

УДК 576.895

О ПРОИСХОЖДЕНИИ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (PARASITIFORMES, IXODIDAE)

© 2023 г. С. А. Леонович*

Зоологический институт РАН,
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: Segei.Leonovich@zin.ru

Поступила в редакцию 27.02.2023 г.

После доработки 11.03.2023 г.

Принята к публикации 12.03.2023 г.

В статье рассматриваются различные гипотезы происхождения иксодовых клещей, переносчиков множества опасных трансмиссивных инфекционных заболеваний человека и животных, с привлечением литературных и частично собственных данных. Согласно последним молекулярно-генетическим и палеонтологическим данным, проиксодиды появились не в середине мезозоя, как считалось ранее, но скорее в середине девонского периода палеозоя. Наиболее близкой к иксодидам сестринской группой паразитиформных клещей являются клещи-голотирь (отряд Holothyrida Thon, 1905).

Ключевые слова: Ixodidae, происхождение, датировка, палеонтологические данные, органы чувств

DOI: 10.31857/S0031184723020011; **EDN:** AZSE GK

Иксодовые клещи – временные эктопаразиты позвоночных животных, облигатные гематофаги, характеризующиеся длительным питанием на хозяине. Интерес к иксодовым клещам определяется в основном тем, что они служат переносчиками множества опасных трансмиссивных заболеваний человека и животных (Балашов, 2009). Происхождение этой группы остается совершенно неясным, так как морфологически эти клещи сильно отличаются от прочих хелицеровых, обладая некоторыми чертами сходства с гамазовыми, аргасовыми клещами, клещами-сенокосцами и голотирями и образуя надотряд паразитиформных клещей. Одна из причин неясности происхождения иксодид – весьма редкие и отрывочные палеонтологические данные и отсутствие (до

последнего времени) результатов молекулярно-генетических исследований как самих иксодовых клещей, так и возможных сестринских групп. Молекулярно-генетические методы широко используются при решении вопросов филогенетических отношении внутри самой группы, практически не касаясь ее происхождения. Поэтому различные гипотезы о происхождении иксодовых клещей основывались главным образом на результатах сравнительно-морфологического анализа. Проведение такого анализа затруднено тем, что разные авторы выбирают различные морфологические структуры, а это приводит к противоречивым выводам о сестринских группах. Так, иксодовых клещей сближают с клещами-голотирами (Lehtinen, 1991; Murrel et al., 2005), нуталлиелидами (Mans et al., 2011) и даже некоторыми группами мезостигматических клещей, в частности с клещами-уроподами (Karg, Schorlemmer, 2008). Временной отрезок, в течение которого появились иксодовые клещи, сильно различается у разных авторов, причем различия составляют сотни миллионов лет, от позднего мела–кайнозоя (Филиппова, 1977), до конца палеозоя (Hoogstraal, 1978). Не существует и общих представлений относительно первичных групп хозяев иксодовых клещей. По мнению Н.А. Филипповой (1977), первичными хозяевами иксодид были мезозойские млекопитающие. По мнению Хугстрала (Hoogstraal, 1978), хозяевами проиксодид были «большие, гладкокожие рептилии». Некоторые авторы в качестве исходных прокормителей рассматривают амфибий (Jeunprakash, Ноу, 2009), По мнению Ю.С. Балашова (1989), главную роль в эволюции иксодид играли не только коэволюционные отношения иксодовых клещей и позвоночных животных, но в не меньшей мере и приспособления к определенным типам биотопов.

В данном обзоре автор поставил перед собой цель разобраться с современным состоянием вопроса о происхождении клещей и высказать свои представления об этой проблеме с привлечением литературных и частично собственных данных по строению органов чувств.

По современным представлением, иксодовые клещи (семейство Ixodidae Dugès, 1834) представляют собой семейство, относящееся к надотряду паразитиформных клещей, включающему в себя четыре основных отряда (Krantz, Walter, 2009; Beaulieu et al., 2011):

Надотряд Parasitiformes Reuter, 1909 (sensu Krantz & Walter 2009) (4 отряда)

Отряд Opilioacarida Zakhvatkin, 1952 (клещи-сенокосцы)

Отряд Holothyrida Thon, 1905 (клещи-голотиры)

Отряд Ixodida Leach, 1815

Надсемейство Ixodoidea Dugès, 1834 (3 семейства) (иксодоидные клещи)
Семейство Argasidae Koch, 1844 (4 рода, 188 видов) (аргасовые клещи)
Семейство Ixodidae Dugès, 1834 (14 родов, 682 вида) (иксодовые клещи)
Семейство Nuttalliellidae Schulze, 1935 (клещи-нуталлиелиды, 1 вид –
Nuttalliella namaqua Bedford, 1931.

Отряд Mesostigmata G. Canestrini, 1891 (мезостигматические или гамазовые клещи) (109 семейств, 11424 вида) [численные данные взяты из работы Beaulieu et al. (2011)].

По мнению многих исследователей, которое разделяет и автор, акариформные (надотряд Acariformes) и паразитиформные (надотряд Parasitiformes) клещи представляют собой две независимые группы хелицеровых членистоногих. Некоторые черты сходства объясняются конвергенцией признаков, развившихся в ходе процесса миниатюризации. Генетические исследования (молекулярная калибровка) показали, что минимальный возраст общего предка акариформных клещей относится к кембрию–ордовику (примерно 455–552 mya), в то время как происхождение надотряда паразитиформных клещей относится к более позднему периоду (карбон–пермь) (Arribas et al., 2020).

Палеонтологические данные

Палеонтологические данные, касающиеся иксодовых клещей, весьма отрывочны и немногочисленны. Объясняется это тем, что клещи сохранились в основном в янтарях (балтийском и бирманском).

Всего к настоящему времени в янтарях были обнаружены следующие виды иксодовых клещей:

Ixodes succineus Weidner, 1964 (Ixodidae), Балтийский янтарь (Третичный период, 35–50 mya) (Weidner, 1964);

Ixodes spp. Балтийский янтарь (Третичный период, 35-50 mya) (De la Fuente, 2003);

Ixodes antiquorum Chitimia-Dobler, Mans et Dunlop, 2022 (Сеноман-Альб, 94–113 mya) (Chitimia-Dobler et al., 2022);

Ixodes tertiaris Scudder, 1885 (Третичный период, олигоцен, 30 mya) (De la Fuente, 2003)

Ixodes spp. (голоцен, 11000 лет назад) Guerra et al., 2001; Guerra, 2002 (ссылки из Rocha, da Serra-Freire, 2014)

Hyalomma spp. Балтийский янтарь (Третичный период, 35–50 mya) (De la Fuente, 2003);

Cornupalpatum burmanicum Poinar et Brown, 2003 (Сеноман-Альб, 94–113 mya) (Chitimia-Dobler et al., 2022);

Deinocroton copia Chitimia-Dobler, Mans, Handsuch et Dunlop, 2022), (Сеноман-Альб, 94–113 mya) (Chitimia-Dobler et al., 2022);

Khimaira fossus Chitimia-Dobler, Mans et Dunlop, 2022) (Сеноман-Альб, 94–113 mya) (Chitimia-Dobler et al., 2022);

Amblyomma testudinis Lane & Poinar, 1986, самец (Доминиканский янтарь, Третичный период, 35–50 mya) (Lane, Poinar, 1986);

Amblyomma spp., личинка (Доминиканский янтарь, Третичный период, 15–40 mya) (Poinar, 1992);

Dermacentor reticulatus Fabricius, 1794 (Четвертичной период, плиоцен, 2–5 mya) (De la Fuente, 2003);

Amblyomma spp. (голоцен, 11000 лет назад) Guerra et al., 2001; Guerra, 2002 (ссылки из Rocha, da Serra-Freire, 2014).

Мы можем заключить из этого весьма неполного списка (к сожалению, искодовые клещи сохраняются только в янтаре), что эволюция искодовых клещей идет очень медленно (виды современного рода *Ixodes* известны примерно со 100 mya до 50 mya, а представители рода (хотя и другие виды) известны и в наше время.

На основе палеонтологических данных, имевшихся к началу 21 века, большинство исследователей считали, что искодовые клещи появились примерно в середине мезозоя. Так, по мнению де ла Фуенте (De la Fuente, 2003), основанному на ископаемом материале, имевшемся в тот период, происхождение искодовых клещей относится к меловому периоду (65–146 mya), причем основные этапы эволюции распространения этих клещей приходится на третичный период (палеоген, неоген и часть антропогена).

Однако полученные в последнее время палеонтологические данные категорически не согласуются с такими представлениями. Так, недавно в бирманском янтаре были обнаружены представители современных родов искодовых клещей (Chitimia-Dobler et al., 2022), в частности, *Ixodes antiquorum* Chitimia-Dobler, Mans et Dunlop, 2022, старейший из ископаемых видов рода *Ixodes* (Prostriata), а также представители описанных вымерших семейств Deinocrotonidae (*Cornupalpatum burmanicum* Poinar et Brown, 2003 *Deinocroton copia* Chitimia-Dobler, Mans, Handsuch et Dunlop, 2022) и

вновь описанного вымершего семейства Khimairidae (*Khimaira fossus*), датируемых как Сеноманский-Альбский ярусы на границе верхнего и нижнего мела (94-113 mya). Т.е. в этот период уже существовали представители как Prostriata, так и Metastriata (Chitimia-Dobler et al., 2022), включая представителя рецентного рода *Ixodes*. Иными словами, предполагаемый период происхождения иксодовых клещей совпадает с существованием рецентного рода *Ixodes*, чего, конечно же, быть никак не может.

Молекулярно-генетические данные также заставляют относить происхождение иксодовых клещей не к середине мезозоя, а к более раннему периоду. Так, на основании результатов исследования митохондриальной ДНК у представителей 25 таксонов хелицерат, было показано, что расхождение эволюционных стволов пауков, скорпионов, клещей (mites, т.е. кроме иксодоидных) и иксодоидных клещей (ticks) произошло в конце палеозоя, т.е. значительно ранее, чем считалось согласно ранним палеонтологическим находкам (Jeyaprakash, Hoy, 2009). Это хорошо согласуется с последними палеонтологическими находками.

Согласно представлениям группы авторов-палеонтологов (Chitimia-Dobler et al., 2022), основанных на находках представителей родов *Ixodes*, *Amblyomma* и *Haemaphysalis* (находки датируются ими как примерно 100 mya) в Бирманском янтаре, возникновение группы, которая впоследствии разделилась на иксодовых и аргасовых клещей, произошло в период с середины пермского периода палеозоя до раннего юрского периода мезозоя (273 и 192 mya).

Таким образом, согласно последним палеонтологическим и молекулярным данным, происхождение предков иксодовых клещей наиболее вероятно относится не к середине мезозоя, как считалось ранее, а скорее к середине пермского периода (примерно 250 mya).

Отсюда следует неожиданный вывод – первыми хозяевами проиксодид никак не могли быть млекопитающие, которых в данный период просто не существовало.

С точки зрения автора, проблема первичных хозяев проиксодид не так важна, как это представлялось многим авторам. На мой взгляд, наиболее обоснованной является экологическая гипотеза Ю.С. Балашова (1989, 1998) о слабых коэволюционных паразито-хозяинных связях на ранних этапах формирования иксодовых клещей и о приспособлении проиксодид не к конкретным хозяевам, а скорее к конкретным биотопам. В этих биотопах круг хозяев определяется теми животными, которые здесь обитают. Тесные паразито-хозяинные связи иксодовых клещей с конкретными группами наземных позвоночных, видимо, формировались позднее. По мнению некоторых

авторов, первичными хозяевами проиксодид (а также аргасовых клещей (*Argasidae*) и клещей-нуталлиелид (*Nittalielidae*), образующих общую кладу среди *Parasitiformes*), могли быть девонские лабиринтодонтные амфибии (Mans et al., 2012).

Родственные группы

Отряд *Mesostigmata* G. Canestrini, 1891

В ранних работах (Baker, Wharton, 1952) иксодовых и мезостигматических клещей рассматривали в качестве родственных групп (Рис. 1*Ba*); в настоящее время (Klompen, 2010) эти взгляды признаются устаревшими и не соответствующими современным генетическим и морфологическим данным.

Отряд *Mesostigmata*, подотряд *Uropodina*

Некоторые авторы выделяют среди мезостигматических клещей группу клещей-уропод, рассматривая их в качестве группы, наиболее близкой к иксодовым клещам (Karg, Schorlemmer, 2008).

Уроподы – мелкие клещи (менее 2 мм). Для большинства представителей характерны редукция хетотаксии ног и щупалец, вытянутые хелицеры с относительно маленькими терминальными пальцами. Форма тела округлая или овальная, выпуклая. Дорзальный щит цельный, твёрдый. Внешне похожи на микроскопических черепях или божьих коровок. Обитают в почве, навозе, муравейниках, лесной подстилке. Питание разнообразно (свободноживущие хищники, детритофаги, фитофаги, паразиты).

Карг и Шорлеммер (Karg, Schorlemmer, 2008) сближают иксодовых клещей с клещами-уроподами (*Uropodina*) (Рис. 1*A*) на основании некоторых выделенных ими синапоморфий, таких как расположение щетинок на пигидиальном щитке личинок уропод и личинок иксодид (при этом пигидиальный щит у последних отсутствует, а наличие этих щетинок трактуется как остаток щитка), наличие перигенитальных бороздок, наличие анальных щетинок у всех фаз развития иксодид и у дейтонимф уропод. На основании подобных морфологических признаков авторы разделяют паразитиформных клещей на три основные группы: *Antennophorina* (включающей *Trigynopsida* и *Sejides*), *Margotrichina* (включающей родственные группы *Ixodida* и *Uropodina*) и отдельная группа остальных гамазовых клещей (Рис. 1*A*).

Однако родство уроподин и иксодовых клещей опровергается молекулярно-генетическими исследованиями (Klompen et al., 2007). Исследования митогенома показали, что мезостигматические (гамазовые) клещи и иксодовые клещи представляют собой монофилетические группы, хотя и близкие, но не объединяемые в общую

группу (Xin-Chao Van et al., 2022). Кроме того, выделяемые авторами морфологические признаки не входят в перечень устойчивых структур, позволяющих сравнивать ларвальную морфологию иксодовых клещей (Klompren et al., 1996). Мелкие размеры, в значительной степени специализированный внешний облик и тип питания также не позволяют считать уроподин сестринской группой иксодид.

Таким образом, мезостигматические (гамазовые) клещи, в том числе клещи-уроподы, никак не могут быть группой, родственной проиксодидам.

Отряд *Opilioacarida* Zakhvatkin, 1952 (клещи-сенокосцы)

Небольшого размера (1–3 мм) клещи, головной и грудной отделы слиты в головогрудь, брюшко сохраняет внешнюю сегментацию. Имеются две или даже три пары глаз. Ноги тонкие и длинные, придают клещам сходство с сенокосцами (*Opiliones*). Питаются твердой пищей, хищники или сапрофаги. Старейшая палеонтологическая находка *Opilioacarida* (*Opilioacarus groehni* Dunlop et Bernardi, 2014) датируется сеноманским ярусом верхнего мела (Dunlop, Bernardi, 2014).

Клещи-голотиры (отряд *Holothyridae*, надотряд *Parasitiformes*)

Относительно крупные (до 7 мм) медлительные клещи, обитатели влажной лесной подстилки. Исследования гена малой субъединицы рибосомальной РНК показали, что *Opilioacariformes* являются сестринской группой по отношению к группе *Ixodida–Holothyrida*, а не *Ixodida–Mesostigmata–Holothyrida* (Murrell et al., 2005).

Согласно работам Lehtinen (1991); *d* – Murrell et al. (2005), именно голотиры являются наиболее близкой к иксодовым клещам группой паразитиформных клещей (Рис. 1*Bc*, 1*Cd*)

Рассмотрим подробнее эти родственные группы с точки зрения их возможной близости к предковой форме иксодид.

На взгляд автора, важную роль в анализе филогенетических связей может играть строение сенсорных систем.

Нет никаких сомнений, что предки иксодовых клещей в течение длительного времени обитали в почве, а еще ранее – на ее поверхности. Глаза иксодовых клещей обладают уникальной ультраструктурной чертой, не встречающейся более ни в одной из групп членистоногих (Eakin, 1979). Микроворсинки фоторецепторных клеток, формирующие их рабдомеры, ориентированы не поперечно продольной оси, как это типично для всех артропод, а параллельно этой оси, причем это характерно для всех фаз развития изученных в этом отношении иксодовых клещей. Такое строение выявлено и в фоторецепторных клетках, обнаруженных под гиподермой «безглазых» видов клещей в тех местах, где находятся глаза у видов «глазастых» (Леонович, 2005).

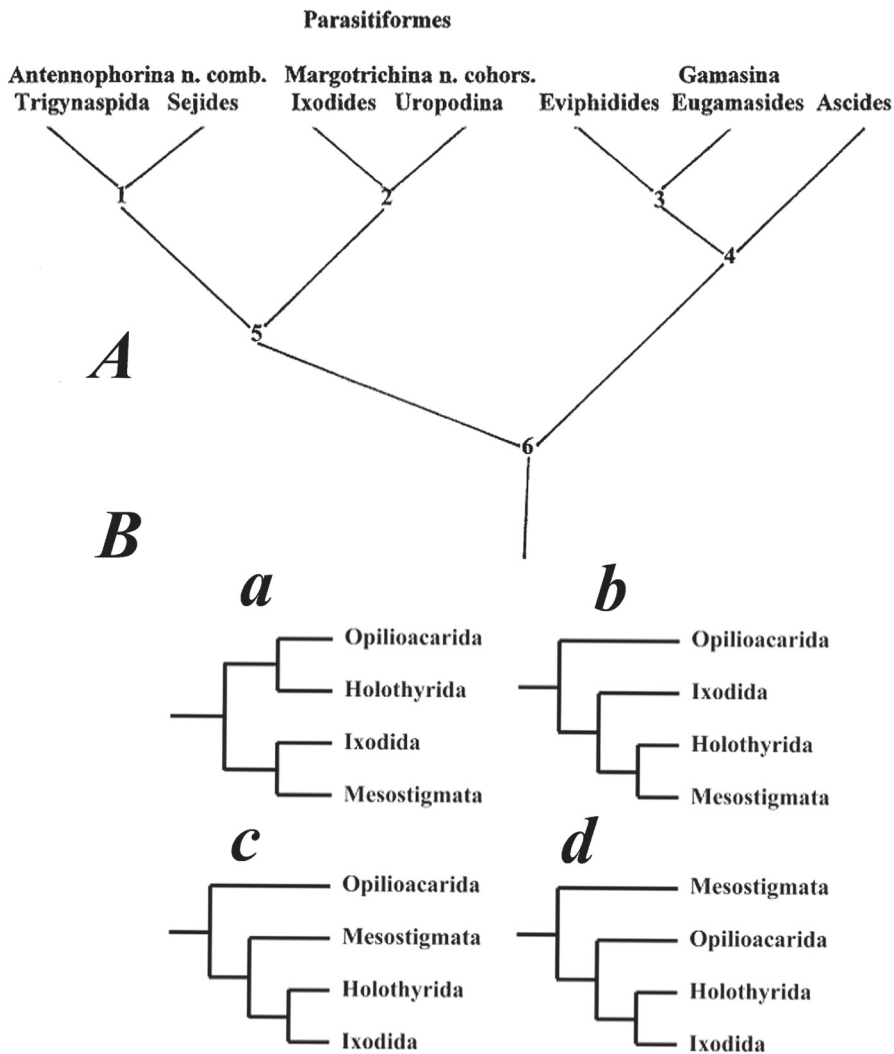


Рисунок 1. Филогенетические отношения между различными группами клещей согласно: *A* – Karg, Schorlemmer, 2008; *B* – другим авторам (*a* – Baker, Wharton, 1952, *b* – Norton et al., 1993, *c* – Lehtinen, 1991, *d* – Murrell et al., 2005).
 Схема приведена по: Klompen, 2010.

Figure 1. Phylogenetic relations between different groups of mites according to: *A* – Karg, Schorlemmer, 2008; *B* – to other authors (*a* – Baker, Wharton, 1952; *b* – Norton et al., 1993; *c* – Lehtinen, 1991; *d* – Murrell et al., 2005).
 Scheme from Klompen, 2010.

Если бы глаза иксодид развились у них изначально, этот феномен невозможно было бы объяснить. Единственное приемлемое объяснение заключается в том, что у предков проиксодид глаза имелись, но потом исчезли за десятки миллионов лет обитания в почве и подстилке. Когда же проиксодиды вышли на поверхность, глаза появились *de novo*. Таким образом, глаза иксодовых клещей не были унаследованы от гипотетических предков, а возникли *de novo*, обладая идентичной функцией, но принципиально отличаясь морфологически, в соответствии с принципом Долло (Dollo, 1893). Современные же «безглазые» виды (роды *Ixodes*, *Haemaphysalis*) утратили глаза уже вторично. Точнее, не утратили, а сохранили их остатки в рудиментарном виде (Леонович, 2005). Таким образом, как проиксодид, так и группы, родственные проиксодидам, следует искать среди безглазых обитателей почвы или среди клещей, структура глаз которых идентична таковой иксодовых клещей. Это сразу же исключает *Orilioacarina*, обладающих двумя, а то и тремя парами глаз обычного для членистоногих строения (Kaiser, Alberti, 1991). У мезостигматических (гамазовых) клещей и клещей-голотир глаз нет.

Иксодовые клещи, точнее все иксодоидные клещи (Ixodoidea), обладают уникальным рецепторным образованием – органом Галлера, который не встречается больше ни в одной группе клещей. Этот орган типичен как для иксодид, так и для аргазид, причем, несмотря на все различия, и у тех и у других обладает общими чертами строения. Орган Галлера – сложный полифункциональный орган чувств, расположенный на тарзальных члениках передних конечностей. Главная часть органа Галлера – капсула, более или менее глубокая ямка, в которой обнаруживаются пористые кутикулярные волоски обонятельных сенсилл (Леонович, 1977, 1978, 1980). Капсула может быть открытой (у части представителей рода *Ixodes* (Leonovich, 2020) или закрытой (все остальные роды *Prostriata* и все виды аргасовых клещей) (Leonovich, 2021). Кроме ольфакторных сенсилл, на дне капсулы располагаются несенсорные выросты сложной формы, так называемые плеоморфы (*Dermacentor*, *Rhipicephalus*, *Hyalomma*) (Леонович, 2005). У представителей подсемейства *Ixodinae* (род *Ixodes*) плеоморфы отсутствуют, у аргасовых клещей могут формировать крышку капсулы (Леонович, 1980). Перед капсулой (иногда также в ямке) располагается передняя группа сенсилл, содержащая термо- и гигрорецепторные сенсиллы (Леонович, 2005).

Основной морфологической чертой строения органа Галлера является группа обонятельных сенсилл, погруженная в ямку на дорсальной стороне переднего тарзуса. Такая ямка, открытая или закрытая крышкой капсулы, имеется у всех без исключения иксодоидных клещей, включая иксодовых (*Ixodidae*).

Рассматривая строение рецепторов на тарзальных члениках передних ног у Ixodidae, Gamasina, Uropodina, Opilioacarina и Holothyrida, можно заметить, что у представителей Gamasina, Uropodina и Opilioacarina (Рис. 2) тарзальный рецепторный комплекс представляет собой скопление сенсилл на дорсальной поверхности переднего тарзуса, причем обращает на себя внимание явное сходство этого образования у опилиоакаран (Рис. 2А), уроподин (Рис. 2В) и гамазовых клещей (Mesostigmata) (Рис. 2С, 2D). К сожалению, если рецепторные комплексы гамазовых клещей исследованы методами электронной микроскопии, позволяющими четко выявлять модальность (Леонович, 1984, 1989), то опилиоакарины и уроподы в этом отношении не исследованы. Однако даже по данным световой микроскопии видно, что, как у гамазид, так и у уропод и клещей-сенокосцев, обонятельные сенсиллы (на Рис. 2С и 2D) волоски таких сенсилл покрыты точками, обозначающими поры – характернейшую черту обонятельных сенсилл) не собраны в общую компактную группу и не погружены в ямку.

В то же время, именно это явление мы наблюдаем в комплексах тарзальных сенсилл клещей-голотир (Рис. 3А-3С). Обратим внимание на очевидное сходство «Галлеро-подобных» органов клещей-голотир разных видов (*Hammenius (Leiothyrus) holthuisi* Hammen, 1983 (Рис. 3А), *Australothyrus ocellatus* Hammen, 1983 (Рис. 3В) и *Holothyrus coccinella* Gervais, 1842 (Рис. 3С) с органами Галлера некоторых видов иксодовых клещей, обладающих открытой капсулой (Рис. 3D). Отметим, что никакого функционального значения такое «погружение» сенсилл в ямку у клещей-голотир явно не имеет. У иксодовых клещей форма ямки, форма крышки (если имеется) и ряд других структур никак не связаны ни с местообитанием (нидиколия или обитание на пастбище), ни с увлажненностью биотопа, ни с другими эколого-этологическими факторами, но отражает исключительно филогенетические отношения (Leonovich, 2020, 2021).

Таким образом, и строение сенсорной системы указывает на клещей-голотир как на наиболее близкую к иксодовым клещам группу.

Вызывает интерес и тип питания проиксодид. Очевидно, что питание твердой пищей и питание жидкостями приводит к развитию совершенно разных морфологических приспособлений ротовых органов. Перестройка клещнеобразных хелицер, характерных для клещей, питающихся твердой пищей, в сосущий ротовой аппарат представляется крайне маловероятной. Поэтому наиболее вероятно проиксодиды должны были быть преадаптированы к кровососанию, т.е. к высасыванию жидкого

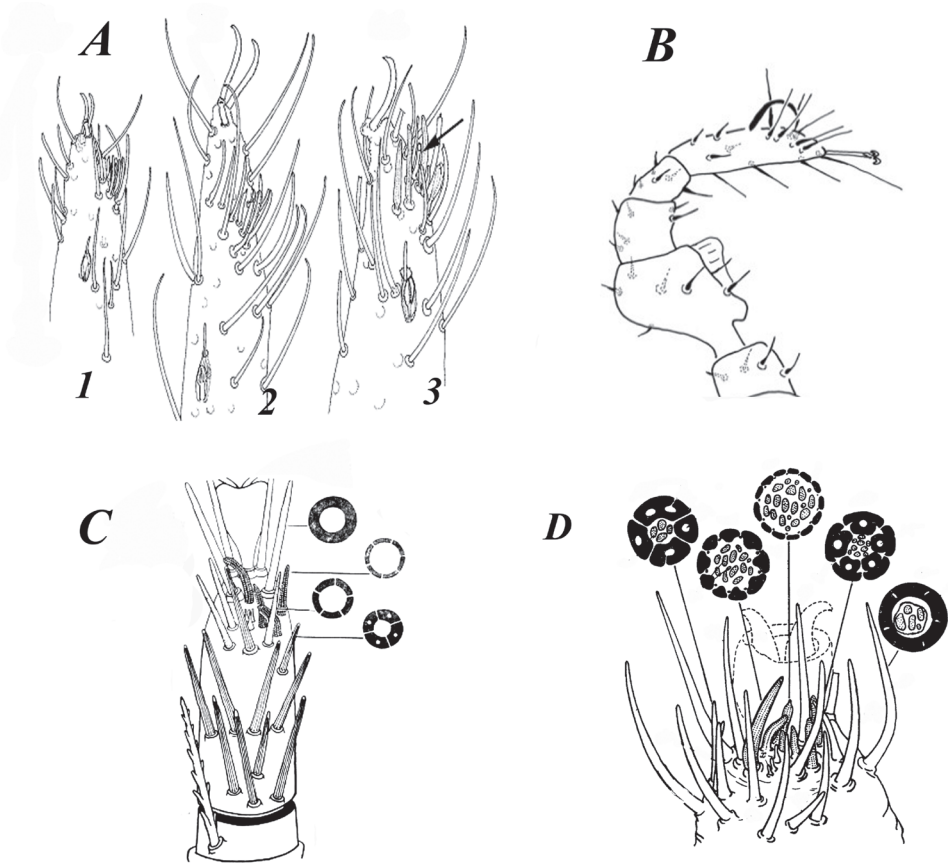


Рисунок 2. Тарзальный рецепторный орган некоторых видов паразитиформных клещей: *A* – Opilioacaridae, *B* – Uropodida, *C–D* – Gamasina.

A – тарзальный членик передней лапки *Caribecarus armasi* Vázquez & Klompen, 2009 (*1* – протонимфа, *2* – самка) и самки *Neocarus siankaanensis* Vazquez & Klompen, 2002 (*3*) (по: Vázquez, Klompen, 2009).

B – тарзальный членик *Urobovella sugiyamai* Hiramatsu, 1979 (по: Hiromatsu, 1983).

C – тарзальный рецепторный комплекс клеща *Haemogamasus ambulans* Thorell, 1872 (Mesostigmata) (по: Леонович, 1984) .

D – тарзальный рецепторный комплекс клеща *Hirstionyssus criceti* Sulzer, 1774 (Mesostigmata) по данным электронной микроскопии, показывающим тонкое внутреннее строение всех типов сенсилл (по: Леонович, 1985).

Figure 2. Tarsal receptor complex in some species of mites:

A – Opilioacaridae, *B* – Uropodida, *C–D* – Gamasina.

A – foreleg tarsal segment of *Caribecarus armasi* Vázquez & Klompen, 2009:

(*1* – protonymph, *2* – female); female of *Neocarus siankaanensis* Vazquez & Klompen, 2002 (*3*) (from: Vázquez, Klompen, 2009).

B – tarsal segment of *Urobovella sugiyamai* Hiramatsu, 1979 (from: Hiromatsu, 1983).

C – tarsal receptor complex of *Haemogamasus ambulans* Thorell, 1872 (Mesostigmata) (from: Leonovich, 1984).

D – tarsal receptor complex of *Hirstionyssus criceti* Sulzer, 1774 (Mesostigmata) (from: Leonovich, 1989).

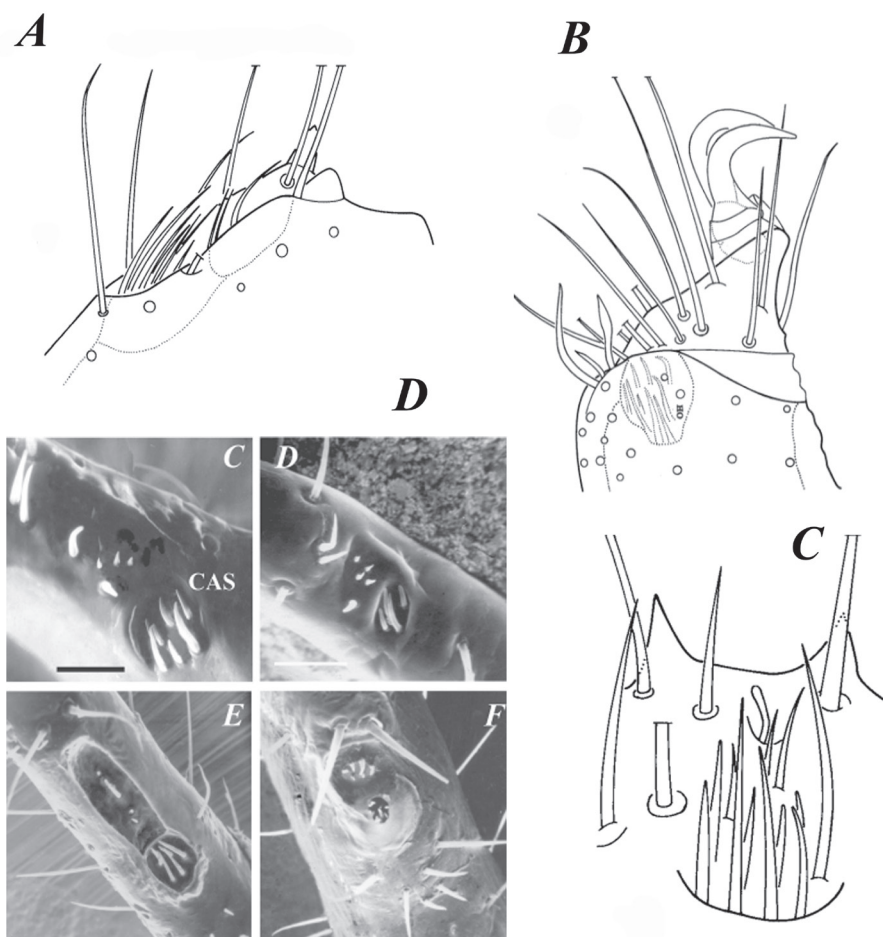


Рисунок 3. Тарзальные рецепторы («орган Галлера») клещей-голотир (Holothyrida) (A–C) и настоящий орган Галлера иксодовых клещей (Ixodidae, Ixodinae) (D).

A – *Hammenius (Leiothyurus) holthuisi* Hammen, 1983 (правая нога самца) (по: van der Hammen, 1983). B – *Australothyurus ocellatus* Hammen, 1983 (по: van der Hammen, 1983). C – *Holothyurus coccinella* Gervais, 1842 (по: van der Hammen, 1983). D – орган Галлера некоторых видов рода *Ixodes* (по: Leonovich, 2020); C – *I. uriae*, самка; D – *I. uriae*, личинка; E – *I. vespertilionis*, самка; F – *I. ovatus*, самка. Масштабная линейка, мкм: A, B – 30; C, D – 30; E, F – 50.

Figure 3. Tarsal receptors («Haller's organ») in holothyrid mites (Holothyrida) (A–C) and the real Haller's organ of some ixodid ticks (Ixodidae, Ixodinae) (D).

A – *Hammenius (Leiothyurus) holthuisi* Hammen, 1983 (male right leg) (from van der Hammen, 1983). B – *Australothyurus ocellatus* Hammen, 1983 (from van der Hammen, 1983). C – *Holothyurus coccinella* Gervais, 1842 (from van der Hammen, 1983). D – Haller's organ in some species of the genus *Ixodes* (from Leonovich, 2020); C – *I. uriae*, female; D – *I. uriae*, larva; E – *I. vespertilionis*, female; F – *I. ovatus*, female. Scale (µm): A, B – 30; C, D – 30; E, F – 50.

содержимого и при этом не должны были испытывать сопротивления жестких покровов. Те, кто к этому приспособился, не испытывают необходимости в изменении своих адаптаций.

Исследование пищевого поведения в лабораторных условиях у 3 видов клещей-голотир рода *Allothyrus* (Parasitiformes: Holothyrida: Allothyridae) (Walter, Proctor, 1998) показало, что клещи-голотиры – это падальщики, способные поглощать (высасывать) только жидкую пищу. Они пренебрегали живыми членистоногими, улитками (моллюсками), нематодами и аннелидами, но мертвые членистоногие служили прекрасной пищей и прокармливали нимф и взрослых клещей в течение нескольких месяцев. Эти же авторы изучали пищевое поведение ряда древних Mesostigmata (Sejina, представители родов *Sejus* и *Uropodella*; Uropodina, *Polyaspis* sp. и *Cercomegistina*). Оказалось, что все эти клещи были агрессивными хищниками, высасывавшими мелких беспозвоночных и игнорировавшими мертвых животных. В кишечнике ряда видов *Asternolaelaps* (Sejina) были обнаружены твердые частицы грибов и мелких членистоногих. Очень похожая ситуация наблюдалась у клещей-сенокосцев (неопределенные до вида *Opilioacarida* из Австралии). Все эти клещи поглощали исключительно твердую пищу. Таким образом, согласно представлению авторов, питание исключительно жидкой пищей является общей (объединяющей) особенностью для трех групп паразитиформных клещей (Holothyrida, Ixodida и части Mesostigmata) (Walter, Proctor, 1998).

Таким образом, и тип питания указывает на клещей-голотир как на наиболее близкую к проиксодидам группу паразитиформных клещей.

Как же могли выглядеть клещи-проиксодиды? Можно выдвинуть гипотезу, что это были относительно крупные (5–7 мм) почвенные клещи-сапрофаги, которые высасывали гемолимфу мертвых членистоногих и несколько напоминали рецентных Holothyrida. Хищничество требует высокой подвижности, в то время как малоподвижные клещи-сапрофаги имели больше шансов перейти к прокалыванию покровов крупных и также малоподвижных палеозойских амфибий. Становление паразитизма, скорее всего, произошло еще на стадии общих предков, позднее разделившихся на три родственных ствола (Ixodidae, Argasidae, Nuttalielidae). На ранних этапах становления группы основную роль играло приспособление к обитанию в определенной среде (влажные жаркие биотопы, верхний слой почвы и подстилка), а не приспособление к определенным хозяевам, что, видимо, способствовало становлению полифагии проиксодид. Козволюционные паразито-хозяинные связи развились значительно позднее, в середине мезозоя и в кайнозой.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по Государственному заданию «Разнообразие паразитарных систем, адаптаций и путей эволюции паразитов» (номер темы: АААА-А19-119020690109-2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балашов Ю.С. 1989. Козволюция иксодовых клещей и наземных позвоночных. *Паразитология* 23 (6): 457–468. [Balashov Yu.S. 1989. Coevolution of ixodid ticks and terrestrial vertebrates. *Parazitologiya* 23 (6): 457–468. (in Russian)].
- Балашов Ю.С. 1998. Иксодовые клещи – паразиты и переносчики инфекций. СПб., Наука, 287 с. [Balashov Yu.S. 1998. Ixodid ticks – parasites and vectors of infections. St. Petersburg, Nauka, 287 pp. (in Russian)].
- Балашов Ю.С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб., Наука, 358 с. [Balashov Yu.S. 2007. Parasitism of acarines and insects on terrestrial vertebrates. SPb., Nauka, 358 pp. (in Russian)].
- Леонович С.А. 1977. Электронно-микроскопическое исследование органа Галлера клеща *Ixodes persulcatus* (Ixodidae). *Паразитология* 11 (4): 340–347. [Leonovich S.A. 1977. Electron microscopy studies of Haller's organ of the tick *Ixodes persulcatus* (Ixodidae). *Parazitologiya* 11 (4): 340–347. (in Russian)].
- Леонович С.А. 1978. Тонкое строение органа Галлера иксодового клеща *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et E. Sch. (Parasitiformes, Ixodidae, Amblyomminae). *Энтомологическое обозрение* 57 (1): 221–226. [Leonovich S.A. 1978. The fine structure of the Haller's organ in the ixodid tick *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et E. Sch. (Parasitiformes, Ixodidae, Amblyomminae). *Entomologicheskoe obozrenie* 57 (1): 221–226. (in Russian)].
- Леонович С.А. 1980. Ультраструктурные исследования органа Галлера аргасовых клещей *Ornithodoros moubata* и *Alveonassus lahorensis* (Argasidae). *Паразитология* 14 (5): 376–385. [Leonovich S.A. 1980. Fine structural investigation of Haller's organ in argasid ticks *Ornithodoros moubata* and *Alveonassus lahorensis* (Argasidae). *Parazitologiya* 14 (5): 376–385. (in Russian)].
- Леонович С.А. 1984. Тарзальные рецепторные комплексы гамазовых клещей семейства Haemogamasidae. *Паразитология* 18 (6): 451–458. [Leonovich S.A. 1984. Tarsal receptor complexes of gamasid mites of the family Haemogamasidae. *Parazitologiya* 18 (6): 451–458. (in Russian)].
- Леонович С.А. 1985. Ультраструктурное исследование тарзального рецепторного комплекса гамазового клеща *Hirstionyssus criceti* (Hirstionyssidae). *Паразитология* 19 (6): 456–463. [Leonovich S.A. 1985. Fine structural investigation of tarsal receptor complex in gamasid mite *Hirstionyssus criceti* (Hirstionyssidae). *Parazitologiya* 19 (6): 456–463. (in Russian)].
- Леонович С.А. 1989. Тарзальный рецепторный комплекс и систематика гамазовых клещей (Parasitiformes, Mesostigmata, Gamasina). *Паразитология* 23 (6): 469–479. [Leonovich S.A. 1989. Tarsal receptory complex and systematics of gamasid mites (Parasitiformes, Mesostigmata, Gamasina). *Parazitologiya* 23 (6): 469–479. (in Russian)].
- Леонович С.А. 2005. Сенсорные системы паразитических клещей. СПб.: Наука, 236 с. [Leonovich S.A. Sensory systems of parasitic ticks and mites. SPb, Nauka, 236 p. (in Russian)].

- Филиппова Н.А. 1977. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae Фауна СССР. Новая серия, № 114. Паукообразные. Т. 4. Вып. 4. Ленинград, Наука. [Filippova N.A. 1977. Ixodovye kleshchi podsemeystva Ixodinae. Fauna SSSR, Novaya seriya, 114, Paukoobraznye, Vol. 3, № 4, Leningrad, Nauka. (In Russian)].
- Arribas P., Andújar C., Moraza M.L., Linard B., Emerson B.C., Vogler A.P. 2020. Mitochondrial metagenomics reveals the ancient origin and phylodiversity of soil mites and provides a phylogeny of the Acari. *Molecular Biology and Evolution* 37 (3): 683–694. <https://doi.org/10.1093/molbev/msz255>
- Baker E.W., Wharton G.W. 1952. An introduction to Acarology. New York, Macmillan Company, 465 pp.
- Beaulieu F., Dowling A.P.G., Klompen H., de Moraes G.J., Evans D. 2011. Superorder Parasitiformes Reuter, 1909. In: Zhang Z.-Q. (Ed.). *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. *Zootaxa* 3148. <https://doi.org/10.11646/ZOOTAXA.3148.1.23>
- Chitimia-Dobler L., Mans B.J., Handschuh S., Dunlop J.A. 2022. A remarkable assemblage of ticks from mid-Cretaceous Burmese amber. *Parasitology* 149 (6): 820–830. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0031182022000269>
- De la Fuente J. 2003. The fossil record and the origin of ticks (Acari: Parasitiformes: Ixodida). *Experimental & Applied Acarology* 30: 331–344.
- Dunlop J.A., Bernardi L.F.O. An opilioacarid mite in Cretaceous Burmese amber. *The Science of Nature* 101 (9): 759–763. DOI: 10.1007/s00114-014-1212-0
- Eakin R.M. 1979. Evolutionary significance of photoreceptors in retrospect. *American Zoologist* 19: 647–653.
- Hiramatsu N. 1983. Mannchen von drei bekannten Arten und eine neue *Discourella*-Art von Uropodidae aus Japan. *Acta arachnologica* 32: 15–26.
- Hoogstraal H. 1978. Biology of ticks. In: *Tick borne diseases and their vectors*. Ed. J.K.H. Wilde. Proc. Internat. Conf., Edinburgh, September–October, University of Edinburgh, Centre for tropical veterinary medicine, Edinburgh, 3–14.
- Jeyaprakash A., Hoy M.J. 2009. First divergence time estimate of spiders, scorpions, mites and ticks (subphylum: Chelicerata) inferred from mitochondrial phylogeny. *Experimental and Applied Acarology* 17: 1–18. <https://doi.org/10.1007/s10493-008-9203-5>
- Kaiser T., Alberti G. 1991. The fine structure of the lateral eyes of *Neocarus texanus* Chamberlin and Mulaik, 1942 (Opilioacarida, Acari, Arachnida, Chelicerata). *Protoplasma* 163: 19–33.
- Karg W., Schorlemmer A. 2008. Origin and classification of the Ixodides (ticks) within the Parasitiformes Reuter 1909 (Acarina). *Acarologia* 48 (3–4): 123–134.
- Klompen H. 2010. Holothyrids and ticks: new insights from larval morphology and DNA sequencing, with the description of a new species of *Diplothyris* (Parasitiformes: Neothyridae). *Acarologia* 50 (2): 269–285. DOI: 10.1051/acarologia/20101970
- Klompen H., Lekveishvili M., Black IV W.C. 2007. Phylogeny of parasitiform mites (Acari) based on rRNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43 (3): 936–951. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.10.024>
- Klompen J.S.H., Keirans J.E., Filippova N.A., Oliver Jr. J.H. 1996. Idiosomal lyrifissures, setae, and small glands as taxonomic characters and potential indicators of ancestral segmentation patterns in larval Ixodidae (Acari: Ixodida). *International Journal of Acarology* 22: 113–134. <https://doi.org/10.1080/01647959608684086>
- Krantz G.W., Walter D.E. (Eds) 2009. *A Manual of Acarology*. 3rd Edition. Texas Tech University Press, Lubbock, 807 pp.

- Lane R.S., Poinar Jr. G. 1986. First fossil tick (Acari: Ixodidae) in New World amber. *International Journal of Acarology* 12: 75–78.
- Lehtinen P.T. 1991. Phylogeny and zoogeography of the Holothyrida. In: Dusbábek F., Bukva V. (Eds). *Modern Acarology*, Vol. II. The Hague, SPB Academic Press, 101–113.
- Leonovich S.A. 2020. Structure of Haller's Organ and Taxonomy of Hard Ticks of the Subfamily Ixodinae (Family Ixodidae). *Entomological Review* 100 (9): 1387–1401. DOI: 10.1134/S0013873820090122
- Leonovich S.A. 2021. Structure of Haller's Organ and Taxonomy of Hard Ticks of the Subfamily Amblyomminae (Family Ixodidae). *Entomological Review* 101 (5): 709–724. DOI: 10.1134/S0013873821050110
- Mans B., de Klerk D.D., Pienaar R., de Castro M.D., Latif A. 2012. The mitochondrial genomes of *Nuttalliella namaqua* (Ixodoidea: Nuttallielidae) and *Argas africanus* (Ixodoidea: Argasidae): estimation of divergence dates for the major tick lineages and reconstruction of ancestral blood-feeding characters. *PLoS ONE* DOI: 10.1371/journal.pone.0049461
- Mans B.J., de Klerk D., Pienaar R., Latif A.A. 2011. *Nuttalliella namaqua*: A living fossil and closest relative to the ancestral tick lineage: implications for the evolution of blood-feeding in ticks. *PLoS ONE* 6 (8): e23675. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023675>
- Murrell A., Dobson S.J., Walter D.E., Campbell N.J.H., Shao R., Barker S.C. 2005. Relationships among the three major lineages of the Acari (Arthropoda: Arachnida) inferred from small subunit rRNA: paraphyly of the Parasitiformes with respect to the Opilioacariformes and relative rates of nucleotide substitution. *Invertebrate Systematics* 19: 383–389.
- Norton R.A., Kethley J.B., Johnston D.E., O'Connor B.M. 1993. Phylogenetic perspectives on genetic systems and reproductive modes of mites. In: Wrensch D.L., Ebbert M.A. (Eds). *Evolution and diversity of sex ratio in insects and mites*. New York, Chapman & Hall, 8–99.
- Poinar Jr., G.O. 1992. *Life in amber*. Palo Alto: Stanford University Press.
- Rocha G.C. da, da Serra-Freire N.M. 2014. Mites, Ticks, and Paleoparasitology. In Ferreira L.F., Reinhard K.J., Araújo A. (Editors). *Foundations of Paleoparasitology* [online]. Rio de Janeiro, Editora FIOCRUZ, 462 pp. doi: 10.7476/9788575415986
- Van der Hammen L. 1983. New notes on Holothyrida (Anactinotrichid mites). *Zoologische Verhandelingen* 207 (1): 1–48.
- Vázquez M.M., Klompen H. 2009. New species of New World Opilioacaridae (Acari: Parasitiformes) with the description of a new genus from the Caribbean region. *Zootaxa* 2061 (1): 3. DOI: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2061.1>
- Walter D.E., Proctor H.C. 1998 Feeding behaviour and phylogeny: observations on early derivative. *Acari. Experimental & Applied Acarology* 22: 39–50.
- Weidner H. 1964. Eine Zecke, *Ixodes succineus* sp. n., im Baltischen Bernstein. *Veroff Uberseemuseum, Bremen* 3: 143–151.
- Xin-Chao Ban, Zi-Kai Shao, Li-Jun Wu, Jing-Tao Sun, Xiao-Feng Xue 2022. Highly diversified mitochondrial genomes provide new evidence for interordinal relationships in the Arachnida. *Cladistics* 38 (4): 452–464. <https://doi.org/10.1111/cla.12504>

ON THE ORIGIN OF IXODID TICKS
(PARASITIFORMES, IXODIDAE)

S. A. Leonovich

Keywords: Ixodidae, origin, dating, paleontological data, sense organs

SUMMARY

Different hypotheses on the origin of ixodid ticks, vectors of numerous dangerous transmissible diseases of humans and animals are analyzed basing on literary and partly own data. According to latest molecular-genetic and paleontological data, pro-ixodid ticks appeared not in mid-Mesozoic, as it was believed earlier, but most likely in the middle of Devonian. Among Parasitiformes, mites of the order Holothyrida Thon, 1905 form the most closely related to Ixodidae sister group.