

УДК 595.429.2

**АДАПТИВНАЯ РАДИАЦИЯ ЧЕТЫРЕХНОГИХ КЛЕЩЕЙ  
СЕМ. PHYTOPTIDAE (ACARIFORMES, ERIOPHYOIDEA)  
НА ДВУДОЛЬНЫХ: ПАРАЗИТО-ХОЗЯИННЫЕ СВЯЗИ  
И СПОСОБНОСТЬ К ИНДУКЦИИ ГАЛЛОГЕНЕЗА**

© 2020 г. С. И. Сухарева, <sup>1\*</sup> Ф. Е. Четвериков <sup>2\*\*</sup>

<sup>1</sup> Санкт-Петербургский государственный университет  
Университетская наб., 7–9, С.-Петербург, 199034 Россия

\* e-mail: s\_sukhareva@mail.ru

<sup>2</sup> Зоологический институт РАН

Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия

\*\* e-mail: philipp-chetverikov@yandex.ru

Поступила 14.07.2020 г.

После доработки 2.08.2020 г.

Принята к публикации 2.08.2020 г.

Четырехногие клещи сем. Phytoptidae представлены на двудольных 31 видом двух подсемейств: Phytoptinae (1 род, 19 видов) и Sierraphytoptinae (7 родов, 12 видов). Большинство видов, способных вызывать аномальные ростовые реакции тканей растений-хозяев (галлы, войлочники, разрастания почек и другие повреждения), относится к подсем. Phytoptinae. Анализ количественных признаков фитоптид показал, что выделить группы близких видов фитоптид с двудольных на основе доступных в настоящее время морфометрических данных не удастся. Рассмотрена связь характера рисунка дорсального щитка и наличия тибиального соленидия с географическим распространением клещей. Выделены группы видов фитоптин со сходной топографией дорсального щитка. Анализ паразито-хозяинных связей фитоптид с двудольными показал их мозаичное распределение по двудольным. Высказано предположение, что фитоптиды произошли в тропическом поясе южного полушария. Современное деление фитоптид на подсемейства по типу жизненной формы, вероятно, искусственно и не отражает филогенез группы. Классификация фитоптид нуждается в пересмотре. Для решения этой задачи необходимо реконструировать филогению сем. Phytoptidae методами молекулярно-филогенетического анализа.

*Ключевые слова:* эриофиоидеи, двудольные, галлы, Rosaceae, Betulaceae.

DOI: 10.31857/S0367144520030168

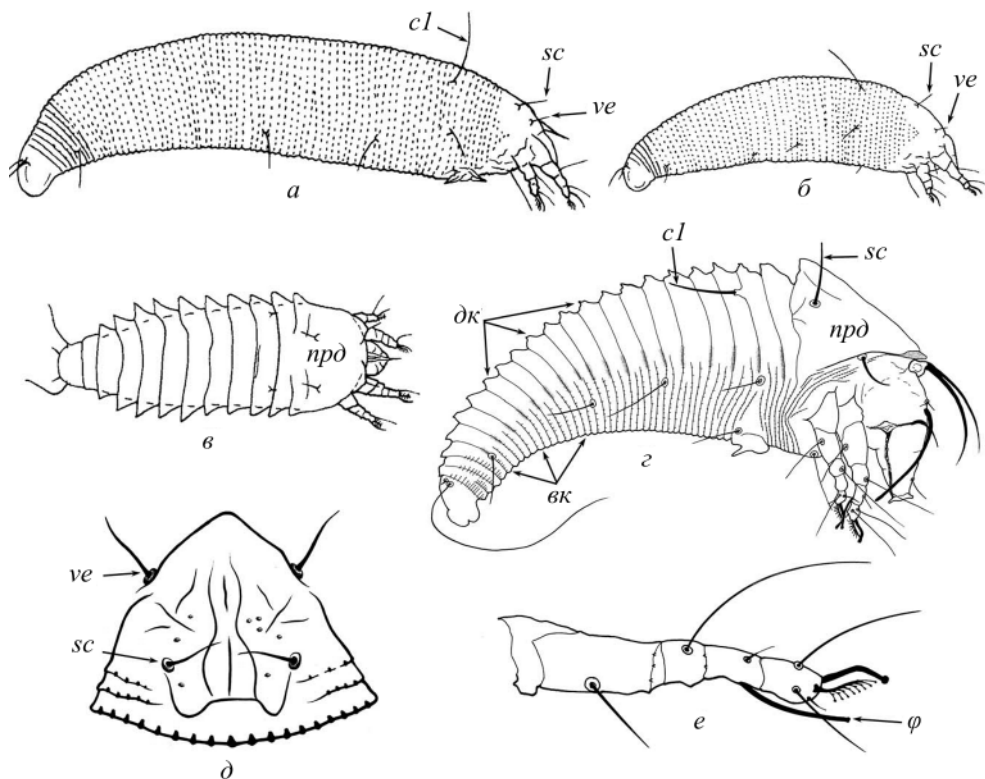
Четырехногие клещи (надсем. Eriophyoidea) – аберрантная группа фитопаразитических хелицерных. Для эриофиоидей характерны отсутствие двух задних пар ног, вытянутое тело, покрытое кольцевыми складками, высокая степень редукции структур, используемых в качестве морфологических признаков (в частности хетома), и микроскопические размеры (100–300 мкм). Ископаемые остатки четырехногих клещей известны из триаса, а происхождение Eriophyoidea относят к позднему палеозою (Sidorchuk et al., 2015) и связывают с древней группой почвенных клещей Nemata-

lycidae (Bolton et al., 2017; Klimov et al., 2018). В настоящее время описано примерно 5000 видов эриофиоидей, связанных с тремя группами высших растений – папоротниками, голосеменными и цветковыми (Amrine et al., 2003). В ходе эволюции многие виды эриофиоидных клещей приобрели способность вызывать различные новообразования в тканях растений-хозяев (галлы, войлочники, разрастания почек и другие), за что получили свое второе название – галловые клещи. Способность к индукции галлогенеза, а также перенос различных фитопатогенов определяют вредоносность и высокое экономическое значение эриофиоидей.

Согласно современной классификации Eriophyoidea, разработанной американскими акарологами, всё многообразие рецентных форм распределяется между тремя семействами: Phytoptidae, Eriophyidae и Diptilomiopidae (Amrine et al., 2003). В результате молекулярно-филогенетических исследований, проведенных в последние годы, постепенно формируется альтернативная система Eriophyoidea (Li et al., 2014; Chetverikov et al., 2015). Примечательно, что она почти в точности повторяет деление на семейства, принятое в работах авторов второй половины XX в. (Boczek et al., 1989; Shevchenko et al., 1991; Vagnjuk et al., 1998). В этих работах название «Phytoptidae» относится лишь к фитоптоидным клещам, связанным с покрытосеменными растениями. Молекулярные данные и результаты сравнительного анализа строения внутренних половых органов подтверждают монофилию этой группы (Chetverikov et al., 2015). В настоящей статье мы рассматриваем сем. Phytoptidae именно в этом смысле – как кладу фитоптид с цветковых.

На двудольных растениях паразитируют представители двух подсемейств фитоптид: Phytoptinae Murray, 1877 и Sierraphytopinae Keifer, 1944. Морфологически эти подсемейства различаются по признакам, характеризующим два главных морфотипа эриофиоидных клещей (рис. 1). Виды подсем. Phytoptinae – равнокольчатые червеобразные клещи (скрытоживущая жизненная форма): их покровы формируют единые узкие кольца (рис. 1, а). Виды подсем. Sierraphytopinae имеют более компактное тело, а их покровы образуют дорсальные и вентральные полукольца, различающиеся по ширине и количеству (открытоживущая жизненная форма, рис. 1, б).

Ранее нами были рассмотрены паразито-хозяйинные связи фитоптид и высказаны предположения о возможных путях эволюции этого семейства (Sukhareva, 1994; Vagnjuk et al., 1998). На основе компонентного анализа морфологических признаков выделились три группировки клещей, связанные с разными группами хозяев: пальмами, лилиями и двудольными. Группировка клещей с пальмой оказалась ближе к клещам с двудольных, чем к таковым с лилиями. К тому времени было известно лишь 16 видов фитоптид с двудольных. В течение последних 15 лет появилось много новых данных о фитоптидах и их растениях-хозяевах, расширились представления о разнообразии и биогеографии фитоптид. Цель настоящей работы – обзор клещей сем. Phytoptidae с двудольных на основе новейших данных по морфологии и таксономии, а также о связях фитоптид с растениями-хозяевами. Нами были 1) проанализированы данные по паразито-хозяйинным отношениям фитоптид с двудольными, включая способность фитоптид вызывать образование галлов; 2) проведена оценка признаков, применяемых в макросистематике фитоптид; 3) рассмотрено разнообразие морфотипов фитоптид, а также 4) проведена оценка гипотез о филогенезе фитоптид с учетом современных данных по географии и филогении их растений-хозяев.



**Рис. 1.** Скрытоживущая (а, б) и открытоживущая (в, г) жизненные формы фитоптид.

а – орешниковый клещ *Phytoptus avellanae* Nalepa (подсем. Phytoptinae), самка; б – *Ph. avellanae*, типичная нимфа; в – *Ph. avellanae*, aberrантная нимфа; г – *Solenocristus* sp. (подсем. Sierraphytoptinae); д – парные щетинки дорсального щитка; е – нога I с тибальным соленидием. вк – вентральные кольца («стерниты»), дк – дорсальные кольца («стергиты»), прд – продорсум (дорсальный щиток); cl – субдорсальная щетинка, sc и ve – щетинки дорсального щитка, φ – тибальный соленидий.

По: Ozman, 2000 (а, б, в); Chetverikov et al., 2018 (г, е); Chetverikov, 2016 (д), с изменениями.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В обзоре были учтены все имеющиеся литературные данные о фитоптидах с двудольных, включая описания видов, а также немногочисленные работы по сравнительной морфологии и молекулярной филогении эриофиоидей, в которых был использован материал по сем. Phytoptidae. Был составлен полный список видов фитоптид с двудольных (табл. 1). На кладограмму, отображающую филогению цветковых растений (Byng et al., 2016), мы нанесли все известные к настоящему времени виды фитоптид с двудольных. Филогения растений (включая названия клад – monocots, eudicots, rosids, malvids, fabids, asterids, lamiids, campanulids) приводится в соответствии с системой цветковых, разработанной группой APG (Angiosperm Phylogeny Group: Byng et al., 2016). Для анализа морфологических признаков клещей в первую очередь были рассмотрены виды фитоптид, представленные в коллекции лаборатории паразитических членистоногих Зоологического института РАН; были также проанализированы литературные данные (только по тем видам, для которых доступно адекватное описание). Всего было рассмотрено 19 видов из подсем. Phytoptinae и 12 видов из подсем. Sierraphytoptinae. На основе данных по 30 морфометрическим признакам (включая размеры дорсального щитка, тела, гнатосомы, ног, длину щетинок опистосомы, а также число опистосомальных колец) в программе Statistica

Таблица 1. Виды клещей сем. Phytortidae на двудолельных

Вид клещей	$\varphi$ I	Растение-хозяин	Систематическое положение растения-хозяина (порядок и семейство)	Филогенетическое положение растения-хозяина (клада цветковых)	Локализация клещей на растении	Место сбора
<b>Подсем. Phytortinae</b>						
<i>Phytortus chamaebatia</i> (Keifer, 1975)	+	<i>Chamaebatia foliolosa</i> Benth.	Rosales Rosaceae	Rosids: fabids	В паузах прицветников	США, Калифорния
<i>Ph. corniseminis</i> Keifer, 1939	+	<i>Cornus nuttali</i> Audubon	Rosales Cornaceae	Rosids: fabids	В соцветиях под прицветниками, затем на плодах	США, Калифорния
<i>Ph. garryana</i> Keifer, 1954	+	<i>Garrya elliptica</i> Dougl. ex Lindl	Garyales Garryaceae	Asterids	В сережках	США, Калифорния
<i>Ph. hedericola</i> Keifer, 1943	+	<i>Hedera helix</i> L.	Apiales Araliaceae	Asterids: cambranulids	На поверхности деформированных верхушечных побегов	Европа, США, ЮАР
<i>Ph. leucothonis</i> Keifer, 1963	+	<i>Leucothoe davisiae</i> Torr. ex Gray.	Ericales Ericaceae	Asterids	В паузах прицветников	США, Калифорния
<i>Ph. lineatus</i> (Keifer, 1952)	+	<i>Cercocarpus ledifolius</i> Nutt.	Rosales Rosaceae	Rosids: fabids	Почковые галлы	США, Калифорния
<i>Ph. monthalensis</i> Meyer, 1991	+	<i>Schottia brachypetala</i> Sond.	Fabales Fabaceae	Rosids: fabids	Жилковые галлы на листьях	Южная Африка
<i>Ph. crinitus</i> Meyer, 1991	-	<i>Trichocladus crinitus</i> (Thunb.)	Saxifragales Hamamelidaceae	Superrosids	Войлочные галлы	Южная Африка

<i>Ph. ellipticus</i> Meyer, 1991	–	<i>Trichocladus ellipticus</i> Eekl. et Zeyh.	Saxifragales Hamamelidaceae	Supergrosids	В разрастаниях верхушек побегов	Южная Африка
<i>Ph. swazilandicus</i> Meyer, 1991	–	<i>Trichocladus grandiflorus</i> Oliv.	Saxifragales Hamamelidaceae	Supergrosids	Листовые галлы	Южная Африка
<i>Ph. dentatae</i> Meyer, 1991	–	<i>Curtisia dentata</i> (Burm. f.) C. A. Sm.	Cornales Cornaceae	Asterids	Войлочки на ли- стьях	Южная Африка
<i>Ph. erinotes</i> (Nalepa, 1918)	–	<i>Tilia platyphyllos</i> Scop.	Malvales Malvaceae (Tilioideae)	Rosids: malvids	Выпуклые войлочки	Западная Европа
<i>Ph. abnormis</i> (Garman, 1883)	–	<i>Tilia americana</i> L.	Malvales Malvaceae (Tilioideae)	Rosids: malvids	В рожковидных листовых галлах	Северная Америка
<i>Ph. tetratrichus</i> Nalepa, 1890	–	<i>Tilia platyphyllos</i> Scop.	Malvales Malvaceae	Rosids: malvids	Внутри краевых листовых галлов (закручивание края листа)	Европа
<i>Ph. avellanae</i> Nalepa, 1889	–	<i>Corylus avellana</i> L.	Fagales Betulaceae	Rosids: fabids	Внутри увеличен- ных цветочных почек	Европа, Северная Америка
<i>Ph. potentillae</i> Chen, Wei et Nan, 2005	–	<i>Potentilla bifurca</i> L.	Rosales Rosaceae	Rosids: fabids	В листовых галлах	Китай
<i>Ph. alchemillae</i> Jocić et al., 2011	–	<i>Alchemilla hoppeana</i> (Rchb.) D. Torre	Rosales Rosaceae	Rosids: fabids	У оснований ли- стьев в розетке	Сербия, Черного- рия
<i>Ph. serbicus</i> Chetverikov et al., 2018	–	<i>Potentilla tommasiniana</i> F. W. Schultz	Rosales Rosaceae	Rosids: fabids	На листьях	Сербия
<i>Ph. argenteus</i> Chetverikov et al., 2018	–	<i>Potentilla argentea</i> L.	Rosales Rosaceae	Rosids: fabids	На листьях	Сербия

Таблица 1 (продолжение)

Вид клетей	$\varphi$ I	Растение-хозяин	Систематическое положение растения- хозяина (порядок и семейство)	Филогенетическое положение рас- тения-хозяина (клада цветковых)	Локализация клетей на растении	Место сбора
Подсем. <b>Sierraphytopinae</b>						
<i>Austracus havrylenkonis</i> Keifer, 1944	+	<i>Nothophagus dombeiyi</i> (Mirb.) Oerst.	Fagales Nothofagaceae	Rosids: fabids	Внутри увеличен- ных генеративных почек	Аргентина
<i>Solenoplatilobus taiwanensis</i> (Huang, 2006)	+	<i>Trochodendron aralioides</i> Sieb. et Zucc.	Trochodendrales Trochodendraceae	Eudicots	На поверхности листьев	Тайвань
<i>Neoprothrix hibiscus</i> Reis et Navia, 2014	+	<i>Hibiscus rosasinensis</i> L.	Malvales Malvaceae	Rosids: malvids	На поверхности листьев	Бразилия, Пернамбу- ку*
<i>Neopropripilus jatrophus</i> Huang, 1992	+	<i>Jatropha curcas</i> L.	Malpighiales Euphorbiaceae	Rosids: fabids	На поверхности листьев	Тайвань**
<i>Solenocrisus searsius</i> Chetverikov et al., 2018	+	<i>Searsia lucida</i> (L.) Barkley	Sapindales Anacardiaceae	Rosids: malvids	На поверхности листьев	Южная Африка
<i>S. karoensis</i> Chetverikov et al., 2018	+	<i>Schottia afra</i> Sond.	Fabales Fabaceae	Rosids: fabids	На поверхности листьев	Южная Африка

<i>Sierraphytorpus alnivagrans</i> Keifer, 1939	–	<i>Alnus incana</i> L., <i>A. tenuifolia</i> Nutt.	Fagales Betulaceae	Rosids: fabids	На поверхности листьев	Европа, Северная Америка
<i>Sierraphytorpus</i> sp. 1***	–	<i>Betula turkestanica</i> Litv.	Fagales Betulaceae	Rosids: fabids	На поверхности листьев	Средняя Азия (Кир- гизия)
<i>Sierraphytorpus</i> sp. 2****	–	<i>Carpinus betulus</i> L.	Fagales Betulaceae	Rosids: fabids	На поверхности листьев	Босния и Герцего- вина
<i>Fragariocoptes ambulans</i> Chetvenikov et Sukhareva, 2009	–	<i>Fragaria vesca</i> L.	Rosales Rosaceae	Rosids: fabids	На поверхности листьев	Европа
<i>F. setiger</i> (Nalepa, 1894)	–	<i>Fragaria viridis</i> L.	Rosales Rosaceae	Rosids: fabids	Листовые галлы	Европа
<i>F. gansuensis</i> Wei, Chen et Luo, 2005	–	<i>Potentilla bifurca</i> L.	Rosales Rosaceae	Rosids: fabids	На поверхности листьев	Китай, Ганьсу

Примечания. Названия порядков и семейств цветковых растений даны по: Stevens, 2001, а соответствующие молекулярные клады двудольных – по: Bunge et al., 2016. φ – тибетальный соленидий («+») – есть, («-») – нет. \* Естественный ареал растения-хозяина – Юго-Восточная Азия (Pfeil et al., 2001); \*\* естественный ареал растения-хозяина – северные территории Южной Америки (Li et al., 2017); \*\*\* найден Р. Петанович (Petanović, 1988), приведено лишь упоминание о находке; \*\*\*\* найден Р. Е. Пономаревой (1978), приведено лишь упоминание о находке.

10 был проведен факторный анализ по методу главных компонент. Отдельно нами учитывались наличие или отсутствие тиббиального соленидия. Было проведено также визуальное сравнение рисунков дорсального щитка с целью выделения групп видов со сходной топографией продорсу-ма.

#### АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ФИТОПТИД С ДВУДОЛЬНЫХ

Из 31 вида фитоптид, найденного на двудольных, 19 принадлежат к подсем. Phyt-optinae и 12 – к подсем. Sierraphytoplinae (табл. 2). Первое подсемейство представлено на двудольных лишь родом *Phytoptus* Dujardin, 1851 с 19 видами, тогда как второе насчитывает 8 небольших родов (*Austracus* Keifer, 1944, *Fragariocoptes* Roivainen, 1951, *Neopropilus* Huang, 1992, *Neoprothrix* Reis et Navia, 2014, *Sierraphytoptus* Keifer, 1939, *Solenocristus* Chetverikov et al., 2018, *Solenoplatilobus* Chetverikov et Craemer, 2016), включающих от 1 до 3 видов и принадлежащих к одной трибе – Sierraphytoptini Keifer 1944 (вторая триба, Mackiellini Keifer, 1946, объединяет сьеррафитоптин, утративших щетинки *c1* и связанных преимущественно с пальмами).

#### Морфометрические признаки

Статистический анализ ожидаемо показал деление всех анализируемых видов на две группы в соответствии с их жизненной формой: 1 – червеобразные равнокольчатые клещи (в эту группу попали все фитоптины) и 2 – компактные разнокольчатые клещи (в эту группу попали все сьеррафитоптины). При этом никаких четких группировок внутри подсемейств Phytoptinae и Sierraphytoplinae выявить не удалось. Более того, при исключении из анализа признаков, связанных с морфотипом (число вентральных и дорсальных опистосомальных колец, длина и направление гнатосомы), деление на две группы, соответствующие разным подсемействам, нарушалось. Следовательно, количественные признаки оказались непригодными для анализа обсуждаемой группы клещей, поэтому дальнейшие изыскания с целью кластеризации фитоптид с двудольных на основе анализа доступной в настоящее время морфометрии представляются бесперспективными.

#### Тиббиальный соленидий (шпора)

Интересные данные были получены при сравнении видов в подсемействах фитоптин и сьеррафитоптин по таким качественным признакам, как наличие/отсутствие тиббиального соленидия и рисунок дорсального щитка. Соленидии у клещей – это видоизмененные хемочувствительные щетинки конечностей. У всех эриофиоидных клещей есть тарзальные соленидии ( $\omega$ ) на обеих парах ног, при этом в отдельных группах также присутствуют шпоры – тиббиальные соленидии ( $\varphi$ ) на ногах I (тиббиальный соленидий II исходно утрачен у всех Eriophyoidea). Наличие  $\varphi$  I – плезиоморфный признак, сохраняющийся лишь в трех семействах эриофиоидей: Pentasetacidae, Nalepellidae и Phytoptidae. При этом в обоих подсемействах фитоптид с двудольных (Phytoptinae, Sierraphytoplinae) встречаются виды, утратившие его. Очевидно, что утрата тиббиального соленидия свидетельствует о каких-то изменениях, происшедших в процессе эволюции фитоптид на двудольных. По признаку наличия тиббиального соленидия клещи подсем. Phytoptinae с двудольных (виды рода *Phytoptus*) делятся на две группы – у 8 видов он есть, у 11 его нет (табл. 1, 2). В подсем. Sierraphytoplinae тиббиальный соленидий есть у 5 видов и отсутствует также у 5 (см. табл. 1).



**Таблица 2.** Группы видов рода *Phytoptus* Dujardin с двудольных

N	Рисунок щитка (рис. 2)	$\varphi$ I	Виды клещей	Клада двудольных, включающая вид растения-хозяина	Естественный ареал хозяев
1	Наиболее полный: <i>m</i> полная или неполная, <i>ad</i> всегда полные, одна из <i>sm</i> полная (за исключением <i>Ph. crinitus</i> , у которого обе неполные)	–	<i>Ph. crinitus</i>	Superrosids	Южная Африка
		–	<i>Ph. ellipticus</i>	Superrosids	Южная Африка
		–	<i>Ph. swazilandicus</i>	Superrosids	Южная Африка
		+	<i>Ph. monthalensis</i>	Rosids: fabids	Южная Африка
		–	<i>Ph. dentatae</i>	Asterids	Южная Африка
		+	<i>Ph. hedericola</i>	Asterids: campanulids	Европа
2	Хорошо выражен: <i>m</i> всегда неполная, <i>ad</i> всегда полные, обе <i>sm</i> короткие, в передней четверти щитка	+	<i>Ph. lineatus</i>	Rosids: fabids	Калифорния
		+	<i>Ph. chamaebatiae</i>	Rosids: fabids	Калифорния
		+	<i>Ph. potentillae</i>	Rosids: fabids	Евразия
		+	<i>Ph. alchemillae</i>	Rosids: fabids	Евразия
		+	<i>Ph. argenteus</i>	Rosids: fabids	Евразия
		+	<i>Ph. serbicus</i>	Rosids: fabids	Европа
3	Неполный: <i>m</i> отсутствует, <i>ad</i> полные или неполные, не достигающие до переднего края щитка	–	<i>Ph. avellanae</i>	Rosids: fabids	Голарктика
		–	<i>Ph. tetratrichus</i>	Rosids: malvids	Голарктика
		–	<i>Ph. abnormis</i>	Rosids: malvids	Голарктика
4	Щиток гладкий, есть лишь короткие штрихи в его задней части	+	<i>Ph. corniseminis</i>	Asterids	Калифорния
		+	<i>Ph. garryana</i>	Asterids	Калифорния
		+	<i>Ph. leucothonis</i>	Asterids	Калифорния

Примечание. N – номер группы видов. Обозначения линий дорсального щитка: *ad* – адмедиальная, *m* – медиальная, *sm* – субмедиальная. Названия клад двудольных даны по: Byng et al., 2016.

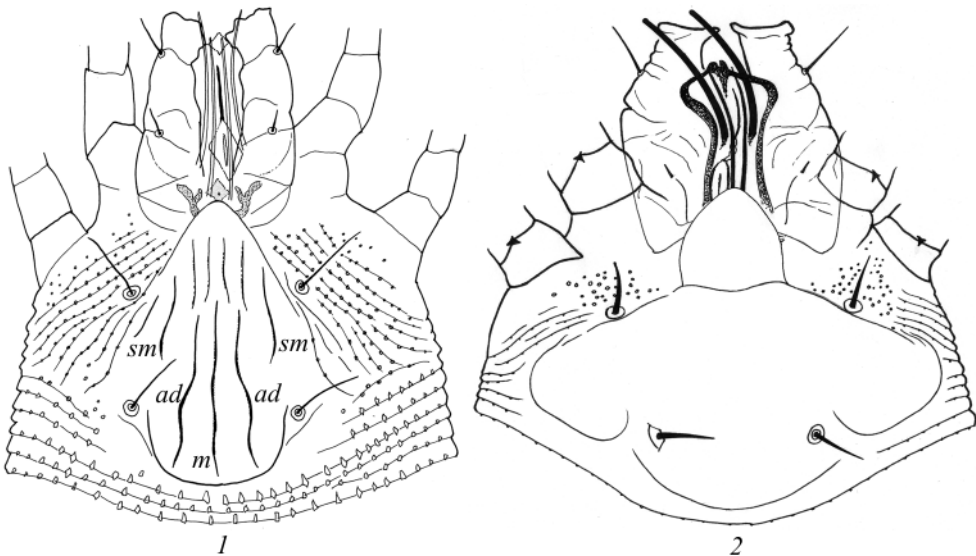
Ранее нами было высказано предположение, что утрата  $\varphi$  I может маркировать переход клещей к открытому образу жизни (Sukhareva, 1994; Сухарева и др., 2017). Однако можно привести ряд примеров, противоречащих этой гипотезе. В частности, тибияльный соленидий сохранился у многих открытоживущих видов сьеррафитоптин южного полушария. С другой стороны, у скрытоживущих южноафриканских представителей рода *Phytoptus*, связанных с растениями рода *Trichocladus* (сем. Hamamelididae), соленидий отсутствует. Можно предположить, что виды рода *Phytoptus* без соленидия – дериваты каких-то не сохранившихся открытоживущих предков. Однако нельзя исключить, что тибияльный соленидий может утрачиваться клещами независимо от их образа жизни. Ответа на этот вопрос пока нет, но надо отметить, что виды и фитоптин, и сьеррафитоптин, имеющие соленидий, обитают на растениях, которые распространены в тропиках и в южном полушарии, либо являются третичными реликтами в субтропическом поясе северного полушария. Данный факт, возможно, свидетельствует о том, что «шпороносные» и «бесшпорные» фитоптиды представляют две гра-

ды, отражающие ступени морфологической эволюции фитоптид на двудольных. В этом случае наличие или отсутствие шпоры может маркировать связь фитоптид с более древней или с более молодой флорой. С этих позиций связь удерживающих соленидий фитоптид с эндемичными и реликтовыми хозяевами представляется весьма логичной.

### Рисунок дорсального щитка

Рисунок дорсального щитка обычно состоит из продольных линий – медиальной, а также парных адмедиальных и субмедиальных (рис. 2). Длина этих линий варьирует: они могут идти от заднего края продорсума до переднего, а могут быть и значительно короче, доходя или не доходя до его середины, или вовсе отсутствовать. Соответственно рисунок щитка может быть полным (все линии присутствуют, хорошо выражены), или неполным, когда часть элементов рисунка продорсума отсутствует. Реже встречаются другие варианты рисунка щитка, когда он представлен отдельными ячейками (например, у многих представителей сем. Diptilomiopidae), но у фитоптид такой рисунок не встречается. В целом у представителей сем. Phytoptidae рисунок дорсального щитка варьирует от полного или почти полного (с хорошо выраженными медиальной, адмедиальными и субмедиальными линиями) до его полного отсутствия.

У большинства видов клещей подсем. Phytoptinae с двудольных (виды рода *Phytoptus*) основные линии рисунка щитка присутствуют, хотя могут быть выражены в разной степени. На основании сходства рисунка щитка мы выделили 4 группы видов фитоптин с двудольных (табл. 2). Наиболее полный рисунок у следующих 6 видов:



**Рис. 2.** Основные элементы рисунка дорсального щитка фитоптид на примере родов *Phytoptus* Dujardin (1) и *Solenoplatilobus* Chetverikov et Craemer (2).

*ad* – адмедиальные, *m* – медиальная, *sm* – субмедиальные линии. По: Chetverikov et al., 2018 (1) и Chetverikov, Craemer, 2016 (2), с изменениями.

*Ph. crinitus*, *Ph. ellipticus*, *Ph. swazilandicus*, *Ph. monthalensis*, *Ph. dentatae* и *Ph. hedericola* (группа 1). Все эти виды, кроме последнего, были собраны с южноафриканских эндемичных растений. *Phytoptus hedericola* живет на плюще, имеющем широкое распространение и естественно произрастающем в лиственных лесах Западной, Центральной и Южной Европы, Кавказа и Юго-Западной Азии (Metkalfе, 2005). Три вида из перечисленных (*Ph. crinitus*, *Ph. ellipticus*, *Ph. swazilandicus*) имеют наиболее полный рисунок щитка среди всех видов рода *Phytoptus* с эудикот. По степени выраженности рисунка щитка к первой группе близки клещи группы 2: это 6 видов, связанных с розоцветными (Rosaceae). Рисунок щитка без медиальной линии, представленный только полными или неполными адмедиальными линиями и дополнительными мелкими штрихами на боковых полях (группа 3), характерен для двух голарктических видов – *Ph. avellanae* и *Ph. tetratrachus* – и североамериканского вида *Ph. abnormis*, связанных с широко распространенными древесными двудольными – лещиной и липой. Полностью отсутствует рисунок щитка у 3 видов: *Ph. corniseminis*, *Ph. garryana* и *Ph. leucothonis* (группа 4). Примечательно, что все эти три вида обитают в Калифорнии, а их растения-хозяева относятся к кладе asterids и эндемичны для штата.

Частично характер рисунка дорсального щитка можно связать с систематическим положением растений-хозяев. Наиболее полно он выражен у фитоптусов на трихокладусах (группа 1), а также у видов, связанных с розоцветными (группа 2). Сглаженный рисунок щитка у клещей с голарктических двудольных из клады rosids (группа 3). И, наконец, полное отсутствие рисунка продорсума мы видим у обитателей растений из клады астерид (группа 4).

У большинства видов клещей подсем. Sierraphytoptinae рисунок дорсального щитка выражен слабо. Медиальная и адмедиальные линии есть только у видов рода *Fragariocoptes*. У остальных представителей подсемейства дорсальный щиток гладкий или его рисунок представлен двумя неотчетливыми продольными линиями, которые с уверенностью нельзя отнести ни к адмедиальным, ни к субмедиальным. Кроме рисунка дорсального щитка представители подсем. Sierraphytoptinae с двудольных различаются по числу щетинок продорсума и опистосомы, при этом у представителей некоторых родов наблюдается тенденция к утрате и тех, и других. Так, у видов *Neoprothrix hibiscus* и *Neopropilus jatrophus* утрачены щетинки *sc* на продорсуме и опистосомальные щетинки *d* и *e*.

Таким образом, полный рисунок щитка характерен только для фитоптин рода *Phytoptus*, хотя у некоторых видов этого рода он может быть сильно редуцирован. У сьеррафитоптин рисунок щитка никогда не бывает полным и имеет тенденцию к редукции. С одной стороны, полный рисунок щитка может быть плезиоморфным признаком, а его редукция – апоморфным. С этих позиций сьеррафитоптин можно было бы трактовать как более продвинутую или быстрее эволюционирующую группу; наблюдающаяся в этом подсемействе тенденция к редукции хетомы согласуется с такой трактовкой. С другой стороны, рисунок щитка фитоптин с двудольных может быть адаптивным признаком, связанным с образом жизни клещей. Очевидно, что продольные линии щитка создают ребра жесткости и укрепляют передний конец тела. Такое укрепление щитка может быть особенно важно для скрытоживущих форм (обитателей галлов и иных укрытий) для облегчения передвижения в узких пространствах между растительными тканями. Этим могут объясняться различия в рисунке щитка между фитоптинами и сьеррафитоптинами, правда, такие исключения, как виды фитоптусов

с гладкими щитками на калифорнийских эндемичных растениях (группа 4), противоречат данному объяснению.

ПАРАЗИТО-ХОЗЯИННЫЕ ОТНОШЕНИЯ ФИТОПТИД С ДВУДОЛЬНЫМИ

На покрытосеменных растениях насчитывается около 70 видов фитоптид. Многие региональные флоры все еще остаются неисследованными эриофиидологами, и описание новых видов продолжается до сих пор. Только в начале XXI в. было описано более 20 видов фитоптид. Особенно слабо исследованы Южная Америка, Сибирь, Восточная Азия, Африка, Австралия, острова Тихого океана. Среди фитоптид есть и свободноживущие виды, и виды, вызывающие различные новообразования (галлы, войлочники, разрастания верхушечной точки роста). Из двух подсемейств фитоптид на двудольных (фитоптины и сьеррафитоптины) большинство видов, вызывающих аномальные ростовые реакции тканей растений-хозяев, принадлежит к подсем. *Phytoptinae* (табл. 3). Среди сьеррафитоптин галлообразователей только два: *Fragariocoptes setiger*, вызывающий листовые галлы на землянике зеленой (*Fragaria viridis*) в Европе, и *Austracus havrylenkonis*, вызывающий плодовые галлы на южных буках (*Nothofagus dombeyi*) в Чили и Аргентине (Keifer, 1944). Предположительно еще один вид, *Fragariocoptes gansuensis*, способен повреждать розетки лапчаток, вызывая кущение побегов, однако это предположение нуждается в подтверждении (Chetverikov, 2016).

Способностью вызывать различные новообразования в первую очередь отличаются клещи рода *Phytoptus* (см. табл. 1). Все представители этого рода ведут скрытый образ жизни, заселяя пространства между генеративными или вегетативными частями растений. На поверхности листовых пластинок они встречаются лишь в период расселительной миграции или после зимовки, когда перезимовавшие самки заселяют молодые побеги растений. Многие виды не оказывают влияния на нормальный рост растений, обитая в пазухах листьев или прицветников (*Ph. chamaebatiaе*) и в основании розеточных листьев (*Ph. alchemillae*), другие же так или иначе оказывают влияние на растение, вызывая разрастание почек (*Ph. avellanae*), деформацию верхушек побегов (*Ph. hedericola*) или образование рожковидных галлов (*Ph. abnormis*) либо войлочков (*Ph. dentatae*). Интересно, что многие виды фитоптид на двудольных топически часто связаны с генеративными частями растений – цветочными почками, прицветниками, защищенными пространствами в соцветиях или соплодиях.

Из подсем. *Phytoptinae* наиболее полно изучены в силу своего широкого распространения и отчасти хозяйственного значения *Phytoptus avellanae* на орешнике и *Ph. tetratrichus* на липе. *Phytoptus avellanae* известен как возбудитель почковых галлов на нескольких видах орешника (*Corylus americana*, *C. avellana*, *C. colurna*). Недавние исследования с применением методов молекулярного анализа последовательностей двух генов (COI и 28S рРНК) показали, что *Phytoptus avellanae* – это комплекс из двух гостально не специализированных криптических видов. Морфологически они почти неразличимы, при этом только один из них образует почковые галлы, тогда как другой живет свободно под чешуями сережек и повреждений не вызывает (Cvrković et al., 2016). Основное различие между этими двумя криптическими видами заключается в том, что нимфы и половозрелые стадии почковых галловых клещей имеют одинаковый габитус (= морфотип; рис. 1, а, б), в то время как нимфы свободноживущих клещей (из сережек) сильно отличаются от половозрелых самок (рис. 1, в): эти

**Таблица 3.** Взаимоотношения фитоптид с двудольными растениями-хозяевами

Подсемейство	Не вызывают новообразований		Вызывают новообразования			
	Открыто-живущие виды	Скрыто-живущие виды	Почковые галлы	Плодовые галлы	Войлочки	Листовые галлы
Phytoptinae	–	6	3	1	2	5
Sierraphytoptinae	10	–	–	1	–	1

аберрантные нимфы имеют разнокольчатую уплощенную опистосому с немногочисленными широкими спинными полукольцами.

Аберрантные нимфы орешниковых клещей – уникальный для Egiophyoidea случай, когда в жизненном цикле червеобразных равнокольчатых скрытоживущих клещей нимфы имеют габитус компактных разнокольчатых клещей. В данном случае аберрантная нимфа по габитусу очень похожа на взрослых особей *Sierraphytoptus alnivagrans*, живущих открыто на листьях ольхи. Ранее нами было высказано предположение, что наличие аберрантных нимф в цикле *Ph. avellanae* (Sukhareva, 1994; Сухарева, Четвериков, 2013) может свидетельствовать о том, что предки фитоптид с лещины жили открыто, подобно *Sierraphytoptus alnivagrans*. Другое возможное объяснение предполагает, что анцестральный жизненный цикл фитоптид мог включать несколько поколений клещей, среди которых были гетероморфные нимфы и взрослые особи; независимое упрощение такого сложного цикла в ходе эволюции могло привести к формам, отнесенным в настоящее время к разным подсемействам (фитоптины и сьеррафитоптины).

Особенность другого широко распространенного вида рода *Phytoptus* (*Ph. tetratrichus* с лип) заключается в том, что характер вызываемых им новообразований на разных видах хозяев может быть различным. Этот вид был описан А. Налепой (Nalepa, 1890) с *Tilia platyphyllos* Scop. и *T. cordata* L. как вызывающий галлы в виде закручивания края листа. Позже представители этого же вида были найдены им на других видах липы, на которых они вызывали повреждения другого характера. В связи с этим А. Налепой был описан ряд подвидов этого вида: *Ph. tetratrichus* subsp. *erinotes*, вызывающий круглые выпуклые войлочники на *Tilia tomentosa*; *Ph. tetratrichus* subsp. *bursarius*, вызывающий округлые листовые галлы на *Tilia platyphyllos*; *Ph. tetratrichus* subsp. *typicus* и *Ph. tetratrichus* subsp. *stenoporus*, вызывающие краевые галлы на *Tilia platyphyllos*, и, наконец, *Ph. tetratrichus* subsp. *abnormis*, вызывающий рожковидные листовые галлы на *Tilia americana* (Nalepa, 1918, 1920).

В настоящее время полностью полагаться на данные А. Налепы нельзя, так как его описания (и клещей, и повреждений) не позволяют однозначно установить соответствие между тем, что находил и описывал А. Налепой, и тем материалом, который доступен в природе современным исследователям. Так, по данным Сойки и Козака (Soika, Kozak, 2011), в Европе на липах *Tilia platyphyllos* и *T. cordata* L. клещи *Ph. tetratrichus* вызывают краевые галлы, на *T. tomentosa* – выпуклые войлочники, а на *T. americana* – рожковидные галлы. Североамериканские клещи, вызывающие такие же галлы в форме рожка на *T. americana* в США, были описаны сначала Гарменом как

*Ph. abnormis* (Garman, 1883). Вероятно, именно этот вид А. Налепы рассматривал в качестве одного из подвидов европейского липового клеща – *Ph. tetratrichus* subsp. *abnormis*. Однако остается неясным, какой именно вид вызывает рожковидные галлы на *T. americana* в Европе: американский вид, который был завезен в Европу вместе со своим растением-хозяином, или на интродуцированной *T. americana* поселился местный вид *Ph. tetratrichus*, перешедший с европейских лип на американскую. Морфологические различия между этими клещами с разных видов лип настолько малы, что пока нет ответа на вопрос, являются ли клещи рода *Phytoptus* на разных видах лип видами-двойниками или же разными кормовыми расами одного вида (*Ph. tetratrichus*), связанными с разными видами растений-хозяев. Ответы на эти вопросы, вероятно, удастся получить только с применением молекулярных методов исследования и экспериментально путем пересадок клещей с одного вида липы на другую.

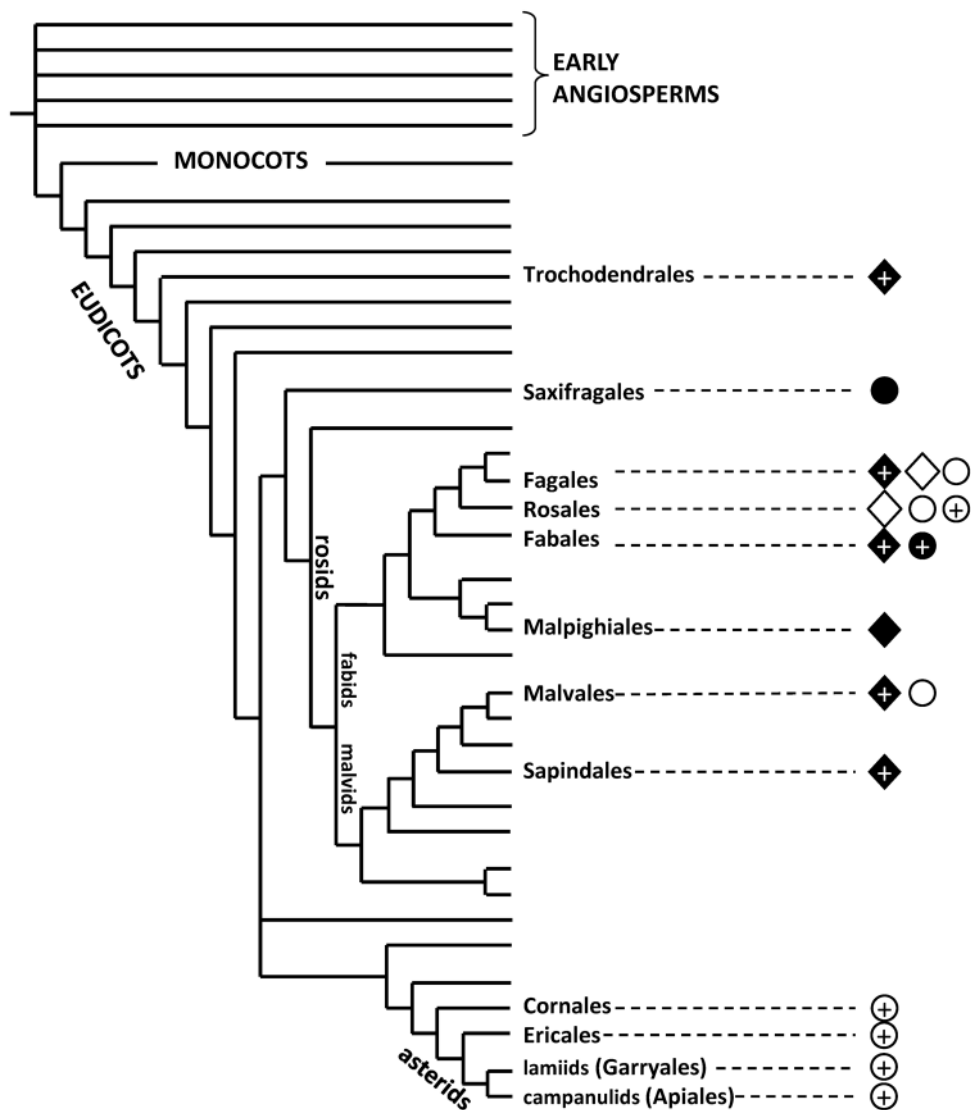
#### РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ТАКСОНОВ ФИТОПТИД ПО КЛАДАМ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Широкое применение методов молекулярного филогенетического анализа существенно изменило представления о филогении цветковых растений, сложившиеся в науке к началу XXI века. В результате исследований международной группы APG (Angiosperm Phylogeny Group) базальное ветвление и основные клады древа Magnoliophyta к настоящему времени можно считать полностью реконструированными. На рис. 3 приведена схема, отражающая взаимоотношения между основными кладами цветковых. На эту схему нанесены таксоны фитоптид, чтобы показать распределение и объем родов фитоптид с двудольных.

Не обнаружено фитоптид, паразитирующих на видах базальных групп цветковых («early angiosperms», включая магнолиид). Все хозяева фитоптид принадлежат к двум кладам: однодольные (monocots) и эудикоты (eudicots). На однодольных к настоящему времени известно 42 вида этих клещей, причем их хозяева относятся исключительно к порядкам Poales, Liliales, Arecales и Zingiberales. Галлообразователей среди них нет, за исключением единичных видов рода *Oziella* Amrine, Stasney et Flechtmann, индуцирующих разрастание мешочков в соцветиях осок. Другие повреждения (в основном некроз тканей листьев и стеблей) вызывают виды рода *Retracrus* Keifer с пальм, а также эндопаразиты рода *Novophytoptus* Roivainen с однодольных трав порядка Poales.

На эудикотах фитоптиды представлены меньшим числом видов, чем на однодольных: их всего три десятка, однако именно на двудольных наблюдается основное разнообразие фитоптид-галлообразователей. Растения-хозяева фитоптид с двудольных принадлежат к 12 семействам из 12 порядков эудикот (см. табл. 1, рис. 3). Эти растения занимают разное положение в системе – от древнего порядка Trochodendrales, ответвившегося от основного ствола раньше, чем произошло формирование основных клад эудикот (rosids и asterids), до порядка Apiales – одного из наиболее эволюционно продвинутых в кладе sampanulids (в составе asterids) (рис. 3). Подавляющее большинство видов фитоптид связано с кладой rosids (19 видов), значительно меньше – с кладой asterids (6 видов). При этом на одном виде растения-хозяина, как правило, встречается только один вид фитоптид.

Интересно отметить, что на растениях клады rosids одновременно со скрытоживущими клещами подсем. Phytoptinae зачастую развиваются и открытоживущие виды подсем. Sierraphytoptinae, тогда как на растениях клады asterids пока найдены только представители подсем. Phytoptinae. К общим чертам, характерным для фитоптин



**Рис. 3.** Распределение фитоптин (●) и сьеррафитоптин (◆) по кладам двудольных растений.

Система цветковых с сокращениями приводится по: Byng et al., 2016; порядки растений – по: Stevens, 2001. Даны названия только тех порядков двудольных, которые заселены фитоптидами. Знаком «+» обозначено присутствие тибального соленидия. Зачерненные фигуры (●◆) – фитоптиды из южного полушария и тропических поясов, незачерненные фигуры (○◇) – фитоптиды из внетропических поясов северного полушария.

с астерид, относятся отсутствие рисунка дорсального щитка и наличие тибального соленидия. Исключение составляет только *Phytoptus hedericola* с плюща *Hedera helix*, имеющий полный рисунок дорсального щитка. Род *Hedera* включает около 16 видов в субтропическом поясе Старого света. Естественный ареал *Hedera helix* связан с Западной, Центральной и Южной Европой и Кавказом, а также с Юго-Западной Азией

(Metkalfе, 2005), однако сейчас благодаря участию человека плющ распространен практически на всех материках, что сказалось и на ареале клеща *Ph. hedericola*: в настоящее время он зарегистрирован в Европе (Болгария, Сербия), Южной Африке (ЮАР) и Северной Америке (США). *Hedera helix* – единственный представитель крупной клады campanulids (в составе asterids), заселенный фитоптидами. Отсутствие других находок фитоптид на кампанулидах и явное несходство рисунка дорсального щитка *Ph. hedericola* с рисунком у других фитоптусов с астерид позволяют предположить, что предки *Ph. hedericola* могли перейти на плющ с каких-то других растений, тогда как кампанулиды изначально не имели фитоптидной фауны.

В целом распределение фитоптид по таксонам эудикот на кладограмме Magnoliophyta (см. рис. 2) на первый взгляд выглядит случайным. Однако можно заметить, что помимо находок единичных видов на филогенетически далеких группах растений клещи отдают предпочтение некоторым кладам двудольных так, что виды оказываются сгруппированными на соседних ветвях. Такие группировки видны, например, на растениях порядков Fagales, Rosales и Fabales (клада fabids). С одной стороны, сгущения таксонов фитоптид на древе цветковых могут быть отражением параллельной эволюции в разных филогенетических линиях фитоптид, связанных с крупными кладами эудикот. С другой стороны, такая картина не исключена и при переходе с одного растения на другое, филогенетически близкое, особенно, если они оказываются близкими соседями в природе. И, наконец, сгущения таксонов могут указывать на благоприятные для фитоптид условия на растениях-хозяевах, принадлежащих к упомянутым кладам двудольных, в которых клещи могли эволюционировать длительное время, тогда как на других группах хозяев фитоптиды были менее успешны – они либо полностью вымерли, либо оказались представлены единичными видами, зачастую связанными с узкоареальными или реликтовыми хозяевами.

#### ОБЗОР ДАННЫХ ПО ГЕОГРАФИЧЕСКОМУ РАСПРОСТРАНЕНИЮ ФИТОПТИД С ДВУДОЛЬНЫХ

### Особенности растений-хозяев фитоптид

Большая часть хозяев фитоптид – деревья и кустарники, травы составляют исключение. Интересно, что все травянистые хозяева фитоптид относятся исключительно к сем. Rosaceae; это преимущественно палеарктические виды родов *Alchemilla*, *Potentilla* и *Fragaria*. Почти все виды фитоптид, данными по которым мы располагаем, были собраны в местах естественного произрастания своих растений-хозяев. Эти растения в большинстве случаев имеют ограниченные ареалы и являются реликтовыми или трансформационными элементами флоры (Краснов, 1888; Levin, 2000). К таким растениям можно, например, отнести характерные для калифорнийской флоры эндемичные виды *Chamaebatia foliolosa*, *Benthamidia nuttali*, *Garrya elliptica*, *Leucothoe davisiae*, а также виды рода *Cercocarpus* (Topel et al., 2012; Ex et al., 2011). В Южной Африке хозяева фитоптид – местные эндемики, такие как *Curtisia dentata*, *Schotia brachypetala*, *Sch. afra*, *Searsia lucida* и виды рода *Trichocladus* (Coates-Palgrave et al., 2002; Yembaturova et al., 2009). Соответственно, и сами клещи, связанные с этими растениями, имеют локальные ареалы, особенно, если эндемизм хозяев проявляется даже не на видовом, а на родовом уровне (как в случае с *Curtisia*). Примечательно, что на многих других южноафриканских растениях, имеющих обширные афро-европейские и афро-азиатские ареалы, фитоптиды не зарегистрированы, несмотря на многолетние исследования фауны эриофиоидей ЮАР, проводимых группой акарологии института



защиты растений Претории (ARC PPRI) под руководством М. Смит-Мейер (M. Smith-Meyer).

В местах произрастания растения-хозяева фитоптид зачастую не относятся к редким видам, более того, часто это – лесообразующие породы, такие как церкокарпусы в Северной Америке, нотофагусы в Южной Америке, трихокладусы и куртисия в Южной Африке. Некоторые из них, такие как церкокарпусы или нотофагусы, к тому же относятся к долгоживущим растениям (DeRose, 2011; Howard, 1973). Возможно, приведенные выше особенности растений-хозяев способствовали сохранению стабильных условий, необходимых для успешного выживания популяций фитоптид в течение длительного времени. Кроме того, почти для всех перечисленных растений характерно обитание невысоко в горах (как правило, на высоте в среднем от 300 до 2000 м). Именно такие местообитания служили рефугиями для многих третичных реликтов (Svenning et al., 2008; Topel et al., 2012). Это, несомненно, также способствовало и сохранению на них фитоптической фауны.

### Фитоптиды на растениях северного полушария

Фитоптиды на растениях северного полушария изучены гораздо подробнее, чем на представителях флоры южного полушария. Комплексы видов фитоптид, связанных с широко распространенными родами и видами растений-хозяев, описаны из бореальной области. В состав таких комплексов, как правило, входят фитоптиды разных морфотипов, обитающие на представителях одного надвидового таксона (семейство, триба, род) двудольных. Наиболее яркие примеры – это фитоптиды на березовых и на розоцветных трибы Potentilleae. Растения-хозяева клещей в каждой из этих групп представлены близкими видами (а иногда одним и тем же видом) в бореальном и субтропическом поясах Старого и Нового Света, причем значительные части их ареалов занимают территории, заселенные после отступления ледника. Такие растения-хозяева на большей части своего ареала относят к представителям миграционной флоры.

1. Фитоптиды на растениях сем. Betulaceae. Сем. Betulaceae насчитывает около 150 видов в составе 6 родов, распространенных преимущественно в северном полушарии, и разделяется на 2 подсемейства: Coryloideae с родами *Corylus*, *Carpinus*, *Ostrya* и *Ostryopsis* и Betuloideae с родами *Betula* и *Alnus*. Палеонтологические и молекулярные данные свидетельствуют о том, что формирование семейства началось в верхнем мелу, а разделение на 2 подсемейства – в палеоцене 15–25 млн лет назад перед среднемиоценовым климатическим оптимумом (Grimm, Renner, 2013). На представителях подсем. Betuloideae отмечены только открытоживущие виды рода *Sierraphytoptus* (подсем. Sierraphytoptinae). На ольхе (род *Alnus*) *Sierraphytoptus alnivagrans* зарегистрирован в Европе (Сербия) и Северной Америке. Европейские и американские виды ольхи, являющиеся хозяевами клеща *S. alnivagrans*, относятся к комплексу *Alnus incana* из номинативного подрода и имеют голарктическое распространение (Chen, Li, 2004). На березах (род *Betula*), широко распространенных по всей Голарктике, сьеррафитоптины известны лишь по единственной находке *Sierraphytoptus* sp. 1 на туркестанской березе (*Betula turkestanica*) в горах Киргизии (Пономарева, 1978). На представителях подсем. Coryloideae зарегистрированы скрытоживущие фитоптины рода *Phytoptus*, образующие комплекс криптических видов *Phytoptus avellanae* s. l. на орешнике (виды рода *Corylus*), а также открытоживущие сьеррафитоптины *Sierraphytoptus* sp. 2, найденные на листьях граба *Carpinus betulus* в Боснии

и Герцеговине (Petanović, 1988). Как уже было сказано, наличие в жизненном цикле одного из криптических видов комплекса *Ph. avellanae* s. l. aberrантных нимф, морфологически сходных со взрослыми особями рода *Sierraphytoptus*, может рассматриваться аргументом в пользу монофилии группы фитоптид на березовых (*Phytoptus avellanae* s. l. + *Sierraphytoptus* spp.).

2. Фитоптиды на розоцветных трибы Potentilleae. Все хозяева фитоптид из трибы Potentilleae относятся к трем родам: *Potentilla* (лапчатка), *Fragaria* (земляника) и *Alchemilla* (манжетка). Эти три рода обширны и полиморфны, разделены на множество подродов, видов и разнообразных внутривидовых форм. Они имеют евразийское происхождение и в настоящее время широко распространены в северном полушарии на всех континентах. (Staudt, 1989; Gehrke et al., 2008; Paule, 2010). Род *Alchemilla* в Европе отличается высоким уровнем эндемизма, особенно это относится к обитателям горных массивов – с ними связано до 60 % эндемичных видов (Gerold, 2006; Kurtto et al., 2009). Заселенные фитоптидами лапчатки (*Potentilla bifurca* и *P. argentea*), а также виды рода *Fragaria* (*F. vesca* и *F. viridis*) широко распространены по всей Евразии и встречаются преимущественно в составе равнинных луговых и степных фитоценозов, хотя оба вида лапчаток могут подниматься в горы, а земляника лесная обычна на лесных опушках в бореальной Голарктике (Staudt, 1989; Басаргин, 2007). *Alchemilla hoppeana* и *Potentilla tommasiniana* (хозяева клещей рода *Phytoptus*) – растения центральноевропейского происхождения и имеют естественный ареал на территории горных систем (Альпы, Балканы, Пиренеи) Центральной и Южной Европы (Redzic, 1994; Kurtto et al., 2009). Эти виды, связанные с горными массивами, включают большое количество подвидов и представлены множеством локальных популяций.

В группу фитоптид с розоцветных входят как скрытоживущие (род *Phytoptus*), так и открытоживущие (род *Fragariocoptes*) клещи. При этом в отличие от фитоптид с березовых (*Phytoptus avellanae* и *Sierraphytoptus* spp.) морфологические различия между фитоптисами и фрагариокоптисами с розоцветных выражены заметно слабее, а *Phytoptus potentillae* по одним признакам ближе к видам рода *Phytoptus*, а по другим – к роду *Fragariocoptes*. Возможно, как и в случае с фитоптидами на березовых, с растениями трибы Potentilleae связана обособленная ветвь фитоптид, представленная видами родов *Phytoptus* и *Fragariocoptes*.

### **Фитоптиды тропических поясов и областей южного полушария**

Данные по фитоптидам – обитателям тропических поясов и южного полушария весьма скудны. Изучение эриофиоидных клещей в этих географических областях началось гораздо позже, чем в северном полушарии (примерно на сотню лет), что, возможно, объясняет, почему материала по фитоптидам накоплено гораздо меньше. С тропическим поясом и южным полушарием связаны 5 видов фитоптид из рода *Phytoptus* и 5 родов сьеррафитоптид, тогда как с северным полушарием связано почти в три раза больше видов фитоптид (14 видов рода *Phytoptus*) и только 2 рода сьеррафитоптид. Сьеррафитоптины южного и северного полушарий относятся к разным родам, при этом таксономическое разнообразие сьеррафитоптид в южном полушарии заметно богаче, чем в северном. В северном полушарии известны 3 вида рода *Sierraphytoptus* и 3 вида рода *Fragariocoptes*, при этом виды в каждом из этих родов связаны с филогенетически близкими растениями-хозяевами: виды рода *Sierraphytoptus* – с растениями сем. Betulaceae, а виды рода *Fragariocoptes* – с растениями трибы Potentilleae

(сем. Rosaceae). В южном полушарии большинство родов сьеррафитоптин монотипные (*Austracus*, *Neoprothrix*, *Neopropilus*, *Solenoplatilobus*), и лишь южноафриканский род *Solenocristus* включает 2 вида.

Род *Austracus*. Единственный вид этого рода, *A. havrilenkonis*, обнаружен на двух видах нотофагусов в Южной Америке. Род *Nothofagus* (южный бук) распространен в южном полушарии и имеет дизъюнктивный ареал. В настоящее время этот род разделен на 4 подрода: *Nothofagus*, *Fuscospora*, *Brassospora* и *Lophozonia* (Heenan et al., 2013). Виды первого произрастают исключительно в Южной Америке, виды подродов *Fuscospora* и *Lophozonia* распространены также в Новой Зеландии и Австралии, подрод же *Brassospora* встречается только на островах Индийского океана. *Austracus havrilenkonis* обнаружен только на видах южноамериканского подрода *Nothofagus*. На видах подродов *Fuscospora* и *Lophozonia* фитоптиды не найдены, хотя с них описано немало представителей другого семейства эриофиоидных клещей (Eriophyidae) из Новой Зеландии и Австралии (Manson, 1984). Клещи с видов подрода *Brassospora* неизвестны, поскольку сборы на островах Океании не проводились. Согласно молекулярным датировкам, дивергенция южных буков на подроды произошла в верхнем мелу, а южноамериканский подрод *Nothofagus* ответвился от общего ствола Nothofagaceae раньше других (Heenan et al., 2013). Возможно, именно к раннему мелу относится становление фитоптической фауны на покрытосеменных растениях южноамериканского континента.

Род *Solenoplatilobus*. Открытоживущий вид *S. taiwanensis* был описан с *Trochodendron aralioides* с Тайваня. Троходендрон имеет ограниченное распространение на островах Японии, Тайване и в Корее, ставших рефугиями для этого реликтового растения, которое в предыдущие эпохи было широко распространено в северном полушарии (Huang, Lin, 2006).

Монотипные роды *Neopropilus* и *Neoprothrix*. *Neopropilus jatrophi* и *Neoprothrix hibiscus* были найдены вне естественного ареала своих растений-хозяев. *Neopropilus jatrophi* был описан с молочая *Jathropa curcas* с о. Тайвань, хотя место естественного распространения этого растения – Центральная Америка (Li et al., 2017). *Neoprothrix hibiscus* найден в Бразилии на гибискусе *Hibiscus rosasinensis*, при этом происхождение самого растения связано с Юго-Восточной Азией (Pfeil et al., 2002). Неясно, были эти виды клещей занесены на Тайвань и в Бразилию вместе со своими интродуцированными хозяевами или же перешли на них с каких-то местных растений, поэтому для обоих не исключена возможность как южноамериканского, так и восточноазиатского происхождения.

Род *Solenocristus*. *Solenocristus searsius* и *S. karoensis* были собраны в Южной Африке с достаточно далеких филогенетически хозяев из родов *Schotia* и *Searsia*. Исторические связи этих родов с флорой Юго-Восточной Азии указывают на возможное происхождение фитоптид на этих растениях в начале миоцена, когда происходил интенсивный обмен флористическими элементами между биомами тропических лесов Африки и Азии, богатых реликтовыми древесными двудольными, через Гомфотериевый мост (van Hinsbergen et al., 2009; Zhou et al., 2012).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный нами анализ паразито-хозяйственных связей фитоптид с двудольными показал, что фитоптиды распределены на двудольных мозаично. Они связаны лишь

с растениями отдельных клад эудикот, многие из которых являются реликтами и узкоареальными эндемиками. Ранее (Vagnjuk et al., 1998) было высказано предположение, что фитоптиды – реликтовая группа эриофиоидей, остаток более обширной древней фауны, связанной с древними флористическими комплексами. Наше исследование позволяет дополнить это предположение: фитоптиды, по-видимому, произошли в южном полушарии или в тропиках, а предок фитоптид, возможно, имеет гондванские корни. В пользу данной гипотезы говорят следующие факты: а) большее родовое разнообразие фитоптид в южном полушарии по сравнению с северным, б) сохранение тиббиального соленидия у тропических и нотальных сьеррафитоптин и в) наличие наиболее полного рисунка дорсального щитка у южноафриканских фитоптид (виды рода *Phytoptus* с трихокладусов).

Какими были гипотетические предки фитоптид? По нашему мнению, это были равноколючатые, червеобразные клещи с полным хетомом, тиббиальными соленидиями на первой паре ног и полным рисунком дорсального щитка. Древние цветковые, а может быть, и их предшественники проангиоспермы, были первичными хозяевами анцестральных форм фитоптид. В ходе эволюции цветковых в кайнозой фитоптиды, вероятно, оказались менее адаптированы к обитанию на быстро эволюционирующих группах растений. В результате они уступили большинство ниш клещам двух других семейств (*Eriophyidae* и *Diptilomiorpidae*) и сохранились главным образом на реликтовых группах древесных двудольных. Лишь в Голарктике, возможно, под влиянием многочисленных изменений климата, отдельные группы фитоптид смогли преодолеть присущую этой группе «инертность», дать несколько молодых кластеров «бесспорных» форм на листопадных деревьях широколиственных лесов и совершить переход к обитанию на травянистых розоцветных.

Безусловно, обозначенная выше крупными мазками предполагаемая эволюционная траектория фитоптид на двудольных может выглядеть достаточно спекулятивной. Тем не менее, в условиях дефицита данных по этой группе клещей более четкие построения вряд ли возможны. Продолжая начатую линию логических построений, отметим, что данные по морфологии и биологии фитоптид четко указывают на ряд тенденций в эволюции этой группы на двудольных. Во-первых, в разных линиях фитоптид происходило упрощение рисунка дорсального щитка. Во-вторых, на разных группах двудольных у фитоптид независимо утрачивался тиббиальный соленидий. Конечно, эти два признака (рисунок щитка и наличие соленидия) имеют разный вес. Рисунок щитка – это характеристика рельефа дорсальной кутикулы переднего отдела тела клеща, тогда как соленидий – это щетинка, имеющая собственную иннервацию и важную сенсорную функцию. На наш взгляд, утрата соленидия – гораздо более весомое морфологическое изменение, чем модификация рисунка на щитке. Анализ данных по фитоптидам показывает, что редукция рисунка щитка и утрата соленидия наблюдаются как среди скрытоживущих, так и у открытоживущих фитоптид.

Современное деление фитоптид на подсемейства подразумевает, что клещи разных морфотипов (скрытоживущие червеобразные и открытоживущие разноколючатые) эволюционировали независимо. Именно на этом предположении основано деление фитоптид с двудольных на подсемейства *Phytoptinae* и *Sierraphytoptinae*. Однако, на наш взгляд, классификация на основе особенностей морфотипа приводит к тому, что система фитоптид не отражает их филогению. Действительно, скрытоживущие фитоптины и открытоживущие сьеррафитоптины, обитающие на близкородственных

растениях-хозяевах, вполне могут формировать обособленные монофилетические группы. Наличие двух разных морфотипов фитоптид на близких видах растений-хозяев мы рассматриваем как свидетельство параллельной эволюции фитоптид на разныхкладах двудольных. Если это предположение верно, то разделение сем. Phytoptidae на фитоптин и сьеррафитоптин искусственно, а род *Phytoptus* в этом случае парафилетический. К таким же выводам мы пришли ранее относительно габитуального подразделения на подсемейства обширного сем. Eriophyoidea в ходе анализа паразито-хозяинных связей четырехногих клещей с розоцветными (Сухарева и др., 2017).

Построение естественной системы надсем. Eriophyoidea и системы фитоптид в частности – одна из давно назревших проблем в систематике четырехногих клещей. Сейчас понятно, что на основании только морфологического критерия невозможно адекватно реконструировать филогенез Eriophyoidea. Основные причины этого – предельно упрощенное строение четырехногих клещей, обилие гомопластических признаков и отсутствие морфологических маркеров, не подверженных гомоплазии. Можно констатировать, что очень скоро эриофиоидеи пополнят список групп, в изучении которых важное место займут методы молекулярной филогении и систематики. Ближайшим этапом на пути реконструкции филогенеза Eriophyoidea мы видим завершение начатой нами ранее работы по выявлению базальной дивергенции Eriophyoidea и построению молекулярной филогении фитоптид (Chetverikov et al., 2015).

Фрагментарность данных по фитоптидам определяет необходимость продолжения целенаправленного сбора материала по этой группе. Особое внимание следует обратить на представителей реликтовых и трансформационных флор, в том числе на таксоны растений, филогенетически близкие к тем, что уже известны как хозяева фитоптид. Например, среди видов рода *Alnus* есть не обследованные на предмет эриофиоидных клещей эндемичные виды с узколокальными ареалами в Юго-Восточной Азии и Северной Америке. Это виды подрода *Cremastogyne* из Китая и Гималаев и виды подрода *Cleithropsis* из Южного Китая, Японии и с запада Северной Америки (Chen, Li, 2004). Два рода, входящие в подсем. Tilioidea и имеющие узколокальные ареалы, *Mortoniodendron* в Центральной Америке и *Craigia* в Юго-Восточной Азии (Nyffeler et al., 2005), несомненно, также заслуживают внимания. Дальнейшие поиски фитоптид на эндемичных древесных породах в горных экосистемах Южной Африки, Юго-Восточной Азии и Южной Америки с большой вероятностью принесут новые находки фитоптид. И наконец, интересные результаты могут быть получены в ходе сравнительного анализа фауны фитоптид с однодольных и двудольных. Пока нет ясного представления о том, монофилетичны ли группировки фитоптид на этих двух крупных кладах цветковых или фитоптиды неоднократно меняли хозяев, переходя с двудольных на однодольные и обратно. Вероятно, ответить на этот вопрос помогут будущие молекулярно-филогенетические исследования.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках программы РАН (АААА-А19-119020790133-6) при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 19-04-00127).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Басаргин Е. А. 2007. Эколого-демографическая характеристика ценопопуляций *Potentilla bifurca* L. Экология 5: 350–354. <https://elibrary.ru/item.asp?id=9553583>

- Краснов А. Н. 1888. Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-Шаня. Записки Русского географического общества **19**: 1–413.
- Пономарева Р. Е. 1978. Четырехногие клещи орехово-плодовых лесов Киргизии. Фрунзе: Илим. 74 с.
- Сухарева С. И., Четвериков Ф. Е. 2013. Морфологические преобразования при переходе от протогинной к дейтогинной форме самок у четырехногих клещей (Acari: Eriophyoidea). Вестник Санкт-Петербургского университета **3** (1): 3–15. <https://elibrary.ru/item.asp?id=18894148>
- Сухарева С. И., Паутов А. А., Додуева И. Е., Четвериков Ф. Е. 2017. Четырехногие клещи (Acariformes, Eriophyoidea) на розоцветных (Rosaceae): таксономическое разнообразие, паразито-хозяйные отношения и способность к галлогенезу. Энтомологическое обозрение **96** (4): 854–871. <https://elibrary.ru/item.asp?id=30738756>
- Amrine J. W., Stasny T. A., Flechtmann C. H. W. 2003. Revised Keys to the World Genera of the Eriophyoidea (Acari: Prostigmata). Michigan: Indira Publishing House. 244 p.
- Bagnjuk I. G., Sukhareva S. I., 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: Tetrápodili) as examples). Acarina **6** (1–2): 59–76.
- Boczek J., Shevchenko V. G., Davis R. 1989. Generic key to world fauna of eriophyoid mites (Acarida: Eriophyoidea). Warsaw: Agricultural University Press, 190 p.
- Bolton S. J., Chetverikov P. E., Klompen H. 2017. Morphological support for a clade comprising two vermiform mite lineages: Eriophyoidea (Acariformes) and Nematolycidae (Acariformes). Systematic and Applied Acarology **22** (8): 1096–1131. <https://doi.org/10.11158/saa.22.8.2>
- Byng J. W., Chase M. W., Christenhusz M. J., Fay M. F., Judd W. S., Mabberley D. J., Sennikov A. N., Soltis D. E., Soltis P. S., Stevens P. F., Briggs B., Brockington S., Chautems A., Clark J. C., Conran J., Haston E., Möller M., Moore M., Olmstead R., Perret M., Skog L., Smith J., Tank D., Vorontsova M., Weber A. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. Botanical Journal of the Linnean Society **181** (1): 1–20. <https://elibrary.ru/item.asp?id=27144541>, <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Chen Z., Li J. 2004. Phylogenetics and biogeography of *Alnus* (Betulaceae) inferred from sequences of nuclear ribosomal DNA its region. International Journal of Plant Sciences **165** (2): 325–335.
- Chetverikov P. E., Craemer C. 2016. Sierraphytoptines (Eriophyoidea: Phytoptidae) from relict eudicots: reassignment of *Sierraphytoptus taiwanensis* to a new genus *Solenoplattilobus* and refinement of generic diagnosis of *Austracus*. Systematic and Applied Acarology **21** (6): 745–758. <https://elibrary.ru/item.asp?id=27155016>, <https://doi.org/10.11158/saa.21.6.3>
- Chetverikov P. E., Cvrković T., Makunin A., Sukhareva S., Vidović B., Petanović R. 2015. 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. <https://elibrary.ru/item.asp?id=24946574>, <https://doi.org/10.1007/s10493-015-9945-9>
- Coates-Palgrave K., Drummond R. B., Moll E. J., Coates-Palgrave M. 2002. Trees of Southern Africa. Cape Town: Struik Publishers, 1212 p.
- Cvrković T., Chetverikov P., Vidović B., Petanović R. 2016. Cryptic speciation within *Phytoptus avellanae* s. l. (Eriophyoidea: Phytoptidae) revealed by molecular data and observations on molting *Tegonotus*-like nymphs. Experimental and Applied Acarology **68**: 83–96. <https://elibrary.ru/item.asp?id=26809125>, <https://doi.org/10.1007/s10493-015-9981-5>
- Douda J., Doudova J., Drasnarova A., Kunes P., Hadincova V., Krak K., Zakravsky P., Mandac B. 2014. Migration patterns of subgenus *Alnus* in Europe since the last glacial maximum: a systematic review. PLOS ONE **9** (2): 688–709. <https://elibrary.ru/item.asp?id=24500989>, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088709>
- Ex S. A., DeRose R. J., Long J. N. 2011. Stand development and population dynamics of curlleaf mountain mahogany (*Cercocarpus ledifolius* Nutt.) woodlands in Utah's Bear River Mountains. Western Journal of Applied Forestry **26** (4): 183–188. <https://doi.org/10.1093/wjaf/26.4.183>
- Gehrke B., Bräuchler C., Romolero K., Lundberg M., Heubl G., Eriksson T. 2008. Molecular phylogenetics of *Alchemilla*, *Aphanes* and *Lachemilla* (Rosaceae) inferred from plastid and nuclear intron and spacer DNA sequences, with comments on generic classification. Molecular Phylogenetics and Evolution **47**: 1030–1044. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.03.004>
- Hügin G. 2006. Die Gattung *Alchemilla* im Schwarzwald und seinen Nachbargebirgen (Vogesen, Nord-Jura, Schwäbische Alb). In: Berichte der Botanischen Arbeitsgemeinschaft Südwestdeutschland Karlsruhe. Beiheft **2**. Karlsruhe: Botanische Arbeitsgemeinschaft Südwestdeutschland, p. 2–18.
- Grimm G. W., Renner S. S. 2013. Harvesting Betulaceae sequences from Genbank to generate a new chronogram for the family. Botanical Journal of the Linnean Society **175**: 465–477. <https://doi.org/10.1111/boj.12065>
- Hall C. C. Jr. 1967. The Eriophyoidea of Kansas. The University of Kansas Science Bulletin **XLVII** (9): 601–675.

- Heenan P. B., Smitsen R. D. 2013. Revised circumscription of *Nothofagus* and recognition of the segregate genera *Fuscospora*, *Lophozonia* and *Trisyngyne* (Nothofagaceae). *Phytotaxa* **146** (1): 1–31. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.146.1.1>
- Howard T. M. 1973. Studies in the ecology of *Nothofagus cunninghamii* Oerst. I. Natural regeneration on the Mt. Donna Buang massif, Victoria. *Australian Journal of Botany* **21**: 67–78. <https://doi.org/10.1071/BT9730067>
- Huang S. F., Lin T. P. 2006. Migration of *Trochodendron aralioides* (Trochodendraceae) in Taiwan and its adjacent areas. *Botanical Studies* **47**: 83–88.
- Keifer H. H. 1939. Eriophyid studies III. *Bulletin of the California Department of Agriculture* **28**: 144–163.
- Keifer H. H. 1944. Eriophyid Studies XIV. *Bulletin of the California Department of Agriculture* **33**: 18–38.
- Klimov P. B., O'Connor B. M., Chetverikov P. E., Bolton S. J., Pepato A. R., Mortazavi A. L., Tolstikov A. V., Bauchan G. R., Ochoa R. 2018. Comprehensive phylogeny of acariform mites (Acariformes) provides insights on the origin of the four-legged mites (Eriophyoidea), a long branch. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **119**: 105–117. <https://elibrary.ru/item.asp?id=31041166>, <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.10.017>
- Kurto A., Uotila P., Sennikov A. 2009. *Alchemilla* in Mediterranean Europe as revealed by Atlas Florae Europaeae. *Bocconea* **23**: 221–235.
- Levin D. A. 2000. *The Origin, Expansion, and Demise of Plant Species*. New York–London: Oxford University Press, 230 p. <https://elibrary.ru/item.asp?id=9999958>
- Li H., Tsuchimoto S., Harada K., Yamasaki M., Sakai H., Wada N., Alipour A., Sasai T., Tsunekawa A., Tsujikumo H., Ando T., Tomemori H., Sato S., Hirakawa H., Quintero V., Zamarripa A., Santos P., Hegazy A., Ali A. M., Fukui K. 2017. Genetic tracing of *Jatropha curcas* L. from its Mesoamerican origin to the World. *Frontiers in Plant Science* **8**: 1539. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01539>
- Manson D. C. M. 1984. Eriophyinae (Arachnida: Acari: Eriophyoidea). *Fauna of New Zealand* № 5. Wellington: Department of Science and Industrial Research, 123 p.
- Metkalf D. J. 2005. Biological flora of the British Isles. *Hedera helix* L. *Journal of Ecology* (British Ecological Society) **93** (3): 632–648.
- Nalepa A. 1890. Zur Systematik der Gallmilben. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematische-Naturwissenschaftliche Klasse* **99** (2): 40–69.
- Nalepa A. 1918. Neue Gallmilben. *Fortsetzung* 36. *Anzeiger der Akademie der Wissenschaften Wien* **55**: 351–352.
- Nalepa A. 1920. Die Phytoptocidien von *Tilia* und ihre Erzeuger. *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* **70**: 49–68.
- Nyffeler R., Bayer C., Alverson W. S., Yen A., Whitlock B. A., Chase M. W., Baum D. A. 2005. Phylogenetic analysis of the Malvadendrina clade (Malvaceae s. l.) based on plastid DNA sequences. *Organisms Diversity and Evolution* **5**: 109–123. <https://doi.org/10.1016/j.ode.2004.08.001>
- Paule J., Sharbel T. F., Dobeš C. 2011. Apomictic and sexual lineages of the *Potentilla argentea* L. group (Rosaceae): cytotype and molecular genetic differentiation. *Taxon* **60** (3): 721–732. <https://doi.org/10.1002/tax.603008>
- Petanović R. 1988. Eriophidne grinje u Jugoslaviji. *Beograd: Naučna knjiga*, 159 p.
- Pfeil B. E., Brubaker C. L., Craven L. A., Crisp M. D. 2002. Phylogeny of *Hibiscus* and the tribe Hibisceae (Malvaceae) using chloroplast DNA sequences of ndhF and the rp116 intron. *Systematic Botany* **27** (2): 333–350. <https://doi.org/10.1043/0363-6445-27.2.333>
- Pigg K. B., Wehr W. C., Ickert-Bond S. M. 2001. *Trochodendron* and *Nordenskioldia* (Trochodendraceae) from the middle Eocene of Washington State, USA. *International Journal of Plant Sciences* **162** (5): 1187–1198. <https://doi.org/10.1086/321927>
- Sidorchuk E. A., Schmidt A. R., Ragazzi E., Roghi G., Lindquist E. 2015. Plant-feeding mite diversity in Triassic amber (Acari: Tetrápodili). *Journal of Systematic Palaeontology* **13** (2): 129–151. <https://elibrary.ru/item.asp?id=23962154>, <https://doi.org/10.1080/14772019.2013.867373>
- Redžić S. 1994. Morphological variability, ecological, chorologic and phenological characteristics of the populations of the species *Potentilla tommasiana* F. W. Schultz in Bosnia and Herzegovina. *Studia Botánica* **12**: 219–235.
- Soika G., Kozak M. 2011. Problems with the taxonomy of *Phytoptus tetratrichus* Nalepa 1890 (Acari: Eriophyoidea inhabiting *Tilia* spp.: Analysis based on morphological variation among individuals. *Zootaxa* **2988**: 37–52. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2988.1.3>
- Shevchenko V. G., Bagnyuk I. G., Sukhareva S. I. 1991. A new family of Pentasetacidae (Acariformes, Tetrápodili) and its role in treatment of the origin and evolution of the group. *Zoologicheskii Zhurnal* **70** (5): 47–53.
- Staudt G. 1989. The species of *Fragaria*, their taxonomy and geographical distribution. *Acta Horticultura* **265**: 23–34.
- Stevens P. F. 2001. Angiosperm Phylogeny Website. Version 12 (accessed 20/06/2018) <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
- Sukhareva S. I. 1994. Family Phytoptidae Murray, 1877 (Acari: Tetrápodili), its consisting, structure and suggested ways of evolution. *Acarina* **2** (1–2): 47–72.

- Svenning J. C., Normand S., Kageyama M. 2008. Glacial refugia of temperate trees in Europe: insights from species distribution modeling. *Journal of Ecology* **96**: 1117–1127. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01422.x>
- Tang Y., Zhuge R. 1996. Geographical distribution of *Tilia* Linn. *Acta Phytotaxonomica Sinica* **34** (3): 254–264.
- Topel M., Antonelli A., Yesson C., Eriksen B. 2012. Past climate change and plant evolution in Western North America: A case study in Rosaceae. *PLOS ONE* **7** (12): e50358. <https://elibrary.ru/item.asp?id=20895342>, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050358>
- van Hinsbergen D. J. J., Edwards D. J. J., Govers R. (Eds) 2009. Collision and Collapse at the Africa–Arabia–Eurasia Subduction Zone. London: Geological Society, special publication 311. 369 p.
- Yembaturova E. Y., van Wyk B. E., Tilney P. M. 2009. A review of the genus *Curtisia* (Curtisiaceae). *Bothalia* **39** (1): 87–96. <https://elibrary.ru/item.asp?id=15306545>, <https://doi.org/10.4102/abc.v39i1.232>
- Zhou L., Su Y. C., Thomas D. C., Saunders R. M. 2012. ‘Out-of-Africa’ dispersal of tropical floras during the Miocene climatic optimum: evidence from *Uvaria* (Annonaceae). *Journal of Biogeography* **39** (2): 322–335. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02598.x>

## ADAPTIVE RADIATION OF THE FOUR-LEGGED MITES (ACARIFORMES, ERIOPHYOIDEA) ON DICOTYLEDONS: HOST-PARASITE RELATIONSHIPS AND ABILITY OF INDUCING GALLOGENESIS

S. I. Sukhareva, F. E. Chetverikov

*Key words:* eriophyoids, dicotyledons, galls, Rosaceae, Betulaceae

### SUMMARY

Mites of this family Phytoptidae (Acariformes, Eriophyoidea) are represented on dicotyledons by 31 species of two subfamilies: Phytoptinae (1 genus, 19 species) and Sierraphytoptinae (7 genera, 12 species). Most phytoptid species that are capable for inducing various growth abnormalities on plants (galls, felt, bud growth, and other injuries) belong to the subfamily Phytoptinae. The analysis of quantitative traits has shown that no groups of phytoptid species associated with dicotyledons can be identified based on currently available morphometrical characters. Correlation between ornamentation of the prodorsal shield, presence/absence of tibial solenidion, and geographical distribution of phytoptid mites is analyzed, and groups of phytoptine species with similar topography of the prodorsum are discussed. An analysis of the host association of phytoptids from dicotyledons revealed no cophylogenetic patterns. Additionally, many hosts of phytoptids are narrow-range endemics and relicts. It has been suggested that phytoptids have originated in the Southern hemisphere or in the tropics. The current classification of phytoptids is probably artificial; it does not reflect the phylogeny of this group and needs a revision based on molecular phylogenetic methods.