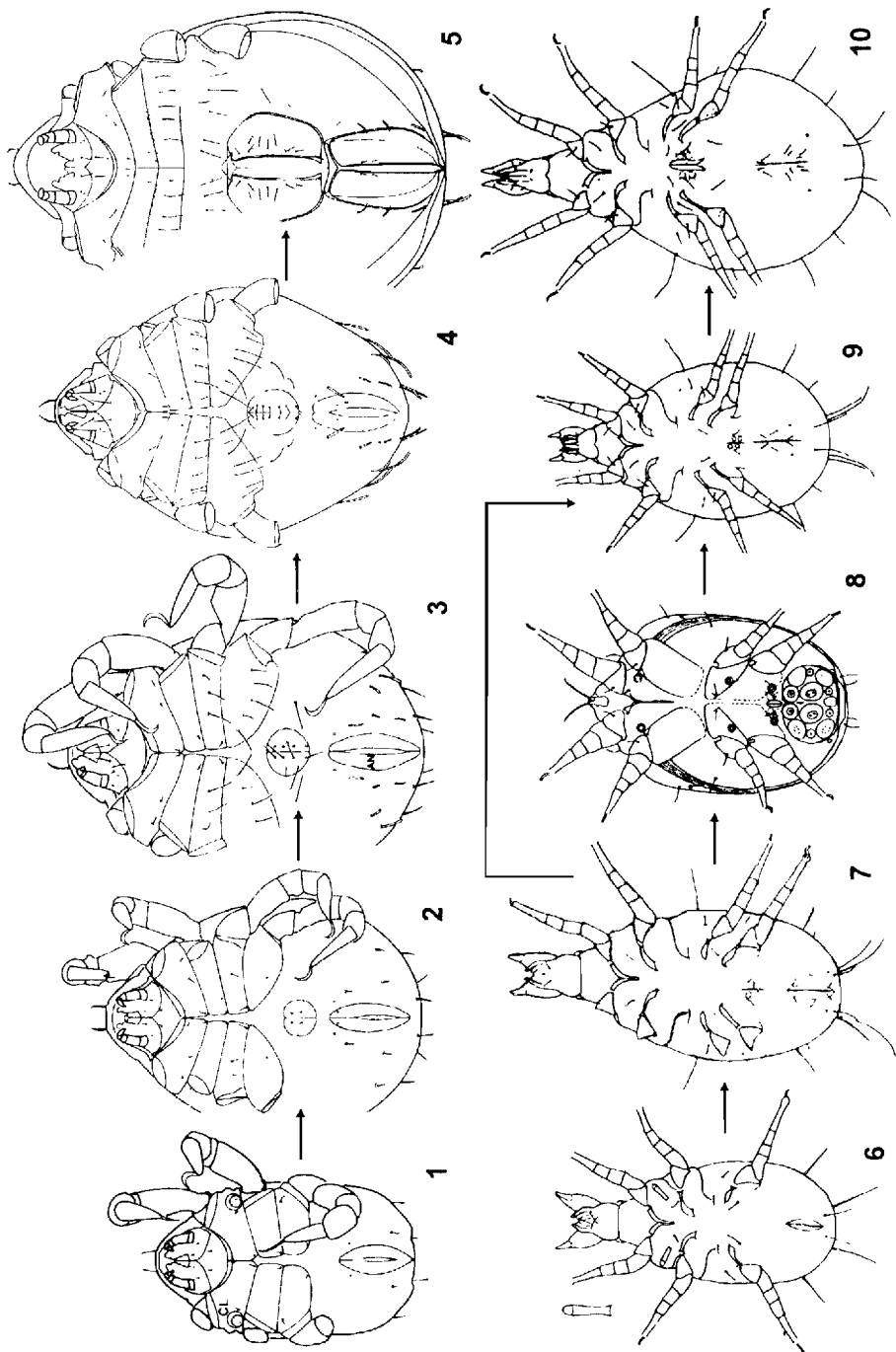
---

<sup>2</sup> Неотения, размножение на ранних стадиях, — прогенез, в современной трактовке.

## Предки Astigmata и их онтогенез

Предками Astigmata считаются сравнительно поздно дивергировавшие панцирные клещи (Захваткин, 1953; Криволицкий и др., 1995; Housk, OConnor, 1991; Grandjean, 1969) с латеральными опистосомальными железами, удлинёнными соленидиями голеней и редуцированной хетотаксией сегмента F (OConnor, 1984). Относительно конкретного исходного таксона единого мнения не существует. Предполагалось, что Astigmata - или полифилетическая группа с 3 независимыми линиями, имевших разных предков: Acaroidea - "Ptyctima" (=Phthiracaridae+Mesoplophoridae) и Oribatulidae; Histiostomatoidea - Nothridae; Glycyphagoidea - некоторые высшие "Apterogasterinae" (=Apterogasterina-Gymnonota) (Захваткин, 1953) или монофилетическая, с возможными предками: Brachipilina, Holosomata, Perlohmanniidae, Collohmanniidae, Phthiracaridae, Epilohmanniidae и, вероятно, Pachypochthonioidea (OConnor, 1984); Desmonomata (Криволицкий и др., 1995; Grandjean, 1969); Trhypochthoniidae (Griffiths et al., 1990). Кроме вышеперечисленных морфологических признаков панцирных клещей, сем. Trhypochthoniidae, наиболее близкая к Astigmata группа, обладает и некоторыми сходными моментами онтогенеза: появление щетинок  $f_2$ ,  $h_3$  и  $ps_1-3$  у протонимф; отсутствием  $f_1$  у всех стадий и "трихоботриальной регрессией" у имаго (Ситникова, 1975; Griffiths et al., 1990). Позднее у Acaridae обнаружены хорошо развитые щетинки  $f_1$  (Klimov, 1999). Наличие  $f_1$  говорит скорее об общих тенденциях к редукции этих щетинок в разных группах клещей, чем о плезиоморфном отсутствии их у Astigmata.

Общей особенностью всех панцирных клещей является незавершенность соматического развития на промежуточных этапах онтогенеза; отсутствие четко выраженной гетероморфности промежуточных стадий; наличие тринимфального соленидия  $\omega_3$ ; тринимфальность жизненного цикла (рис.) при закономерном увеличении числа генитальных папилл от 1 до 3 пар у нимф (правило Удеманса): протонимфа (1) - дейтонимфа (2) - тритонимфа (3) - взрослые (3) (в скобках указано число пар генитальных папилл). Однако, прото- и дейтонимфы Arhelaacaridae (Paleosomata) с 1 парой генитальных папилл, а тритонимфы и взрослые с 2 (Захваткин, 1953).



## Характеристика постэмбрионального онтогенеза Astigmata

Развитие прямое, осложнено появлением стадии гипопуса. Включает 4 гомеоморфные облигатные стадии: личинка, прото-, телеонимфа и взрослые. Гипопус образуется факультативно, между прото- и телеонимфой (рис.). Astigmata по сравнению с другими клещами и, особенно, Trhypochthoniidae, обладают следующими особенностями онтогенеза: 1) онтогенез двуимфальный, с 3 постэмбриональными линьками (развитие без гипопуса) или "тринимфальный", с 4 постэмбриональными линьками (с гипопусом); 2) образование "шунта", связанного с факультативным отсутствием стадии гипопуса на промежуточных этапах постэмбрионального развития; 3) невыполнение правила Удеманса со стадии телеонимфы при гипопусном развитии (в скобках указано количество пар генитальных папилл): протонимфа (1) гипопус (2) – телеонимфа (2) – взрослые (2); 4) наличие у гипопусов прогрессивных (свойственных более поздним стадиям "безгипопусного" онтогенеза) структур, в сочетании с редукцией или исчезновением некоторых других морфологических элементов; 5) завершенность соматического развития со стадии гипопуса, включая наличие соленидия  $\omega_3$ .

**Гомеоморфные стадии.** Афередермного типа (Grandjean, 1953). Морфологически очень похожи друг на друга. Ниже приводится краткая характеристика каждой из стадий (предполагается плезиоморфное состояние признаков).

**Личинка.** Идиосомальных щетинок 17 пар (включая  $s_{cx}$ );  $f_2$ ,  $h_3$ ,  $ps_{1-3}$ ,  $ad_{1-3}$ ,  $3a$ ,  $4a$  и  $g$  отсутствуют. Развиты провизорные органы Клапареда (орган осморегуляции). Генитальная щель неразвита. Три пары ног (I - III). Щетинки  $sR$  I - III, соленидии  $\omega_2$  и  $\omega_3$  отсутствуют.

**Протонимфа.** Идиосомальных щетинок 20 пар, щетинки  $h_3$ ,  $f_2$  и  $g$  развиты. Органы Клапареда отсутствуют, развита 1 пара генитальных папилл. Генитальная щель имеется. Четыре пары ног (I - IV). Щетинки  $sR$  I - III отсутствуют. Соленидий  $\omega_2$  развит,  $\omega_3$  отсутствует; нога IV без  $s$ ,  $e$ ,  $f$ ,  $\phi$  IV,  $gT$  IV и  $vF$  IV.

---

Рис. 1-10. Стадии постэмбрионального развития панцирного клеща *Hermannia convexa* C.L. Koch (1-5) и астигматического клеща *Sancassania sphaerogaster* Zachv (6-10). 1, 6 - личинка; 2, 7 - протонимфа; 3 - дейтонимфа; 4 - тритонимфа; 5, 10 - взрослые; 8 - гетероморфная дейтонимфа (гипопус); 9 - телеонимфа. По Хаммен (1978) и ориг.

Телеонимфа Идросомальных щетинок (включая альвеолы) 25 пар, щетинки  $3a$ ,  $4a$  и 3 пары  $ad$  имеются. У некоторых видов  $ad_{1-3}$  отсутствуют или представлены альвеолами. Генитальных папилл 2 пары. Щетинки  $sR$  I—III развиты. Соленидий  $\omega_3$  развит; нога IV с  $s$ ,  $e$ ,  $f$ ,  $\phi$  IV,  $gT$  IV,  $vF$  IV.

Взрослые. Генитальных папилл 2 пары. Генитальное отверстие снабжено створками (атриум). У самки развита копулятивная бурса и появляются щетинковидные  $ad$  (если их не было у телеонимфы); у самца — сложно устроенный копулятивный аппарат, часто есть тарзальные ( $d$  и  $e$ ) и анальные копулятивные присоски ( $?ad_3$ ), щетинковидные  $ad$ , как правило, отсутствуют.

**Гетероморфная стадия.** Онтогенетический уровень соответствует таковому телеонимфы (с развитыми  $ad$ ). Таким образом, развитие соматических структур со стадии гипопуса завершено. Соленидий  $\sigma'$  отсутствует (вероятно, отсутствие  $\sigma'$  I — анцестральный признак, этот соленидий развит у гипопусов *Schulzea*). У многих видов вторично отсутствуют  $u$  I—IV и  $v$  I—IV, у большинства Acaridae вторично отсутствует  $ba$  I.

Гетероморфность этой стадии заключается в изменении пропорций тела и его склеротизации, трансформации кокостерального и вентрального скелета в мощные щиты на вентральной стороне, коксальных щетинок  $1a$ ,  $3b$ ,  $4a$  и  $ps$  в кононды,  $ad$  в присоски. Парапроктальный регион со сложно устроенным анальным диском ( $ps$ ,  $ad$ , некоторые добавочные элементы), предназначенным для прикрепления и отделения от тела хозяина. Гипопус появляется факультативно, между стадиями прото- и телеонимфы.

Описано наличие щетинок  $f_1$  и  $d_3$ , и альвеол  $c_4$  у гипопусов (Климов, 1999). По крайней мере 2 последних элемента отсутствуют у соответствующих гомеоморфных стадий. Сейчас трудно оценить, являются ли данные структуры рекапитуляцией анцестральной морфологии или они образовались de novo. То же можно сказать и о  $f_1$ , пока не найденных у гомеоморфных стадий. Как отмечалось выше, эти щетинки считались исчезнувшими еще у предков Astigmata (Griffiths et al., 1990). Данный пример и наличие альвеол на месте  $f_1$  у некоторых гомеоморфных стадий Histiostomatidae, свидетельствуют, что предки Astigmata могли иметь  $f_1$ .

Гипопус предназначен для переживания неблагоприятных условий и форезии. Предполагается, что описанный выше энтомохорный гипо-



пус появился апцестрално, а на его основе сформировались другие морфологические типы, включая неподвижного (покоящегося) гипопуса (Захваткин, 1953; Понск, O'Connor, 1991).

### Возможный онтогенез надсем. *Schizoglyphoidea*

Надсем. *Schizoglyphoidea* Mahunka, 1978 включает единственный вид, *Schizoglyphus biroi* Mahunka, 1978, известный по гипопусам, найденным на жуке-чернотелке *Tagalus tibialis* Kaszab (Coleoptera, Tenebrionidae) в Новой Гвинее (Mahunka, 1978). Судя по некоторым морфологическим признакам онтогенез этого вида отличается от приведенного выше и здесь рассматривается отдельно.

Исходя из количества генитальных папилл (3 пары) и генитальных щетинок, представленных альвеолами (4 пары), можно предварительно выдвинуть следующие 2 гипотезы:

1) Развитие *Schizoglyphus* тринимфальное, гипопус гомологичен тритонимфе этого цикла.

2) Развитие двуимфальное, гипопус гомологичен дейтонимфе. Дополнительные генитальные папиллы и альвеолы образуются благодаря прогрессивному (опережающему) развитию, подобно *ad*, и вероятно,  $\omega_3$  у изученных *Astigmata*.

Из этих гипотез наиболее правдоподобна первая, т. к. наличие генитальных папилл не столь важно для гипопусов, обладающих замедленным обменом веществ, еще в большей степени бесполезны генитальные щетинки, которые в данном случае представлены альвеолами. Соответственно низкой функциональной роли упомянутых структур можно предполагать, что их наличие не следствие опережающего развития, а результат модификации тритонимфальной стадии. Принимая гипотезу Ройтера, постэмбриональное развитие *Schizoglyphus* следующее: личинка протонимфа дейтонимфа факультативная (?) гетероморфная тритонимфа – взрослые; по гипотезе Захваткина возможно увеличение количества линек: личинка – протонимфа – дейтонимфа факультативная (?) гетероморфная тритонимфа тритонимфа – взрослые. Приведенные схемы показывают, что ключевым моментом для понимания происхождения гипопусов и расшифровки всего онтогенеза является не появления гетероморфной стадии, а ее исчезновение. С исчезновением данной стадии происходит сокращение количества линек (гипотеза Ройтера) или рекапитуляция их предкового числа (гипотеза Захваткина) Со-

крашение числа линек на промежуточных этапах развития, в отличие от рескапитуляции их исходного количества, несомненно, должно оказать большое влияние на последующий онтогенез, чего на самом деле не происходит у *Astigmata*.

Одним из следствий приложения гипотез Захваткина и Ройтера к предполагаемому онтогенезу *Schizoglyphus* являются модели эволюционных взаимоотношений онтогенезов *Schizoglyphus* и всех остальных *Astigmata*. Гипотеза Ройтера предполагает сестринские отношения между этими 2 онтогенезами (у *Schizoglyphus* происходит модификация/редукция тритонимфы, поэтому онтогенез остальных *Astigmata* невыводим из него). Гипотеза Захваткина допускает как сестринские взаимоотношения указанных онтогенезов, так и иную модель: предок (*Schizoglyphus*) — потомок. Существующая система (O'Connor, 1982) объединяет *Schizoglyphoidea* и всех остальных астигматических клещей в одну группу *Astigmata*, что подразумевает дивергенцию *Astigmata* (без *Schizoglyphus*) не от орибатид, а от линни, включающей *Schizoglyphus* (противоречие с выводами гипотезы Ройтера).

Изучение онтогенеза *Schizoglyphus*, вероятно, поможет окончательно решить вопрос о происхождении гетероморфных стадий у *Astigmata*.

Морфологическая характеристика стадий и динамика структур (с учетом признаков и предполагаемого онтогенеза *Schizoglyphus*) в исходном онтогенезе *Astigmata* отражены в таблице.

### **Некоторые закономерности постэмбрионального онтогенеза**

Автором изучен онтогенез у ряда видов надсем. Acaroidea и сем. Nistiostomatidae. Показано, что в группе продвинутых триб *Rhizoglyphinae* (Acaridae) большое значение имели редукции, в том числе структур, участвующих в онтогенетической динамике. В ходе такой “регрессивной” эволюции взрослые (гомеоморфные стадии) путем редукции приспосабливаются к выполнению ограниченного числа функций в стабильных условиях существования (например, в ячейках гнезд перепончатокрылых, плодовых телах трутовиков и других микроместообитаниях, требующих только быстрого увеличения численности при низкой конкуренции и отсутствии пресса хищников), тогда как для гипопусов, обитающих в более изменчивой среде, редукции, как правило, не характерны. Значение этого трудно недооценить: создается механизм, обеспечивающий “сохранение” редуцированных у гомеоморфных стадий структур, что особенно важно для обеспечения

динамической эволюции специализированной группы. Важным для настоящего исследования выводом является возможность неотеции (ретардации развития соматических органов), которая, как полагают, играла существенную роль в происхождении *Astigmata* (O'Connor, 1984).

Таблица

Развитие различных морфологических структур в предковом онтогенезе *Astigmata*

Структуры	L	N <sub>1</sub>	N <sub>2</sub>	N <sub>3</sub>	Взрослые (самка)
$vi - e_2, h_1 - h_2, (?) f_1, c_4, d_3$	+	+	+	+	+
$h_3, f_2, ps_1 - ps_3$	-	+	+	+	+
$ad_1, ad_3$	-	-	+	+	+
$g_4$	-	+	+	+	+
$g_1 - g_3$	-	-	2+	+	+
$1a, 3b$	+	+	+	+	+
$3a, 4a$	-	-	+	+	+
$ia - ih$	+	+	+	+	+
Генитальные папиллы	-	2	4	6	6
Органы Клапареда	+	-	-	-	-
Генитальное отверстие	-	+	+	+	+
$\omega_1$ I - II, $\phi$ I - III, $\sigma$ I - III, $\varepsilon$ I, $aa$ I, $ba$ I - II, $u, v, p, q, f, e, s, d, wa, ra$ I - III, $gT$ I - III, $hT$ I - II, $mG, cG, vF$ I - II	+	+	+	+	+
$u, v, p, q, d, wa, ra$ IV	-	+	+	+	+
$\omega_2$ I - II	-	+	+	+	+
$\omega_3$ I, $sR$ I - III	-	-	+	+	+
$\sigma, \phi, gT, vF$ IV, $f, e, s, sR$ IV	-	-	+	+	+

Примечание. Серым фоном выделены структуры, подверженные онтогенетической динамике.

### Доказательства прогенетического происхождения *Astigmata*

Современное понятие педоморфоза относительно всего организма включает прогенез (акселерация развития половых органов) и неотецию (ретардация развития соматических органов) (McNamara, 1986), которые практически не всегда различимы (Иванова-Казас, 1995). Для понимания происхождения *Astigmata* важно их дифференцировать. Имеется небольшой арсенал пригодных для этого косвенных методов, заключающихся в сопоставлении размеров и скорости развития пред-

полагаемых предков и их потомков (Смирнов, 1991; McNamee, 1986): если у производной группы сокращаются сроки развития и уменьшаются размеры, то группа имеет прогенетическое происхождение, если эти параметры остаются без изменений или увеличиваются, то — неотеническое.

Онтогенез разных видов “железистых” орибатид в зависимости от температуры протекает в течение 72–400 дней (Luxton, 1981). Если брать время развития без стадии дейтонимфы (вероятно, максимум не более 30%), т. е., 51–280 день, этот интервал очень далек от наблюдаемого для Astigmata, где большинство видов завершают жизненный цикл без образования стадии гипопуса в течение 1–3 недель. Тем не менее, при критической оценке этих данных можно прийти к выводу, что их нельзя использовать для обоснования прогенеза, т. к. сроки онтогенеза примитивных видов Astigmata неизвестны, а сами орибатиды имеют тенденцию к уменьшению сроков развития. Длина орибатид варьирует в широких пределах (0,1–3,0 мм), хотя верхние размеры Astigmata не превышают 1,5 мм, этот показатель также не может быть использован для обоснования прогенеза.

Другим показателем разграничения стадий животных, обладающих линьками, является количество стадий у предковой группы и ее потомков. При исчезновении конечной стадии онтогенеза (прогенез), половозрелой становится предшествующая стадия, и онтогенез заканчивается на ней (в случае клещей и многих других животных без имагинальных линек). В результате неотении сроки соматических морфогенезов относительно сроков достижения половой зрелости задерживаются, а число линек не уменьшается. По-видимому, происхождение онтогенезов Halacaridae (кроме *Astacopsiphagus*), Trichosomata, Tarsonemina, Hamatostomata и некоторых других Trombidiformes с 2 нимфальными стадиями связано с прогенезом, хотя для 3 последних таксонов предполагается “ювенилизация половозрелой стадии” (Вайнштейн, 1978) — выпадение промежуточных стадий развития. При тенденции группы к неотении, доказать, какая именно стадия (промежуточная или конечная) исчезла, невозможно. Если ювенилизация действительно существует, то она предполагает акселерацию развития как соматических, так и половых органов (неотения+прогенез) на конечных этапах развития, тогда как на более ранних этапах часто имеет место только неотения.

Возможно ли полное исчезновение промежуточных стадий онтогенеза, и если да, как это можно доказать для животных с тенденцией к

неогении? В настоящее время такие случаи среди клещей достоверно неизвестны. Однако известно много примеров, когда промежуточные стадии перестают быть активными и, превращаясь в аподермы, развиваются под покровами следующей активной стадии: предличинка у *Sarcoptiformes* и большинства *Trombidiformes*, постэмбриональный онтогенез *Parasitengona* (*Trombidiformes*) (в скобках неактивные стадии - аподермы). личинка - (протонимфа) - дейтонимфа (три-тонимфа) - имаго. Существование неактивной предличинки у многих производных групп *Acari-formes* свидетельствует о большом консерватизме их онтогенеза. Очевидно, что полное исчезновение какой-либо промежуточной стадии - длительный процесс, проходящий через ряд этапов, включая образование аподерм. Интересный пример нарушения правила Удеманса представляют некоторые производные онтогенезы *Halacaridae*. У большинства видов этой группы цикл двуимфальный, протонимфа с 1 парой генитальных папилл, дейтонимфа - с 2. у *Copidognathus fabricii* (Lohmann) цикл одноимфальный, без "дейтонимфы", однако половозрелая стадия в обоих случаях имеет 3 пары генитальных папилл (Соколов, 1952). У *C. fabricii* аподерма, насколько известно, не образуется. Точно определить, происходит ли здесь выпадение стадии дейтонимфы или акселерация соматических и половых морфогенезов пока не представляется возможным.

Вторичность безгипоусного онтогенеза, при котором происходит уменьшение количества линек, принимается всеми авторами, выдвигавшими гипотезы о происхождении *Astigmata*. Гипотеза Ройтера постулирует полное исчезновение дейтонимфы из безгипоусного онтогенеза. "Исчезновение" происходит полностью, дейтонимфа не оставляет никакого следа в виде аподерм, как следовало бы ожидать по аналогии с *Parasitengona*. При образовании неподвижных (покоящихся) гипоусов, последние иногда не покидают протонимфальную шкурку, оставаясь под ее защитой. Вторичность неподвижных гипоусов, по сравнению с энтомохорными доказана (Захваткин, 1953; Houk, Осонног, 1991), и их наличие не может рассматриваться как промежуточный этап к полной редукции дейтонимфы. Согласно гипотезе Захваткина, из онтогенеза исчезает конечная стадия, при гипоусном развитии происходит добавочная линька, а при безгипоусном - рекапитуляция части предкового онтогенеза. Естественно, в этом случае, аподермы не должны появляться, что и наблюдается в действительности.

Данные сравнительной морфологии, приводившиеся А.А. Захваткиным для доказательства гомологии стадии развития и прогенеза Acaroidea, не могут использоваться по следующим причинам: 1) из-за тенденции группы к неотеении; 2) из-за “завершенности”, в смысле развития новых структур, периода онтогенеза дейтонимфа-взрослые у Astigmata. Возможно, правило Удеманса, обладающее большой консервативностью (кроме некоторых таксонов, не являющихся предками Astigmata), представляет исключение, однако это может быть доказано только после гомологизации стадий онтогенеза Astigmata, чему и посвящена данная работа.

### **Возможность сверхкомплектной линьки**

Из гипотезы А.А. Захваткина (1953) следует, что в онтогенезе Acaridae возникла, по крайней мере, одна сверхкомплектная линька.

Осуществление сверхкомплектных непостоянных линек зафиксировано у *Limnochares aquatica* (L.) (подотряд Trombidiformes, родственный с Sarcoptiformes) (Тузовский, 1987) и у аргасовых клещей (Argasidae, Parasitiformes) (Hammen, 1978). Почти аналогичный пример зарегистрирован для огневков *Diatraea grandiosella* Dyar и *Chilo suppressalis* Walker (Lepidoptera, Pyralidae), когда при неблагоприятных экологических условиях физиологически и морфологически гетероморфная гусеница, находясь в состоянии диапаузы, испытывает несколько сверхкомплектных “стационарных” линек. При благоприятных условиях “стационарные” линьки и гетероморфные гусеницы отсутствуют, а количество линек сокращается (вернее, приводится в норму). Время диапаузы и количество линек зависит от концентрации ювенильного гормона (Chippendale, Yin, 1975 – цит. по: Буров и др., 1983). На клещей аналоги ювенильного гормона действуют также как на насекомых (Saleh et al., 1976). У гипопусов усиливается склеротизация, “ускоряется” развитие некоторых органов (элементы ног, присоски, коноиды) и недоразвиваются другие (пищеварительная система, гнатосома), что может быть связано с неодинаковой чувствительностью во времени различных частей тела к действию активного вещества. Подобный эффект асинхронной дифференциации тканей отмечен при действии ювенильного гормона на *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera, Saturniidae) (Буров и др., 1983). Вероятно, появление факультативной линьки, диапаузы и гетероморфной морфологии гипопуса вызывается, как и у чешуекрылых, гормональным сдвигом. Фактор, обеспечивший развитие “прогрессивных” признаков у гипопуса, мог повлиять и на выпадение конечной стадии путем преждевременной “имагинизации”

(ускорения развития половых продуктов) тритонимфы исходного жизненного цикла, с этой точки зрения можно объяснить одновременность появления прогенеза (выпадение взрослой стадии) с образованием гипопуса, на что указывал А.А. Захваткин (1953).

### Заклучение

На настоящий момент ни гипотеза Ройтера, ни гипотеза Захваткина не могут быть сфальсифицированы. По сути, они запрещают только иной способ образования гипопуса, все связанные с этим процессы могут быть объяснены дополнительными гипотезами, в частности, прогрессирующей неотенией.

Несмотря на противоречие с принципом “экономии” количественной стороны, гипотеза Захваткина объясняет большее количество фактов без привлечения гипотез *ad hoc*, например, уменьшение сроков онтогенеза Astigmata, отсутствие аподермы при безгипопусном развитии, схожесть взрослых клещей с преимагинальными стадиями орибатид и завершение образования новых структур со стадии гипопуса. Кроме того, гипотеза учитывает аналогии среди родственных групп клещей и насекомых, у которых факультативное появление гетероморфности связано с добавочными линьками, а также филогенетические отношения Schizoglyphoidea и всех остальных Astigmata. Некоторые положения и следствия гипотезы Захваткина (1953): гипопус образовался в результате гормонального сдвига, повлекшего за собой сверхкомплектную линьку; предковый онтогенез Astigmata включал предположительно личиночную (L), 3 нимфальные стадии ( $N_1-N_2-N_3$ ) и взрослых ( $N_i$ ); гомологичный тритонимфе гипопус факультативно вклинивался между тритонимфой и взрослыми, от этого онтогенеза дивергировал онтогенез большинства Astigmata (кроме Schizoglyphoidea):  $L-N_1-N_2-N_i$  (развитие без гипопуса),  $L-N_1-H(=N_2)-N_2-N_i(=N_3)$  (развитие с гипопусом); прогенез Astigmata (кроме Schizoglyphoidea), вероятно, связан с образованием гипопуса.

Таким образом, право на существование имеют 2 конкурирующие гипотезы: А.А. Захваткина и Е. Ройтера. Окончательно решить вопрос в пользу одной из них можно только после детального изучения механизма образования гипопусов и после расшифровки онтогенеза надсем. Schizoglyphoidea. Исходя из вышесказанного, предлагается стадию, предшествующую взрослым у Astigmata, называть нейтральным термином телеонимфа.

## ЛИТЕРАТУРА

- Буров В.Н., Кожанова Н.И., Реутская О.Е.* Действие аналогов гормонов на метаморфоз, репродуктивное развитие и сезонные циклы // Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва. (Гормональная регуляция развития насекомых) Т. 64. Л.: Наука, 1983. С. 128–164.
- Вайнштейн Б.А.* Система, эволюция и филогения тромбидиформных клещей / Определитель обитающих в почве клещей: Trombidiformes. М.: Наука, 1978. С. 228–245.
- Городков К.Б.* Проблема симметрии в хорологии / Теоретические аспекты зоогеографии и систематики. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1991. Т. 234. С. 3–47.
- Захваткин А.А.* Тироглифоидные клещи Tyroglyphoidea / Фауна СССР. Паукообразные. Т. 6, вып. 1. М.-Л.: Наука, 1941. 475 с.
- Захваткин А.А.* Исследования по морфологии и постэмбриональному развитию тироглифид (Sarcoptiformes, Tyroglyphoidea) / А.А. Захваткин. Сборник научных работ. М.: Изд. Моск. ун-та, 1953. С. 19–118.
- Иванова-Казас О.М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Членистоногие. М.: Наука, 1979. 223 с.
- Климов П.Б.* Акароидные клещи Дальнего Востока России (Acariformes, Acaroidea). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: Дальнаука, 1999. 19 с.
- Кривоулицкий Д.А.* Филогения и таксономический ранг клещей / VII Акарологическое совещание. Тезисы докладов. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1999. С. 36–37.
- Павловский Е.Н., Смирнов Е.С., Дубинин В.Б., Родендорф Б.Б., Ланге А.Б., Смирнова Е.И., Буланова Захваткина Е.М.* Предисловие / А.А. Захваткин. Сборник научных работ. М.: Изд-во МГУ, 1953. С. 3–4.
- Соколов И.И.* Водяные клещи: Часть II. Halacaridae / Фауна СССР. Паукообразные. Т. 5, вып. 5. М.-Л.: Изд-во Академии Наук, 1952. 201 с.
- Ситникова Л.Г.* Семейство Tetranychidae Willmann, 1931 / Определитель обитающих в почве клещей: Sarcoptiformes. М.: Наука, 1975. С. 84–87.
- Ситникова Л.Г.* Основные направления эволюции клещей (Acari) и вопрос о их монофилии // Энтомол. обозр., 1978. Т. 67, вып. 2. С. 431–457.
- Смирнов В.С.* Педоморфоз как механизм эволюционных преобразований организмов / Современная эволюционная морфология. Киев: Наукова думка, 1991. 312 с.
- Тузовский П.В.* Морфология и постэмбриональное развитие водяных клещей. М.: Наука, 1987. 172 с.
- Chmielewski W.* Powstawanie i znaczenie stadium hypopus w życiu roztoczy z nadrodziny Acaroidea // Pr. Nauk Inst. Ochr. Rosl., 1977. Vol. 19. P. 5–94.



- Grandjean F.* Observations sur les Oribates (25 serie) // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur., 1953. 2 ser Vol. 25, № 4. P. 155 - 162.
- Grandjean F.* Considerations sur le classement des Oribates: Leur division en 6 groupes majeurs // *Acarologia*, 1969. T. 11, fasc. 1 P. 127 - 157
- Griffiths D.A.* A further systematic study of the genus *Acarus* L., 1758 (Acaridae, Acarina), with a key to species // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist). Zool., 1970. Vol. 19, № 2. P. 85 - 118.
- Griffiths D.A., Atyeo W.T., Norton R.A., Lynch C.A.* The idiosomal chaetotaxy of astigmatid mites // *J. Zool.*, 1990. Vol. 220, pt.1. P. 1 - 32.
- Hammen L. van der.* The evolution of the chelicerate life cycle // *Acta biotheoretica*, 1978. Vol 27, № 1 2. P 44 - 60.
- Hammen L. van der.* Morphology and postembryonic development of *Rhizoglyphus echinopus* (Fumouze & Robin) (Chelicerata, Actinotrichida) // *Zool. Meded.*, 1982. D. 56, № 19. P. 237 - 258.
- Houck M.A., OConnor B.M.* Ecological and evolutionary significance of phoresy in the Astigmata // *Annu. Rev. Entomol.*, 1991. Vol. 36. P. 611 - 636.
- Mahunka S.* Schizoglyphidae fam. n. and new taxa of Acaridae and Anoetidae (Acari: Acarida) // *Acta zool. Acad. sci. hung.*, 1978. T. 24, fasc. 1-2. P. 107 - 131.
- Luxton M.* Studies on the oribatid mites of a Danish beech soil 4. Developmental biology // *Pedobiologia*, 1981. Vol. 21, № 5. P. 312 - 340.
- McNamara K.J.* A guide to the nomenclature of heterochrony // *J. Paleontol.*, 1986. Vol. 60, № 1 P. 4 - 13.
- OConnor B.M.* Astigmata / Synopsis and classification of living organisms New York Mc Graw-Hill, 1982a. P 146 - 169.
- OConnor B.M.* Evolutionary ecology of astigmatid mites // *Annu. Rev. Entomol.*, 1982b. Vol 27. P. 385 - 409.
- OConnor B.M.* 1.2. Phylogenetic relationships among higher taxa in the Acariformes, with particular reference to the Astigmata / *Acarology* 6. Vol 1 Ltd. Chichester, England: Ellis Horwood, 1984. P 19 - 27
- Reuter E.R.* Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden. Mit besonderer Berücksichtigung von *Pediculopsis graminum* (E. Reuter) // *Acta Soc. Sci. fenn.*, 1909. Bd. 36, № 4. S 1 - 288.
- Saleh S.M., El-Helaly M.S., Rawash I.A., El-Gayar F.N.* Effects of the Jh-analogues altosid and altozar on the North American house-dust mite, *Dermatophagoides farinae* Hughes (Acarina, Pyroglyphidae) // *Acarologia*, 1976. T. 18, fasc 2 P 345 - 350.
- Wallace D.R.J.* Observations on hypopus development in the Acarina // *J. Insect Physiol* , 1960. Vol. 5. P 216 - 229.

ORIGIN OF ASTIGMATID MITES ONTOGENESIS  
(ACARIFORMES, ASTIGMATA)

P.B. Klimov

Institute of Biology and Pedology, Far Eastern Branch of  
Russian Academy of Science, Vladivostok, 620022, Russia

A. Zachvatkin's (1953) hypothesis of origin of Astigmata ontogenesis is analysed. This hypothesis in contrast to E. Reuter's (1909) one explains decrease of span of astigmatid mites ontogenesis, absence of apoderma in development without hypopus, resemblance of astigmatid adults with nymphal stages of oribatids, completion of new structures development from hypopus formation, phylogenetic relationships of Schizoglyphoidea and other Astigmata and analogues among related mites and insects in which facultative appearing of heteromorphs is associated with additional moults. Probably, Astigmata ontogenesis had evolved from tritonymphal life cycle of oribatid mites; ontogenesis of major lineage of Astigmata (including all known superfamilies beside Schizoglyphoidea) had developed from ontogenesis of progenetic descendant of *Schizoglyphus* lineage. The neutral term, teleonymph, for the nymphal stage, proceeding adults in Astigmata, is proposed for usage.